АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

ВОПРОСЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

ВОПРОСЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

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

ОТ РЕДАКТОРА

Настоящий сборник представляет собой первый итог работы лаборатории зоологии Института биологии Уральского филиала АН СССР по изучению различных аспектов внутривидовой изменчивости млекопитающих. Общие теоретические основы этой работы могут быть сведены к следующему.

Внутривидовая изменчивость живых организмов является предпосылкой естественного отбора и в силу этого играет ведущую роль в эволюционном процессе. Ее всестороннее изучение представляет поэтому большой общебиологический интерес.

Со времен Дарвина и до наших дней детальному изучению подвергалась преимущественно лишь одна из форм внутривидовой изменчивости — географическая. Однако ее изучение не может проводиться в отрыве от других форм внутривидовой изменчивости и ограничиваться относительно небольшим кругом так называемых таксономических признаков.

Поэтому в настоящее время лаборатория много внимания уделяет изучению внутрипопуляционной (индивидуальной) изменчивости как морфологических, так и наиболее общих физиологических признаков (скорость роста и полового созревания, реакция на изменение внешних условий) различных животных. Эти исследования представлены в сборнике статьями В. Н. Павлинина, А. В. Покровского, Л. Г. Кротовой. Их результаты используются при оценке масштаба биологических различий между географическими формами.

Частный, но очень важный вопрос этого же цикла исследований: изучение зависимости отдельных признаков животных от их общих морфологических и физиологических особенностей. Делается попытка использовать полученные данные для анализа некоторых спорных или недостаточно изученных вопросов внутривидовой систематики (соотношение клинальной изменчивости и дифференциации подвидов, гибридная зона и т. п.). Это направление представлено в сборнике статьями В. С. Смирнова и С. С. Шварца.

Анализ закономерностей собственно географической изменчивости проводится с учетом других форм внутривидовой изменчивости. При этом важное значение придается некоторым методическим принципам. Правильное представление о характере географической изменчивости вида может быть получено только на основании изучения вполне однородного (собранного в одно время года и представленного животными одного возраста и размера) материала из большой серии географических точек, расстояние между которыми определяется эмпирически, в соответствии с биологическими особенностями изучаемого объекта. Суждение о географической изменчивости на основе материала из географически удаленных районов маскирует действительную ее природу, приводит к описанию клинов — артефактов или к необоснованному описанию подвидов. Это положение с различных точек зрения обосновы-

вается почти во всех работах сборника; его анализу специально посвящена работа В. Н. Большакова и С. С. Шварца по изучению изменчивости полевок рода *Clethrionomys*. В настоящее время аналогичные исследования проводятся в лаборатории на других видах млекопитающих и некоторых птицах.

Отдельным разделом сборника является серия статей, посвященных сравнительному изучению близких форм Азии и Северной Америки. На этой основе делается попытка проанализировать относительное значение изоляции и условий среды в процессе формообразования.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

С. С. ШВАРЦ

ИЗУЧЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ГРЫЗУНОВ СО СКОРОСТЬЮ ИХ РОСТА В СВЯЗИ С НЕКОТОРЫМИ ВОПРОСАМИ ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ

ВВЕДЕНИЕ

Общие размеры тела животного в значительной степени определяют другие его морфологические особенности, имеющие большое значение для систематики и диагностики. В основе этого лежат законы аллометрического или диспропорционального роста (Huxley, 1927, 1929 и др.): увеличение тела животного в силу различных констант роста отдельных его частей приводит к изменению его пропорций. Это положение хорошо известно и учитывается в практической работе систематика. Многие, в том числе и довольно резкие, морфологические отличия между близкими формами определяются различиями в их размерах. Теоретическое и практическое значение этого явления неоднократно подчеркивалось в литературе и в комментариях не нуждается.

Несомненно, однако, что, помимо общих размеров, пропорции тела животных в значительной степени определяются специфическим влиянием на рост отдельных его частей определенных внешних факторов. В этой связи достаточно вспомнить о влиянии света на нарастание массы гонад, о зависимости между характером питания и ростом различных органов пищеварительной системы, о влиянии двигательной активности на рост органов кровообращения и локомоции.

Подобные частные влияния на характер роста отдельных частей тела животных имеют, конечно, большое значение, но еще большего внимания заслуживает изучение общих закономерностей, управляющих формированием фенотипа животных.

На существование таких закономерностей указывают многие исследования и, в частности, отмеченный нами (Шварц, Копеин, Покровский, 1960) факт сезонных различий в морфологии грызунов. Было показано, что животные одинаковых размеров (и в ряде случаев, сопоставимого возраста), но принадлежащие к различным генерациям (родившихся и выросших в разное время года), отличались по комплексу существенных признаков (размеры черепа и его пропорции, длина хвоста, длина ступни, вес внутренних органов, относительная длина кишечника). Мы высказали предположение, что констатируемые особенности определяются одной общей причиной — различиями в скорости роста животных различных генераций.

Как известно, скорость роста органа определяется его собственным возрастом и степенью дифференцировки. С возрастом животных различия в собственном возрасте органов сглаживаются и соотносительная скорость роста частей тела животного изменяется (Шмальгаузен, 1935, 1935а). Законно полагать, что все условия, интенсифицирующие рост, будут оказывать на различные органы, в соответствии со степенью их дифференцировки, различное влияние[1]. Изменение пропорций тела животных становится в связи с этим неизбежным.

С другой стороны, наше объяснение различий между животными разных генераций находит себе прямую поддержку в некоторых новейших экспериментальных исследованиях (Widdowson a. Mc Cance, 1961, Dickerson a. Widdowson, 1961), показавших, что особенности конституции животных находятся в отчетливой связи со скоростью их роста.

Все это делает весьма вероятным, что в разных географических условиях многие морфологические особенности близких форм определяются различиями в скорости их роста, а не являются проявлением специфических различий, подобно тому, как очень многие особенности разных географических рас определяются различиями в их размерах. В связи с этим мы поставили перед собой задачу: выяснить насколько существенные (с точки зрения систематика) различия связаны с изменением скорости роста животных и в какой степени они должны учитываться при анализе внутривидовой и, в частности, географической изменчивости млекопитающих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

К решению поставленной задачи мы подошли двумя путями. Сопоставлялись размеры тела и черепа животных, родившихся и выросших в неволе, т. е. тех, скорость роста которых может быть точно определена. Для сравнения должны были быть использованы животные с совершенно одинаковыми размерами тела, рост которых идет с разной скоростью. Так как период роста грызунов по сравнению с общей продолжительностью их жизни очень велик, то подбор соответствующих групп животных сопряжен с большими трудностями. Эти трудности увеличиваются и в силу того, что быстро растущие животные обычно оказываются и более крупными, а пользоваться для сравнения животными, находящимися еще в периоде юношеского роста, по вполне понятным причинам нельзя. Поэтому даже в условиях большого вивариума подбор массового материала, пригодного для сравнения в интересующем нас плане, затруднен.

В нашей работе использован следующий материал, характеризующий особенности конституции животных в зависимости от скорости их роста: степные пеструшки (*Lagurus lagurus*) — 275, полевки Миддендорфа (*Microtus middendorfi*) — 49, северный подвид узкочерепной полевки (*M. gregalis major*) — 70, южный подвид узкочерепной полевки (*M. g. gregalis*) — 70, помеси этих двух подвидов узкочерепной полевки — 95. Принцип подбора животных для сравнения ясен из приведенного ниже описания отдельных экспериментов. Суждение о достоверности выводов основывалось на биометрической обработке полученных данных.

В этом разделе исследования использован материал, полученный в виварии нашей лаборатории под руководством А. В. Покровского, советами которого мы пользовались и при анализе данных.

---

[1] «Мало дифференцированная, молодая протоплазма богаче нуклеопротеидами и способна к высоким уровням синтеза роста» (Никитин, 1961).

Другой путь решения задачи заключался в изучении пропорций тела и черепа таких видов животных из природных популяций, сравнительный возраст которых может быть точно определен. В качестве объекта исследования была избрана ондатра.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение зависимости пропорций черепа грызунов от скорости их роста в экспериментальных условиях

В табл. 1 представлен материал, характеризующий краниологические особенности двух размерных групп: крупных (длина тела 92—105 *мм*) и мелких (длина тела 80—85 *мм*). Каждая из этих гупп, в свою очередь, подразделена на медленно и быстро растущих животных. Из таблицы видно, что при совершенно одинаковых размерах тела пропорции тела и черепа медленно и быстро растущих животных оказываются существенно различными.

У медленно растущих животных кондилобазальная длина черепа, скуловая ширина, длина зубного ряда и лицевой части больше, а высота черепа и ширина межглазничного промежутка меньше, чем у растущих быстро. Относительно замедленный рост черепа быстро растущих животных сопровождается и известными изменениями его пропорций. Череп их не только абсолютно, но и относительно более высокий и широкий, с менее развитой лицевой частью.

Попытаемся оценить масштабы различий между животными медленно и быстро растущими. Для этого сопоставим особенности этих двух групп с особенностями животных различных размеров, определяемыми, как известно, законами аллометрического роста.

В табл. 2 представлены наши данные, показывающие изменения пропорций тела и черепа пеструшек соответственно изменениям их размеров.

Сопоставление табл. 1 и 2 показывает, что по размерам черепа быстро растущие животные первой группы (длина тела 80—85 *мм*) отличаются от медленно растущих больше, чем «средние» пеструшки длиной тела 86—90 *мм* от пеструшек 75—80 *мм*. Для скуловой ширины и высоты черепа отличия между сравниваемыми группами соответствуют отличиям животных длиной тела 76—80 и 91—95 *мм* (!). Аналогичная закономерность отчетливо проявляется и при рассмотрении второй размерной группы (длина тела 92—105 *мм*).

Эти данные показывают, что различия в скорости роста могут полностью замаскировать проявление законов аллометрии. Как известно, уменьшение относительных размеров черепа с увеличением размеров тела — одно из наиболее известных проявлений законов диспропорционального роста у позвоночных. Однако у крупных, но медленно растущих животных индекс черепа может быть больше, чем у более мелких, но быстрее растущих.

Чтобы закончить пример с пеструшками, необходимо затронуть еще один вопрос. Как мы уже указывали, быстро растущие животные оказываются, как правило, и более крупными. Поэтому группа медленно растущих представлена в нашем материале, в среднем, животными более старшими, чем группа быстро растущих. В связи с этим можно было бы полагать, что отмечаемые нами различия — возрастные. Однако, если часть признаков быстро растущих действительно характерна для молодых животных (большая высота черепа и меньшее развитие лицевой части), то другие (меньшая относительная длина черепа) свойственны, наоборот, более старым животным.

Таблица 1

Краниологические особенности степных пеструшек в зависимости от скорости их роста (Лабораторная колония)

Показатели	Длина тела, *мм*	Кондилобазальная длина черепа, *мм*	Скуловая ширина, *мм*	Ширина межглазничного промежутка, *мм*	Длина зубного ряда, *мм*	Длина лицевой части черепа, *мм*	Высота черепа *мм*
Первая размерная группа (длина тела 80—85 мм)							
Группа животных, растущих медленно	84,0±0,523	21,9±0,266	13,9±0,160	2,57±0,049	5,37±0,086	7,98±0,139	7,1±0,105
Группа животных, растущих быстро	82,8±0,688	20,5±0,192	12,5±0,108	2,67±0,037	5,06±0,049	7,15±0,102	7,4±0,219
Достоверность различий между группами	1,4	4,0	4,8	1,9	3,1	4,8	1,1
Отношение индексов отдельных показателей животных сравниваемых групп		0,256/0,247	0,612/0,610	0,117/0,130	0,245/0,247	0,364/0,348	0,322/0,360
Вторая размерная группа (длина тела 92—105 мм)							
Группа животных, растущих медленно	95,0±0,617	22,5±0,244	13,7±0,152	2,60±0,052	5,50±0,048	8,20±0,098	7,3±0,071
Группа животных, растущих быстро	96,2±1,17	22,0±0,141	13,4±0,124	2,80±0,046	5,30±0,049	7,83±0,078	7,6±0,066
Достоверность различий между группами	0,91	1,7	1,4	3,1	3,1	3,27	3,1
Отношение индексов		0,237/0,229	0,610/0,608	0,115/0,127	0,246/0,245	0,365/0,351	0,324/0,345

Таблица 2

Краниологические особенности степных пеструшек (*Lagurus lagurus*) в зависимости от размеров тела (Лабораторная колония)

Размерная группа (длина тела, *мм*)	Длина черепа, *мм*	Скуловая ширина, *мм*	Межглазничный промежуток, *мм*	Длина зубного ряда *мм*	Длина лицевой части, *мм*	Высота черепа, *мм*
71—75	19,7±0,213 / 0,268 (21)	12,1±0,128 / 0,614 (21)	2,6±0,059 / 0,132 (21)	4,9±0,047 / 0,249 (21)	6,8±0,111 / 0,345 (21)	7,0±0,066 / 0,355 (21)
76—80	20,7±0,185 / 0,264 (29)	12,6±0,092 / 0,608 (29)	2,6±0,033 / 0,125 (29)	5,0±0,054 / 0,241 (29)	7,4±0,087 / 0,357 (29)	7,1±0,070 / 0,343 (29)
81—85	21,4±0,215 / 0,256 (29)	13,0±0,133 / 0,607 (29)	2,6±0,031 / 0,121 (29)	5,2±0,058 / 0,242 (29)	7,7±0,111 / 0,360 (29)	7,2±0,055 / 0,336 (29)
86—90	21,5±0,134 / 0,243 (43)	13,2±0,110 / 0,613 (41)	2,6±0,026 / 0,120 (43)	5,3±0,039 / 0,246 (43)	7,7±0,071 / 0,357 (43)	7,2±0,055 / 0,335 (41)
91—95	22,2±0,148 / 0,237 (42)	13,5±0,107 / 0,607 (39)	2,7±0,032 / 0,121 (41)	5,4±0,043 / 0,243 (42)	8,0±0,063 / 0,360 (42)	7,4±0,041 / 0,333 (37)
96—100	22,5±0,153 / 0,228 (26)	13,8±0,133 / 0,613 (25)	2,7±0,046 / 0,120 (26)	5,4±0,051 / 0,240 (26)	8,1±0,097 / 0,360 (26)	7,5±0,082 / 0,333 (24)
101—105	22,9±0,135 / 0,221 (17)	14,1±0,152 / 0,616 (17)	2,7±0,057 / 0,117 (17)	5,5±0,065 / 0,240 (17)	8,3±0,096 / 0,362 (17)	7,5±0,062 / 0,327 (17)
106—114	24,0±0,290 / 0,221 (9)	14,8±0,183 / 0,617 (9)	2,7±0,048 / 0,112 (9)	5,8±0,090 / 0,241 (9)	9,0±0,097 / 0,375 (9)	7,7±0,108 / 0,320 (8)

Примечание. В числителе—абсолютное значение признака в *мм*, в знаменателе—индекс; в скобках—число обследованных особей.

То, что отдельные признаки животных рассматриваемых нами групп в известной степени определяются их возрастом — несомненно, но данные говорят и о самостоятельном влиянии скорости роста. Этот вывод подтверждается следующими наблюдениями.

Даже из очень большого материала (в нашем виварии ежегодно проходит через различные эксперименты несколько тысяч особей разных видов грызунов) трудно подобрать группу животных, которая при строго одинаковых размерах тела и одинаковом возрасте обладала бы разной скоростью роста.

После тщательного отбора нам удалось подобрать 26 таких особей. В группе с длиной тела 86—95 *мм* у медленно растущих особей в возрасте 100—123 дней индекс высоты черепа оказался в среднем 0,322 ± ± 0,003, у быстро растущих — 0,336 ± 0,003 (достоверность различий — 3,55). В группе с длиной тела 91—100 *мм* и в возрасте 96—123 дня соответственные величины равны: 0,318 ± 0,004 и 0,322 ± 0,003 (достоверность различий — 2,86).

Эти данные показывают, что даже наиболее выраженный возрастной признак (высота черепа) изменяется в зависимости от скорости роста и независимо от возраста.

О самостоятельном значении скорости роста в формировании пропорций черепа свидетельствуют и данные табл. 1 и 2. Различия между быстро и медленно растущими животными первой размерной группы в индексе высоты черепа (0,322 и 0,360), несмотря на одинаковые размеры и сопоставимый возраст, больше, чем между находящимися еще в периоде юношеского роста *juvenis* (длина тела 65—70 *мм*) и самыми крупными и старыми особями с длиной тела, превышающей 100 *мм*.

Анализ материала привел к заключению, что скорость роста в первый период жизни накладывает неизгладимый отпечаток на конституцию взрослых и старых животных. Изучение этой закономерности могло быть проведено путем изучения частной корреляции между размерами животных в возрасте 1 месяца и развитием его черепа.

Метод частного коррелирования позволяет устранить влияние какого-либо фактора на связь других двух по формуле

$$r_{123} = \frac{r_{12} - r_{13}\, r_{23}}{\sqrt{(1 - r_{13}^2)(1 - r_{23}^2)}},$$

где 1, 2, 3 — соответственные переменные.

Если взять 3 переменные величины (в нашем случае — скорость роста животного, его размеры и размеры черепа) и определить корреляции между каждой парой переменных, то появляется возможность исключить одну из них (в данном случае — размеры животного, так как их связь с размерами черепа твердо установлена) и тем самым определить корреляцию двух других переменных, которая соответствует совокупности, отобранной так, что эта третья переменная оставалась бы константной.

Применив метод частного коррелирования мы определили связь между скоростью роста в первый период жизни (выраженный в весе тела в возрасте 1 месяца) и относительной длиной черепа (индекс черепа). Были получены следующие коэффициенты корреляции (r — коэффициент корреляции, p — уровень существенности корреляции).

Степная пеструшка . . . . . r = — 0,97 ± 0,06; p > 0,01
Узкочерепная полевка (северный подвид) r = — 0,370 ± 0,157; p > 0,05
Узкочерепная полевка (южный подвид) . . r = — 0,08 (нет корреляции)
Полевка Миддендорфа . . . . . r = — 0,67 ± 0,09; p > 0,01

Как видно, у трех форм, выращенных в нашем виварии установлена отчетливая отрицательная корреляция между весом тела в первый месяц жизни (скоростью роста) и размерами черепа. Отсутствие корреляции у южного подвида узкочерепной полевки, вероятно, связано с какими-то науршениями в развитии, отразившимися и на закономерностях их роста[1].

При наличии большого материала, допускающего разбивку животных на группы, можно анализировать связь скорости роста животных с отдельными признаками путем вычисления соответствующих коэффициентов общей корреляции в пределах отдельных размерных групп.

Так, например, у *M. gregalis major* коэффициент корреляции между весом тела в первый месяц жизни и длиной лицевой части у животных первой размерной группы (длина тела 80—90 *мм*) = —0,41 ± 0,2 (достоверность 1,84), второй группы (90—100 *мм*) = —0,65 ± 0,14 (достоверность 4,6) и третьей группы (110—120 *мм*) = —0,59 ± 0,27 (достоверность 2,2).

Совокупность приведенных данных показывает, что зависимость пропорций тела и черепа животных от скорости роста находит себе разнообразное экспериментальное подтверждение и проявляется у всех изученных в этом отношении видов.

Изучение зависимости пропорций тела животных от скорости их роста в природных условиях

По понятным причинам изучение интересующей нас закономерности в природных условиях возможно только на видах, методика определения возраста которых хорошо разработана. Поэтому в качестве объекта исследования была выбрана ондатра. Для определения ее возраста мы использовали разработанную в нашей лаборатории В. С. Смирновым (Смирнов и Шварц, 1958) простую и достаточно точную методику.

Осенью 1955 г. в Лебяжьевском ондатровом хозяйстве (Курганская область) была отловлена серия молодых ондатр текущего года рождения, которые были разбиты на 2 размерные группы. (По техническим причинам в качестве показателя размеров был использован вес тушки без шкурки и кишечника[2]).

Внутри отдельных размерных групп животные были разбиты на возрастные группы. Возраст ондатр оценивался по высоте коронки и длине корня зубов. Чем ниже коронка и длиннее корень, тем старше животное. Достоверность этой методики была проверена нами ранее на очень большом материале, и полная надежность ее была доказана.

Очевидно, что для находящихся в периоде роста животных установление их размеров и возраста создает надежные предпосылки для суждения о скорости их роста: при одинаковых размерах животные старшего возраста растут медленнее, младшего — быстрее. Это дает возможность представить наш материал в форме таблицы, принципиально аналогичной тем, которые отражали результаты лабораторных исследований (табл. 3).

Анализ данных табл. 3 показывает, что по двум краниологическим показателям (длина диастемы и скуловая ширина) и по размерам

---

[1] В нашем виварии, в годы, когда проводились описанные эксперименты, южные узкочерепные полевки «шли» хуже других форм. Несколько раз наблюдалось прекращение их размножения и повышенная смертность.

[2] Это представляло особые удобства в связи с тем, что в данном случае мы не ограничивались изучением пропорций черепа, а попытались также установить зависимость между скоростью роста животных и весом их внутренних органов.

Таблица 3

Зависимость морфологических особенностей ондатр от скорости роста

Группировки по размерам	Группировки по скорости роста	Вес тушки, г	Высота коронки, мм	Кондибазальная длина черепа, мм	Скуловая ширина, мм	Длина диастемы, мм	Вес сердца, г	Вес печени, г	Вес почки, г
Первая весовая группа	Растут быстро	396±7,24 (6)	9,9±0,490 (6)	—	33,1 (4)	19,1±0,277 (6)	2,86±0,154 (6)	21,5±1,05 (6)	2,48±0,539 (6)
	Растут медленно	404±4,82 (21)	8,3±0,129 (20)	57,1±0,226 (9)	34,4±0,177 (21)	20,0±0,247 (21)	2,43±0,091 (21)	21,1±1,32 (19)	2,09±0,115 (21)
	Растут очень медленно	402±5,23 (8)	6,9±0,175 (8)	58,7±0,495 (5)	35,7±0,349 (7)	20,3±0,291 (8)	2,30±0,120 (8)	16,31±1,51 (8)	1,82±0,148 (8)
Вторая весовая группа	Растут быстро	437±6,3 (7)	9,3±0,270 (7)	—	34,1±0,523 (6)	19,6±0,237 (7)	2,98±0,163 (7)	25,3±1,92 (7)	2,63±0,249 (7)
	Растут медленно	444±2,98 (21)	8,5±0,112 (21)	58,8±0,426 (9)	35,3±0,171 (19)	20,4±0,406 (21)	2,58±0,100 (19)	21,9±1,01 (21)	2,45±0,228 (21)
	Растут очень медленно	452±3,17 (8)	7,1±0,354 (8)	58,8±0,556 (5)	35,7±0,226 (7)	20,9±0,268 (8)	2,48±0,189 (8)	17,11±0,90 (8)	2,10±0,125 (8)

внутренних органов (сердце, печень, почки) быстро растущие животные отчетливо отличаются от медленно растущих. При этом необходимо обратить внимание, что группа растущих медленно представлена в нашем материале несколько более крупными животными, размеры их органов меньше, чем у растущих быстро, что значительно увеличивает надежность выводов.

Таким образом, результаты полевых и лабораторных наблюдений принципиально совпадают: скорость роста определяет морфологические различия между животными одинаковых размеров и сопоставимого возраста. Это совпадение идет, однако, и дальше: особенности животных, характеризующихся определенной скоростью роста, в природе и в эксперименте совпадают. В обоих случаях быстро растущие животные отличаются меньшей скуловой шириной и более короткой лицевой частью черепа.

Заслуживает также внимания полное совпадение результатов наших исследований с полученными позднее экспериментальными данными (Widdowson a. Mc Cance, 1960), показавшими, что ускорение скорости роста влечет за собой относительное увеличение размеров сердца.

Закономерности роста животных и проблемы экологии и внутривидовой систематики

Приведенные материалы позволяют заключить, что пропорции тела и черепа животных в значительной степени определяются скоростью их роста. Это приводит к совершенно закономерным морфологическим различиям между медленно и быстро растущими

животными одинаковых размеров. Скорость роста формирует фенотип животного.

Сопоставление результатов этой работы с изучением морфологических различий между генерациями грызунов (Шварц, Копеин, Покровский, 1960) показывает, что эта закономерность отчетливо проявляется и в природных условиях. Каково ее возможное значение для практики исследовательской работы в области экологии и систематики?

Знание скорости роста животных представляет для эколога чрезвычайный интерес, поскольку свидетельствует об условиях, в которых проходило их развитие. Возможность использования морфологических особенностей животных для оценки условий их предшествующей жизни может иметь серьезное значение в разнообразных экологических исследованиях. Не меньшую важность представляет отмеченная закономерность и для внутривидовой систематики.

Теоретический анализ работ, проведенных в этом направлении в последние десятилетия, приводит многих исследователей к пессимистическому заключению о том, что современная внутривидовая систематика занимается по существу наименованием форм неизвестного значения, не оценивая их роли ни в процессе освоения видом пространства, ни в эволюционном развитии вида. Сводка соответствующих данных в последнее время дана Пименталом (Pimental, 1959). Знание законов, управляющих развитием определенного фенотипа животного, создает предпосылки для оценки генетических различий между сравниваемыми формами. Эта мысль может быть хорошо проиллюстрирована на примере аллометрии.

Две формы отличаются размерами и рядом особенностей, касающихся пропорций тела и черепа. Если эти особенности соответствуют характерным для данного вида закономерностям соотносительного роста частей тела, то это означает, что различия между сравниваемыми формами сводятся к различиям в размерах, а прочие их особенности должны рассматриваться как производные. Более того, если будет доказано, что различия в размерах между подвидами являются прямым следствием условий их существования и не проявляются при содержании животных в неволе, то и другие их различия, в том числе и такие существенные для внутривидовой систематики, как пропорции тела и черепа, следует рассматривать как различия фенотипические, наследственно не обусловленные. Таким образом, создается предпосылка для оценки генетических различий между подвидами без проведения очень сложных и не всегда возможных генетических экспериментов. В этом случае характеристика подвида перестает быть формальной, она становится средством познания эволюции вида и путей освоения им арены жизни.

То же самое в принципе справедливо и в отношении закономерностей, устанавливающих связь между особенностями животных и скоростью их роста. Проанализируем под этим углом зрения два примера.

Microtus gregalis major и *M. g. gregalis* отличаются друг от друга размерами тела и скоростью роста. Эти различия сохраняются и при содержании животных в неволе, они наследственно закреплены, а не являются простой реакцией на специфические условия среды (Шварц, Копеин, Покровский, 1960). Сопоставление краниологических особенностей этих форм показывает, что, за исключением большей межглазничной ширины, *M. g. major* не обладает никакими особенностями, свойственными быстро растущим узкочерепным полевкам. Несмотря на то, что изменение скорости роста тела в пределах подвидов влечет за собой четкое изменение в пропорциях черепа, различия между подвидами

этой закономерности не подчиняются. В этом плане особенно показательно, что, хотя в пределах подвида *M. g. major* относительная длина черепа и длина лицевой части связана со скоростью роста отчетливой обратной корреляцией (см. § 2), быстро растущая форма (*M. g. major*) по этим признакам от медленно растущей формы (*M. g. gregalis*) не отличается. Это значит, что сравниваемые формы отличаются не только скоростью роста, но и закономерностями, управляющими формированием характерной конституции животных. Наше понимание существа различий между изучаемыми подвидами в данном случае существенно углубляется.

Другой пример также иллюстрирует возможность использования интересующей нас закономерности для анализа морфологических различий между географическими формами вида.

Изучение географической изменчивости двух видов рода *Clethrionomys* показало, что у взрослых красных полевок (*C. rutilus*) точно одинаковых размеров (от 96,0 ± 0,76 до 98,5 ± 1,93 *мм*) кондилобазальная длина черепа не подвержена географической изменчивости на всем огромном пространстве лесного Урала от 57 до 66° с. ш. (подробнее об этом см. статью Большакова и Шварца в настоящем сборнике). Средняя кондилобазальная длина черепа обследованных популяций на всем указанном пространстве паразительно константна, она колеблется от 23,3 ± 0,16 до 23,6 ± 0,14 *мм*, а относительная длина от 0,240 до 0,244 Однако в южной тундре и лесотундре красные полевки отличаются значительно меньшими размерами черепа (кондилобазальная длина — 22,9 ± 0,14 *мм*, индекс черепа 0,235). Отсюда можно заключить, что на Крайнем Севере красные полевки, подобно многим другим видам грызунов, отличаются быстрым ростом (Шварц, 1959), в соответствии с этим и череп у этой формы относительно меньше. И в этом случае учет закономерностей влияния скорости роста на морфологические особенности животных позволил подойти к пониманию отличий сравниваемых форм, а не ограничиваться простой их констатацией.

Можно надеяться, что дальнейшее изучение зависимости морфологических особенностей животных от скорости их роста будет содействовать более глубокому анализу различий между географическими формами и правильной оценке их роли в процессе эволюции вида, что, в конечном итоге, и является целью подвидовой систематики.

ЛИТЕРАТУРА

Никитин В. Н. Периодическое калорийно-недостаточное питание и процессы онтогенеза. Ж. общ. биологии, т. XXII, вып. 2, 1961.

Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Micromammalia*) к условиям существования в Субарктике. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию», тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

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

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методик исследования роста. Сб. «Рост животных», М.—Л., Биомедгиз, 1935.

Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка. Там же.

Huxley J. S. Further work in heterogenic growth, Biol. Zbl. Bd. 47, 1927.

Huxley J. S. Growth gradients and the development of animal form. Nature p. 563, 1929.

Pimental R. A. Mendelian infraspecific divergence levels and their analysis. System. Zool., v. 8, No. 3, 1959.

Widdowson E. M. and Mc Cance R. A. Some effects af accelarating growth. I. General somatic developement. II (Dickerson J. W. and Widdowson E. M.) Skeletal developement. Proc. of the Royal Society, ser. B, vol. 152, No. 947, 1960.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

А. В. ПОКРОВСКИЙ, В. С. СМИРНОВ, С. С. ШВАРЦ

КОЛОРИМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ ГРЫЗУНОВ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Окраска — один из основных диагностических признаков, используемых при анализе внутривидовой изменчивости млекопитающих. Ее изучение позволило установить многие важные закономерности видообразования.

Однако полноценное использование даных, характеризующих изменчивость окраски различных видов, в значительной степени сдерживается несовершенством методики оценки цветовых различий между сравниваемыми формами. Особенности окраски оцениваются чисто субъективно, что, естественно, всегда оставляет место для сомнений в реальности описываемых различий и не дает возможности оценить их существенность в количественном выражении.

В связи с этим мы поставили перед собой задачу разработать объективную методику оценки окраски млекопитающих и, пользуясь этой методикой, изучить различные аспекты внутривидовой изменчивости окраски животных, обращая особое внимание на закономерности наследования особенностей окраски при скрещивании резко выраженных подвидов. При этом, помимо прочего, мы надеялись подойти к решению ряда вопросов, связанных с познанием природы так называемых гибридных популяций, изучение которых представляет исключительный интерес для зоогеографии и систематики.

Материалом для настоящей работы послужили два подвида узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis* и *M. g. major*) и их помеси, разводимые в виварии нашей лаборатории с 1957 г.

От *M. g. gregalis* было получено 112 пометов, изучено 5 поколений, родившихся и выросших в неволе зверьков. От *M. g. major* получено 143 помета, принадлежащих 6 поколениям. С 1958 г. начались опыты по метизации подвидов. К настоящему времени получено и изучено 112 помесных пометов. Для колориметрического изучения использовано 122 шкурки *M. g. gregalis*, 149 *M. g. major* и 228 гибридных. Поскольку биология этих форм и общие результаты исследований по их метизации описаны нами ранее (Шварц, Копеин, Покровский, 1959), в настоящей статье мы останавливаемся исключительно на изучении изменчивости их окраски.

КОЛОРИМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОКРАСКИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Особенности окраски — признак, по которому изучаемые подвиды отличаются, пожалуй, с наибольшей отчетливостью. Для *M. g. gregalis* характерна окраска «... относительно буровато-серая с налетом черноты и ясной палево-желтоватой рябью (Огнев, 1950), у *M. g. major* «... окраска летнего спинного меха с взрослых экземпляров довольно светлая желтовато-палево-серая» (там же).

Изучение шкурок животных, как добытых в природе, так и выращенных в виварии, показывает, что в пределах каждого из подвидов наблюдается значительное варьирование в окраске, не сглаживающее, однако, существующих между ними различий. Эти различия полностью сохраняются и при длительном разведении животных в неволе в течение ряда поколений. Помесные животные занимают по своей окраске промежуточное положение. Для того чтобы составить себе точное представление о пределах варьирования окраски, об ее изменении при смене условий существования животных и, наконец, для оценки окраски помесных животных, простое описание окраски при любой степени ее детализации и привлечении стандартных таблиц цветов оказывается недостаточным.

Для описания окраса волосяного покрова того или иного животного обычно пользуются шкалой цветов, по которой подбирают цвет, наиболее всего соответствующий окраске шкурки. Для анализа изменчивости окраски статистическим методом такое определение не годится, так как показатель цвета должен быть выражен количественно. Необходим метод, если и не более точный, то, во всяком случае, более объективный и дающий результаты определения в количественном выражении. Нами предлагается метод, позволяющий выразить яркость и оттенок шкурок количественно. Мы надеемся, что разработанная нами методика определения окраски может найти себе применение в различных зоологических исследованиях, и поэтому останавливаемся на ней с необходимой детализацией.

Шкурки изучаемых полевок отличаются от чисто белого эталона (баритовой пластинки) прежде всего тем, что они отражают не весь падающий на них свет, а лишь небольшую часть его; значительную часть света они поглощают. Степень отражения света от изучаемого объекта может быть выражена «белизной» шкурки — показателем, указывающим, сколько процентов падающего на шкурку света отражается.

Вместе с тем, шкурки имеют еще и цветовой оттенок. Не все лучи видимого спектра отражаются от них в равной степени. Красные и оранжевые тона отражаются в большей степени, чем зеленые и синие, поэтому общий цвет шкурок красновато-охристый.

Для всякого окрашенного тела может быть получена спектральная характеристика, показывающая, как меняется коэффициент отражения в зависимости от длины волны падающего на исследуемый объект света. Однако спектральные характеристики неудобны для статистической обработки, так как они имеют переменные значения, меняющиеся по всей длине видимого спектра, тогда как цветовую характеристику исследуемого объекта желательно выразить возможно меньшим числом показателей, например, двумя: показателем белизны и показателем оттенка.

Как уже говорилось, охристые тона отражаются шкурками в несколько большей степени, чем синие и зеленые. Спектральная характеристика может быть получена путем измерения коэффициента отражения в монохроматическом свете, длина волны которого меняется плавно

или дискретно в пределах видимой части спектра от самой длинной до самой короткой. В качестве примера можно привести спектральную характеристику мутанта узкочерепной полевки (по 8 участкам видимого спектра, табл. 1).

Таблица 1

Спектральная характеристика шкурки мутанта узкочерепной полевки

Длина волны, *ммк*	400—450	440—490	480—510	520—540	560—590	610—640	650—700	>700	Белизна
Коэффициент отражения	8,9	11,3	14,3	18,4	26,7	31,0	36,3	47,2	24,2

Из этой таблицы видно, что по мере уменьшения длины волны коэффициент отражения равномерно снижается. В этом случае можно говорить о более высоком коэффициенте отражения в красной части спектра, по сравнению с коэффициентом отражения в белом свете. Величину первого из этих коэффициентов, выраженную в процентах от величины второго (белизны), мы и принимаем в качестве показателя оттенка данной шкурки. Для рассматриваемой здесь шкурки этот показатель («показатель оттенка») составит 150%, если в качестве коэффициента отражения в красной части спектра взять коэффициент для длины волны в 690 *ммк*. Это означает, что отражение в красной части спектра у этой шкурки в 1,5 раза выше, чем в среднем по всей длине видимого спектра.

Дневной свет, воспринимаемый глазом как белый, представляет смесь всех цветов, всех длин волн от 390 до 750 *ммк*. Однако белый свет может быть получен смешением всего лишь четырех, трех или двух лучей монохроматического света, если будет определенным образом подобрана длина волны и интнсивность этих лучей. Так, белый свет может быть получен смешением красного, зеленого и синего участков спектра. При таком трехцветном освещении спектральная характеристика будет состоять из трех коэффициентов отражения: для красного, зеленого и синего света. Эта характеристика не может претендовать на полноту, ибо она не показывает, каково отражение оранжевой, желтой, голубой и фиолетовой частей спектра, но для сходно окрашенных объектов, особенно если основной тон окраски близок одному из трех составляющих цветов, вполне допустимо сравнивать полученные результаты.

Белый цвет, составленный из трех составляющих, может быть получен смешением и не монохроматических лучей, а трех соответствующих полос спектра, например, полосы с длинами волн от 400 до 500 *ммк*, от 500 до 600 и от 600 *ммк* и больше. Получить такие полосы спектра можно, пропуская белый свет через синий, зеленый и красный фильтры, пропускающие эти участки спектра. Если коэффициенты отражения получать, пропуская свет последовательно через каждый из таких фильтров, будет получена спектральная характеристика, состоящая из трех коэффициентов. Иными словами, будет установлено, в какой мере отражается от исследуемого объекта каждая из взятых полос спектра, а поскольку эти три цвета в сумме дают белый, среднее арифметическое из их трех показателей даст средний коэффициент отражения для белого цвета (белизну).

Принципиально безразлично, будет ли на объект падать свет, пропущенный через светофильтр, а затем будет определяться степень отражения его от объекта по сравнению с эталоном белого цвета, помещенным в этот же пучок света, или и объект и эталон будут помещены в белый свет, а рассматриваться оба будут через светофильтр. Техни-

чески же этот вариант измерительного прибора удобнее для изготовления, поэтому мы в дальнейшем будем иметь в виду прибор, работающий по второму принципу.

Для снятия цветовой характеристики волосяного покрова полевок мы использовали универсальный фотометр ФМ, предназначенный для измерения белизны и окраски светорассеивающих образцов [1].

В основу устройства прибора положен принцип уравнивания двух световых потоков путем изменения одного из них с помощью диафрагмы с переменным отверстием. Два пучка света, от исследуемого объекта и эталона, направляются оптической системой прибора в глаз наблюдателя, который видит поле зрения в форме круга, разделенного на две половины, имеющие различную яркость. Перекрывая диафрагмой световой пучок, отраженный от эталона, добиваются уравнения яркостей обоих полей. Отношение площади отверстия диафрагмы при данном ее раскрытии к площади отверстия при полном раскрытии пропорционально отношению яркостей объекта и эталона, т. е. является коэффициентом отражения этого объекта.

Определение коэффициента отражения проводится с каждым из трех светофильтров. Среднее арифметическое из этих трех различающихся по величине результатов является показателем белизны. Отношение коэффициента отражения с красным фильтром к белизне является показателем красного оттенка объекта, и, выраженное в процентах, показывает, насколько больше (или меньше) отражается от объекта красный свет по сравнению с белым. Таким образом, посредством колориметрирования мы получаем количественную характеристику исследуемого объекта по двум показателям. Между двумя шкурками, одинаковыми по этим показателям, может оказаться заметная для глаза разница в оттенке, если пигменты в них способны поглощать не одни и те же, а смежные участки спектра, но для анализа варьирования цвета и интенсивности окраски шкурок этой незаметной в приборе разницей можно пренебречь.

Уравнивание яркостей обоих полей наступает на каком-то определенном отрезке шкалы прибора. При любом положении индекса отсчетного барабана в пределах этого отрезка для глаза световые пучки кажутся выровненными. Поэтому, чтобы получить среднее значение этого отрезка, необходимо произвести несколько повторных измерений и найти среднее арифметическое. Способ закладки исследуемой шкурки, состояние волосяного покрова, его взъерошенность или, наоборот, приглаженность могут также привести к отклонению обоих искомых показателей от их истинного значения. Ошибки могут возникать и в результате незначительных неправильностей в расположении волос на исследуемом участке, поэтому следует брать для измерения возможно бо́льшую площадь равномерно окрашенной хребтовой части шкурки.

Полученные таким способом показатели, выраженные количественно, могут быть подвергнуты статистической обработке, а также нанесены на график, где наглядно обнаруживается распределение точек, образование групп точек, соответствующих индивидуальной изменчивости в пределах изучаемой группы животных.

Показатели отдельных особей наносятся на график, где по оси ординат откладывается показатель оттенка, а по оси абсцисс — белизна. Многоугольник, описанный линиями, соединяющими крайние точки,

---

[1] Этот принцип колориметрической оценки цвета шкурок был впервые предложен Семнером еще в 1927 г. (B. Sumner, Journal of Mammalogy, vol. 8, 1927). Однако его метод не получил распространения из-за неудобства пользования результатами анализов.

дает наглядное представление о пределах варьирования окраски шкурок животных сравниваемых групп. При этом и те шкурки, окраска которых при глазомерной их оценке казалась отличающейся от окраски основной массы особей, не исключались из пробы. Это создает дополнительную уверенность в том, что представленные графики правильно отражают пределы варьирования окраски сравниваемых форм.

По каждому из показателей вычисляется среднее (M) и средняя ошибка (m). Это дает возможность оценить достоверность различий между сравниваемыми группами по формуле:

$$\frac{M_1 - M_2}{m_1^2 + m_2^2}.$$

Различие считается достоверным в том случае, когда

$$\frac{M_1 - M_2}{m_1^2 + m_2^2} \geqslant 9.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Индивидуальная изменчивость. Несмотря на довольно значительное варьирование окраски обеих форм из природных популяций, оно не намного превышает пределы варьирования других морфологических признаков, применяемых обычно в подвидовой диагностике. Коэффи-

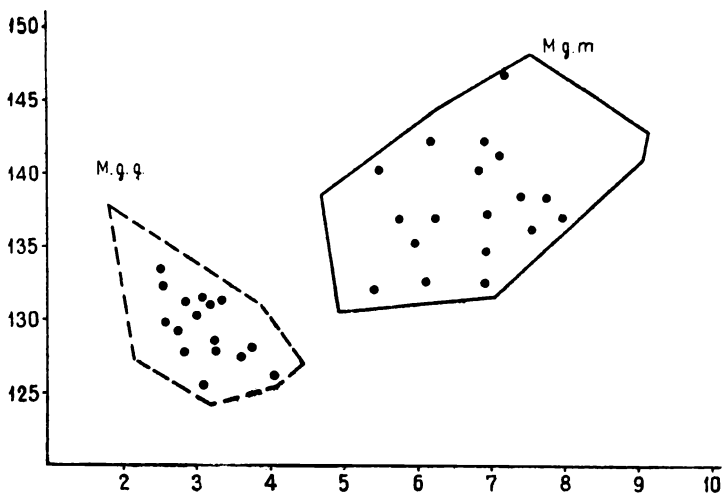


Рис. 1. Колориметрическая характеристика окраски *M. g. gregalis* и *M. g. major* (природная популяция).

циент вариации показателя оттенка у *M. g. major* равен 3,48%, белизны — 14,6, у *M. g. gregalis* соответственно 2,93 и 19,8%. Для животных, выращенных в виварии, соответствующие показатели равны 3,7 и 16,40% для *M. g. major*, 2,07 и 19,39% для *M. g. gregalis*. Представление о размахе изменчивости окраски в пределах других обследованных нами групп животных (различные типы помесей) дает табл. 2. Ее подробный анализ будет дан ниже.

Окраска исходных форм и ее изменение при разведении животных в неволе. Представленный график (рис. 1) показывает, что различия в окраске сравниваемых подвидов очень значительны и безусловно достоверны; между ними наблюдается хиатус по окраске.

Таблица 2

Колориметрическая характеристика исходных форм и помесей различных поколений

Группы животных	Белизна	C_v белизны	Показатель оттенка	C_v показателя оттенка
Microtus gregalis major (природная популяция) (M. g. m.) n = 25	6,71±0,20	14,9	138,1±0,94	3,4
M. g. gregalis (природная популяция) (M. g. g.) n = 25	3,3±0,13	19,7	129,3±0,74	2,9
M. g. major (лабораторная колония) (P) n = 124	7,0±0,13	16,4	139,8±0,46	3,7
M. g. gregalis (лабораторная колония) (P^1) n = 97	4,1±0,08	19,4	125,9±0,26	2,1
F_1 ($P \times P^1$) n=34	5,9±0,18	18,0	129,7±0,72	3,2
F_1^1 ($P^1 \times P$) n=42	5,7±0,19	20,5	131,4±0,74	3,6
F_2 ($F_1 \times F_1$) n=27	6,1±0,25	21,1	129,5±0,74	3,0
F_2^1 ($F_1^1 \times F_1^1$) n=19	7,4±0,34	19,9	129,4±0,88	3,0
F_2^2 ($F_1^1 \times F_1$) n=17	5,3±0,25	19,2	130±1,18	2,9
FR_1 ($F_1 \times P$) — 1-й баккросс на *M g. m.* n=8	6,8±0,47	19,5	135±0,97	2,0
FR_2 ($FR_1 \times P$) — 2-й баккросс на *M. g. m.* n=33	8,2±0,26	18,3	134,1±0,66	2,8
FR_1^1 ($F_1 \times P^1$) — 1-й баккросс на *M. g. g.* n=27	4,8±0,18	20,0	125,7±0,89	3,7
FR_2^1 ($FR_1^1 \times P^1$) — 2-й баккросс на *M. g. g.* n=17	5,7±0,41	29,9	127,4±0,80	2,5
FR_3^1 ($FR_2^1 \times P^1$) — 3-й баккросс на *M. g. g.* n=4	4,2		123,4	—

Эти различия полностью сохраняются и при содержании животных в виварии во вполне идентичных условиях, несмотря на происходящие изменения окраски (рис. 2). Последнее обстоятельство очень важно. Отличия в окраске *M. g. gregalis* из природных популяций и из вивария достоверны как по белизне, так и по показателю оттенка. Более того, большая часть животных, родившихся и выращенных в виварии, по своей окраске выходит за пределы варьирования их в природе. Аналогичные отличия у *M. g. major* выражены менее резко, они статистически недостоверны, но в их существовании вряд ли можно сомневаться.

Анализ рис. 2 показывает, таким образом, что под влиянием изменений условий существования происходит изменение окраски сравниваемых форм, выходящее за рамки варьирования окраски животных из

природных популяций. Однако полученный материал не дает основания утверждать, что в сравниваемых подвидах эти изменения происходят в одном направлении и связаны с одинаково длительным воздействием измененных условий. Сближения окраски животных двух подвидов, несмотря на их разведение в течение четырех поколений в одинаковых условиях, не произошло, а направление констатируемых изменений делает его маловероятным и в будущем.

Окраска помесей. Окраска помесей занимает промежуточное между исходными формами положение (рис. 3, 4). Это касается как первого, так и последующего поколения.

На этом замечании стоит остановиться особо. Как указано в табл. 2 и рис. 3, нами проведено 3 варианта разведения помесей «в себе»

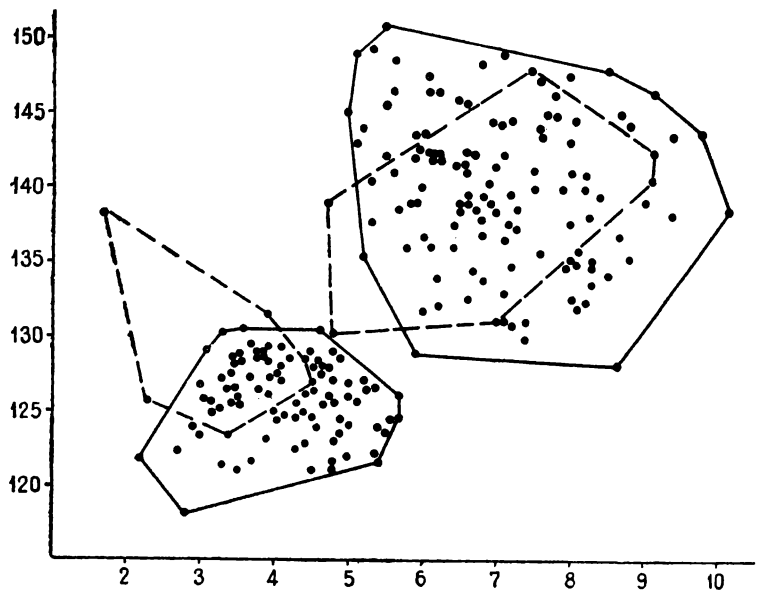


Рис. 2. Колориметрическая характеристика окраски *M. g. gregalis* и *M. g. major* (лабораторная колония).

(разведение помесей, полученных от самки *M. g. major* и самца *M. g. gregalis*, от самки *M. g. gregalis* и самца *M. g. major* и разведение помесей, полученных в результате скрещивания этих двух вариантов — F_2, F_2^1, F_2^2).

Рассмотрение представленных графиков (рис. 5) показывает, что помеси второго поколения представляют собой столь же четко характеризуемую группу, как и F_1 и чистокровные подвиды. Это доказывается не только низкими коэффициентами вариации F_2 (коэффициент вариации показателя оттенка у F_2 всех вариантов даже ниже, чем у F_1 и чистокровных животных), но и компактностью, с которой ложатся на график признаки отдельных особей. Несмотря на то, что нами изучено свыше 60 помесей второго поколения, типичных «средних» особей исходных форм среди них не было. Никаких признаков расщепления на представленных графиках установить не удалось.

Мы отчетливо понимаем, что это заключение находится в кажущемся противоречии с практикой животноводов, указывающей на крайнюю изменчивость помесей при разведении их «в себе». Очевидно, что в данном случае проявляется унифицирующее влияние среды, в силу

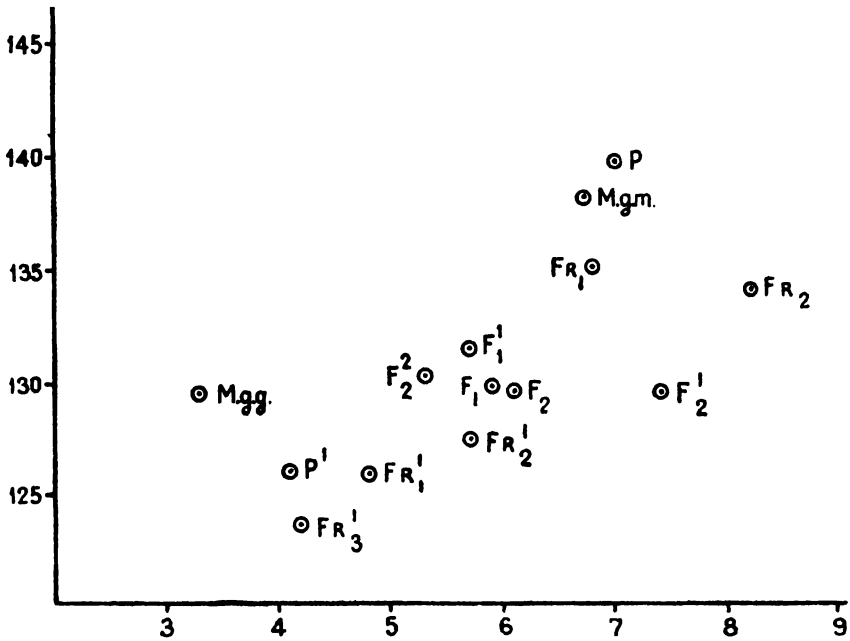


Рис. 3. Колориметрическая характеристика различных групп животных (обозначения — см. табл. 2). Указаны средние значения белизны и показателя оттенка.

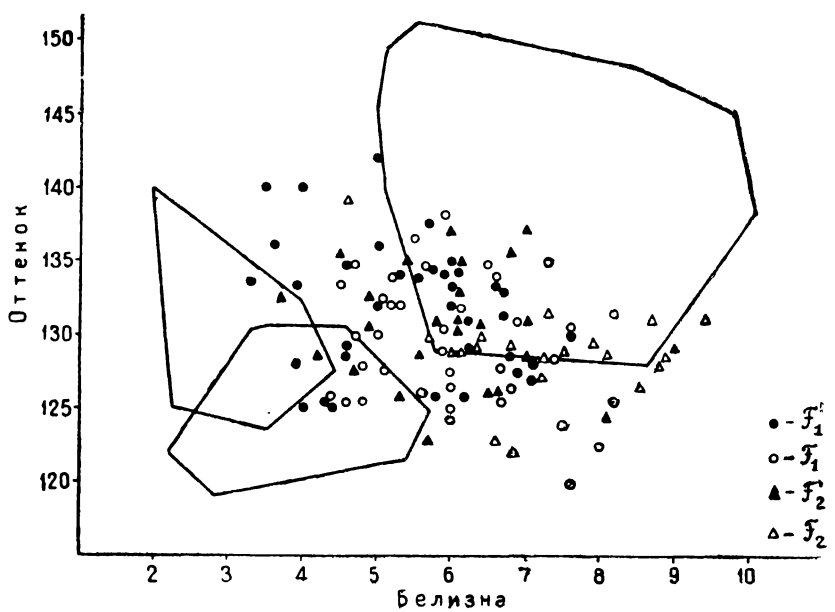


Рис. 4. Колориметрическая характеристика окраски помесей.

которого генотипически различные особи представляют собой фенотипически единую группу.

Мы не ставим перед собой задачу дать генетический анализ этого явления (генетическая природа подвидов слишком сложна, а наш материал недостаточен), однако сам констатируемый факт заслуживает внимания зоологов. Он показывает, что исключительная изменчивость гибридных популяций (наряду с типичными особями исходных форм имеются все переходы между ними) должна быть связана с постоянным притоком чистокровных особей.

Если же предположить, что на каком-то участке ареала вида произошло смешение двух подвидов, а в дальнейшем их приток прекратился, то в силу неизбирательного скрещивания (предполагать обратное у нас нет никаких оснований) гибридная популяция очень скоро будет состоять из одних помесей, кровность которых будет постепенно выравниваться. Как будет показано ниже, значительное фенотипическое сближение помесей с исходными формами происходит лишь в результате третьего поглотительного скрещивания, чего в природных смешанных популяциях ожидать крайне трудно.

Поэтому описанная в литературе пестрота гибридных популяций не может быть объяснена без признания обязательного притока чистокровных особей извне. Важность этого вывода мы попытаемся отметить позднее.

Особи, полученные в результате обратного скрещивания, приближаются по своей окраске к одной из родительских форм, но не становятся тождественными ей. 3-й баккросс приближается к исходной форме. Однако эта закономерность наблюдалась не во всех вариантах скрещивания. При скрещивании F_1 с *M. g. gregalis* возникали животные, приближающиеся к *M. g. gregalis* (рис. 5, FR_1^1). Однако при их скрещивании с исходной формой (2-й баккросс) были получены животные, которые по белизне сильно отличались от *M. g.gregalis* (рис. 5, FR_2^1). То же наблюдалось и при обратном скрещивании на *M. g. major*. 2-й баккросс (рис. 5, FR_2) отличался по белизне от исходной формы больше, чем первый (рис. 5, FR_1). В большинстве случаев F_1 гибридов очень близок к F_2. Но при скрещивании (♀ *M. g. gregalis* × ♂ *M. g. major*) × × (♀*M. g. gregalis* × ♂ *M. g. major*) были получены животные, которые опять-таки очень сильно отличались от родителей по белизне.

Что потомство при скрещивании различных рас во второй генерации может быть очень многообразным и что животные, полученные в результате 2-го баккросса, могут сильнее отличаться от исходных форм, чем животные от 1-го баккросса, известно из животноводческой практики. («Может оказаться, что помесь, несущая $^3/_4$ крови улучшающей породы, будет по своим наследственным свойствам стоять ближе к улучшающей породе, чем помесь $^7/_8$ кровности и т. д.» (Борисенко, 1957). Поэтому приведенные данные сами по себе не могут считаться неожиданными. Однако направление наблюдающихся отклонений в окраске очень примечательно.

Рассматривая график, на котором нанесены средние значения характеристики окраски изученных групп животных, (см. рис. 3) легко заметить, что все помесные группы располагаются вправо от исходных форм. Как указывалось, окраска *M. g. gregalis* изменяется в неволе в сторону большей белизны. В том же направлении изменяется и окраска различных групп помесей. Так как различия между сравниваемыми группами статистически достоверны и одинаково направлены, они не могут быть приписаны случайности.

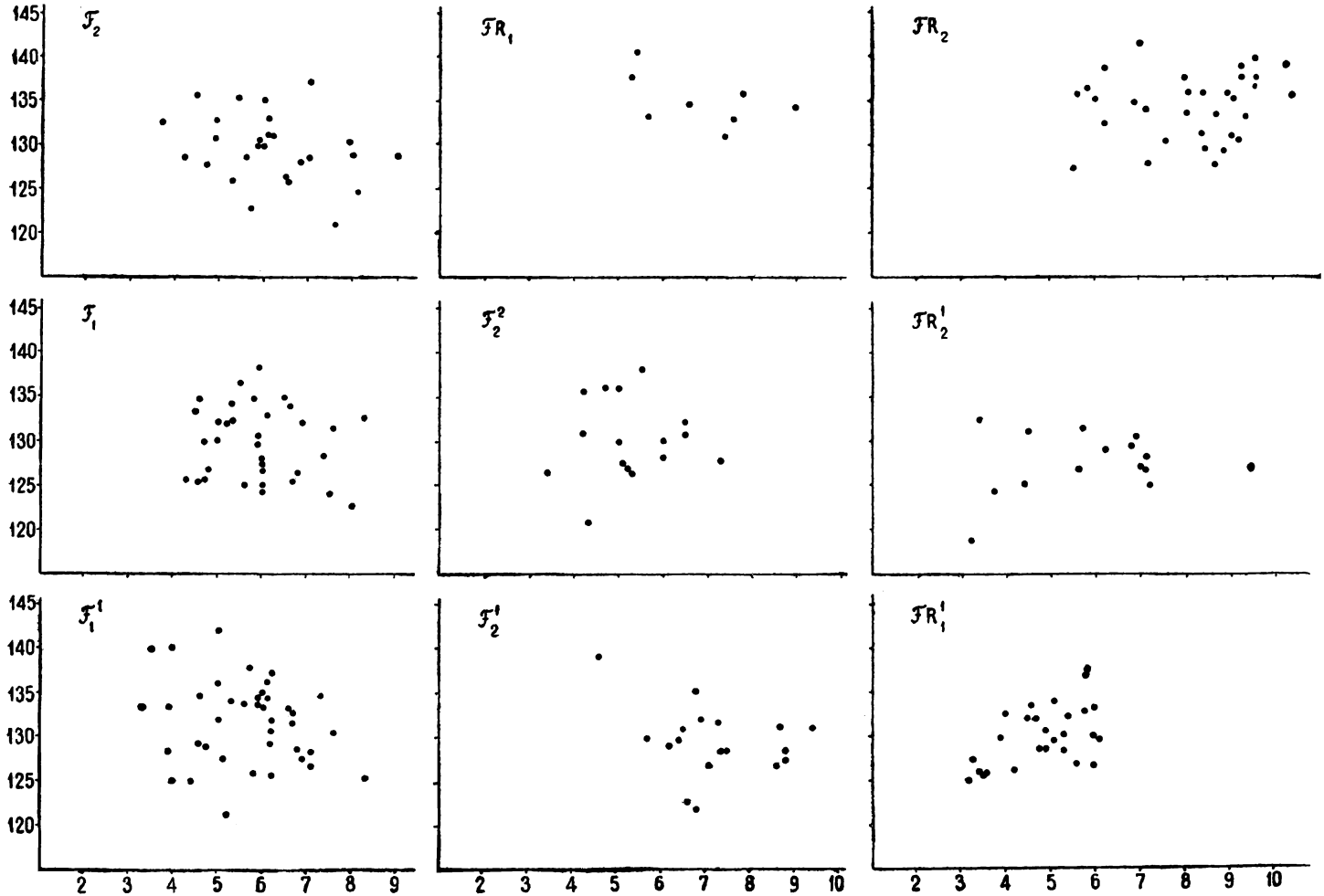


Рис. 5. Колориметрическая характеристика окраски каждой из групп помесей.

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ

Представленные данные мы рассматриваем прежде всего как материал к изучению природы гибридных популяций. Основание к столь широкой постановке вопроса мы видим в том, что исследований, посвященных экспериментальному изучению внутривидовой метизации, до настоящего времени насчитываются единицы, а изучение помесей между резко различными подвидами, насколько нам известно, вообще не проводилось. С другой стороны, примененная нами методика позволяет дать точную количественную характеристику отдельных групп животных по важнейшему в подвидовой диагностике признаку — окраске. Это дает возможность объективно оценить достоверность различий между помесями различных вариантов и исходными формами. Использование этих данных для анализа природных явлений кажется естественным. Поскольку от правильного решения проблемы гибридных популяций во многом зависит правильная оценка сравнительной истории роли расселения вида и ныне действующих факторов среды в процессе формообразования, мы позволим себе остановиться на анализе этого вопроса с некоторой подробностью.

Новые условия (условия лабораторного содержания) вызывают посветление окраски. Эти изменения проявляются только у одного из изученных подвидов, но проявляются настолько отчетливо, что в реальности отмеченных изменений сомневаться не приходится. Это значит что реактивность различных подвидов на одинаковые условия среды может быть различной, что в данном случае и проявляется.

Однако помеси обычно оказываются особенно чувствительными к изменению внешних условий. Помимо известных в этом отношении выводов из практики разведения домашних животных, об этом свидетельствуют и некоторые специальные эксперименты, показавшие, что под влиянием определенных условий развития удавалось приблизить гетерозигот к доминантному родителю или, наоборот, отдалить от него (Рокицкий, 1937). Очевидно, что в рассматриваемом случае мы имеем дело с проявлением этой закономерности. Мы еще раз отмечаем, что все отклонения от ожидаемого фенотипа различных групп животных идут в одном направлении — в сторону посветления. Особенно резко это проявляется у помесей, полученных в результате различных вариантов поглотительного скрещивания.

Выражаясь несколько метафорически, наблюдаемые явления можно описать так. В результате поглотительного скрещивания происходит «генотипическое потемнение» (в неких «стандартных» условиях животные должны были бы быть темнее, но их чувствительность к воздействию внешних факторов повышается и фенотипически они светлеют). Лишь дальнейшее прилитие крови темнее окрашенного подвида приводит к определенному соответствию генотипических и фенотипических особенностей животных: потомки третьего поглотительного скрещивания уже очень близки к чистокровным. Такое толкование полученных данных находится в хорошем соответствии с одним из основных выводов современной генетики: «Степень фенотипического изменения зависит от двух факторов: степени изменения внешних условий и реакции организма. Эта реакция определяется генотипом, причем... различные генотипы реагируют на одно и то же изменение среды по-разному» (Вагнер и Митчелл, 1957, стр. 293).

Наши наблюдения, проведенные только на одном виде и с учетом только одного комплекса признаков, нельзя, конечно, распространять на все аналогичные случаи. Однако они указывают на необходимость

крайней осторожности при суждении о генотипическом сходстве животных сходного фенотипа из природных популяций. На основании приведенных исследований можно полагать, что на стыках ареалов двух подвидов помеси могут оказаться почти неотличимыми от одного из подвидов не в силу доминирования его признаков, а в результате направленного воздействия среды. Их фенотипические особенности могут не соответствовать их особенностям генотипическим. Это может создать совершенно ложное представление о роли отдельных исходных форм в формировании гибридных популяций.

Как уже указывалось, варьирование окраски в помесных пометах незначительно. Несмотря на это, отдельные помесные животные неотличимы от чистокровных животных. Из этого можно сделать важный в практическом и теоретическом отношении вывод: в чистокровной популяции в природе всегда могут быть встречены животные, неотличимые от помесей по таким признакам, по которым сравниваемые подвиды отличаются наиболее отчетливо. С другой стороны, при анализе природы гибридных популяций большое значение имеет правильное представление о скорости поглощения признаков одной из исходных форм. Поскольку *M. g. major* и *M. g. gregalis* — подвиды очень резко дифференцированные, мы имеем основания утверждать, что 4—5 поглотительных скрещиваний приводят к практически полному экстерьерному сходству помесных животных с поглощающим подвидом.

Как известно, гибридные зоны, или зоны интерградации, подразделяются на первичные и вторичные. Удачное определение этих понятий дано Майром (1947); «Большинство систематиков говорит об интерградации, когда два подвида постепенно сливаются друг с другом. Они обнаруживают, что между двумя подвидами помещается ряд промежуточных популяций, которые полностью соединяют две крайние популяции и которые изменчивы не более, чем другие соседствующие популяции. В другом случае мы наблюдаем в гибридной зоне очень резкую смену одной комбинации признаков (подвид «a») другой комбинацией (подвид «b«) и в области перехода встречается популяция, которая чрезвычайно изменчива. В такой гибридной популяции можно встретить индивидуумов, которые неотличимы от подвида «a», других, похожих на «b», в то время как большинство особей носит промежуточный характер (в различных комбинациях признаков)».

Попытаемся составить представление о возможном значении приведенных в настоящей работе данных для анализа природы этих важнейших для систематики и зоогеографии явлений.

Наши данные показывают, что в любой чистокровной популяции морфологически и географически резко обособленного подвида могут быть встречены особи, фенотипически не отличающиеся от помесей. Происходящее под влиянием внешних условий изменение признаков подвида приводит к тому, что в двух генотипически идентичных популяциях количество особей, фенотипически тождественных помесям, будет различным.

Из 64 исследованных нами помесных особей 15 входят в диапазон изменчивости *M. g. gregalis,* выращенных в виварии, и лишь 4 — в диапазон изменчивости *M. g. gregalis* из Курганской области. Это значит, что в определенных условиях среды фенотипическая характеристика подвида может претерпевать изменения, создающие впечатление метизации. Если это проявляется при сравнении двух столь резко различных подвидов, как *M. g. gregalis* и *M. g. major,* между которыми по рассматриваемому признаку наблюдается хиатус, то законно полагать, что при сравнении подвидов, которые отличаются между собой лишь

«в среднем» (на сериях), эта закономерность проявляется очень резко. Нам кажется, что представленный материал можно трактовать как доказательство принципиальной возможности существования популяций, наличие в которых «промежуточных» особей является результатом прямого влияния среды, а не метизации.

На основании сказанного следует признать необоснованным введение в определенные понятия «первичная зона интерградации» процесса скрещивания, как это делает, например, Кэйн (1958, стр. 111), взгляды которого на проблему вида пользуются большой популярностью: «Если две формы встречаются в какой-либо области и между ними обнаружена плавная интерградация (первичная гибридизация), то нет оснований считать их чем-то большим, чем местными отклонениями одного и того же вида», и дальше: «Интерградация или *скрещиваемость*, в определении Майра, относится, конечно, к первичной интерградации или гибридизации» (курсив наш. — Авторы).

Возникновение зон первичной интерградации следует рассматривать как проявление географической изменчивости вида в связи с изменением внешней среды. Естественно, что возможность метизации и в этом случае не исключается, но она не является сущностью и причиной возникновения первичных зон интерградации. Теоретический анализ этого явления был нами дан ранее (Шварц, 1959).

Что касается зон вторичной интерградации, то в их гибридном происхождении нет основания сомневаться. Загадка гибридных зон заключается в их относительной стабильности.

Анализируя особенности гибридной зоны, образовавшейся на стыке ареалов черной и серой вороны, Майр (1957) пишет: «Наиболее интересная черта этих гибридных зон заключается в их относительной стабильности. Ширина зоны в случае *Corvus* составляет от 75 до 100 *км*. Нет никаких данных, что она существенно увеличилась за последние 5000 лет. Даже если, допустить, что взрослые птицы из года в год гнездуют на одном и том же дереве и что молодые поселяются не дальше, чем за 500 *м* от места своего рождения (что находится вполне в пределах вероятного минимума), то гибридная зона покрывала бы в настоящее время всю Европу. Мейзе полагает, что гибриды могли иметь пониженную жизнеспособность и это объяснение было принято Гексли (1939, 1940) и Добржанским, так как, по-видимому, возможной альтернативы нет. До сих пор нет данных, что это допущение верно; гнезда, исследованные в гибридной зоне, содержали нормальное число птенцов. Возможно также, что в этом случае имеет место избирательное спаривание, но относительно этого опять-таки нет положительных доказательств» (стр. 403) ...«Итог этим данным можно подвести, констатируя, что до сих пор еще не обнаружено достаточных причин, объясняющих узость многих давно существующих гибридных зон, за исключением возможной пониженной жизнеспособности гибридов» (стр. 404). Представленные в этой статье материалы дают возможность подойти к иному решению этого, действительно, очень интересного вопроса. Поскольку признаки поглощаемого подвида даже в «нейтральной» среде практически исчезают после 3—4-поглотительного скрещивания, то можно полагать, что в среде, типичной для поглощающего подвида, они будут исчезать еще быстрее. Об этом говорят приведенные данные, характеризующие фенотипическую изменчивость животных, полученных в результате поглотительных скрещиваний. Поэтому расселение гибридных животных не может привести к расширению гибридной зоны, так как в пределах ареала чистокровной популяции (или популяции с резким численным преобладанием определенного

подвида) их признаки будут поглощены. Поэтому стабильность гибридных зон говорит только об относительной стабильности ареалов исходных подвидов. Такое объяснение не противоречит наблюдениям и экспериментальным данным и не требует привлечения ничем не обоснованных предположений о пониженной жизнеспособности помесей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Колориметрическая оценка цветовых отличий млекопитающих позволяет дать вполне объективную характеристику окраски сравниваемых форм и оценить достоверность констатируемых различий в количественных терминах. Разработанная методика проста и может быть использована при любых исследованиях, связанных с изучением окраски млекопитающих.

2. Индивидуальная изменчивость окраски в целом не превышает изменчивости других используемых при диагностике млекопитающих морфологогических признаков. Изменчивость показателя оттенка соизмерима с изменчивостью наиболее стабильных морфологических признаков (коэффициент вариации 2—3%).

3. Установлены достоверные различия в окраске двух подвидов узкочерепной полевки *M. g. gregalis* и *M. g. major,* которые сохраняются и при разведении их в неволе:

4. Изменчивость помесей не только первого, но и последующих поколений от изменчивости исходных форм не существенно отличается. Никаких признаков расщепления при разведении помесей в себе констатировать не удалось. Авторы склонны видеть в этом унифицирующее влияние среды на фенотипические особенности животных, которое сглаживает их генотипические различия. Приводятся данные, показывающие, что этот процесс усиливается вследствие повышенной чувствительности помесей к изменению внешних условий.

5. В неволе изменение окраски всех обследованных групп животных идет в сторону ее посветления. Особенно значительное посветление наблюдается у помесей второго поколения и животных, полученных в результате различных вариантов поглотительных скрещиваний.

6. Общий анализ приведенных материалов показывает, что первичные зоны интерградации могут возникать в природе без вмешательства скрещивания, как реакция вида на изменение внешних условий. Вторичные зоны интерградации, несомненно, происходят в результате метизации. Их стабильность может быть объяснена быстрым поглощением признаков помесей в процессе поглотительных скрещиваний и не требует для своего объяснения признания ничем не обоснованного предположения о пониженной жизнеспособности помесных животных.

ЛИТЕРАТУРА

Борисенко Е. Я. Разведение сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, 1957.

Большаков В. Н. и С. С. Шварц. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода Clethrionomys). Статья в настоящем сборнике.

Вагнер и Митчелл. Генетика и обмен веществ. М., Изд-во иностр. лит., 1957.

Кэйн А. Вид и его эволюция. М., Изд-во иностр. лит., 1958.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., Изд-во иностр. лит., 1957.

Рокицкий П. Ф. Генетика. М., Огиз-Сельхозгиз, 1937.

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

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

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

Вып. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. Н. БОЛЬШАКОВ, С. С. ШВАРЦ

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

ВВЕДЕНИЕ

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

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

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

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

Для сравнения изученных популяций из различных точек ареалов сравниваемых видов нами использовались только вполне взрослые экземпляры (с развитыми корнями зубов), добытые практически в одно и то же время года (первая половина лета). Это привело к резкому сокращению материала, который был нами признан годным для проведения географических сравнений, но исключало возможность ошибочных заключений о различиях между популяциями за счет недо-

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

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

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

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

Для цветовой характеристики шкурки мы приняли 2 показателя: белизну и показатель оттенка. Белизна определялась как среднее значение коэффициентов отражения при работе с красным, зеленым и синим светофильтрами. Показатель оттенка — это отношение коэффициента отражения в фильтре К-2 к белизне. Эта величина говорит о преобладании в окраске животных охристо-рыжих тонов. Некоторые физические соображения, которые мы здесь считаем возможным опустить, показывают, что в совокупности эти два показателя достаточно точно характеризуют как яркость окраски, так и преобладание в ней определенного оттенка. Объективность полученных данных гарантируется точностью прибора и повторным колориметрированием отдельных шкурок.

Показатели отдельных особей наносятся на график, где по оси ординат откладывается показатель оттенка, а по оси абсцисс — белизна. Многоугольник, описанный линиями, соединяющими крайние точки, дает наглядное представление о пределах варьирования окраски шкурок животных сравниваемых групп. По каждому из показателей вычисляется среднее (M) и средняя ошибка (m). Это дает возможность оценить достоверность различий между сравниваемыми формами группами по формуле:

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

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

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

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

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

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

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СРАВНИВАЕМЫХ ВИДОВ

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

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

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

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

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

---

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

Таблица 1

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

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

Таблица 1 (*продолжение*)

Географическая изменчивость красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall.

(Взрослые экземпляры)

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

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

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

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

Географическая изменчивость рыжей полевки

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

сматриваемом случае требование большого количества точек обследования вытекает не только из общих методических положений, а из специфики географической изменчивости изученных нами животных. Рассмотрение представленных графиков делает очевидным, что в пределах сплошного ареала вида не только признаки вида не остаются неизменными, но меняется и само направление их географической изменчивости.

Эта закономерность хорошо иллюстрируется изменчивостью относительных размеров черепа красных полевок. В пределах лесостепной зоны наблюдается закономерное и довольно резко выраженное уменьшение размеров черепа с 0,253 в Оренбургской области до 0,241 в районе г. Свердловска. (В дальнейшем подобный тип изменчивости — уменьшение размеров признака с юга на север — мы будем называть условно отрицательной клинальной изменчивостью или отрицательным клином). Начиная примерно с 57°, клинальная изменчивость сменяется полной стабилизацией относительных размеров черепа: на всем громадном участке лесного Урала (от 57 до 67°, т. е. на протяжении более 1000 *км*) размеры черепа остаются совершенно неизменными. Наконец, на крайнем северном пределе ареала — в тундровой зоне наблюдается новое снижение размеров черепа. В рассмотренном случае закономерность изменчивости признака может быть описана следующей формулой: зона отрицательной клинальной изменчивости — зона стабилизации — зона отрицательной клинальной изменчивости.

Таблица 2

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

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

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

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

ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ

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

В пределах обследованного нами района популяции красной полевки четко распадаются на 3 группы: лесостепные, лесные и тундровые (напоминаем о некоторой условности этих обозначений). Группа лесных популяций интересна прежде всего тем, что на всем громадном участке ареала (более 1000 *км* в широтном направлении) ни один из важнейших диагностических признаков не подвергается клинальной изменчивости. Наши данные свидетельствуют о том, что при тщательном подборе материала удается показать полную стабильность признака на огромной территории. Это дает возможность дать сравниваемым группам популяций красной полевки четкую морфологическую характеристику.

Лесные популяции занимают участок ареала вида между 57 и 67° с. ш., отличаются крупными размерами тела (97—98 *мм*), относительно длинным хвостом (34—35% к длине тела) и короткой задней ступней (17,3—17,8% к длине тела). Относительные размеры черепа малы (23,9—24,2% от длины тела).

Тундровые популяции занимают крайние северные участки ареала вида. Отличаются крупными размерами тела (как у лесных популяций), очень коротким хвостом (30,4—30,9%), короткой ступней (как у лесных популяций). Череп очень короткий (23,5—23,8%). Окраска бледная (показатель оттенка меньше 160, белизна 6—9).

Лесостепные популяции занимают участок ареала вида между 51 и 57° с. ш. Длина тела и относительная длина хвоста меньше, чем у лесных популяций и закономерно увеличиваются к северу. Относительная длина черепа и задней ступни больше, чем у лесных популяций, и закономерно уменьшается к северу. По окраске от лесных популяций не отличаются.

Как видно, несмотря на то, что в пределах изученного нами участка ареала красной полевки наблюдается и клинальная изменчивость,

характеристика групп популяций может быть дана вполне четко, и проведение границ между этими группами не представляет затруднений. Постепенная клинальная изменчивость сменяется зоной стабилизации признака на относительно очень ограниченном пространстве (порядка 1—1,5 широтных градуса, а в большинстве случаев, вероятно, меньше).

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

Напрашивается вывод, что конкретный облик отдельных популяций является ответом на определенные условия внешней среды. Вряд ли можно считать чистой случайностью, что проведенные нами на основании морфологических особенностей животных границы между популяциями хорошо совпали с границами физико-географических зон (лесостепь — лесная зона — тундра).

В этой связи особый интерес представляют особенности тундровых популяций красной полевки. В пределах тундры (точнее — северной лесотундры и южной тундры) нами изучены две популяции красных полевок: с поймы р. Хадыты и поймы р. Полуя. Популяции эти не только разделены пространственно, между ними проходит Нижняя Обь — совершенно непреодолимая физическая преграда. Непосредственная генетическая связь между популяциями отсутствует. Хадытинская популяция сформировалась за счет продвинувшихся в тундру полевок, населяющих лесную зону левобережья р. Оби, полуйская — генетически связана с полевками Западной Сибири. Несмотря на это, обе популяции практически тождественны, обладают комплексом общих признаков, отчетливо различающих их от полевок «лесного» типа. При этом очень важно отметить, что граница между «тундровыми» и «лесными» красными полевками может быть проведена очень отчетливо. Полевки, добытые в пойме р. Собь (Полярный Урал) обладают всеми признаками «лесных» полевок, несмотря на то, что район их распространения выходит за северную границу лесной зоны, а развитие лесной растительности в пойме этой реки определяется локальными условиями.

Из сказанного отнюдь не следует, что границы между морфологически отличными группами популяций всегда совпадают с границами физико-географических зон. Этому ожиданию нет теоретических предпосылок, не подтверждается оно и на нашем материале: рыжие полевки северных районов лесной зоны очень резко отличаются от полевок Среднего Урала. Однако совпадения, наблюдающиеся в отдельных случаях, подчеркивают связь морфологических признаков отдельных популяций с условиями их обитания.

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

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

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

КОНКРЕТНОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СРАВНИВАЕМЫХ ВИДОВ

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 3

Географическая изменчивость сравниваемых видов

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

Табл. жение)

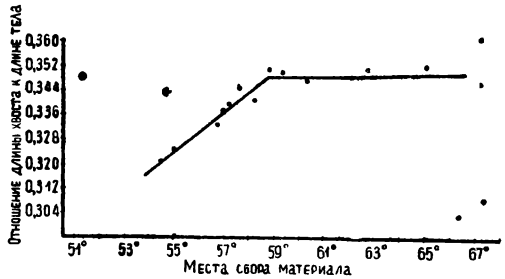
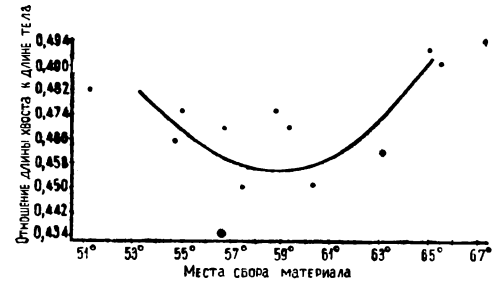
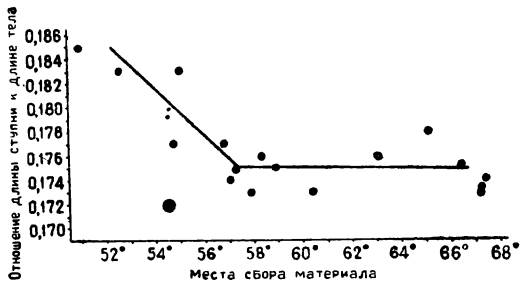
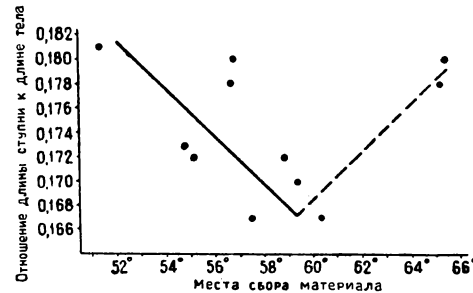
Показатели	Красная полевка	Рыжая полевка
Относительная длина хвоста	Характер изменчивости полностью соответствует изменчивости относительной длины черепа. Нарушают закономерность популяции из-под Оренбурга и Петропавловки.  Рис. 5. Географическая изменчивость относительной длины хвоста *Cl. rutilus*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

Табл. 3 (продолжение)

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

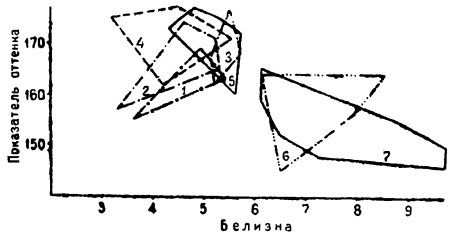


Рис. 9. Географическая изменчивость окраски красной полевки на Урале:

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

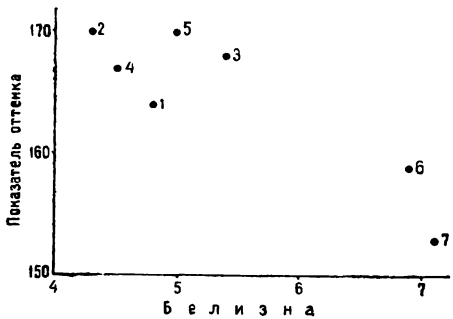


Рис. 10. Средние показатели окраски красной полевки на Урале,

(Обозначения те же, что на рис. 9).

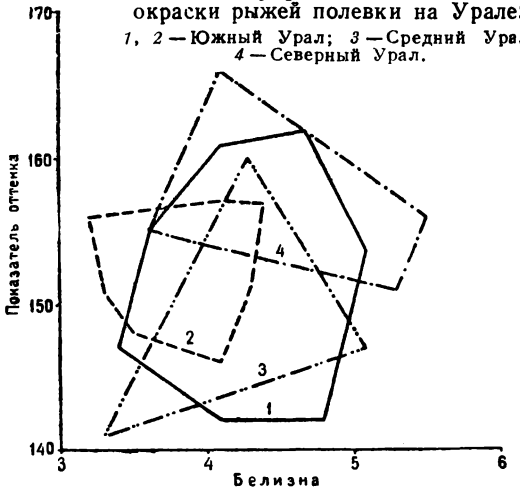


Рис. 11. Географическая изменчивость окраски рыжей полевки на Урале:

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

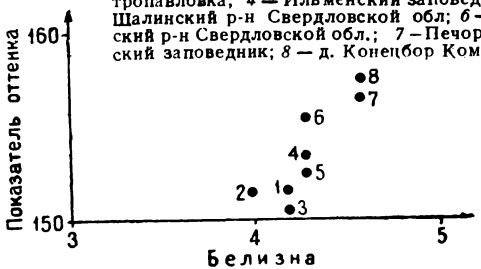


Рис. 12. Средние показатели окраски рыжей полевки на Урале.

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

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

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

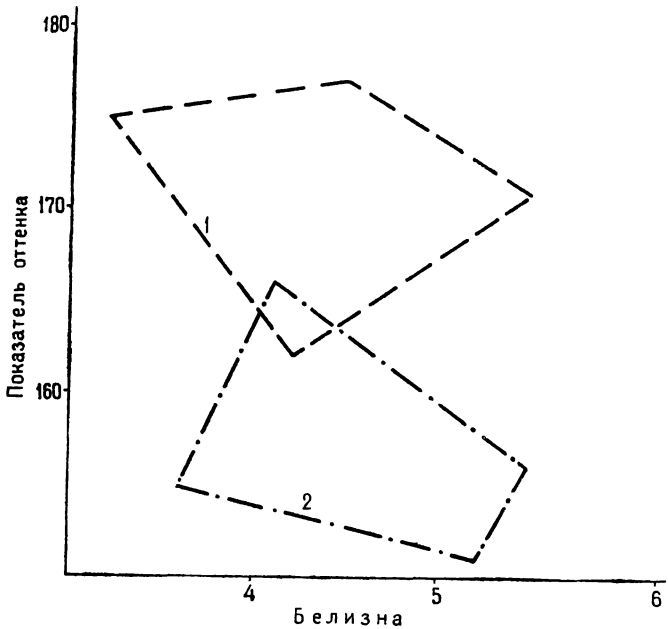


Рис. 13. Колориметрическая характеристика окраски *Cl. rutilus* (*1*), (*Cl, glareolus* (*2*) Печеро-Илычского заповедника.

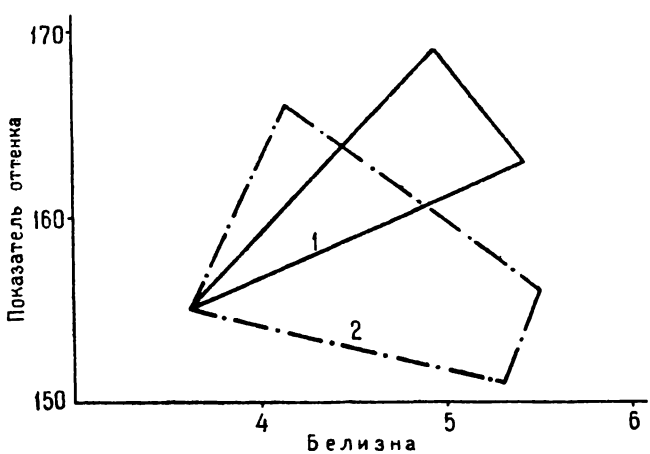


Рис. 14. Колориметрическая характеристика окраски южноуральских красных и североуральских рыжих полевок.

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

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

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

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

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИЯ ПРИЗНАКОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ЛИТЕРАТУРА

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

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

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

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

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

С. С. ШВАРЦ

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗЕМЛЕРОЕК НА КРАЙНЕМ СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

ВВЕДЕНИЕ

В течение ряда лет (1956—1960) мы проводили сбор материалов, характеризующих биологию арктической бурозубки (*Sorex arcticus*) в лесотундровой и тундровой зоне Ямала и Нижнего Приобья. В 1960 г. мы обнаружили, что еще 3 вида бурозубок (*S. araneus, S. daphaenodon, S. minutus*) и кутора (*Neomys fodiens*) заходят в пределы этого района. Полученные материалы, в сопоставлении с ранее опубликованными данными по арктической бурозубке (Шварц, 1959), позволяют оценить биологические особенности землероек на Крайнем Севере.

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ЗЕМЛЕРОЕК В ТУНДРЕ И ЛЕСОТУНДРЕ

Арктическая бурозубка — один из наиболее обычных видов млекопитающих тундры и лесотундры (Строганов, 1957; Шварц, 1959). Другие виды землероек так далеко на север не проникают.

Кутора добывалась экспедицией Гофмана на Северном Урале (по Строганову, 1957). По Флерову (1933), она обычна по водоемам Полярного урала, но в «Ляпинском крае встречается значительно чаще, чем дальше к северу». Крайняя северная точка нахождения Флеровым куторы — р. Сыня. Это дало основание И. П. Лаптеву (1958) предположить, что в зону вечной мерзлоты кутора не заходит.

Северная граница распространения обыкновенной бурозубки проводится по Северному Уралу (Строганов, 1957), крайняя северная точка находится по р. Таз примерно на 67° с. ш. Крупнозубая землеройка в Восточной Сибири заходит далеко за Полярный круг; в западной части ареала находки этого вида севернее Кондо-Сосьвинского заповедника неизвестны. Малая бурозубка различными исследователями добывалась на Ямале и Гыдане. Все перечисленные виды бурозубок и кутора обнаружены нами в пойме р. Собь, от устья до верховьев на Полярном Урале (67°10′ с. ш.). Эти находки уточняют северную границу распространения трех видов (*N. fodiens, S. daphaenodon, S. araneus*) на северо-западном участке их ареалов и показывают, что все они заходят в зону вечной мерзлоты и местами их поселения достигают здесь весьма высокой плотности. При помощи 25 ловчих сосудов нами на двух небольших водоемах было в течение 20 дней отловлено 2 куторы, 42 обыкновенных бурозубки, 23 крупно-

зубых и 2 малых. Численность обыкновенной бурозубки оказалась вполне соизмеримой с численностью этого вида в средних широтах.

Для всех указанных видов обследованный район с полным правом можно рассматривать крайним северным пределом их распространения; биологические особенности обследованных популяций характеризуют биологические особенности землероек на Крайнем Севере.

О ДИАГНОСТИКЕ СЕВЕРНЫХ ВИДОВ БУРОЗУБОК

Как известно, до настоящего времени нет единой точки зрения на систематику землероек. Н. А. Бобринский и А. П. Кузякин (1944) признают реальность только 6 палеарктических видов бурозубок. Эта точка зрения была принята Эллерманом и Моррисон-Скоттом (Ellerman and Morrison-Scott, 1951). С другой стороны, Строганов (1957) принимает для Советского Союза 14 видов рода *Sorex* и отстаивает видовую самостоятельность всех рассматриваемых в этой работе форм.

Поскольку таксономия бурозубок в настоящее время является едва ли не самым слабым звеном в систематике млекопитающих, любая работа по землеройкам требует первоначального обоснования взглядов автора на объем видов в пределах этой группы. Мы уже имели возможность отметить реальность вида *S. arcticus* (Шварц, 1959). Теперь нам представляется целесообразным привести доказательства в пользу реальности *S. daphaenodon* и сделать несколько замечаний по диагностике этого вида.

Табл. 1 показывает, что сеголетки крупнозубой землеройки по размерам лишь немногим превышают *S. arcticus*, а сеголетки обыкновен-

Морфологические особен

Вид	Возрастная группа	Вес, *г*	Длина тела, *мм*	Длина задней ступни, *мм*	Длина хвоста, *мм*
Sorex araneus	Перезимовавшие	10,44±0,092 (n=9)	76,6±0,096 (n=9)	12,4±0,120 (n=10)	38,8±0,096 (n=10)
	Размножающиеся сеголетки (самки)	10,7±0,457 (n=4)	72,5±1,93 (n=4)	12,3±0,225 (n=4)	41,7±0,25 (n=4)
	Сеголетки	7,17±0,138 (n=24)	64,3—0,64 (n=24)	12,3±0,128 (n=24)	42,5±0,598 (n=24)
S. araneus tomensis (Строганов, 1957)	—	—	65,0—87,0 (M=73,0)	12,0—13,4 (M=12,7)	35—50 (M=42)
Sorex daphaenodon	Перезимовавшие	8,32±0,621 (n=8)	66,3±1,975 (n=8)	11,9±0,115 (n=8)	34,7±1,00 (n=8)
	Сеголетки	5,26±0,176 (n=11)	59,2±0,477 (n=10)	11,5±0,139 (n=11)	34,9±0,986 (n=11)
	Размножающиеся сеголетки (самки)	—	65,0	11,5	36,2
S. d. sealoni (Строганов, 1957)	—	—	54,0—60,6 (M=58,0)	12,0—12,8 (M=12,5)	35,0—39,4 (M=36,0)
Sorex arcticus	1957	—	57,7±0,818 (n=16)	11,4±0,223 (n=16)	36,2±0,6 (n=16)
	1958	—	—	11,0±0,068 (n=15)	34,7±0,574 (n=15)
Sorex minutus	—	—	49,3±0,88 (n=9)	10,0±0,069 (n=9)	36,3—0,71 (n=9)

ной бурозубки от *S. daphaenodon* по размерам не отличаются. Однако сочетание размеров с возрастом животных дает первый ориентир для определения отдельных видов. В равном возрасте обыкновенная бурозубка больше крупнозубой, а крупнозубая больше арктической.

Изучение зубной системы сравниваемых видов показало, что крупнозубая землеройка безошибочно диагностируется по строению последнего верхнего предкоренного (P_m^4) С. У. Строганов был, видимо, совершенно прав, когда утверждал, что, в отличие от прочих бурозубок, у *S. daphaenodon* гипоконус последнего предкоренного хорошо развит и интенсивно пигментирован и что этот признак даже без сравнительного материала позволяет распознавать вид.

Если учитывать возраст животных, то крупнозубая бурозубка может быть безошибочно отделена от обыкновенной и по величине черепа (как показывает табл. 1, кондилобазольная длина черепа обыкновенной бурозубки значительно больше). От *S. araneus* крупнозубая землеройка отличается также рядом существенных краниометрических особенностей, хорошо отражаемых в приведенной таблице.

Нельзя не отметить, что все просмотренные нами черепа землероек, которые по краниометрическим особенностям диагностировались как *S. daphaenodon*, имели характерное для этого вида строение последнего премоляра.

Все это заставляет признать безусловную реальность вида *S. daphaenodon* и отметить, что его правильная диагностика не представляет особых затруднений даже по одним краниологическим признакам.

Таблица 1

ности замлероек Ямала

Кондилобазальная длина черепа, *мм*	Ширина черепа, *мм*	Высота, мм	Ширина межглазничного промежутка, *мм*	Расстояние между предглазничными отверстиями, *мм*	Длина верхнего ряда зубов, *мм*
19,3±0,096 (n=7) 19,35 (n=2)	9,45±0,102 (n=8) 9,45 (n=2)	5,68±0,071 (n=8) 5,90 (n=2)	3,6±0,036 (n=10) 3,63±0,05 (n=4)	2,55±0,040 (n=11) 2,50±0,036 (n=4)	8,4±0,091 (n=10) 8,8±0,1 (n=4)
19,3±0,083 (n=20) 18,7—19,8 (M=19,4)	9,2±0,064 (n=20) 8,8—10,2 (M=9,6)	6,1±0,06 (n=21) 5,4—6,4 (M=5,8)	3,5±0,023 (n=24) 3,5—4,2 (M=3,9)	2,4±0,024 (n=24) 2,5—3,2 (M=3,0)	8,5±0,48 (n=22) 8,5—9,9 (M=9,0)
18,2±0,182 (n=6) 18,3±0,123 (n=10) 18,65	9,2±0,209 (n=6) 9,1±0,085 (n=10) 9,3	5,8±0,166 (n=6) 6,16±0,099 (n=9) 6,3	3,6±0,096 (n=8) 3,66±0,072 (n=11) 3,7	2,4±0,050 (n=8) 2,38±0,040 (n=11) 2,3	8,0±0,125 (n=8) 8,2±0,073 (n=10) —
17,8—18,7 (M=18,2)	9,0—9,5 (M=9,2)	5,6—6,2 (M=5,9)	— —	2,5—2,7 (M=2,6)	8,0—8,6 (M=8,3)
17,5±0,114 (n=20) 17,6±0,065 (n=15) 15,6±0,154 (n=9)	8,5±0,066 (n=19) 8,7±0,072 (n=15) 7,2±0,116 (n=9)	5,6±0,078 (n=20) 5,6±0,075 (n=15) 4,8±0,122 (n=9)	3,2±0,028 (n=20) 3,2±0,035 (n=15) 2,5±0,02 (n=9)	2,2±0,026 (n=20) 2,2±0,006 (n=15) 1,9±0,02 (n=9)	7,4±0,084 (n=20) 7,4±0,07 (n=15)

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБСЛЕДУЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Сопоставление наших материалов, характеризующих морфологические особенности полярных популяций *S. araneus* и *S. daphaenodon*, с данными С. У. Строганова (1957) показывает, что особенности обследуемых популяций землероек хорошо укладываются в диагнозы западносибирских подвидов: *S. araneus tomensis* и *S. d. scaloni*.

Полезно подчеркнуть, что все изученные нами виды представлены на Крайнем Севере крупными формами. Однако, так как С. У. Строганов в достаточной степени не учитывал изменений их морфологических особенностей с возрастом, и представил свой материал в биометрически необработанном виде, у нас нет возможности судить о том, насколько различия в размерах сравниваемых форм существенны. Создается впечатление, что северные популяции выделяются относительно короткой ступней. Поскольку эта особенность соответствует известному правилу Аллена, она заслуживает внимания.

У всех видов неполовозрелые сеголетки мельче перезимовавших, но краниологически отличаются от них только большей высотой черепа.

Как известно, северные популяции самых различных групп животных отличаются от более южных крупными размерами ряда внутренних органов, связанными с поддержанием обмена веществ на высоком уровне (Hesse, 1921; Rensch, 1943; Шварц, 1959, 1960 и др.).

Проведенное нами ранее исследование (Шварц, 1959) показало, что тундровые популяции *S. arcticus* по своим интерьерным особенностям от южных землероек существенно не отличаются. Здесь мы имеем возможность провести аналогичное сопоставление уже по 4 видам.

Табл. 2 показывает, что крайние северные популяции землероек не отличаются от южных размерами почек. Поскольку вес почек очень

Таблица 2

Интерьерные особенности землероек Ямала
(Для сравнения приводятся данные, полученные нами ранее в Курганской области)

Вид	Возрастная группа	Индекс органов, ‰		
		сердце	печень	почка
S. araneus	Перезимовавшие	10,6±0,732	68,1±3,98	8,2±0,326
	Сеголетки	11,8±0,105	64,0±1,7	10,02±0,252
	Размножающиеся сеголетки (самки)	8,6±0,460	74,0±10,3	8,0±0,61
S. araneus	Курганская область	9,65	60,3	10,2
S. daphaenodon	Перезимовавшие	12,9±0,733	65,9±4,04	8,0±0,65
	Сеголетки	13,1±0,44	60,7±2,92	8,88±0,246
	Размножающиеся сеголетки (самки)	11,9	66,9	7,7
S. arcticus (сеголетки)	1957	14,5±0,72	55,6±3,13	9,65±0,454
	1958	14,1±0,62	73,47±3,45	9,48±0,454
S. minutus	Сеголетки	15,6±0,59	64,6±4,98	10,6±0,245

чутко реагирует на изменение уровня обмена веществ — является масштабом обмена веществ — полученные данные показывают, что освое-

ние землеройками крайних северных районов не связано с существенным повышением уровня метаболизма. Таким образом, сделанный в нашей лаборатории на основании изучения ряда видов грызунов вывод о том, что приспособление млекопитающих к условиям Крайнего Севера не связано с повышением обмена веществ (Шварц, 1959; Ливчак, 1959) находит подтверждение и на примере землероек — группы в физиологическом отношении очень своеобразной.

Землеройки Заполярья отличаются от более южных форм несколько более крупным сердцем и печенью, что, видимо, связано с их большей активностью (увеличение сердца) и необходимостью создания в организме больших запасов быстро мобилизуемых резервных питательных веществ (увеличение содержания гликогена в печени). Здесь опять же наблюдается полная аналогия с тем, что мы имели возможность отмечать при сопоставлении приполярных и более южных популяций грызунов (Шварц, 1959).

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ И РАЗМНОЖЕНИЕ

В работе, посвященной изучению биологии *S. arcticus* на Ямале, мы отмечали, что, в отличие от популяций различных видов бурозубок из средних широт, на Крайнем Севере значительная часть самок землероек приступает к размножению в год своего рождения.

Представленные в этой главе данные (табл. 3) показывают, что в условиях Заполярья раннее половое созревание характерно для всех

Таблица 3

Возрастной состав и размножение обыкновенной и крупнозубой бурозубки (август 1960 г.)

Вид	Добыто особей	Из них		Добыто самок *ad*	Из них беременных или кормящих	Добыто самок *sen*	Из них беременных или кормящих	Добыто самцов *ad*	Из них половозрелых	Добыто самцов *sen*	Из них половозрелых
		ad	*sen*								
Крупнозубая бурозубка . .	23	15	8	8	3	2	2	7	Нет	6	6
Обыкновенная бурозубка . .	40	21	9	17	5	5	5	14	Нет	4	4

обследованных видов. Если в южных и средних широтах половозрелые сеголетки землероек — крайне редкое, исключительное явление, то в приполярных районах они составляют довольно значительный процент в популяции (около 35 для *S. daphaenodon* и 30 для *S. araneus*)[1]. Для того чтобы оценить эти данные, их полезно сопоставить с выводами работы Пуцка (Pucek, 1960), который на громадном материале (свыше 4000 особей) показал, что, как правило, половозрелые сеголетки у обыкновенной бурозубки составляют от 0,28 до 0,93% и лишь в исключительные годы 2% от общей численности сеголеток.

Половозрелые самки текущего года рождения обладают высокой плодовитостью. Среди половозрелых сеголеток обыкновенной бурозубки оказалась только одна беременная (остальные кормящие) с числом

[1] Сеголетки от перезимовавших безошибочно отличаются по степени стертости зубов.

эмбрионов — 9 (у перезимовавших самок — 9 и 9); у сеголеток крупнозубой землеройки обнаружено 5, 7 и 8 эмбрионов (у перезимовавших — 6 и 9).

ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ И СКОРОСТЬ РОСТА

Известно, что в норме рост бурозубок осенью почти или полностью прекращается и возобновляется ранней весной. Начало интенсивного весеннего роста животных совпадает с периодом их полового созревания. Оставалось неясным, имеем ли мы дело с чисто хронологическим совпадением двух событий, определяющихся общей причиной, или же одно из них определяет другое. Пуцк (Pucek, 1960) на основании изучения популяций землероек из Беловежского парка пришел к отрицанию прямой связи между скоростью полового созревания и скоростью роста.

Наши данные показывают, что половое созревание стимулирует рост животных. В табл. 1 сопоставлены морфологические особенности половозрелых и неполовозрелых сеголеток. Таблица показывает, что половозрелые сеголетки по размерам совпадают не с одновозрастными неполовозрелыми животными, а с перезимовавшими. Это явление проявляется очень отчетливо даже на малом материале и обнаруживается как у *S. araneus*, так и у *S. daphaenodon*.

Эта закономерность находит себе естественное теоретическое толкование: У многих животных наступление половой зрелости вызывает интенсификацию роста[1]. Установлено, что скачок роста вызывается анаболическими стеройдными гормонами гонад и коры надпочечника. При этом отмечено, что у самок относительно большая роль должна принадлежать надпочечнику, так как стимуляция роста эстрогенами и прогестероном выражена слабее, чем андрогенами (Comfort, 1956).

В свете этих данных большой интерес представляет сопоставление размеров надпочечников размножающихся и неразмножающихся самок сеголеток. У половозрелых самок сеголеток обыкновенной бурозубки средний вес надпочечника оказался равным 4,1 *мг* (от 3,0 до 5,5); у неполовозрелых — 2,66 (от 1,0 до 5,0). Для крупнозубой землеройки соответствующие данные равны: 2,0 (от 1,5 до 2,5) и 1,25 *мг* (от 0,5 до 3,0).

Таким образом, констатируемый факт стимуляции роста ранним половым созреванием у землероек находит себе естественное объяснение. Однако, так как у землероек в норме наблюдается длительная остановка роста, то связанное с половым созреванием ускорение роста выражено у них сильнее, чем у других животных. В данном случае половое созревание не просто ускоряет рост, а выводит организм из состояния покоя.

С другой стороны, наши данные позволяют утверждать, что весенний «скачок роста», не только у землероек, но и у грызунов — это не «реакция на весну», а процесс, связанный с половым созреванием или (у грызунов) с активизацией гонад.

Экологическое значение описываемой закономерности совершенно очевидно и в комментариях не нуждается. Нам хотелось бы осветить ее возможное значение для систематики.

Мы уже указывали, что для правильной и быстрой диагностики землероек и, тем более, при сопоставлении популяций или других внутрипопуляционных групп, необходимо учитывать возраст сравни-

---

[1] Обратное наблюдается, кажется, только у кролика (Punnett a Bailey, 1918).

ваемых животных. На основании описанных наблюдений к этому следует добавить необходимость учитывать и их генеративное состояние. Это положение хорошо иллюстрируется одним примером. Сеголетки *S. areneus* могут быть почти безошибочно отличимы по размерам от сеголеток *S. daphaenodon* (конечно, на основании материала, собранного одновременно и из одного района), но половозрелые сеголетки *S. daphaenodon* от неполовозрелых сеголеток *S. araneus* по размерам не отличаются.

ВЫВОДЫ

1. В лесотундре Полярного Урала и Ямала встречаются следующие виды сем. *Soricidae: S. araneus, S. arcticus, S. daphaenodon, S. minutus, Neomys fodiens*. Эти виды на крайнем северном пределе их распространения не образуют таксономически обособленных форм.

2. Важнейшей биологической особенностью землероек Заполярья является раннее половое созревание самок. Около одной трети самок размножается в год своего рождения.

3. Раннее половое созревание связано с интенсификацией роста молодых животных; половозрелые сеголетки по размерам приближаются к перезимовавшим животным и значительно превосходят неполовозрелых. Это обстоятельство должно учитываться как при морфологической характеристике отдельных форм, так и при диагнозе близких видов.

4. Северные популяции землероек существенными морфо-физиологическими особенностями не выделяются. Это дает основание считать, что освоение землеройками районов Крайнего Севера не связано с повышением уровня их обмена веществ.

ЛИТЕРАТУРА

Бобринский Н. А., Б. А. Кузнецов, А. П. Кузякин. Определитель млекопитающих СССР. М., Изд-во «Сов. наука», 1944.

Лаптев И. П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Изд. Томского гос. ун-та, Томск, 1958.

Ливчак Г. Б. Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию». Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири. Изв. АН СССР, сер. биол., 1933.

Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья. Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 3, 1955.

Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию». Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно Micromammalia) к условиям существования в Субарктике. Там же.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. Сб. «Проблемы флоры и фауны Урала». Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14, Свердловск, 1960.

Comfort A. The Biology of senescence. London, Rontledge and K. Paul, 1956.

Ellerman J. R. a. Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals, 1758 to 1946. London, 1951.

Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., Bd. 38, 1921.

Pucek Z. Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (Sorex L.) in the first calendar year of life. Acta teriologica, v. III, No. 12, 1960.

Punett R. C. a. Bailey P. G. B. Genetic studies in rabbits. 1. On the inheritance of weight. J. Genet., v. 8, No. 1, 1918.

Rensch B. Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung. Biologia generalis, Bd. 27, h. 11, 1943.

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

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. Н. БОЛЬШАКОВ, С. С. ШВАРЦ

К ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ *CLETHRIONOMYS RUTILUS* ИЗ СУБАРКТИЧЕСКИХ РАЙОНОВ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

Изучение географической изменчивости полевок рода *Clethrionomys* дает богатый матераил для изучения некоторых общих вопросов географической изменчивости млекопитающих (Большаков и Шварц, статья в настоящем сборнике). В этом отношении особый интерес представляет сравнение американских и палеарктических *Clethrionomys rutilus*.

Еще сравнительно недавно (Orr, 1945; Anderson, 1947 и др.) красные полевки Северной Америки описывались в качестве самостоятельных видов (*C. dawsoni, C. gapperi, C. albiventer, C. occidentalis*). Это служило известным тормозом для анализа таксономических взаимоотношений различных форм в пределах рода *Clethrionomys*. Позднее сравнительный анализ американских *Clethrionomys,* проведенный Раушем (Rausch, 1950), показал видовое единство американских и азиатских красных полевок, объединяемых видовым названием *C. rutilus*. Однако таксономический анализ различных внутривидовых форм американских *C. rutilus* проведен не был. Между тем, такой анализ может дать материал для суждения о закономерностях внутривидовой изменчивости в пределах двух изолированных, но занимающих обширный ареал групп одного вида.

По понятным причинам для сравнительного изучения наибольший интерес представляют полевки из Аляски и Северной Канады. Изучение географической изменчивости различных видов палеарктических *Clethrionomys*, проведенное нами с применением новой методики (Большаков и Шварц, статья в настоящем сборнике) и наличие небольшого материала из Северной Канады[1] позволяет нам предпринять попытку в этом направлении.

Согласно современным представлениям, красные полевки на большей части территории Аляски и из прилегающих районов Канады представлены подвидом *C. r. dawsoni*. Есть, однако, сведения, показывающие, что тундровые популяции канадских полевок отличаются от типичных *dawsoni* существенными морфологическими особенностями (Banfield, 1951). Полевки из северных районов округа Макензи (Перрирывер, 67°34′ с. ш.) получили подвидовое название *C. rutilus washburni* (Hanson, 1952). Имеющиеся в нашем распоряжении коллекции также

[1] Полевки из Канады получены нами от главного зоолога Национального музея Канады проф. А. Бэнфильда (A. W. F. Banfield). Пользуемся случаем выразить ему нашу глубокую и искреннюю признательность.

Таблица 1

Размеры тела и черепа североамериканских полевок *C. rutilus* (Округ Макензи)

Размеры тела и черепа, *мм*	*Subadultus*									M±m	*Adultus*
Длина тела	94	97	98	92	94	97	94	90	91	94±0,9	115
Длина хвоста	24	25	24	19	23	24	24	25	—	24±0,7	30
Длина ступни	20	20	20	20	19,5	20,5	20	20	19,5	20	20
Кондилобазальная длина черепа	22,7	22,8	22,9	—	22,7	22,9	22,9	23,0	22,3	22,8±0,08	24,4
Длина лицевой части	13,0	13,1	13,2	—	13,2	13,3	13,5	13,1	12,9	13,2±0,06	14,1
Длина мозговой части	9,7	9,7	9,7	—	9,5	9,6	9,4	9,9	9,4	9,6±0,06	10,3
Скуловая ширина	12,5	12,9	12,9	—	13,0	12,8	13,1	13,0	12,5	12,8±0,09	13,4
Длина зубного ряда	5,0	4,8	4,7	—	4,9	5,0	5,0	4,8	5,0	4,9±0,05	5,0
Длина диастемы	6,9	6,9	7,0	—	6,9	7,0	7,1	7,1	6,9	7,0±0,03	8,0
Высота черепа	8,7	9,0	9,2	—	8,9	8,8	8,9	9,0	8,8	8,9±0,05	8,9
Ширина межглазничного промежутка	4,0	4,1	4,1	—	4,1	4,2	3,9	4,0	4,1	4,1±0,02	4,2

представлены полевками из округа Макензи. Их морфологическая характеристика дана в табл. 1.

Материал для анализа мы представляем в форме таблицы (табл. 2). В ней указаны 11 признаков (пропорции тела и черепа) C. r. washburni по Хансону (Hanson, 1952), канадских полевок, изученных нами полевок с Камчатки и полевок из тундровых и лесотундровых районов Ямала[1]. Поскольку в нашем материале по американским полевкам преобладает группа subadultus, мы и ямальский материал представляем двумя разновозрастными группами особей.

Анализ данных табл. 2 показывает, что по большинству признаков сравниваемые популяции полевок не различаются (возможно, что существующие между ними незначительные различия не улавливаются, вследствие недостатка материала). Однако по двум важнейшим диагностическим признакам—длине хвоста и длине зубного ряда — различия между ними проявляются вполне отчетливо. При этом обнаруживается, что тундровые североамериканские полевки (по описанию *C. r. washburni,* данному автором подвида и согласно нашим измерениям) крайне близики к *C. rutilus* с Ямала и резко отличаются от камчатских полевок. Мы были лишены возможности провести аналогичные сравнения по окраске, так как в нашем распоряжении не было зимних шкурок с Камчатки, а американские полевки представлены исключительно зимними особями. Ориентироваться же при сравнениях на описания, данные к тому же

---

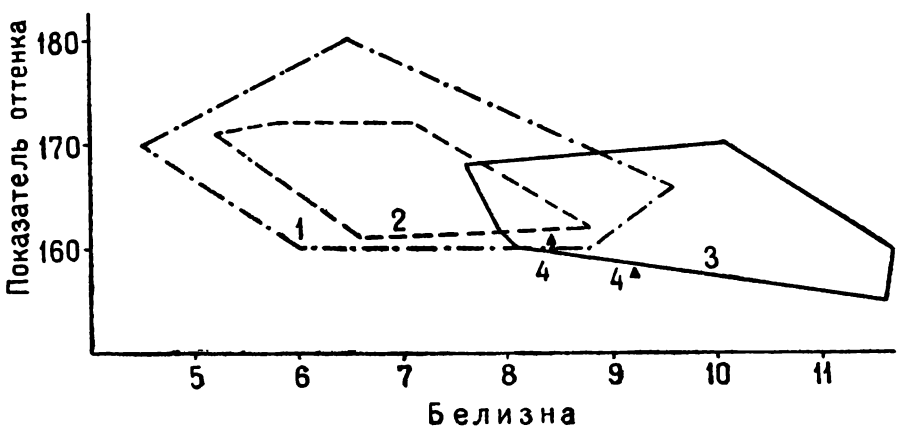
[1] Проводимая нами в настоящее время подготовительная работа, направленная к ревизии подвидовой систематики азиатских красных полевок, заставляет нас воздержаться от применения подвидовых названий к полевкам из различных районов Советского Союза. Есть основание полагать, что полевки с Ямала заслуживают выделения в самостоятельный подвид (Большаков и Шварц, статья в настоящем сборнике).

Таблица 2

Пропорции тела и черепа *C. rutilus* и североамериканских с полуостровов Ямала и Камчатки

Пропорции тела и черепа	Округ Макензи		*C. rutilus washburni* (Hanson, 1952)		П-в Ямал		П-в Камчатка
	subadultus (n=9)	adultus (n=1)	subadultus	adultus	subadultus (n=10)	adultus (n=53)	subadultus (n=7)
Длина хвоста к длине тела	0,255	0,260	0,271	0,243	0,312	0,309	0,340
Длина ступни к длине тела	0,213	0,174	0,187	0,162	0,189	0,174	0,173
Индекс черепа	0,243	0,212	0,237	0,225	0,244	0,235	0,236
Лицевая часть к мозговой	1,375	1,370	—	—	1,315	1,362	1,340
Скуловая ширина к кондилобазальной длине	0,562	0,550	—	0,600	0,555	0,567	0,564
Длина зубного ряда к кондилобазальной длине	0,215	0,205	0,212	0,208	0,213	0,209	0,198
Высота черепа к кондилобазальной длине	0,390	0,365	—	—	0,391	0,378	0,369
Диастема к кондилобазальной длине	0,307	0,328	—	—	0,300	0,303	0,324

разными авторами, мы считаем недопустимым. Сравнение окраски зимних шкурок ямальских и канадских полевок, проведенное методом колориметрирования [1], показывает, что между ними обнаруживаются чет-



Колориметрическая характеристика окраски полевок из Удмуртской АССР, п-ва Ямала, Канады и Забайкалья (зимние экземпляры).

1 — Удмуртская АССР; *2* — п-ов Ямал; *3* — Канада; *4* — Забайкалье.

кие различия. Однако, перекрывание диапазонов изменчивости окраски по белизне обнаруживается даже на сравнительно небольшом материале, а по показателю оттенка шкурки обеих форм не отличаются. Учитывая, что между многими палеарктическими подвидами *C. rutilus* наблюдается хиатус по окраске, эти различия между ямальскими и канадскими полевками нет оснований считать значительными (рисунок).

Есть еще один признак, имеющий значение в подвидовой систематике *C. rutilus* — это строение третьего верхнего коренного зуба (M^3). С. И. Огнев (1950) отмечает, что у «восточных и северо-восточных красных полевок, обитающих на Дальнем Востоке, у 90—95% особей

[1] Описание метода дано в ряде предыдущих статей и, в частности, в одной из статей настоящего сборника (Большаков и Шварц, op. cit.).

наблюдается осложнение M^3 — обычно появляется четвертый добавочный внешний выступающий угол». У исследованных нами особей североамериканских полевок наблюдается подобное же осложнение M^3: у 8 особей из 9 M^3 имеет добавочный внешний угол. Среди ямальских полевок подобное усложнение М обнаружено нами только у 27 из 72 исследованных экземпляров.

Представленные данные показывают, что красные полевки тундровых районов Канады, являющиеся хорошо дифференцированным подвидом — по Хансону (Hanson, 1952) его ареал охватывает все тундровые районы Канады к западу от Гудзонова залива — по своим основным признакам (крупные размеры тела, очень короткий хвост, большая длина зубного ряда) стоят значительно ближе к ямальским полевкам, чем к полевкам с Камчатки, являющимся, по Огневу (1950), типичными представителями восточноазиатских полевок.

Эти данные приводят к интересным заключениям. Палеонтологические и зоогеографические материалы не оставляют сомнений в том, что род *Clethrionomys* в целом и *C. rutilus* в частности — палеарктического происхождения. Красные полевки проникли в Северную Америку по Беринговой суше. Естественно, что первые переселенцы в Америке были представлены восточноазиатскими формами. Нарушение связи между континентами привело к изоляции азиатских и американских форм и к их самостоятельному развитию. В этой связи очень показательно, что в пределах этих изолированно развивающихся групп в противоположных частях ареала, но в сходных условиях среды образовались формы, во многих отношениях очень сходные. Во всяком случае, различия между ямальскими и североканадскими полевками несравненно меньше, чем между канадскими и камчатскими. Это значит, что в рамках изолированных групп в пределах вида в процессе освоения сходной формы среды обитания формируются сходные подвиды. Лишь по строению M^3 между этими популяциями обнаруживается большое сходство.

Поскольку признак этот селективного значения не имеет, его распространение определяется, вероятно, генетико-автоматическими факторами. В подобном случае производная популяция может долго хранить признаки исходной, американские полевки сохранили усложненный M^3 в наследство от восточноазиатских.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н. Оценка различий по окраске подвидов рода *Clethrionomys* объективным методом. В печати.

Большаков В. Н. Индивидуальная изменчивость окраски двух видов лесных полевок (*Clethrionomys rutilus* и *C. glareolus*). Статья в настоящем сборнике.

Большаков В. Н. и С. С. Шварц. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*. Статья в настоящем сборнике.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. М.—Л., Изд-во АН СССР, т. 7, 1950.

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

Anderson R. M. Catalogue of Canadian Recent mammals, Nat. Mus. Can. Bull., 102, Biol. Ser. No. 31, 1947.

Banfield A. W. F. Notes of the mammals of the Mackenzie District, Northwest Territories, Arctic, v. 4, No. 2, 1951.

Hanson H. C. A new race of red-backed vole (Clethrionomys) from the barren grounds of Canada. J. Mamm., v. 33, No. 4, 1952.

Orr R. T. A study of Clethrionomys dawsoni group of red-backed mice. J. Mamm., v. 26, No. 1, 1945.

Rausch R. Notes on microtine rodents from the Brooks Range, Arctic Alaska. Journ. Wash. Ac. Sc. v. 40, 1950.

Rausch R. On the status of some arctic mammals. J. of the Arctic Institute of North America, v. 6, 1953.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. Н. ПАВЛИНИН

К МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ АМЕРИКАНСКОЙ КУНИЦЫ (*MARTES AMERICANA* TURTON)

Знакомство с общей морфологической характеристикой, а затем и изучение некоторых черт морфологии американской куницы (*Martes americana* Turton) нами проведено в связи с исследованиями внутривидовой изменчивости рода *Martes* на Урале и в смежных с ним районах Западной Сибири. В процессе последних выявилась необходимость сравнительного изучения куниц подрода *Martes* Европы, Северной Азии и Северной Америки. В частности, это нужно было сделать для выяснения: первичные (видовые, родовые) или вторичные (гибридные) у аборигенных форм соболя и лесной куницы некоторые общие признаки, возникновение которых приписывается межвидовой гибридизации (кидусированию).

В истории формирования современной фауны млекопитающих Урала есть немало серьезных пробелов, поэтому исследования по сравнительной морфологии могут представлять и зоогеографический интерес.

Сравнение видов мы проводим не по показателям эталонных экземпляров, а по размаху внутривидовой изменчивости, насколько, конечно, это позволяет имеющийся в нашем распоряжении материал. Мы считаем, что в основу изучения должен быть положен иной масштаб сравнения: следует оценивать признаки не одной особи, сравнивая их с признаками другой, а диапазон изменчивости признаков популяции, подвида и вида в целом. Такой подход более рационален, так как он с большей полнотой позволяет вскрывать сущность явлений.

В основу данной статьи положены материалы, полученные нами при изучении черепов американской куницы, присланные лаборатории зоологии старшим зоологом Канадского национального музея в Оттаве А. В. Ф. Бэнфильдом[1]. В работе использованы и литературные источники. Фотографии выполнены старшим лаборантом В. Л. Михайловым.

ПРИЗНАКИ АМЕРИКАНСКОЙ КУНИЦЫ

В табл. 1 дана характеристика американской куницы по некоторым морфологическим признакам, лежащим в основе диагностики видов подрода *Martes*. Дополнением к ней служат материалы табл. 2, где описаны некоторые детали строения черепа.

Из таблиц видно, что альтернативных признаков (среди изученных) у американской куницы всего два, и одно сочетание признаков: светлая

[1] За любезность приносим А. В. Ф. Бэнфильду нашу искреннюю благодарность.

Таблица 1

Признаки соболя и куниц лесной и каменной у американской куницы

Признаки соболя	Признаки лесной куницы	Признаки соболя и лесной куницы одновременно	Признаки каменной куницы	Альтернативные признаки
1. Узкий промежуток между барабанными камерами	1. Длинный хвост	1. Отсутствие у одних, присутствие у других особей выступа в задней части внутренней стороны третьего верхнего премоляре (у большинства отсутствует, т. е. доминирует признак соболя)	1. Узкая внутренняя лопасть первого верхнего коренного зуба (встречается не у всех особей американской куницы)	1. Форма барабанных камер
2. Небольшая величина сосцевидных отростков, они не выступают или почти не выступают за нижний край слуховых отверстиий	2. Биологический признак—наземный и древесный образ жизни	2. Форма наружного края третьего верхнего премоляре	2. Отсутствие или слабое и очень слабое развитие выступа на переднем крае нёбной вырезки (признак, часто встречающийся и у соболя)	2. Сочетание признаков: светлая голова и длинный хвост
3. Светлая окраска головы		3. Наличие дополнительного зубца на главной вершине четвертого премоляре нижней челюсти	3. Лицевой отдел черепа укорочен	3. Строение бакулума
4. Хорошо выраженный «ремень» на спине		4. Наличие вертикального желобка на наружной поверхности первого верхнего коренного		
5. Высокая индивидуальная изменчивость окраски и расцветки (от оранжевой до почти черной)		5. Клиновидная форма конца хвоста		
6. Более темная окраска низа, чем верха у части особей		6. Форма, размеры и окраска горлового пятна		
7. Отсутствие зонарности в окраске волос у темных особей (признак свойственен наиболее темным соболям)				
8. Корреляция между величиной горлового пятна и интенсивностью меланистической окраски шкурки: чем темнее шкурка, тем меньше размеры горлового пятна				
9. Богато опушенные ступни лап				

Таблица 2

Детали строения некоторых краниологических признаков у американской куницы (в процентах от числа исследованных черепов, $n = 16$)

pm_3 верхней челюсти						Есть ли дополнительный зубец на главной вершине pm_4 нижней челюсти (у лесной куницы отсутствует)			Есть ли вертикальный желобок на наружной поверхности m_1 верхней челюсти (у лесной куницы отсутствует или изредка слабо выражен)		
Есть ли выступ в задней части внутренней стороны зуба (есть у лесной куницы)			Форма наружного края зуба (вогнутая — у лесной куницы)								
да	нет	да — нет	вогнутая	нет	вогнутая — нет*	да	нет	да — нет*	да	нет	да — нет*
6,0	94,0	—	43,7	18,7	37,6	33,0	25,0	42,0	25,0	37,5	37,5

* Этот признак есть только с одной стороны челюсти.

голова (свойственен соболю) и длинный хвост (по абсолютным размерам свойственен некоторым расам лесной куницы).

Отличительный признак американской куницы — особенности в строении барабанных камер: они вздуты, более приподняты и рельефны, чем у лесной куницы. По этому признаку американский вид ближе к соболю.

Своеобразно у американской куницы и строение бакулума. Основная часть его прямая или слабо изогнутая вверху, т. е. такая же, какая С. И. Огневым (1931) описана у соболя[1]. По форме дистального конца бакулум ее уклоняется к куньему типу, только у него нет (во всяком случае, у особей в нашей коллекции) четкого и широкого кольца, свойственного лесной кунице. У американской вместо кольца — вилочка, концы которой плотно соприкасаются друг с другом (такую форму можно встретить и у соболей).

О величине бакулума американской куницы дают представление следующие данные: вес ее у молодых меньше 100 (от 21—40 *мг*), у взрослых — свыше 100, максимум до 300 *мг* (W. Marshall, 1951). Вес бакулума у взрослых куниц, полученных нами из Онтарио (Канада), был 110—230 *мг*, а длина 31,2—38,8 *мм*. Вес бакулума тобольских соболей, добытых в сезон охоты, по нашим данным, для взрослых — 100—330, сеголеток — 100—120 *мг*, а длина соответственно 32,0—44,0 и 31,3—36,2 *мм*.

Диагностическим признаком соболя у американской куницы является и степень развития сосцевидных отростков: они небольшие и не выступают или почти не выступают за нижний край слуховых отверстий.

По строению внутренней стороны третьего премоляре верхней челюсти явно преобладают особи с соболиным признаком, т. е. без выступа в задней части внутренней стороны зуба. Некоторые же признаки, такие как форма наружного края этого зуба, дополнительный зубец на главной вершине четвертого премоляре нижней челюсти и вертикальный желобок на наружной поверхности первого коренного верхней челюсти, у американской куницы смешанные (и соболя и лесной куницы), при этом общие признаки наблюдаются одновременно у одних и тех же особей.

Отсутствие или слабое и очень слабое развитие выступа на переднем крае нёбной вырезки явно сближает американскую куницу с соболем, а больше — с каменной куницей. Этот, как и ряд других признаков,

[1] У урало-обских соболей в строении бакулума есть некоторые особенности.

более древний, ибо он есть у большинства рассматриваемых видов. Поэтому правильнее говорить не о признаках других видов куниц и соболя у американской куницы или наоборот, а о наличии у всех общих предковых (родовых) признаков.

О размерах черепа и его отдельных частей американской куницы дают представление материалы табл. 3 и 4. Из них видно, что по величине черепа куницы из разных частей ареала неодинаковы. У куниц северо-запада Америки череп мелкий, кондилобазальная длина как у мелких подвидов соболя (баргузинского, сахалинского и др.)[1], у куниц же Аляски он значительно крупнее, по кондилобазальной длине приближается к группе таких подвидов соболя, как тобольский и алтайский у самцов, и одинаков у самок. Таких крупных черепов, как у камчатского соболя, у американской куницы нет. От черепа лесной куницы того же размера череп американской куницы отличается более узким промежутком между барабанными камерами, свойственным, как известно, соболю.

Таблица 3

Промеры черепов американской куницы (Канада)

Показатели (размеры, *мм*)	Из провинции Онтарио				Из провинции Британская Колумбия	
	Самцы взрослые n=5		Самки n=5 (взрослые и сеголетки)		Самки n=6 (взрослые и сеголетки)	
	М	лимит	М	лимит	М	лимит
Общая длина	82,7	79,8—86,0	72,1	70,5—73,2	75,6	71,3—80,7
Кондилобазальная длина	81,7	79,1—84,8	71,5	69,9—72,4	74,9	70,4—79,7
Скуловая ширина	46,8	42,7—49,4	38,8	37,1—40,0	40,7	37,3—42,3
Высота черепа	31,2	30,2—32,8	28,2	25,8—29,6	30,8	29,4—31,9
Ширина над клыками	15,0	13,6—16,7	12,4	12,0—12,8	13,6	12,1—14,2
Ширина мозговой коробки	34,8	33,6—36,4	33,4	31,4—34,3	34,6	33,3—34,9
Мастоидная ширина	35,7	34,8—36,4	31,7	30,4—32,5	33,4	30,7—36,1
Межглазничная ширина	18,0	17,3—18,2	15,6	15,1—16,0	16,0	15,0—16,7
Заглазничная ширина	15,4	14,2—16,6	15,8	13,4—17,6	16,8	16,4—17,2
Длина барабанных камер	19,0	18,1—19,8	17,4	16,9—17,8	17,9	16,6—18,8
Ширина барабанных камер	13,5	13,0—13,7	11,8	11,3—12,8	12,5	11,8—13,0
Расстояние между барабанными камерами	8,3	7,9—8,7	7,3	6,8—7,8	7,8	7,2—8,7
Диаметр хоан	8,4	7,9—8,6	7,4	7,0—7,7	7,9	7,0—8,3
Длина ряда нижних коренных	28,8	27,3—30,0	24,5	23,9—25,2	27,1	24,6—28,5

Одна из особенностей черепа американской куницы — сравнительно узкая внутренняя лопасть первого верхнего коренного зуба, в отличие от расширенной лопасти у соболя и лесной куницы (у каменной куницы этот признак, как известно, тоже выражен слабо). Но этот признак свойственен не всем подвидам американской куницы. У Райта (Ph. Wright, 1953) на рис. 1 (стр. 80) помещены фотографии черепов американской куницы. На снимке слева показаны зубы *Martes americana caurina*, из которого видно, что 1) лопасть верхнего моляре широкая; 2) расстояние между барабанными камерами большое; 3) форма барабанных камер более плоская. На снимке справа — *Martes americana abietinoides* — наблюдается иная картина: 1) лопасть верхнего моляре узкая; 2) расстояние между барабанными камерами заметно у́же;

[1] Мелкие размеры и у ископаемых черепов из-под Кизела Пермской области, которые, по Н. К. Верещагину (1957), принадлежат соболю.

Таблица 4

Промеры черепов американской куницы

Показатели (размеры, *см*)	Провинции Канады — Альберта и Британская Колумбия, штаты США — Монтана и Айдахо (Ph. Wright, 1953)*		Аляска (R. Rausch, 1953)			
			Самцы n=11		Самки n=6	
	Самцы n=116	Самки n=107	M	Лимит	M	Лимит
Общая длина	78,69—81,48	71,53—74,04	—	—	—	—
Кондилобазальная длина	76,21—79,44	67,20—72,10	84,6	82,2—86,2	78,4	75,5—81,4
Основная длина	70,52—73,23	64,04—66,31	—	—	—	—
Длина костного нёба	37,23—39,06	33,40—34,94	41,82	40,5—43,7	38,38	37,1—39,8
Скуловая ширина	43,33—47,08	38,91—41,12	47,61	44,9—53,1	43,28	40,8—47,0
Мастоидная ширина	34,34—37,08	31,28—33,91	37,93	36,5—39,0	35,21	34,4—36,8
Заглазничная ширина	15,64—16,71	15,20—16,40	16,94	14,3—18,6	16,68	15,5—17,2
Расстояние между концами заглазничных отростков	20,89—23,35	19,26—21,30	—	—	—	—
Межглазничная ширина	17,42—19,40	15,82—17,14	18,95	18,0—20,0	17,18	16,4—18,5
Ширина рострума	14,80—17,02	13,30—14,90	—	—	—	—
Высота черепа в области барабанных камер	29,18—30,30	26,64—28,41	—	—	—	—
Длина барабанных камер	16,93—19,35	16,08—18,60	—	—	—	—
Длина внутренней лопасти верхнего моляре	4,43—5,86	3,90—4,96	—	—	—	—

* Показаны крайние величины средних показателей из восьми географических пунктов северо-запада Америки.

Примечание: Кондилобазальная длина черепа американской куницы меньше 90 *мм* (I. Bee and E. Hall, 1956 .

3) барабанные камеры имеют более выпуклую форму. Снимок в центре показывает «среднюю» форму между *caurina* и *abietinoides*. По рассмотренным трем признакам *M. a. caurina* стоит ближе к лесной кунице, *M. a. abietinoides* — по первому признаку — к каменной кунице, а по двум последним — к соболю.

Если одинаковую величину расстояния между барабанными камерами у соболя и лесной куницы можно встретить не так уже редко, хотя на большом материале различия между ними выявляются четко, то иное строение у них внутреннего талона первого верхнего коренного зуба встречается как редкое исключение[1]. Из нескольких сот просмотренных черепов уральских соболей и лесных куниц только у трех молодых куниц найдена такая лопасть верхнего моляре и строение четвертого премоляре, которые можно встретить у каменной куницы.

Оценка качеств меха американской куницы у разных авторов приводится различная. А. Брэм (1904) отмечает, что волос у нее значительно грубее, чем у соболя и почти такой же, как у нашей лесной куницы. Он пишет: «... Между немецкими куницами встречается более желтовато-бурых, чем темно-бурых, последние встречаются в Тироле и иногда мех их очень похож на американского соболя» (стр. 625). Шейное пятно варьирует по цвету от оранжево-желтого до белого. W. Burt и R. Grossenheider (1952) и V. Cahalane (1954) отмечают, что мех у нее мягкий. По А. Каплину, В. Иванову и М. Пастушенко (1955), волосяной покров аляскинских куниц светлее и грубее.

R. Rausch (1953) отмечает, что куницы на Аляске резко отличаются по окраске от куниц южных районов. Райт (Ph. Wright, 1953) дает следующую характеристику волосяного покрова американской куницы. Окраска шкурок куницы, по крайней мере, из некоторых частей ареала, в высшей степени изменчива. Голова почти у всех седая (серая) и окрашена светлее, чем спина. Светлая окраска головы простирается не дальше ушей, так что верхняя часть шеи имеет такую же окраску, как спина. У некоторых наиболее темных шкурок верхняя часть головы бывает почти такая же темная; как и все остальное туловище. Многие шкурки с хорошо выраженной темной полосой волос («ремнем») вдоль хребта. Почти у всех, кроме очень немногих темных, лапы и хвост темнее остальной части тела.

Шкурки американской куницы рассортировываются меховщиками-специалистами на 3 цветовые группы: «сталь» (серые, светлые, около одной трети общего числа) — верхняя и нижняя часть светлоокрашенная, причем брюшная сторона окрашена темнее, чем спинная; «средняя» (более половины общего числа) — шкурки имеют оранжевый цвет, последнего на брюхе больше, чем на спине, но, как и у первой группы, низ окрашен темнее верха; «темная» (около 15% шкурок) — окраска снизу и сверху до почти черной, у части шкурок бывает «седина» (рассеянные по туловищу длинные серебристые волосы).

Почти все шкурки имеют длинный и густой подшерсток. У темных животных разница в окраске концевой и основной частей волос слабая. Шкурки довольно темноокрашенные, с густым подшерстком и отсутствием контраста в окраске между верхом и подшерстком, красивы и ценятся дороже. Встречаются шкурки и с двухцветностью в окраске волос, а также шкурки плохого качества (волосы короткие, окраска «крысовидная»).

---

[1] Уменьшение размеров лопасти с возрастом за счет стирания зуба в расчет не принимается.

Размеры и цвет горлового пятна у американской куницы имеют большую изменчивость. Площадь пятна колеблется от 5—6 квадратных дюймов до самой незначительной, часто оно пятнистое (прерывисто); у некоторых особей окраска пятна распространяется далеко на брюхо и доходит даже до корня хвоста. У более темных шкурок горловое пятно меньше, чем у более светлых.

Из такой характеристики волосяного покрова можно заключить, что у американской куницы преобладают признаки меха, общие для нее и соболя.

Такой редко встречающийся у американской куницы признак, как белое горловое пятно[1], типичен для каменной куницы, а иногда встречается и у лесной куницы, например на Урале.

Как у большинства видов рода *Martes*, размеры, форма и окраска горлового пятна у американской куницы едва ли могут служить диагностическим признаком.

Одним из ее диагностических признаков служит длина хвоста. По данным большинства авторов, длина его равняется половине тела; Бурт и Гроссенхайдер (1952) приводят такие цифры: у самцов 20,3—22,9 *см*, у самок[2] — 17,8—20,3 *см*.

У соболя хвост короче, хотя максимальные величины достигают минимальной длины хвоста американской куницы: у ангарских соболей самцов до 20 *см*, самок — до 19,6 *см*; у самок алтайских соболей до 17,6 *см* (Надеев, Тимофеев, 1955).

У камчатских соболей хвост короткий, несмотря на большую величину тела: у самцов 13—19, самок 12—16 *см* (Вершинин и Долгоруков, 1947). Еще короче он у сахалинских соболей: у самцов 11,5—14,5 (М. 127), самок — 11,0—12,5 (М. 119), а самый короткий — у *M. z. brachyura* (Temminck). Temminck (1844) длину хвоста у японского соболя определяет всего 8,7 *см* (F. Harper, 1945).

По форме конца хвоста, насколько позволяют судить рисунки (см. W. J. Hamilton, Jr., 1943, фиг. 62), американская куница стоит ближе к куницам, хотя подобную форму можно нередко встретить и у соболей, в частности тобольских.

Особенности в половом диморфизме размеров тела у американской куницы сближают ее с соболем и лесной куницей (у всех трех видов он, как известно, выражен сильно), в то время как каменная куница стоит особняком: разница между величиной самцов и самок у нее незначительна.

Из материалов, приведенных выше, видно, что у американской куницы многие признаки общие: одни — как у соболя. другие — как у лесной куницы (или приближаются к признакам этих видов), а такой признак северо-американского вида, как узкая внутренняя лопасть первого верхнего коренного зуба, присущ и каменной кунице.

У американской куницы больше всего признаков, общих для нее и соболя, затем признаков, общих для соболя и лесной куницы, и мало признаков, свойственных только лесной и каменной куницам. Этим она напоминает туркестанскую форму каменной куницы — *M. f. intermedia* Severtzov, которая более полно совмещает признаки, общие для лесной куницы и соболя.

Среднеазиатская белодушка — оригинальная географическая форма каменной куницы[3]. Так, степень развития белого пятна на горле, по

---

[1] По данным А. Брема (1904), хотя Райт (1953) и другие американские зоологи его не указывают.

[2] По данным Брема (1904), длина хвоста у американской куницы всего 15 *см*.

[3] Не случайно она была названа «кашгарским соболем».

данным Б. А. Кузнецова (1941), у нее варьирует очень сильно (иногда оно совсем не выражено); у крымских же и кавказских степень редукции пятна меньше. У туркестанских каменных куниц своеобразна и общая конфигурация черепа. Если у кавказской формы он «тяжелый», массивный, с незначительным заглазничным сужением, что действительно делает его внешне похожим на череп харзы, то у азиатского подвида посторбитальная ширина черепа (у взрослых и особенно старых особей) заметно меньше интерорбитальной (признак, общий для туркестанской белодушки, соболя, лесной и американской куниц).

Американская куница.

Интересно, что по соотношению межглазничной и заглазничной ширины черепа молодых особей всех трех последних видов, а также фишера (*Martes pennanthi*) сходны с черепами каменной куницы и харзы. Это сходство выражается в том, что у молодых соболей, лесных и каменных куниц и ильки заглазничная ширина равна межглазничной (у совсем юных даже шире). Уменьшение заглазничной ширины происходит с возрастом, окончательная (видовая) конфигурация черепа бывает лишь по истечении первых лет жизни.

Таким образом, молодые особи повторяют исторический путь становления дефинитивной (имагинальной) формы. Значит, предковый вид, от которого впоследствии произошли соболь и другие виды с узким (во взрослом состоянии) заглазничным промежутком, имел примерно такую форму черепа, которая в настоящее время свойственна каменной кунице и харзе. Отсюда был сделан правильный вывод: организация куницы-белодушки более архаична.

Нельзя не обратить внимание на то, что ряд признаков, общих для американской куницы, соболя и лесной куницы, встречается только или преимущественно у некоторых географических рас *Martes zibellina* и *M. martes*. Особенно бросается в глаза общность признаков, с одной стороны, американской куницы, а с другой — уральских соболей и ку-

ниц. Яркоокрашенные и «крысовидные» (сероватые) шкурки можно встретить и среди тобольских соболей. Среди соболей Урала и Западной Сибири нередки особи с хорошо выраженным «ремнем» темноватых волос по хребту. (Таких зверей, в зависимости от распределения по туловищу волос первого яруса и интенсивности окраски желтоокрашенной, часто с краснотой, подпуши, мы относим к типу «светлого» или «темного хоря».) Американскую куницу (наиболее крупных аляскинских представителей) сближает с тобольскими соболями и величина кондилобазальной длины черепа.

Редукция горлового пятна, свойственная части американских куниц, среди лесных куниц чаще встречается у куниц Урала. Пятнистые (прерывистые) горловые пятна, которые бывают у американских куниц, довольно часто, чаще, по-видимому, чем в других частях ареала, бывают у куниц Урала. По длине хвоста американский вид сходен с лесными куницами Среднего и Северного Урала, наиболее короткохвостыми среди всех географических рас этого вида. То же можно сказать и о черепах мелких среднеуральских куниц и мелких подвидов американской: размеры их сходны.

Если некоторые млекопитающие Евразии и Северной Америки идентичны между собой или настолько близки, что их правильнее считать только географическими формами одних видов, то американская куница, с одной стороны, и соболь, лесная и каменная куницы, с другой, — виды иной степени дифференциации.

Если исходить из утверждения, что Северная Америка в прошлом соединялась (в разное время) с Азией и Европой, в результате чего между ними происходил взаимный обмен фаунами, то представители рода *Martes* Неарктики должны были бы быть очень близкими, если не идентичными, соболям востока Азии или лесным куницам Западной Европы (прежде всего Скандинавии). Но на границах Палеарктики обитают другие виды. И камчатские соболи и скандинавские (вообще западноевропейские) лесные куницы по комплексу признаков хорошо отличаются от американской куницы. На востоке Палеарктики обитает самый крупных подвид соболя, на западе — одна из самых крупных лесных куниц.

Может быть, формами, исходными для *Martes americana* были соболи южных районов Дальнего Востока, например те, которые впоследствии оказались на о. Сахалине, Шантарских, Курильских или Японских островах? Но эти формы, как отмечалось раньше, заметно отличаются от американской куницы. Поэтому есть основание считать, что современные виды рода *Martes* являются формами, которых роднит только то, что у них был общий предок. Трудно представить, чтобы только одна изоляция привела к такой морфологической и экологической дивергенции исходной формы.

Анализ материалов показывает, что у американской (как и у лесной) куницы экологическая валентность выше, чем у соболя. Кроме того, у нее более заметно выражены общие признаки, свойственные видам рода *Martes*, хотя доминируют признаки соболя. Нельзя не обратить внимание на тот факт, что такой диагностический признак куниц, как строение верхнего коренного зуба, различный в разных частях ареала американской куницы.

По дифференциации диагностических признаков *Martes americana* разбивается на две морфологических группы: в одной преобладают общеродовые признаки, в наибольшем числе встречающиеся у соболя, в другой — у куниц.

О морфологической неоднородности *Martes americana* можно судить

и по печальной истории ее систематики, которая в США сейчас переживает кризис (он коснулся не только систематики куниц, но и вообще млекопитающих). Выражается кризис в немыслимом дроблении видов. Слабая изученность внутривидовой изменчивости и формальный подход привели к тому, что единый, хотя и сложный, вид был разбит на 3 вида (*Martes americana*, *M. caurina* и *M. atrata*), а каждый из двух первых еще на ряд подвидов. Так, по данным одних авторов (P. Anderson, 1946), у *M. americana* — 5, у *M. caurina* — 3 (у *M. atrata* подвидов нет); по данным других (G. Miller and R. Kellogg, 1955) — у каждого вида по 6 подвидов (для *M. atrata* подвиды также не приводятся).

В последние годы происходит трезвый пересмотр систематики американских куньих. Своеобразным протестом против произвола в систематике может служить книга V. Cahalane (1954), который описание американской куницы дает только под названием *Martes* sp. По мнению современных американских маммологов, *atrata* и *caurina* являются лишь подвидами *M. americana*. Отмечается, что разделение последней на подвиды проведено произвольно, без учета всех особенностей внутривидовой, в частности географической изменчивости.

Ph. Wright (1953) признает только один вид куниц в Северной Америке — *M. americana*, считая в то же время, что он состоит из 2 морфологических «секций»: *americana* и *caurina*; там, где ареалы куниц этих «секций» сходятся, происходит интерградация признаков.

Хагмайер (E. Hagmeier, 1955, 1958) согласен с Райтом в том, что в Северной Америке обитает один вид, разбивающийся на 2 морфологических «секции».

Хагмайер (E. Hagmeier, 1961) отмечает, что степень различий между подвидами группы *caurina* выражена слабее, чем между подвидами группы *americana*, а различия между этими двумя группами подвидов выступают сильнее, чем между группой подвидов *caurina* и евроазиатскими видами *M. martes*, *M. zibellina* и, возможно, *M. melampus*. Отсюда автор делает вывод — считать все эти 4 вида, включая *M. americana* и, по-видимому, *M. melampus*, только формами одного циркумбореального вида. (Мысль о том, что американская куница близка к соболю и лесной кунице, даже, возможно, составляет с ними один вид, Хагмайером высказана ранее, в 1955 г.).

Кто является аналогом или викарным видом американской куницы в соседних с Америкой районах Восточной Сибири? Только соболь, так как здесь, как известно, нет ни лесной, ни каменной куниц. В то же время различия между группами подвидов у американской куницы весьма значительны, их можно сравнить с различиями между соболем и лесной куницей, ибо у последних они выражены сильнее, чем внутри этих видов. Напрашивается мысль, что в двух морфологически обособленных группах подвидов среди американской куницы заложен, возможно, «прообраз» соболя и куницы. Если это так, тогда американская куница была родоначальником названных видов.

Л. П. Сабанеев (1875), характеризуя камчатского соболя как самого пышного, но, вместе с тем, как самого светлого во всей Восточной Сибири, отмечает, что этим он «несомненно составляет переходную форму к американскому. Последний очень крупен[1], шерсть его уже

---

[1] Здесь допущена явная ошибка. В действительности же размеры американской куницы мелкие: длина тела самцов 41,0—43,2 *см*, самок 35,6—38,1 *см* (W. Burt and R. Grossenheider, 1952), по данным других авторов — соответственно 40,5—43,0 и 35,5—38,9 *см* (W. Blair, A. Blair, P. Brodkorb, F. Cagle and G. Moore, 1957). По сравнению с камчатскими соболями (длина тела самцов 44,5—58,0 *см*), американские куницы — мелкие звери.

менее густа и еще желтоватее, так что по цвету он приближается к хорьку и мало походит на настоящего типического соболя, почему у многих меховых торговцев... настоящие американские соболи известны более под названием куниц — ошибка, вкравшаяся и в сочинение Палласа» (стр. 11).

По описанию Шренка (из Сабанеева, 1875), сахалинский соболь имеет, с одной стороны, сходство с американским, а с другой — с японским соболем *Mustela brachyura* Temm. Последний отличается «почти единственно более коротким хвостом» (стр. 12).

По категорическому утверждению Л. П. Сабанеева (1875), «Не может быть сомнения в родственной связи между соболем сибирским, американским и японским и они должны быть приняты за вариэтеты одного и того же вида *Mustela zibellina*» (стр. 12).

Позднее, как известно, японского соболя стали считать действительно только подвидом, но за американской куницей до сих пор сохранилась видовая самостоятельность. Если бы поставить перед собой задачу попытаться найти среди современных видов голарктических куниц ту форму, которая могла явиться родоначальником других видов, то ею, в первую очередь, могла быть американская куница. Но это, как известно, противоречит современным взглядам на происхождение и эволюцию видов рода *Martes*.

К. Г. Абрамов (1959) пишет, что «Генетическим центром формообразования рода куниц, его видовой дифференциации и последующего географического расселения в странах Голарктики следует считать древние, обширные горно-лесные пространства северо-восточной Азии» (стр. 124)[1]. Отсюда следует, что и американская куница возникла в Азии, но потом покинула свою родину, переселившись в Америку. Куницы же лесная и каменная стали распространяться на запад.

По Л. П. Сабанееву (1874), коренная родина соболя — сплошные нагорные леса Центральной Сибири[2]. Отсюда он постепенно распространился на запад и восток и далее почти до берегов Ледовитого океана. По мнению П. Б. Юргенсона (1950), «соболь возник одновременно с лесами таежной формации Голарктики, вместе с их фаунистическим комплексом, на северо-востоке Азии. Отсюда он расселился на запад — в пределах Сибири — и на восток — на Американский материк» (стр. 2).

Из предположения П. Б. Юргенсона важно подчеркнуть, что соболь явился той исходной формой, из которой возникла американская куница. Но тут мы вновь возвращаемся к вопросу, какая форма соболя — камчатская, курило-сахалинская или хоккайдская — переселилась на соседний материк? Так как ни одна из перечисленных форм не идентична американской кунице, то можно предположить, что особые морфологические признаки последней есть результат пребывания исходного вида в иных условиях.

Выходит, что предковая форма в новом районе изменилась, и дав новый вид, исчезла с лица Северной Америки. Но это предположение уж слишком гипотетично. Во-первых, палеонтологическими материалами эта версия не подтверждена. Во-вторых, подобное превращение предкового вида (соболя) в иной вид следовало бы ожидать и в Азии, в частности, на Дальнем Востоке, где от Камчатки до Японии условия существования не менее разнообразны, чем в ареале американской

---

[1] Согласно этой точки зрения выходит, что и лесная, и каменная куницы также возникли на северо-востоке Азии.

[2] На сибирское происхождение соболя указывают и другие авторы: Г. Е. Грум-Гржимайло (1914), М. А. Мензбир (1934), Н. А Бобринский (1951) и др.

сапа наводят на мысль, не есть ли кадус в природе — зоологический миф?

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов К. Г. О взаимоотношениях соболя и гималайской куницы-харзы на дальневосточном ареале. Сообщения Дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова Сиб. отд. АН СССР, вып. 11, Владивосток, 1959.

Бобринский Н. А. География животных. М., Учпедгиз, 1951.

Брем А. Жизнь животных. Т. I., Спб., 1904.

Брем А. Жизнь животных. Т. V, Млекопитающие. М., Учпедгиз, 1941.

Верещагин Н. К. «Следы» древней жизни на Северном Урале. «Природа», № 4, 1957.

Вершинин А. А. и Е. М. Долгоруков. Материалы по биологии соболя и соболиному промыслу Камчатской области. Тр. ВНИО, т. VIII, М., 1947.

Грум-Гржимайло Г Е. Западная Монголия и Урянхайский край. Т. I. Спб., 1914.

Каплин А., В. Иванов, М. Пастушенко. Пушнина. Рынок кипиталистических стран. М., Внешторгиздат, 1955.

Кузнецов Б. А. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР. Тр. МЗИ, т. 1, М., 1941.

Мензбир М. А. Очерк истории фауны европейской части СССР. М., Биомедгиз, 1934.

Надеев В. Н., В. В. Тимофеев. Соболь. М., Заготиздат, 1955.

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т II, М., «Главнаука», Гос. изд-во, 1931.

Сабанеев Л. П. Соболь. Сб. «Природа», кн. 2, М., 1874.

Сабанеев Л. П. Соболь и соболиный промысел. М., 1875.

Юргенсон П. Б. Опыт сравнительной экологии рода Martes. Автореферат докторской диссертации, Изд. МГУ, М., 1950.

Юргенсон П. Б. Об особенностях ареалов куниц (род Martes). Бюлл. МОИП, отд. биологии, т. 42, вып. 1, 1933.

Abel O. Die vorzeitlichen Säugetiere. 1914.

Anderson P. M. Catalogue of canadian recent mammals. National Museum of Canada, Bull. No. 102, Biological Series No. 31, 1946.

Bee J. W. and Hall E. R. Mammals of Northern Alaska. On the Arctic Slope, Kansas, 1950.

Blair W. F, Blair A. P., Brodkorb P., Cagle F. R. and Moore G. A. Vertebrates of the United States. New York, Toronto, London, 1957.

Burt W. H. and Grossenheider R. P. A field guide to the Mammals. Boston, 1952.

Cahalane V. H. Mammals of North America. New York, 1954.

Hagmeier E. M. The genus Martes (Mustelidae) in North America... Unpubl Ph. D. thesis, Univ. B. C., 1955.

Hagmeier E. M. Inapplicability of the subspecies concept to North American Marten. Systematic Zoology, 7, No. 1, 1958.

Hagmeier E. M. Variation and relationships in North American Marten. «The canadian field-naturalist», vol. 75, No. 3, 1961.

Hamilton W. J., Jr. The mammals of eastern United states. New York, 1943.

Harper F. Extinct and vanishing mammals of the old world. New York, 1945.

Miller G. S., Jr., Kellogg R. List of North american recent mammals. Washington, 1955.

Marshall W. H. An age determination method for the pine marten. The journal of Wildlife Management, vol. 15, No. 3, 1951.

Rausch R. On the status of some arctic mammals,«Arctic», vol. 6, No. 2, 1953.

Temminck C. J., in Siebold. Fauna Japonica. Mammiferes, 1844.

Wright Ph. L. Intergradation between Martes americana and Martes caurina in Western Montana. Journal mammalogy, vol. 34, No. 1, 1953.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. С. СМИРНОВ

К ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ПЕСЦА ЯМАЛА И ГРЕНЛАНДИИ

В настоящей статье мы освещаем некоторые особенности индивидуальной, половой и возрастной изменчивости краниологических признаков песца, а также сравниваем по краниологическим признакам гренландских песцов с ямальскими.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данного исследования послужили черепа песцов (350 шт.), собранные на Ямале в зимний период, а также 9 черепов песцов из западной Гренландии, которые любезно прислал нашей лаборатории доктор P. Valentin Jensen[1] (Зоологический музей Копенгагенского университета).

Возраст песцов определялся по разработанной нами и опубликованной ранее методике (Смирнов, 1960).

Для анализа песцы были разбиты на 2 группы по полу, а в дальнейшем проводилась разбивка на 6 групп по возрасту и на 4 группы по размеру черепа.

Первая возрастная группа, имеющая возрастной показатель — относительную ширину канала клыка — более 74,0%, вторая — с показателем 73,9—64%, третья — 63,9—60,0% и четвертая — 59,9—45,0%, являются сеголетками, добытыми в сроки с октября по март, поэтому разницу в возрасте между ними можно считать в 1—1,5 месяца[2].

Для анализа нами взяты 10 промеров черепа. Ширина мыщелков определялась как расстояние между мыщелками по их париетальным краям, ширина по надглазничным отросткам — как расстояние между их концами. Высота черепа измерялась от основной кости перпендикулярно ей. Затылочно-надглазничная длина — от затылочного гребня до конца надглазничного отростка (левого). Мыщелково-надглазничная длина — от конца надглазничного отростка до мыщелка соответствующей стороны. По каждому показателю брались средние арифметические для выделенных нами групп как основной критерий, позволяющий определить степень сходства и различия сравниваемых групп песцов. Являясь величиной статистической, слагающейся из индивидуальных измерений ограниченного числа животных, случайно попав-

---

[1] Пользуясь случаем, выражаем ему нашу искреннюю благодарность.

[2] Предлагаемый нами показатель, как и любой другой морфологический признак, подвержен варьированию и не должен рассматриваться как показатель точного возраста каждого отдельного животного. Поэтому мы не переводим его в возраст, выраженный в месяцах.

ших в пробу из популяции, среднее арифметическое содержит определенную статистическую ошибку. Степень различия двух любых сравниваемых групп животных может быть установлена достоверно лишь при наличии разницы, втрое превышающей ошибку этой разницы.

Достоверная разница может оказаться замаскированной ошибками измерения, завысившими степень варьирования изучаемого признака. Если измеряемый признак имеет достаточно большую величину (например кондилобазальная длина), то такая ошибка меньше изменит степень варьирования, чем для признака малого размера (ширина мыщелков, межглазничный промежуток и т. п.). Некоторые общепринятые промеры приходится проводить по точкам или в направлениях, трудно определяемых. Поэтому измерения длины носовых костей, высоты черепа и некоторые другие могут содержать в себе заметную ошибку. В связи с этим мы не приводим в настоящей статье некоторые общепринятые измерения; по этой же причине нами изменен способ измерения высоты черепа.

Коэффициент варьирования на нашем материале изменяется от 2,5 до 3,5% для большинства показателей, за исключением надглазничной ширины, заглазничной ширины и ширины по надглазничным отросткам. Последние имеют коэффициент вариации в пределах от 5,7 до 6,1%. Вероятно, здесь имеет место более высокая степень индивидуального варьирования (все три показателя связаны с надглазничным сужением). Однако мы не исключаем их из наших таблиц, так как кроме индивидуального варьирования они обнаруживают изменчивость возрастного характера и в зависимости от абсолютного размера черепа. Коэффициенты варьирования остальных семи взятых нами признаков уменьшаются по мере увеличения размера измеряемого признака от 3,5% для ширины мыщелков до 2,5% для кондилобазальной длины. По-видимому, разница, достигающая одного процента, вызывается неточностями измерения, приобретающими бо́льшее значение при уменьшении размеров измеряемого объекта. Поэтому можно полагать коэффициент варьирования этих семи признаков одинаковым, близким к 3%.

Оценку изменения абсолютных размеров черепа мы приводили по кондилобазальной длине, все же остальные признаки мы рассматривали лишь в сравнении с ней, выражая отклонения в пропорциях черепа у разных групп через индексы к кондилобазальной длине (число миллиметров, приходящееся на каждые 100 *мм* кондилобазальной длины).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЯМАЛЬСКИХ ПЕСЦОВ ПО КРАНИОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Различие по кондилобазальной длине между самцами и самками обнаруживается совершенно отчетливо: самцы-сеголетки имеют кондилобазальную длину 122,6 ± 0,4 *мм* (n = 67), а самки — 118,2 ± 0,4 *мм* (n = 50); песцы второго года жизни имеют соответственно 122,3 ± 0,7 *мм* (n = 29) и 119,4 ± 0,5 *мм* (n = 14). Наконец, более старые животные имеют: самцы — 120,7 ± 0,8 *мм* (n = 16), самки — 118,0 ± 0,9 *мм* (n = 13). Таким образом, по кондилобазальной длине самки оказываются мельче самцов на 2,0—3,4%. Разница эта совершенно достоверна для сеголетков и годовалых. У старых же животных отношение разницы к ошибке этой разницы, вычисленной по общепринятой формуле, равно 2,13, т. е. можно лишь на 97% быть уверенным, что разница существует. Однако меньшую степень достоверности можно объяснить лишь меньшим количеством имевшихся в нашем распоряжении черепов

песцов этого возраста, и разницу считать достоверной по аналогии с более молодыми.

В табл. 1 приведены средние значения кондилобазальной длины разновозрастных самцов и самок, полученных из одного пункта (фактория Сё-Яха) за 1958 и 1959 г.

Таблица 1

Кондилобазальная длина черепа самцов и самок по возрастным группам (фактория Сё-Яха, 1958 и 1959 гг.)

Возрастные группы	Самцы			Самки		
	n	M ± m	σ	n	M ± m	σ
I	6	120,5±1,8	4,5	5	118,8±1,4	3,1
II	16	121,9±1,0	4,0	5	120,7±1,8	4,0
III	28	123,2±0,5	2,8	21	117,2±0,5	2,5
IV	17	122,8±0,8	3,6	19	119,2±0,7	3,0
V	29	122,3±0,8	4,0	14	119,4±0,5	1,7
VI	16	120,7±0,8	3,4	13	118,1±0,9	3,4

По остальным показателям различия между самцами и самками видны из табл. 2. В ней объединен материал за все годы и из разных мест: фактория Сё-Яха на Ямале, Кара и фактория Яры на Байдарацкой губе. При сопоставлении данных по самцам и самкам выявляется различие между ними по индексу заглазничной ширины, ширины черепа, ширины мыщелков, расстояния между надглазничными отростками. Так, у самок отношение заглазничной ширины к кондилобазальной длине на 5%, а ширины черепа на 2% больше, чем у самцов. И хотя разница относительно невелика, она обнаруживается при сравнении не только итоговых граф, но и попарно в каждой возрастной группе. Разница здесь кажется совершенно бесспорной (к обсуждению истинной природы этой разницы мы вернемся ниже).

Ширина мыщелков у самок в среднем тоже относительно больше (на 1,5%), но из 6 возрастных вариантов при сравнении попарно самцов и самок в двух она не обнаруживается. Вычисления показывают, что для этой разницы в 0,3 *мм* ошибка составляет 0,13 *мм*. Таким образом, эту разницу нельзя считать достоверной. Индексы всех остальных показателей, если и обнаруживают некоторые различия между самцами и самками, то еще менее четко, поэтому можно считать, что разница по этим показателям отсутствует.

Сопоставление данных табл. 1 и 2 позволяет выяснить особенности в размерах и пропорциях черепа у животных разного возраста. Средние значения кондилобазальной длины в возрастных группах (см. табл. 1) колеблются в небольших пределах, пределы же варьирования в каждой возрастной группе достаточно велики, поэтому говорить о достоверной разнице в размерах черепа животных разных возрастов невозможно. Все эти отличия далеки от достоверности. В выборке, приведенной в этой таблице, взрослые, особенно старые животные, имеют меньшую кондилобазальную длину, чем сеголетки. В выборке, полученной из другого места, с побережья Байдарацкой губы, но в тот же год, взрослые песцы по кондилобазальной длине совпадают с сеголетками (кондилобазальная длина самцов второго года жизни — 124,1 *мм*, старших — 134,1 *мм*). Таким образом, по размерам черепа существенно не отличаются от взрослых животные I возрастной группы, в возрасте около 5 месяцев, добываемые охотниками в начале промыслового сезона.

Таблица 2

Индексы промеров черепа к кондилобазальной длине у самцов и самок разных возрастов

Показатели	Возрастные группы самцов							Возрастные группы самок						
	I	II	III	IV	V	VI	Среднее I—VI	I	II	III	IV	V	VI	Среднее I—VI
n	29	35	40	26	34	28	192	19	19	28	24	34	34	168
Кондилобазальная длина, *мм*	121,9	123,3	124,6	123,5	122,1	121,8	—	116,1	118,2	117,0	119,2	119,0	118,1	—
Индекс скуловой ширины	54,4	55,3	55,6	55,8	56,4	56,5	55,7	55,2	54,9	56,0	55,5	56,5	56,6	55,8
Индекс надглазничной ширины	21,9	22,0	22,0	22,2	22,6	23,0	22,3	22,0	21,9	22,1	22,1	22,4	22,8	22,3
Индекс заглазничной ширины	19,8	19,5	18,9	19,6	19,1	18,8	19,1	20,8	19,6	20,6	20,2	19,6	19,9	20,1
Индекс ширины черепа	38,2	37,7	37,4	37,6	37,6	37,8	37,6	39,1	37,9	38,9	37,9	38,1	38,5	38,4
Индекс ширины мыщелков	20,0	20,0	19,7	19,8	20,0	20,0	19,9	20,1	20,0	20,4	20,0	20,0	20,1	20,2
Индекс расстояния между надглазничными отростками	26,1	26,5	26,7	27,0	27,5	26,8	26,8	26,3	25,8	26,5	26,9	26,9	27,3	26,7
Индекс высоты черепа	29,4	29,4	29,3	29,1	29,3	29,5	29,3	29,3	29,3	29,7	29,1	29,4	29,7	29,4
Индекс затылочно-надглазничной длины	49,1	49,2	49,1	49,0	49,1	49,4	49,1	48,9	49,4	49,4	49,2	48,7	49,3	49,1
Индекс надглазнично-мыщелковой длины	52,6	52,8	52,1	52,3	52,3	52,7	52,4	52,9	52,9	53,0	52,5	52,0	52,6	52,6

Возрастные изменения наблюдаются при сопоставлении остальных показателей, приведенных в виде индексов в табл. 2. Так, у самцов индекс скуловой ширины увеличивается от младшей (I) возрастной группы к старшей (VI) группе от 54,4 до 56,5, т. е. на 4%. Закономерность увеличения относительной ширины скуловых дуг с возрастом подтверждается последовательным, от группы к группе, нарастанием этого показателя. Ширина надглазничного промежутка самцов увеличивается в таком же порядке, достигая у старых животных повышения индекса на 5% по сравнению с животными первой группы. Разница между изменениями этих двух показателей в том, что если первый показатель возрастает равномерно, даже с некоторым замедлением у животных старше одного года, то второй—с незначительным увеличением от I группы к IV, и более значительно от IV к VI возрастной группе, т. е. изменения заметнее у взрослых песцов. В таком же порядке возрастает индекс расстояния между надглазничными отростками, с той лишь разницей, что нарастание от I возрастной группы к VI составляет лишь 2,5%. Остальные показатели, давая в отдельных возрастных группах отклонения от средней, не обнаруживают направленных изменений. Незакономерные же отклонения отдельных групповых индексов можно объяснить малым объемом проб.

Таблица 3

Изменения пропорций черепа в зависимости от его размера

Границы групповых интервалов по кондилобазальной длине, *мм*		n	Кондилобазальная длина, *мм*	Индексы								
				скуловой ширины	надглазничной ширины	заглазничной ширины	ширины черепа	ширины мыщелков	ширины по надглазничным отросткам	высоты черепа	затылочно-надглазничной длины	надглазничо-мыщелковой длины
Меньше 117,0	Самцы	12	115,8	56,3	22,4	20,8	39,4	20,3	27,2	30,3	50,0	53,0
	Самки	44	114,4	56,2	22,2	20,8	39,0	20,3	26,7	29,9	49,6	53,1
117,1—120,0	Самцы	41	118,7	56,5	22,5	20,0	38,4	20,1	27,0	29,6	49,5	52,6
	Самки	79	118,6	56,0	22,2	20,0	38,3	20,0	26,7	29,2	48,9	52,4
120,1—124,0	Самцы	61	121,8	56,0	22,2	19,4	38,0	19,9	26,8	29,3	49,3	52,7
	Самки	32	121,4	55,5	22,4	19,3	37,6	19,9	26,7	29,2	49,0	52,4
Больше 124,0	Самцы	78	126,2	56,1	22,2	18,5	36,8	19,7	26,5	29,1	48,7	52,1
	Самки	3	125,8	55,7	22,1	18,3	37,6	19,5	26,8	29,1	49,2	52,6
Все группы	Самцы	192	—	55,7	22,3	19,1	37,6	19,9	26,8	29,3	49,1	52,4
	Самки	158		55,8	22,3	20,1	38,4	20,2	26,7	29,4	49,1	52,6

В целях выяснения зависимости между величиной черепа и его пропорциями все песцы были разбиты по кондилобазальной длине на 4 размерные группы с границами интервалов: 117, 120 и 124 *мм*.

В табл. 3 приведены кондилобазальная длина и индексы остальных промеров по четырем размерным группам.

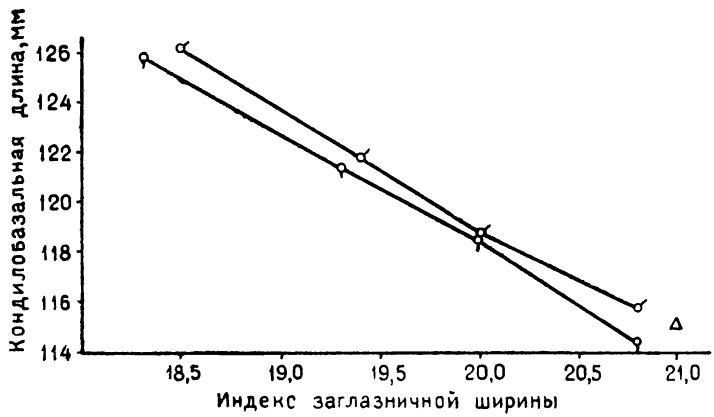


Рис. 1. Зависимость индекса заглазничной ширины от кондилобазальной длины.

Индексы всех взятых нами признаков уменьшаются по мере увеличения кондилобазальной длины, но в различной степени[1]. Эти изменения для большей наглядности иллюстрируются графиками (рис. 1—5).

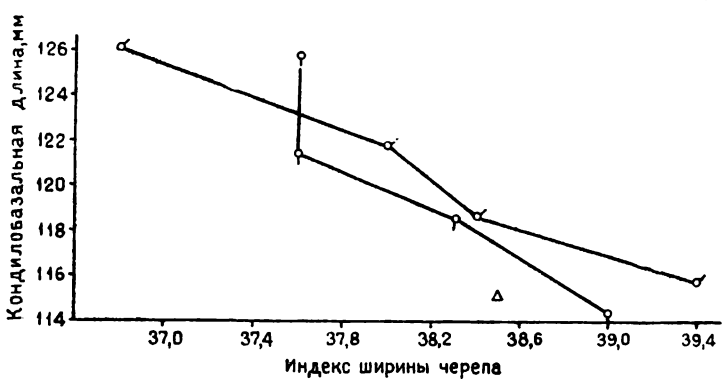


Рис. 2. Зависимость индекса ширины черепа от кондилобазальной длины.

Наиболее закономерно снижается по мере увеличения кондилобазальной длины индекс заглазничной ширины и ширины мыщелков. На графиках они образуют практически прямые линии, совпадающие у обоих полов. Первая (рис. 1) снижается у самцов на 11%, у самок — на 12%, вторая (рис. 3) соответственно на 3 и 4%.

[1] Во избежание ошибочного толкования укажем, что другие промеры, исключенные нами из таблиц, такие как общая длина черепа, расстояние от заднего края нёба до мыщелков, ширина верхней челюсти по альвеоле хищного зуба, не обнаружили в этом плане сколько-нибудь заметной закономерности в изменениях в зависимости от возраста, пола и размера черепа.

По-видимому, так же прямолинейно убывает и индекс ширины черепа (рис. 2), хотя в последней размерной группе самок он оказался выше, чем следовало ожидать, возможно из-за недостаточного количества их в этой группе (n = 3). Разница между первой и четвертой группой у самцов равна 6,5%.

Изменение относительной высоты черепа (рис. 4) имеет криволинейную форму: как у самцов, так и у самок уменьшение индекса на

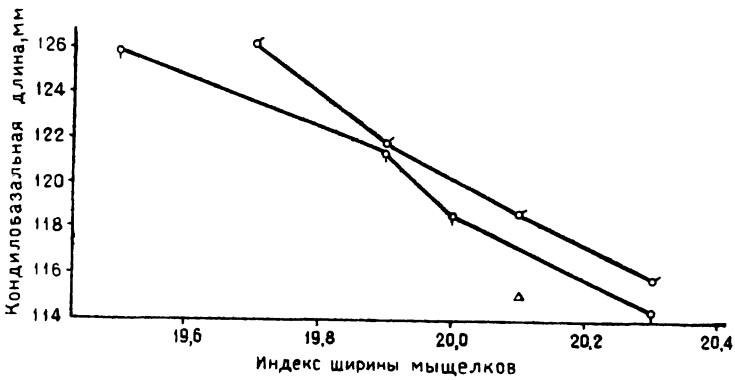


Рис. 3. Зависимость ширины мыщелков от кондилобазальной длины.

интервале от первой размерной группы ко второй — наибольшее, на двух последующих интервалах убывает.

Изменение двух последних показателей таблицы, индексов расстояний от надглазничного отростка до мыщелка и до затылочного гребня,

Рис. 4. Зависимость индекса высоты черепа от кондилобазальной длины.

напоминает по характеру параболу, как и индекс высоты черепа, но средние величины дают довольно резкие уклонения в отдельных размерных группах самцов и самок, поэтому вряд ли стоит здесь говорить о закономерном изменении. Скуловая ширина и надглазничная ширина почти не проявляют тенденции к уменьшению индекса по мере увеличения размера черепа. И, наконец, индекс ширины по надглазничным отросткам ведет себя различно у самцов и самок (рис. 5). У самок он остается неизменным (увеличение его на единицу в четвертой размерной группе можно не принимать в расчет: индекс получен только по трем особям). У самцов же этот индекс уменьшается на 2,5%, сохраняя при этом линейность изменений.

Как нами было отмечено выше, самки отличаются от самцов меньшей кондилобазальной длиной и относительно большей заглазничной шириной и шириной черепа. Но если теперь сопоставить попарно самцов и самок одинакового размера, то разницы в индексах, а следовательно и в абсолютных размерах всех остальных показателей, не обнаружится. Отмеченные же нами ранее различия являются результатом «неравного представительства» мелких и крупных животных в группах самцов и самок. Действительно, если самки распределены между первой—четвертой размерными группами в количестве 94, 79, 32 и 2, то самцы — в количестве 12, 41, 61 и 78 особей. Создается видимость половых различий между самцами и самками, хотя по разоб-

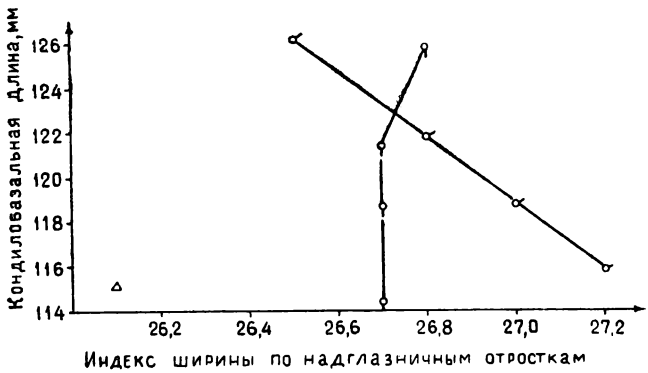


Рис. 5. Зависимость индекса ширины по надглазничным отросткам от кондилобазальной длины черепа.

ранным нами признакам таких различий и нет, есть только различия в абсолютных размерах, обнаруживаемые на средних величинах.

Возрастные различия в пропорциях черепа сохраняются даже при сравнении животных одного размера. В табл. 4 приводятся для самцов индексы трех показателей, по которым было отмечено увеличение с возрастом. Дополнительно к возрастной дается разбивка и по размерам черепа, по кондилобазальной длине. Разбивка эта чрезвычайно

Таблица 4

Изменения индексов скуловой ширины, надглазничной ширины и ширины по надглазничным отросткам с возрастом в зависимости от размера черепа (Самцы)

Возрастные группы	Индексы скуловой ширины в размерных группах				Индексы надглазничной ширины в размерных группах				Индексы ширины по надглазничным отросткам в размерных группах			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
I	55,0	54,5	54,4*	54,0	21,9	21,7	21,6*	22,6	26,5	26,5	26,1*	25,4
II	56,2	56,4	56,1	54,4*	22,2	23,0	22,3	21,4*	27,2	27,1	26,8	25,9*
III	58,7	54,5	56,0*	55,3**	23,1	22,3	21,9*	22,0**	27,9	27,3	26,7*	26,6**
IV	—	55,8	57,0	54,9*	—	22,0	22,2	22,2*	—	26,2	27,4	27,0*
V	58,0	57,0*	57,1*	55,5*	23,0	22,5*	22,8*	22,6*	27,9	27,5*	27,7*	27,2*
VI	57,9	57,5*	56,3	56,5	23,6	22,8*	22,6	23,6	28,1	27,0*	26,3	26,8

* n = 10 — 17; ** n = 23

уменьшила число особей для получения средней в каждой графе таблицы: по каждому признаку животные разбиты на 24 группы, поэтому более 20 животных есть только в одной группе (отмечена в таблице знаком **), от 10 до 20 — в 8 группах (значок *), в остальных группах — меньше 10. Разумеется, при малом числе особей в группах случайные отклонения сказываются более существенно, поэтому в таблице нарушается правильность нарастания индексов с возрастом, но общее увеличение чисел в вертикальных графах заметно у всех размерных групп.

К КРАНИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ГРЕНЛАНДСКОГО ПЕСЦА

Черепа 9 самцов, полученные из Гренландии, отличаются прежде всего малой кондилобазальной длиной (табл. 5). Это — молодые песцы, в основном относящиеся ко второй и четвертой возрастным группам. Гренландских песцов относят к подвиду *Alopex lagopus spitzbergensis*. В. И. Цалкин (1944) отмечает, что череп шпицбергенского песца по кондилобазальной длине в среднем примерно на 6 *мм* меньше черепа материкового песца. Сравнивая данные табл. 3 и 5, находим, что на нашем материале разница эта составляет 8 *мм*. Сопоставляя гренландских песцов с ямальскими первой размерной группы, можно заметить как признаки полного сходства, так и некоторые отличия. Так, по заглазничной ширине они строго следуют выявленной на ямальских песцах закономерности. Индекс заглазничной ширины у них, как и следовало ожидать, максимальный (На рис. 1 видно, насколько точно сохраняется эта закономерность.).

Наиболее всего заметна разница в индексах ширины по надглазничным отросткам. На рис. 5 этот индекс, обозначенный треугольни-

Таблица 5

Кондилобазальная длина и индексы черепа песцов из Гренландии (Самцы)

Возрастная группа	n	Кондилобазальная длина, *мм*	Индексы по кондилобазальной длине								Мыщелочно-надглазничная длина, *мм*
			скуловая ширина	надглазничная ширина	заглазничная ширина	ширина черепа	ширина мыщелков	ширина по надглазничным отросткам	высота черепа	затылочно-надглазничная длина	
II	3	115,2	55,9	22,1	21,4	38,7	19,9	26,9	29,5	48,4	51,9
IV	4	113,6	57,0	22,0	21,1	38,8	20,4	25,9	29,8	49,7	53,5
С I по IV	9	115,1	55,8	21,9	21,0	38,4	20,1	26,0	29,6	49,4	52,7

ком, кажется очень далеким от линии, отражающей изменения этого показателя у ямальских песцов. Однако ошибка среднего индекса, вычисленная для 9 гренландских песцов, равна 0,45. Отклонение этого индекса лишь немного больше величины удвоенной ошибки, т. е. это отличие нельзя считать вполне достоверным. Его достоверность может быть доказана только на большом количестве черепов. Пока можно только предполагать, что ширина по надглазничным отросткам у гренландских песцов меньше, чем у материковых. Для ширины мыщелков вычисленная таким же способом ошибка оказалась вдвое меньшей (0,23). Отклонение же этого индекса от ожидаемого составляет около 0,3 *мм*. Здесь мы даже на более многочисленной пробе можем не обнаружить разницы. Что же касается всех остальных показателей, то, поскольку отклонения там еще меньше, чем на двух рассмотренных здесь, то можно считать эти отклонения несущественными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, проанализировав изменчивость краниологических признаков песцов, мы установили два основных направления изменчивости. Изменчивость возрастного характера заключается в том, что с возрастом непропорционально увеличивается скуловая ширина, ширина надглазничного промежутка и ширина по надглазничным отросткам. Наряду с этим, пропорции черепа меняются от мелких животных к крупным. У крупных черепов относительно меньше заглазничная ширина, ширина мыщелков, ширина мозговой части черепа, высота черепа. Это изменение пропорций наблюдается у животных всех возрастов, поэтому пропорции мелких черепов нельзя считать ювенильным признаком: такими пропорциями обладают мелкие черепа как молодых, так и старых животных; крупные же черепа имеют другие пропорции, хотя среди них могут быть и очень молодые. Самки, по абсолютным размерам более мелкие, чем самцы, в общей пробе, без разбивки на размерные группы, в среднем имеют иные пропорции, чем самцы, хотя от равных им по размеру самцов они практически неотличимы. Сравнение материкового песца с более мелким подвидом шпицбергенского песца показывает различия в пропорциях, но различия эти обусловлены не сохранением ювенильных признаков, как это считают (В. И. Цалкин, 1944), а закономерным для вида изменением пропорций при уменьшении абсолютных размеров. Как показал обработанный нами материал, нельзя достоверно выявить тонкие различия между двумя группами животных, оперируя малыми выборками.

Нельзя также сравнивать такие группы животных только по средним значениям взятых в основу показателей. Те или иные сдвиги в количественном соотношении мелких и крупных животных могут создать видимость конституционных различий сравниваемых групп животных.

ЛИТЕРАТУРА

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. II, М., 1931.

Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию», Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14, 1960.

Цалкин В. И. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии. Зоол. ж., т. 23, вып. 4, 1944.

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

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. Н. ПАВЛИНИН

ОЧЕРК СРАВНИТЕЛЬНОЙ КРАНИОЛОГИИ ХАРЗЫ И ФИШЕРА

Статья написана в связи с изучением внутривидовой изменчивости *Martes*. Харза *Martes* (*Lamprogale*) *flavigula* Boddaert и фишер (илька, куница-рыболов или пекан канадский) Martes pennanthi (Exrleben) — виды с взаимно исключающимися ареалами, лежащими в зоогеографических областях (Палеарктика и Неарктика), в истории формирования фаун которых есть черты общности (рис. 1 и 2).

Проследить, какие признаки у них общие, а какие альтернативно видовые, признаки каких видов рода *Martes* у них присутствуют — цель настоящей работы. Очерк сравнительной краниологии фишера и харзы дается, по-видимому, впервые (в отечественной литературе—бесспорно). На исчерпывающую полноту он ни в какой мере не претендует.

Рис. 1. Харза.

В основу настоящей краткой заметки положены материалы, полученные при описании и сравнении черепов харзы и ильки, любезно присланные нашей лаборатории: первые—директором Судзухинского государственного заповедника Гришковским, вторые — старшим зоологом Канадского национального музея в Оттаве А. В. Ф. Бэнфильдом. Харзы добыты на Дальнем Востоке (Приморский край, Лазовский район, Судзухинский заповедник), ильки — в Британской Колумбии (Канада). Черепов ильки получено 5 штук (самцов 3, самок 2, все принадлежат взрослым особям), черепов харзы — 6 (самцов 5, из них 3 взрослых и

Таблица 1

Размеры тела и промеры черепов харзы

Показатели	По Г. А. Новикову (1956)		По Г. Ф. Бромлею (1956)		По нашим измерениям		
	Самцы	Самки	Самцы (n=2)	Самки (n=2)	Самцы взрослые (n=3)	Самцы сеголетки (n=2)	Самка взрослая (n=1)
Общая длина черепа, *мм*	—	—	108,1—110,3	101,8—110,1	111,7—114,9	98,5—111,4	106,0
Кондилобазальная длина, *мм*	108—109	92—100	106,9—109,1	99,9—109,4	108,7—111,3	96,8—109,5	103,7
Скуловая ширина, *мм*	55—68	55—59	—	—	62,2—69,0	56,0—61,1	59,4
Межглазничная ширина, *мм*	—	—	—	—	23,6—25,1	22,9—23,5	23,3
Заглазничная ширина, *мм*	—	—	—	—	23,0—25,3	27,8—28,2	26,8
Высота в области барабанных камер, *мм*	38—39	36—37	44,5—47,1	43,9—46,8	42,6—43,8	40,0—40,5	36,5
Ширина над клыками, *мм*	—	—	—	—	22,5—23,5	21,7—22,4	21,4
Ширина мозговой коробки, *мм*	—	—	—	—	46,4—48,0	45,0—50,8	47,7
Мастоидная ширина, *мм*	—	—	—	—	48,4—52,0	40,7—49,2	47,0
Длина барабанных камер, *мм*	—	—	—	—	23,3—24,2	21,3—23,3	22,1
Длина лицевой части, *мм*	—	—	—	—	52,0—56,0	45,0—50,0	50,0
Отношение межглазничной ширины к заглазничной	—	—	—	—	0,93—1,06	0,82—0,83	0,89
Расстояние между барабанными камерами, *мм*	—	—	—	—	13,1—15,6	12,0—13,7	14,0
Длина тела, *см*	75—80	—	50,0—71,9 (n=9)	50—62,0 (n=12)	—	—	—
Длина хвоста, *см*	Около 45	—	37,0—44,2 (n=6)	35,4—42,7 (n=8)	—	—	—
Вес тела, *г*	—	—	2367—5748 (n=8)	1155—3827 (n=10)	—	—	—
Длина бакулума, *мм*	Около 78	—	—	—	79,0—89,4	57,0—72,0	—

2 сеголетка, и 1 взрослая самка). Помимо черепов харзы, нам были присланы также шкуры и бакулумы этого хищника.

Публикуемые в работе фотографии выполнены старшим лаборантом В. Л. Михайловым.

О линейных размерах черепа и его отдельных частей харзы и ильки дают представления данные табл. 1 и 2, о внешнем виде

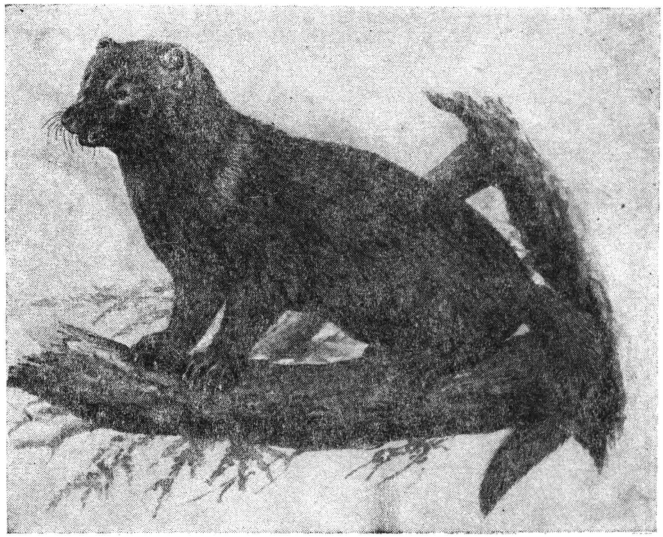


Рис. 2. Илька, или фишер.

и общей конфигурации черепа — фотографии, на которых череп показан в нескольких положениях (рис. 3, 4, 5, 6). Из этих материалов

Таблица 2

Промеры черепов фишера *Martes pennanti columbiana Goldman.* **(Канада, Британская Колумбия)**

Показатели (размеры, *мм*)	Самцы (n=3)	Самки (n=2)
Общая длина	114,6—122,8	100,2—108,2
Кондилобазальная длина	113,9—121,8	99,2—106,8
Скуловая ширина	61,9—67,1	54,2—58,7
Высота черепа	39,9—43,8	37,6—39,0
Ширина над клыками	21,8—22,3	17,5—18,8
Ширина мозговой коробки	43,4—45,3	41,4—43,0
Межглазничная ширина	23,4—26,2	21,7—22,3
Заглазничная ширина	19,4—21,1	18,8—21,0
Мастоидная ширина	52,5—55,3	45,5—48,7
Длина барабанных камер	22,2—23,7	20,4—22,0
Ширина барабанных камер	16,3—18,0	14,6—15,5
Расстояние между барабанными камерами	13,0—14,0	11,2—13,0
Диаметр хоан	11,3—12,3	10,4—11,7
Длина ряда нижних коренных	41,8—42,8	35,5—38,5

видно следующее. У черепа ильки, несмотря на меньшие, чем у харзы, размеры тела (до 64 *см*, у харзы до 80 *см*), больше кондилобазальная длина (до 121,8 *мм*, при 111,3 у харзы). Если взять отношение максимальной кондилобазальной длины к максимальной длине тела

у самцов ильки и харзы, то получаются такие цифры: у первой[1] 19,0, у второй — 13,9%. Длинноголовость фишера выступает четко. Череп

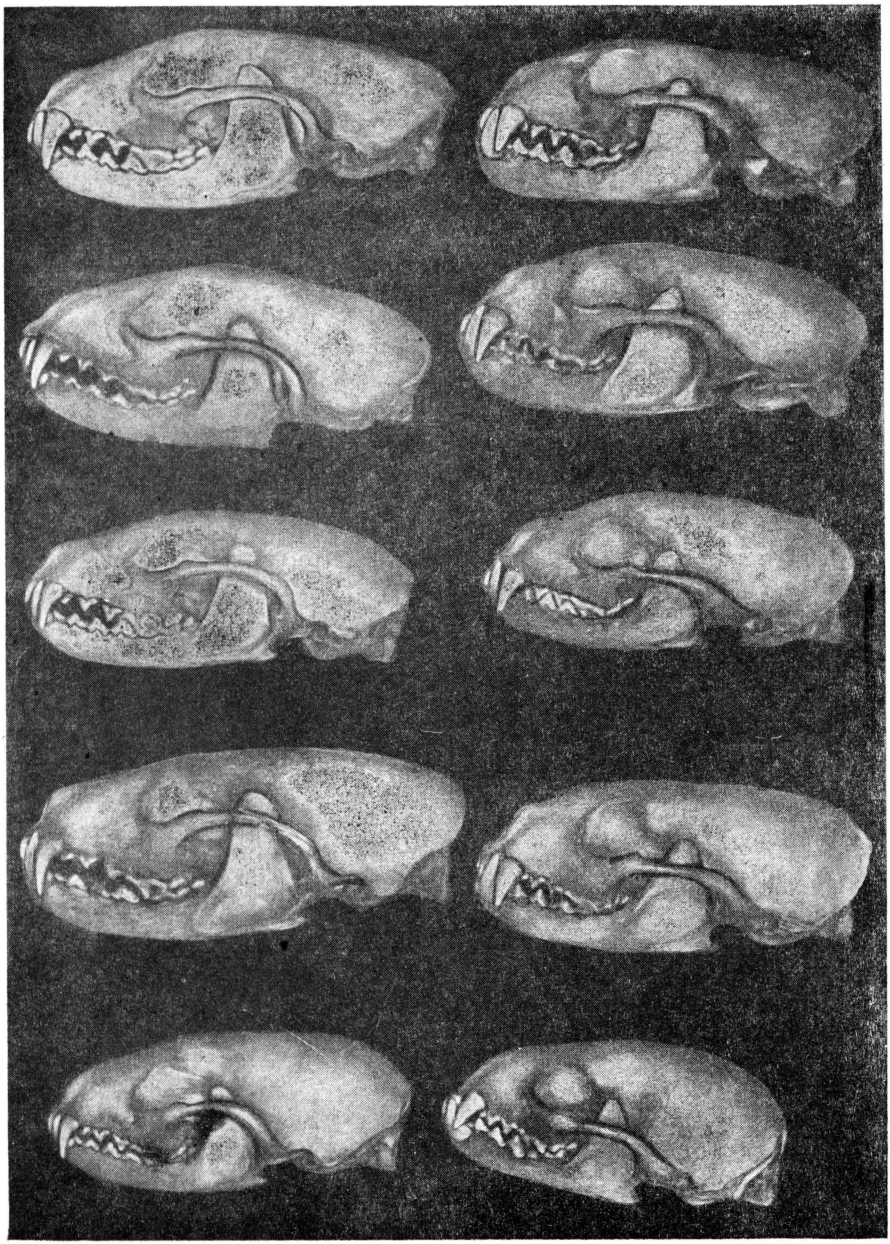


Рис. 3. Черепа фишера (слева) и харзы. Вид сбоку.

ильки не только длиннее, но он у́же и изящнее, что обусловливается не только меньшей скуловой шириной, но и значительным развитием

[1] У самцов американской куницы с Аляски этот показатель равен 20,0%, у самцов камчатского соболя 16,4, у самцов лесной куницы 15,0 и у самцов каменной куницы 15,7%.

заглазничного сужения. В имевшейся у нас серии черепов отношение межглазничной ширины к заглазничной доходило до 1,24. У харзы же заглазничное сужение выражено слабо. Череп фишера по данному признаку можно отнести к «соболиному» типу, харзы — к типу «каменной куницы». Даже у взрослых харз отношение заглазничной ширины к межглазничной не превышало 1,06. Такой низкий индекс говорит о том, что с возрастом череп ее мало меняет свою конфигурацию, всю жизнь сохраняя ювенальные (в действительности — предковые) черты строения.

В диагнозе харзы, как известно, указывается, что череп ее очень похож на череп куницы-белодушки, но много крупнее. Но похож он на

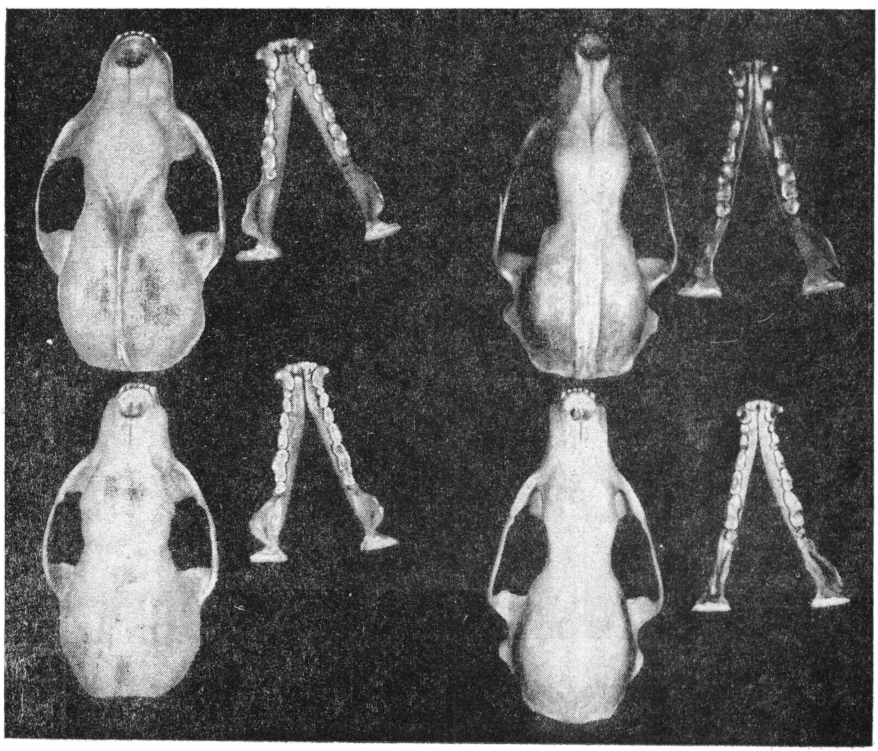


Рис. 4. Черепа фишера (справа) и харзы. Вид сверху.

череп не всех географических рас каменной куницы, сходства больше у него с кавказской формой; туркестанская же белодушка по хорошо выраженному заглазничному сужению явно тяготеет к соболю, лесной и американской куницам.

У харзы дистальные концы носовых костей имеют форму вилочки с тупыми вершинками, у фишера — острого выступа; у обоих видов носовые кости здесь посередине разделены линией шва. У взрослых особей харзы швы как между носовыми, так между последними с межчелюстными и челюстными костями отсутствуют (остается небольшая линия шва лишь между носовыми у их переднего края), у фишера же даже у старых экземпляров почти все линии швов в этой области сохраняются.

Сужение носовых костей в их средней части у фишера больше (типа «каменной куницы»), чем у харзы (типа «лесной куницы»).

Значительна разница между ними и в форме задних концов носовых костей (у фишера с острым выступом, у харзы — с тупым)[1].

Форма скуловой кости у рассматриваемых видов разная: у харзы она трапециевидная, а лобный отросток этой кости острый, у фишера же овальная, и лобный отросток имеет вид небольшого возвышения с ровной закругленной вершиной (рис. 7, 8).

Сосцевидные отростки у фишера развиты сильно, у харзы слабее (и поэтому мало выступают за наружный край слуховых отверстий).

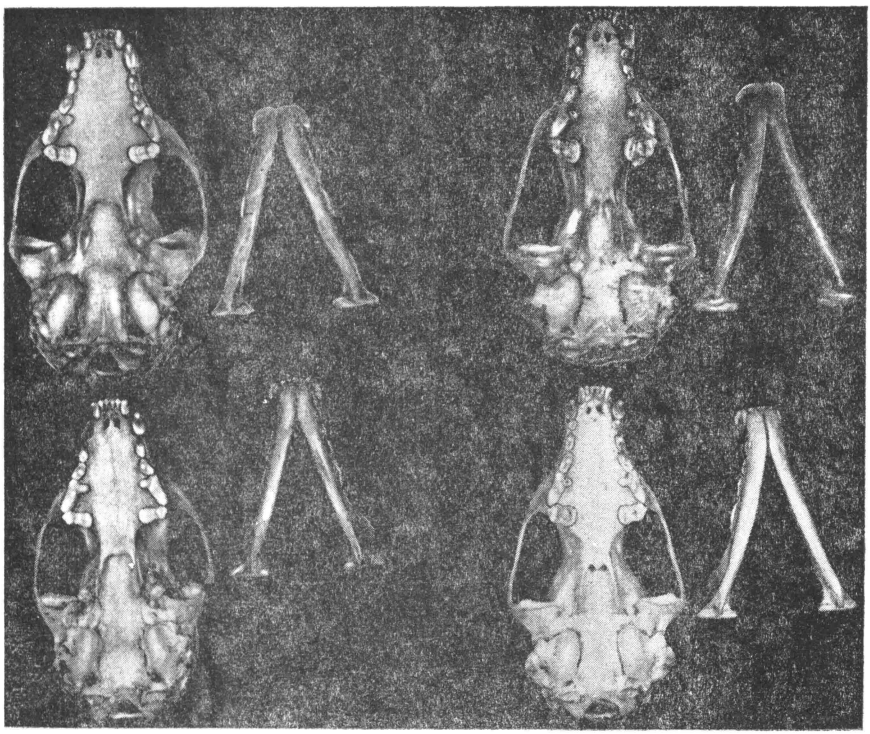


Рис. 5. Черепа фишера (справа) и харзы. Вид снизу.

Заглазничный отросток более развит у харзы, чем у фишера (у первой он длиннее и имеет форму туповершинного треугольника, у второго же вида он выражен слабее).

У харзы мозговая капсула сразу же за заглазничной шириной имеет вздутие (как у лесной куницы), у фишера его или нет, или оно слабо выражено («соболиный» тип).

Расстояние между барабанными камерами (на линии сонных отверстий) большое у обоих видов, но у харзы оно больше («куний тип»), чем у фишера («соболиный» тип); несмотря на крупные размеры черепа, это расстояние у ильки равняется 11,2—14,0 *мм*, в то время как у русских лесных куниц 9,0—11,8 (Кавказ) и 9,2—11,7 (Архангельская обл.), у куниц-белодушек 9,1—11,2 (Кавказ) и 9,8—11,2 *мм* (Средняя Азия), у соболей 7,7—10,9 *мм* (Камчатка).

[1] У Г. А. Новикова (1956, рис. 126) показано, что при рассматривании черепа харзы сверху резцовые отверстия сильно закрываются носовыми костями. У харз же из Судзухинского заповедника видны не только эти отверстия, но и прилегающие к ним кости.

Из этих данных видно, что мелкие экземпляры ильки и крупные экземпляры русских лесных и каменных куниц по рассматриваемому признаку могут быть сходными; харза же стоит особняком. Барабанные камеры у фишера шире, чем у харзы, за счет более длинных слуховых отверстий, собственно же камеры более вздуты с тупым передним концом. Одновременно с этим у фишера камеры более тонкостенны и с хорошо заметным поперечнополосатым рисунком, у харзы подобного не наблюдалось. У фишера отсутствует игольчатый костный

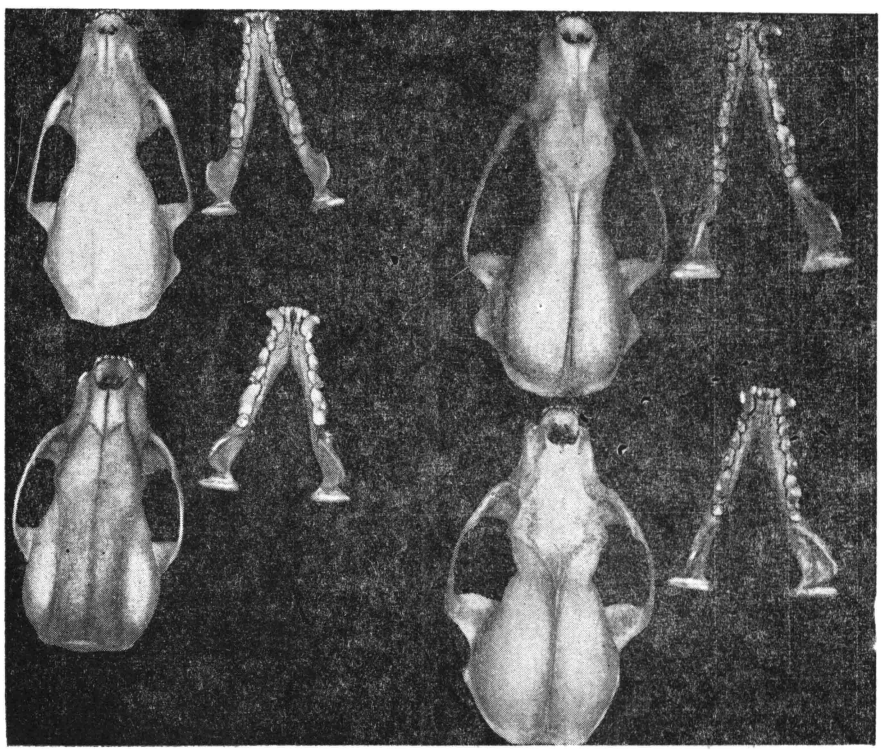


Рис. 6. Черепа фишера (вверху) и харзы. Вид сверху.

выступ на переднем конце барабанных камер, у харзы он есть (с тупым концом).

У рассматриваемых видов большая разница в строении задненёбной вырезки: у фишера здесь имеется хорошо выраженный длинный выступ треугольной формы (признак *Martes martes*), у харзы этот признак выражен слабо, имея вид короткого, но широкого выступа.

Яремные отверстия у фишера маленькие и круглые, у харзы — большие и полукруглые. Различна у них и форма подглазничных отверстий: у фишера они небольшие (и меньше), полуовальной формы, длинная ось их поставлена вертикально, у харзы — большие, а форма ближе к круглой (рис. 9).

Внутренняя лопасть коренного верхней челюсти у фишера широкая, у харзы — заметно у́же, хотя такого сильного перехвата в основании лопасти, какой показан у Г. А. Новикова (1956), у наших образцов нет.

Третий премоляре верхней челюсти относительно продольной оси следующего предкоренного зуба расположен по разному: у фишера в одной плоскости (как у европейской норки), у харзы — под углом (как у американской норки).

У четвертого премоляре (хищнического зуба) нижней челюсти фишера и харзы имеется дополнительный зубец, который, как известно, у соболя считается диагностическим признаком. (У двух черепов харзы несколько меньший зубец имелся и на третьем предкоренном зубе.).

Четвертый предкоренной относительно всех остальных зубов нижней челюсти лежит косо, но если у фишера это заметно слабо, то у

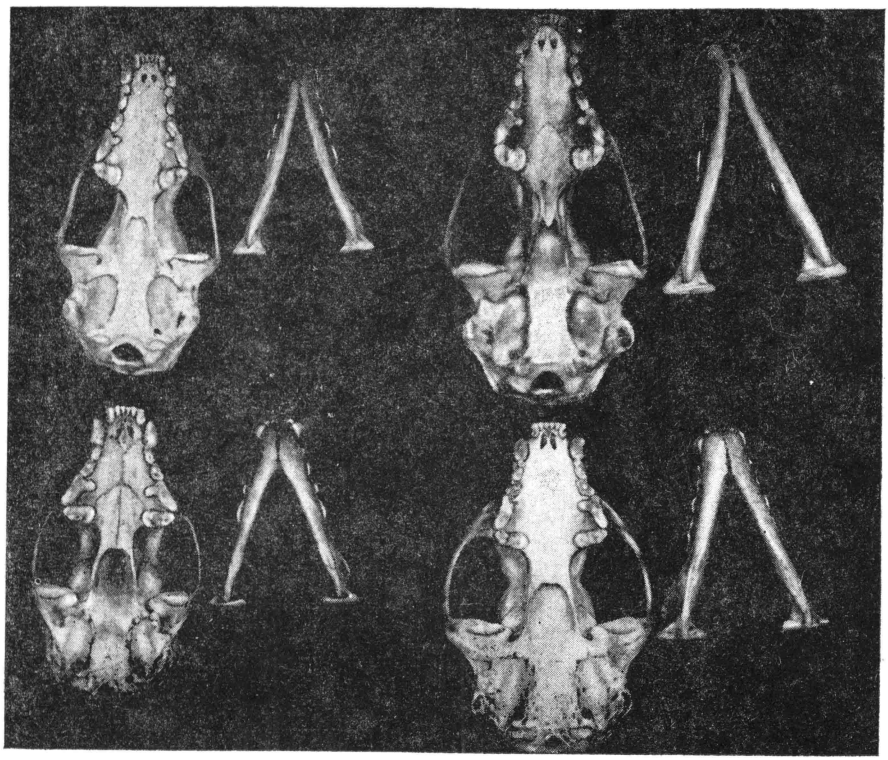


Рис. 7. Черепа фишера (вверху) и харзы. Вид снизу.

харзы — сильно. У одного черепа харзы этому зубу было настолько «тесно» в ряду, что он расположился полупоперек челюсти, выдаваясь одним концом наружу.

Режущие вершины первого коренного нижней челюсти у харзы развиты сильнее, чем у второго. Жевательная поверхность каудальной части этого зуба у фишера более широкая (как и второго коренного), чем у харзы, одновременно она у фишера на значительном пространстве покрыта мелкими сетчатыми складками, чего нет у харзы. (Такая же складчатость имеется у ильки и на втором верхнем коренном зубе. Это, по-видимому, отражает особенности в питании ильки.).

Крайние резцы мельче у фишера и крупнее у харзы, клыки длиннее у фишера. Угол расхождения ветвей нижней челюсти у фишера меньше, чем у харзы (челюсти у последней короче).

Нижняя поверхность нижней челюсти у фишера выгнута, края выше, чем середина (на ровном месте челюсть может качаться как стул-качалка), у харзы она почти ровная, челюсть лежит плотно. Вес черепа фишера и харзы почти одинаков.

Олигодентия (уменьшение числа зубов) у просмотренных черепов не встречена, наоборот, у одного фишера-самца обнаружен дополнительный, шестой зуб (коренной) в верхней челюсти[1] (см. рис. 5); он плотно примыкает к первому коренному, имеет 2 корня и жевательную поверхность, характерную для первого коренного.

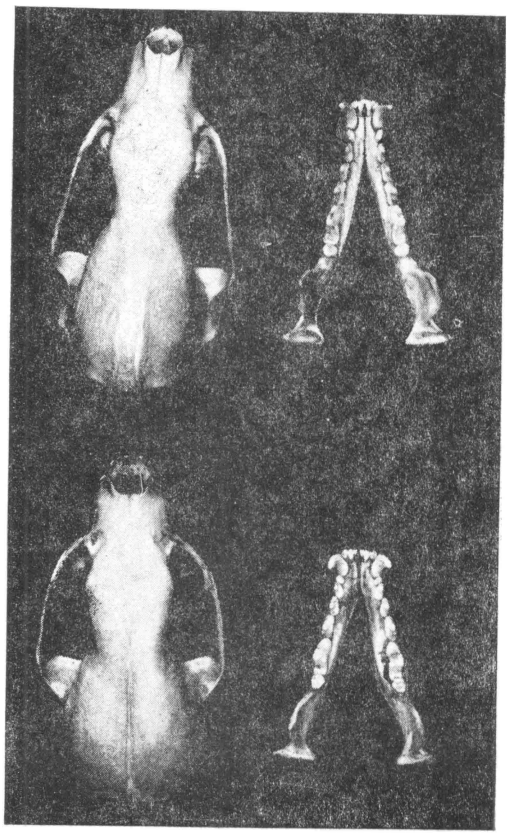


Рис. 8. Черепа харзы (внизу) и фишера. Вид сверху.

Нам не пришлось видеть бакулум фишера, данные же по бакулум харзы такие: у взрослых особей длина этой косточки достигала 89,4 *мм*, у молодых особей она, естественно, меньше; так у зверя, добытого 4 декабря, она равнялась всего 57 *мм*. Обращает на себя внимание тот факт, что у сеголетков бакулум имеет иное строение, чем у взрослых животных (рис. 10): у молодых харз, добытых в ноябре, он упрощенной формы, крючкообразные отростки на дистальном конце развиты еще слабо, из них более заметен тот, который у взрослых бывает самым крупным, в это время он похож на бакулум мелких видов куньих, больше на колонка, с той лишь разницей, что почти еще не имеет желобка, который слабо выражен только у верхнего конца.

Стоит отметить, что такой признак харзы, как «вдоль нижней стороны бакулума имеется бороздка» (Новиков, 1956, стр. 199), у просмотренных нами экземпляров (взрослых) был выражен крайне слабо: у двух бакулумов неглубокие бороздки имелись только на концах, у одного только на заднем конце косточки. И общая форма бакулума была несколько иной, чем это приводится Г. А. Новиковым (1956): на рис. 111 в его работе каудальный конец бакулума имеет форму неправильной вилки, у просмотренных нами — конец с ровным полукруглым обрезом; ствол бакулума на рисунке со значительным изгибом в верхней части, у наших экземпляров — он почти прямой (эту форму не изменяет слабая извилистость), венчик загибается круто.

Чтобы закончить изложение материала, сообщим данные по измерению толщины волос харзы, добытых в Приморье (исследовалось по

[1] У куниц «истиннокоренных всегда m $\frac{1}{2}$» (Н. А. Бобринский, Б. С. Матвеев, 1949, стр. 298).

25 волос каждой категории, пробы брались со спинной части шкурки в области огузка: у самцов (n = 4, октябрь, ноябрь и декабрь) остевые 89,4—121,0 *мк*, пуховые 19,3—22,0 *мк*, у самки (одна шкурка, сентябрь) соответственно 111,0 и 22,0 *мк*.

Следует заметить, что аналогичная толщина волос (до 121 *мк* остевые и до 22 *мк* пуховые) встречается и у соболей (Герасимова, 1956; Павлинин, 1959) и у лесных куниц (Павлинин, 1959а), несмотря на то, что харза более крупное животное и живет в менее суровых условиях.

По длине хвоста эти виды различаются, но не столь сильно. По С. И. Огневу (1931), у харзы она составляет две трети длины тела, по Г. А. Новикову (1956) — около 45 *см*, по Г. Ф. Бромлею (1956) — у самцов 37,0—44,2, самок — 35,4—42,7 *см*; у фишера W. H. Burt and R. P. Grossenheider (1952) определяют в 33,0—38,1 *см*. W. J. Hamilton, Jr. (1943)—36 *см*, по W. F. Blair, A. P. Blair, P. Brodkorb, F. R. Cagle and G. A. Moore (1957) — длина хвоста составляет около 62% длины тела.

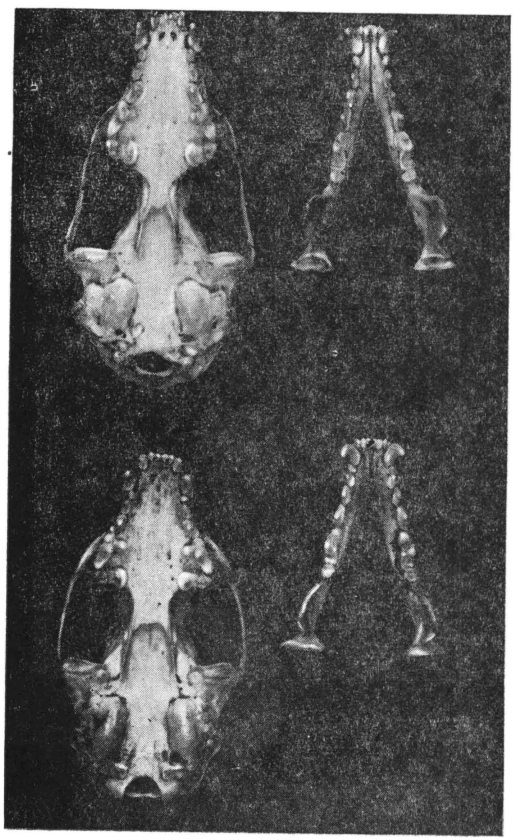


Рис. 9. Черепа харзы (вверху) и фишера. Вид снизу.

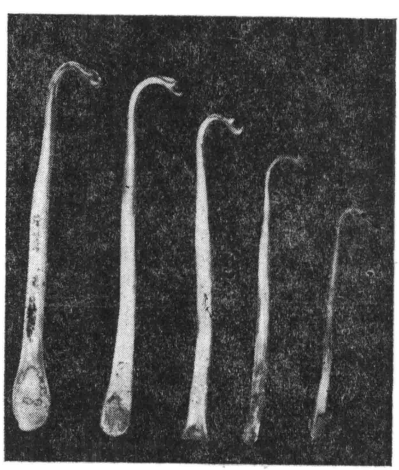


Рис. 10. Бакулум харзы (Два справа — молодых).

Из изложенного материала видно, что в черепе фишера больше признаков «соболиного типа» (некоторые признаки хорошо развиты у лесной куницы, например сильно развитый выступ на переднем крае нёбной вырезки), в черепе харзы — типа каменной куницы. На сходство черепов фишера и куниц «типа соболя» указывают, в частности, и изменения заглазничной ширины с возрастом. По этому признаку харза и каменная куница составляют одну группу; илька, соболь, лесная и американская куницы — другую. Заметим, что R. S. Pocock (1921) по особенностям внутреннего строения слуховых барабанов кунициевых каменную куницу и харзу отнес в одну группу.

По изменению бакулума с возрастом можно судить об эволюции формы этой косточки у кунициевых. Как мы отмечали раньше, у харзы,

несмотря на сложную и оригинальную форму дистального конца бакулума у взрослых особей, у молодых особей он устроен намного проще и напоминает дефинитивную косточку некоторых видов *Mustela*. У взрослых соболей и лесных куниц иногда встречаются бакулумы такого же типа, как и у молодых харз. Подобное атавистическое строение кости Приапа у соболя, лесной куницы и молодых харз свидетельствует о том, что род *Mustela* более древний, чем род *Martes* (включая сюда и *Lamprogale*)[1].

Исходя из вывода, что к концу ледникового времени (и еще более в современную эпоху) произошло измельчание ряда четвертичных млекопитающих (Громова, 1932), можно было бы полагать, что крупная илька является формой, которая подобной трансформации не претерпела. Если это так, тогда надо считать, что фишер более древняя форма, чем виды подрода *Martes*. Но, как принято считать, самым древним видом среди современных настоящих куниц является каменная куница. Фишер же явно уклоняется к «соболиному типу», значит, он, как и соболь, вид более молодой? Мы склонны полагать, что едва ли было бы правомерным ильку выделять в особый подрод *Pekania*, что сделал J. E. Gray (1865), только по одним морфологическим признакам. Другое дело, если во внимание принимать и биологическую специфику вида, в особенности такую, которая связана с размножением. У ильки беременность длится 345 дней, как у барсука (у соболя и лесной куницы она короче примерно на 2 месяца), а молодые прозревают в возрасте не менее 1,5 месяцев (у соболя и куницы раньше — в возрасте 30—36 дней). Известно, что признаки последнего свойства наиболее консервативны и, значит, более характерны.

ЛИТЕРАТУРА

Бобринский Н. А., Матвеев Б. С. Курс зоологии. Т. II, М., Изд-во «Советская наука», 1949.

Бромлей Г. Ф. Материалы по экологии соболя и харзы, распространенных в Приморском крае. Сборн. материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М., Изд. Мин-ва сельского хозяйства СССР, 1956.

Герасимова А. М. Качество меха баргузинского соболя, акклиматизированного в Томской области. Тр. Всесоюзного н.-и. ин-та животного сырья и пушнины, вып. 17, М., Заготиздат, 1958.

Громова В. И. Новое из истории четвертичной фауны млекопитающих СССР. Природа, № 8, 1932.

Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР, М.—Л., Изд-во Академии наук СССР, 1956.

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. II, М., Госиздат «Главнаука», 1931.

Павлинин В. Н. Характеристика волосяного покрова тобольских соболей в связи с оценкой результатов выпусков восточных соболей в Свердловской области. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

Павлинин В. Н. Заметки по морфологии уральских лесных куниц. Тр. Уральского отд. МОИП, вып. 2, Свердловск, 1959а.

Юргенсон Б. П. Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц. Сб. материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М., Изд. Мин-ва сельского хозяйства СССР, 1956.

Blair W. F., Blair A. P., Brodkorb P., Cagle F. R. and Moore G. A. Vertebrates of the United States. New York, Toronto, London, 1957.

---

[1] Не животным ли типа современной ильки принадлежит крупная большая берцовая кость куницы, найденная в Эстонии близ г. Пярну? (K. Greve, 1909); цитируется по Б. П. Юргенсону, 1956; последний полагает, что эта кость, возможно, принадлежит гибриду соболя и лесной куницы (кидусу) с признаками гетерозиса.

Burt W. H. and Grossenheider R. P. A field guide to the mammals. Boston 1952.
Gray J. E. Revision of the genera and species of Mustelidae contained in the British Museum. Proc. Zool. Soc. London, 1865, (100—154).
Greve K. Säugetiere Kur-Liv—Estland, Riga, 1909.
Hamilton W. J., Jr. The mammals of eastern United States. New York, 1943.
Pocock R. S. On the external character and classification of the Mustelidae. Proc. of Zool. Soc. of London, 1921.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. Н. ПАВЛИНИН

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ОПРЕДЕЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Не только подвиды и вид в целом, но и отдельные популяции должны иметь (и действительно имеют) морфологическую определенность. Это неизбежно вытекает из законов развития материи вообще и ее органической формы в частности. В непрерывном историческом процессе эволюции организмов совершенно закономерны периоды стабилизации определенных морфологических и иных структур, определенной формы организации видов. Подобная относительная стабилизация есть частная форма движения, она является следствием действия закона единства организмов и их среды, где для ведущего начала (среды) более характерны медленные, постепенные, а не катастрофические изменения. Катаклизмы в истории развития жизни на земле не отрицаются, но они чаще способствуют вымиранию ряда организмов, в то время как медленно протекающие процессы способствуют трасформации видов, прогрессивной эволюции организмов.

Итак, морфологическая определенность видов, подвидов и популяций — не случайное, а закономерное явление в природе. Возникнув, она сохраняется так же долго, как та среда, в которой живут данные формы организмов. Неизбежные колебания отдельных факторов среды не меняют принципиальной картины, ибо их действие, как правило, не ново, оно повторяется периодически, предки конкретных форм «испытали» его при своем становлении, а в силу наследственности способность целесообразно отвечать на определенные изменения факторов среды имеется и у потомков.

Даже отрицательное действие новых факторов многие организмы, тем более ведущие активный образ жизни, часто умеют «нейтрализовать» или избегнуть его, особенно успешно в тех случаях, когда действие новых условий среды нарастает медленно.

Конечно, помимо периодических изменений в силе действия отдельных факторов среды, есть и иные причины, которые как-то меняют морфологическое лицо популяций, например разная степень изоляции соседних популяций (ограничение панмиксии), их численность и др. Но независимо от этого, во многих случаях в течение довольно длительного времени можно наблюдать морфологическую определенность популяций. Тот факт, что популяция состоит из особей, отличающихся друг от друга, не нарушает морфологической определенности всей популяции, как целесообразной биологической реакции группы особей одного вида на конкретные, обычно медленно изменяющиеся условия

Таблица 1

Материалы по сравнительной изменчивости некоторых признаков черепа соболя, дикой американской норки и красной лисицы

Показатели (размеры, *мм*)	Пол	Соболь (Гаринский район Свердловской области)				Дикая американская норка (Башкирия)				Красная лисица (район г. Троицка Челябинской области)			
		1955/56 г.		1956/57 г.		1957/58 г.		1958/59 г.		1957/58 г.		1958/59 г.	
		M±m	Лимит	M±m	Лимит	M±m	Лимит	M±m	Лимит	M±m	Лимит	M±m	Лимит
Кондилобазальная длина	Самцы	84,4±0,45	81,5—87,1	85,6±0,34	82,9—88,0	67,5±0,60	64,5—69,2	66,1±0,37	6,41—69,0	142,3±1,25	134,2—153,6	144,5±0,85	137,3—157,4
	Самки	78,7±0,45	77,8—80,3	78,4±0,76	76,6—79,5	59,5±0,28	58,3—59,8	58,9±0,35	57,1—60,0	142,4±0,45	138,2—147,7	138,0±1,21	131,3—149,1
Скуловая ширина	Самцы	47,3±0,88	43,6—52,8	46,1±0,57	43,0—51,0	39,1±0,94	36,2—42,8	37,5±0,42	34,9—40,6	75,8±0,72	64,0—79,5	78,6±0,18	72,9—87,5
	Самки	42,8±0,82	39,0—44,8	42,3±?	41,5—43,2	33,7±0,44	32,4—35,4	33,0±0,34	31,2—35,3	73,5±0,95	71,0—77,8	75,8±0,49	72,2—80,5
Межглазничная ширина	Самцы	20,0±0,27	19,0—21,8	19,2±0,22	18,0—21,2	15,1±0,20	14,0—16,0	14,6±0,21	13,6—14,4	27,2±0,37	22,3—30,3	28,9±0,22	26,6—32,8
	Самки	18,3±0,39	17,3—18,8	18,0±?	17,8—18,3	13,1±0,21	12,7—13,6	12,9±0 17	12,0—13,7	27,7±0,46	25,8—31,1	27,3±0,38	25,0—31,1
Ширина над клыками	Самцы	13,9±0,13	13,5—14,8	14,0±0,11	13,2—15,0	14,2±0,24	12,7—16,0	13,7±0,14	13,0—14,4	—	—	—	—
	Самки	12,8±0,18	12,3—13,3	13,0±?	12,7—13,3	11,6±0,15	11,0—11,9	12,0±0,11	11,3—12,6	—	—	—	—

существования, единичное не изменяет общего. Это положение можно проиллюстрировать рядом данных (табл. 1).

Материалы таблицы дают основание сделать следующие замечания. У соболя и норки достоверность различий по всем признакам статистически не реальна. Несколько особо стоит лисица, у которой разница между некоторыми признаками у самцов оказалась статистически реальной. Она может быть объяснима неодинаковым соотношением в пробах особей разного возраста, при подборе для исследования черепов зверей одного возраста или хотя бы одной возрастной группы подобной картины не будет. Нельзя не отметить того факта, что по такому стабильному признаку, как кондилобазальная длина, разницы нет и у лисицы. Довольно часто наблюдается синхронность в изменении признаков у особей разного пола, хотя в ряде случаев у самок сильнее, чем у самцов, проявляется тенденция к сохранению своих признаков, присущих им в силу полового диморфизма.

Выше речь шла о морфологической определенности популяций по краниологическим, относительно стойким признакам. Но ее можно наблюдать и на признаках волосяного покрова, который, в силу своей особой био-

логической роли, более «отзывчив» на изменения условий среды. В табл. 2 показаны индексы окраски шкурок тобольских соболей трех популяций.

Мы не располагали данными о цветовом ассортименте шкурок соболей, заготовляемых в Пуровском районе, но имели материалы оттуда по средней фактической заготовительной цене одной шкурки за ряд лет. Индексы окраски соболей этой популяции, приведенные в табл. 2, вычислены позже. Нами было установлено, что при колебаниях идеальной[1] средней заготовительной цены одной шкурки соболей

Таблица 2

Индекс окраски шкурок тобольских соболей трех популяций

Ивдельская популяция (Сведловская область)		Дубровинская популяция (Тюменская область)		Пуровская популяция (Тюменская область)	
Время добычи	Индекс	Время добычи	Индекс	Время добычи	Индекс
1949	1,63	1949/50	2,00	1946 (I кв.)	1,01—1,07
1950	1,87	1950/51	1,93	1946/47	1,36—1,43
1951	1,80	1951/52	2,14	1947/48	1,24—1,31
1952	1,66	1952/53	1,82	1948/49	1,25—1,32
1953	1,67	1953/54	2,06	1949/50	1,07—1,13
1954	1,63	1954/55	2,16	1950/51	1,00—1,03
1955	1,65	1955/56	2,45	1953 (IV кв.)	1,07—1,13
1956	1,77	1956/57	2,56	—	—
—	—	1957/58	2,07	—	—

популяции, населяющей Свердловскую область, от 17,3 до 19,7 руб., индекс окраски изменялся от 1,63 (соответствует 17,3 руб.) до 1,87 балла (соответствует 19,7 руб.); таким образом, один рубль соответствует 0,091—0,096 баллам. Зная заготовительную цену одной шкурки, мы вычислили индекс окраски соболей пуровской популяции. Правда, мы оперировали не идеальной, а средней фактической заготовительной ценой, поэтому полученные индексы немного занижены. Но учитывая тот факт, что поступающие от охотников шкурки соболей обычно хорошего качества (преимущественно первого сорта и с незначительными дефектами), разница между вычисленным и фактическим индексами незначительна и представленные в табл. 2 данные правильно характеризуют окраску соболей пуровской популяции.

Из этой таблицы видно, что все три популяции соболей хорошо отличаются по окраске меха одна от другой. Пушники, сравнивая три крупных партии подобных, но незнакомых им шкурок, безошибочно разделят их на группы разного географического происхождения. Такая морфологическая определенность не случайна и она возникла давно. Она продолжает существовать благодаря изолированности этих популяций, в чем нельзя не усмотреть и положительную, и отрицательную стороны.

Сравнительно большое количество темных аборигенных соболей дубровинской популяции, размножаясь «в себе», продолжает сохранять свои ценные пушно-меховые качества. В то же время светлые соболи изолированной пуровской популяции сохраняют наименее ценные признаки меха. Отсутствие обмена особями между соседними популяциями в данном случае имеет отрицательное значение. Численный рост

Без учета сортности и дефектности шкурок.

популяций и расширение их границ поведет к обмену особями, но исходя из того, что в любой популяции тобольского соболя преобладают светлые звери, больше шансов захода именно их, а не темных животных. Естественный путь слишком медленный, поэтому сознательное и разумное вмешательство в такой спонтанный процесс необходим.

Мы имели уже случай отмечать (Павлинин, 1959), что за последние десятилетия произошло изменение пушно-меховых качеств соболей, не связанное с интродукцией баргузинских. Но масштабы такого изменения невелики, а вызвано оно вмешательством человека, прежде всего, через промысел. Ограниченный промысел по лицензиям в условиях высокой численности соболей и большой разницы в цене на светлые и темные шкурки приводит к выборочной добыче зверей определенных цветовых групп. А это ведет к тому, что в большем числе сохраняются особи иных цветовых категорий, ведет к нарушению нормальной структуры популяции. Нарушает структуру популяции и перепромысел.

В популяции, где искусственная и выборочная элиминация отсутствует, устанавливается определенное соотношение цветовых групп особей, характерное для каждой популяции. Конечно, оно испытывает некоторые колебания, но принципиальная структура остается без изменений, так как сохраняются те условия существования, в которых данная структура биологически наиболее целесообразна. Популяция, численность которой уже достигла высокого, нормального для вида уровня как за счет собственного роста, так и за счет слияния с соседними, ранее изолированными популяциями, может и не иметь соотношения цветовых групп, характерного для популяции прежде. (Это зависит от того, каков состав соболей был в исходных очагах). Но такое состояние не будет принципиально новым по сравнению с прежним.

Морфологическую определенность популяций по признакам меха можно показать на примере и других видов. Известные «кряжи» в пушном товароведении часто — конкретное и практическое выражение закономерности этой морфологической определенности. Нередки случаи, когда в ареале одной географической расы пушники различают несколько кряжей. Так, в ареале среднерусского горностая — *Mustela erminea astiva* Kerr. — пушной стандарт (1960) выделяет 5 кряжей (печорский, северный, башкирский, северо-центральный и западный), в ареале типичного колонка — *Mustela* (*Kolonocus*) *sibiricus sibiricus* Pall. — тоже 5 кряжей (барабинский, тобольский, башкирский, кузнецкий и енисейский), в ареале обыкновенного (материкового) песца — *Alopex lagopus lagopus* L. — 4 кряжа (новоземельский, енисейский, обдорский и печорский). Подобное кряжевание без существенных изменений сохраняется многие годы.

Из данных, приведенных в настоящей статье, морфологическая определенность популяций хищных млекопитающих вполне очевидна.

ЛИТЕРАТУРА

Павлинин В. Н. Характеристика волосяного покрова тобольских соболей в связи с оценкой результатов выпусков восточных соболей в Свердловской области. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

Пушно-меховое сырье. Зимние виды. М., Гос. изд-во стандартов, 1960.

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

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. Н. ПАВЛИНИН

МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ НА УРАЛЕ

Исследование итогов интродукции млекопитающих, в том числе пушных, представляет исключительный, всесторонний интерес, так как переселение животных в новую среду есть крупный эксперимент в природе, выявляющий потенциальную, эволюционную пластичность вселяемых популяций, географических рас и вида в целом и стойкость аборигенных биоценозов. Они дают богатый материал для суждений о скорости, характере и направлении изменчивости организмов в новых условиях существования. Иначе говоря, интродукция помогает решать важные вопросы эволюции, вида и видообразования, пути трансформации органической формы движения материи.

В период сбора материалов по результатам интродукции млекопитающих на Урале и в прилегающих к нему районах Западной Сибири мы получили некоторые данные и по американской норке.

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы по внутривидовой изменчивости ряда морфологических признаков этого вида в новой для него среде обитания представляют, по нашему убеждению, несомненный практический и научный интерес, что дает нам право представить их для опубликования.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИНТРОДУКЦИИ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ В БАШКИРИИ

В общих чертах мероприятия по расселению норки на Урале и в соседних с ним районах Западной Сибири нами освещены ранее (Павлинин, 1959; Павлинин и Шварц, 1961). Теперь мы несколько подробнее остановимся на истории акклиматизационных мероприятий в Башкирии.

На Южный Урал, в Башкирию, норка впервые была завезена в сентябре 1935 г. (Шапошников, 1938; Лавров, 1946). Родоначальниками башкирской популяции явились 72 стандартных (коричневых) норки из Пушкинского звероводческого совхоза, выпущенные по правым притокам р. Белой — Зигану и Селеуку — в Макаровском районе. По имеющимся сообщениям, с момента выпуска (сентябрь) до конца первой зимы погибло около 30% выпущенных норок. Таким образом, «племенным ядром» было не 72, а примерно 50 совхозных норок.

Кризисный период в становлении популяции длился несколько лет. Еще через 2,5 года поголовье норок оставалось на опасно низком уровне. В последующие годы ситуация изменилась, о чем можно судить, в частности, по расширению границ первоначального очага.

(Последнее не всегда является показателем положительных процессов, идущих в популяции, но в данном случае, как позже показал промысел норки, это было действительно так). За 12 лет, с 1935 по 1947 гг., в процессе естественного расселения из Макаровского района, норка появилась в следующих соседних районах республики: Воскресенском (ныне включен в состав Мелеузовского района), Гафурийском, Куюразинском, Стерлитамакском, Мелеузовском и Юмагузинском[1]. (Наш материал по американской норке собран в этом вторичном очаге).

Макаровский район, как первоначально выбранная территория для заселения новым видом норки, оказался удачным для этих целей, что и показали последующие заготовки шкурок. За период с 1948 по 1958 гг. в районе было заготовлено 1386 шкурок американских норок. В 1948 г. (первом году охоты на норку) здесь было заготовлено 17, в 1949 г. — 9, в 1950 г. — 273 шкурки. В последующие годы уровень заготовок понизился, но это было вызвано тем, что Макаровский район стал основным поставщиком живых норок для внутриобластного расселения, кроме того, здесь же отлавливались норки для интродукции в Белоруссии и Туве.

Дальнейшие работы по заселению американской норкой новых районов Башкирии начались с 1947 г. За период с 1947 по 1958 г. выпуски норок проведены в следующих районах республики: Архангельском, Балтачевском, Белорецком, Бирском, Бураевском, Бурзянском, Гафурийском, Краснокамском, Мишкинском, Нуримановском и Улу-Телякском (ныне включен в состав Ильинского района); в 1959 г. — в Белокатайском районе. Как правило, норки выпускались крупными партиями, по 60—100 шт. в каждой.

Вот некоторые цифры, показывающие нарастание численности американских норок в новых районах расселения. В Архангельском районе выпуск был проведен в 1950 г., промысел разрешен уже в 1952 г., т. е. через 2 года, в 1952 г. заготовлено 32 шкурки, в 1953 г. — 79, в 1954 г. — 87, в 1955 г. — 129, в 1956 г. — 114, в 1957 г. — 75 и в 1958 г. — 206 шкурок; за 7 лет заготовки увеличились в 6 раз.

Иная картина в Нуримановском районе, где выпуск норки был проведен в 1952 г., а промысел на нее открыт через 3 года. В 1955 г. там было заготовлено 46 шкурок, в 1956 г. — 26, в 1957 г. — 17 и в 1958 г. — 69 шкурок, за 4 года заготовка увеличилась всего в 1,5 раза.

Как известно, американская норка в Башкирии попала в места, заселенные другим, экологически близким ей видом — норкой европейской. Отношения между ними, как принято считать, антагонистичны, что косвенно подтверждается и материалами табл. 1, где показана динамика заготовок шкурок обоих видов норок в Башкирии за ряд лет. Добавим, что с начала открытия охоты на американскую норку и по 1958 г. здесь заготовлено 10 080 шкурок европейской и 5958 (37%) американской норок.

Из табл. 1 наглядно видно неуклонное — абсолютное и относительное — падение заготовок шкурок европейской норки, объем которых к 1956 г. достиг самого низкого уровня за последние 30 лет. Следует заметить, что в 1942 г. в республике была заготовлена только 181 шкурка местного вида, но в последующие годы имел место почти беспрерывный рост заготовок, достигший в 1949 г. весьма высокого

---

[1] Эти и последующие данные о распространении и мероприятиях по расселению норки в Башкирии сообщены нам охотоведом А. В. Левковым — энтузиастом вольного норководства в республике.

уровня — 2788 шкурок. (Такое количество норки здесь не заготовлялось с конца двадцатых годов). Это показывает, что в снижении поголовья европейской норки с 1948 по 1956 гг. играли роль и другие факторы (помимо противоречивых взаимоотношений между двумя видами норок).

На снижение численности резко повлиял перепромысел и ухудшение условий существования (загрязнение водоемов, сокращение запасов рыбы), особенно в равнинных районах республики. Конечно, эти причины неблагоприятно сказываются и на новом виде[1], но в горной части условия существования изменились меньше, кроме того, промысел американской норки проходит под более строгим контролем со стороны заготовительных организаций, чем промысел европейской, которая по плану в перспективе должна быть заменена американской.

Таблица 1

Динамика заготовок шкурок европейской и американской норок в Башкирии с 1948 по 1956 г.

Годы	Европейская		Американская	
	количество, шт.	%	количество, шт.	%
1948	1531	92,9	117	7,1
1949	2602	93,3	186	6,7
1950	1719	61,9	896	38,1
1951	1795	74,3	620	25,7
1952	1028	63,8	583	36,2
1953	483	47,2	540	52,8
1954	419	41,2	597	58,8
1955	339	31,6	733	68,4
1956	107	18,6	469	81,4

Примечание. С сезона 1956/57 г. охота на европейскую норку закрыта.

В связи с этим не сразу понятны мотивы запрета охоты на местный вид. Надо, казалось бы, поступать как раз наоборот: усилить его добычу, чтобы скорее освободить от него угодья для более ценного вида. На самом же деле такая акция со стороны Башпотребсоюза и госохотинспекции вызвана тем, что в республике нет еще столько племенного материала, чтобы сразу заселить все районы американской норкой. Когда его будет достаточно, тогда будет объявлена «война» местной норке, численность которой за годы запрета охоты должна возрасти. Считается, что такой план экономически целесообразен.

Первые годы после открытия охоты на американскую норку наблюдался рост заготовок ее шкурок, но потом объем стал немного ниже. Правда, удельный вес шкурок нового вида все время повышался, но это происходило за счет резкого сокращения численности европейской норки. При анализе данных по заготовкам шкурок американской норки следует помнить, что промысел ее количественно лимитирован, поэтому заготовки не отражают истинную численность этого зверя в природе. Уточняющие данные о количественном соотношении шкурок двух видов в заготовках по отдельным районам показаны в табл. 2.

Картина по отдельным районам неравномерная: от 57,0—66,7% (Мишкинский и Бирский районы) до 85,5—94,5—99,9% (Макаровский, Мелеузовский и Гафурийский). Если в первых двух районах возможные причины этого — малочисленность выпущенной партии норок (она была выпущена в водоемы, находящиеся на границе двух смежных районов — Бирского и Мишкинского) и молодость популяции, то во второй группе районов причины надо искать в другом. Здесь, как отмечалось раньше, американские норки появились давно, Макаровский же район еще с 1935 г. явился центром, откуда происходило расселение зверьков. Минуло уже 25 лет, а в Макаровском районе

[1] Правомерно ожидать, что на одни и те же новые факторы среды каждый вид реагирует по-разному.

Таблица 2

Сведения о заготовке шкурок норок в Башкирии (по данным Сарапульской пушной базы)

Районы	Общее количество шкурок за сезоны 1957/58—1958/59 гг., шт.	Американская		Европейская		Без указания вида	
		Количество, шт.	%	Количество, шт.	%	Количество, шт.	%
Макаровский	131	112	85,5	18	13,7	1	0,8
Гафурийский	202	200	99,0	—	—	2	1,0
Мелеузовский	163	154	94,5	7	4,3	2	1,2
Архангельский	266	239	90,0	8	3,0	19	7,0
Иглинский	204	188	92,2	16	7,8	—	—
Нуримановский	85	75	88,3	4	4,7	6	7,0
Бирский	27	18	66,7	—	—	9	33,3
Бурзянский	41	38	92,7	1	2,3	2	5,0
Мишкинский	21	12	57,0	9	43,0	—	—
Итого	1140	1036	90,9	63	5,5	41	3,6

старый и новый виды норок уживаются вместе, причем европейская норка представлена еще сранительно высоким числом особей (около 14% от заготовляемых шкурок норок в районе). Такой факт служит также косвенным доказательством отсутствия межвидовой гибридизации у норок. В самом деле, если бы она существовала, то один из видов должен был бы уже исчезнуть, благоприятные условия для этого были: на первом этапе акклиматизации численно господствовал местный вид, который мог бы «поглотить» ввезенный; примерно то же, только в обратном соотношении, сейчас, когда доминирует американская норка.

Необходимо подчеркнуть, что после 1935 г. ввоза новых партий норок в Башкирию не было, внутриобластное расселение их шло в основном за счет запасов норок макаровского очага. Таким образом, вся популяция американских норок на Южном Урале является производной 4—5 десятков совхозных норок, что дает основание считать их генетически однородными. Влияние на наследственность их со стороны местных европейских норок исключено, так как гибридизация между ними не доказана. Норки, по которым у нас имеется материал, являются потомками зверей, появившихся в Мелеузовском районе 15—20, а в Макаровском — впервые на новой родине — 22 года тому назад. За это время в новых (естественных) условиях народилось, примерно, 20 поколений норок, а популяция заново обновлялась 4—5 раз.

Сравнительно высокая численность норки, большое количество речек и рек и благоприятные пути для кочевок и расселения животных дают право думать, что ограничений для спаривания норок не существовало, а поэтому не было и инбридинга. Таким образом, изучаемая башкирская популяция размножалась в условиях свободного спаривания генетически однородных особей, поэтому при изучении результатов акклиматизации норки следует учитывать, помимо этого фактора, лишь влияние новых условий существования. Для сравнения мы пользуемся литературными данными по характеристике морфологии американских норок, акклиматизировавшихся в Татарии и на Алтае и разводимых в неволе. Чтобы правильно судить об изменчивости норок в разных районах Союза, мы считаем необходимым дать хотя

бы краткую справку об истории возникновения новых очагов этого вида.

Как известно, большинство популяций диких американских норок в СССР возникло от совхозных животных. Но есть и исключения. Помимо популяций, исходным племенным материалом для которых впоследствии были уже дикие потомки, выросшие в новых условиях, некоторые популяции, например, татарская, возникли из совхозных и импортных норок.

В Татарию американские норки ввезены на заре интродукционных работ, в 1934 г. — 120 шт. из 4-го Московского (Ильинского) зверосовхоза и 80 шт. непосредственно из-за границы (Лавров, 1946; Попов, 1949).

В Башкирию, как мы уже указывали, этот вид завезен в 1935 г. (72 шт.) из Пушкинского зверосовхоза. Алтайская популяция норок возникла от животных, доставленных на Алтай в 1937 г. и 1941 г. из Кольского (336 шт.) и в 1940 г. (92 шт.) из Пушкинского зверосовхоза.

Единого мнения о том, откуда поступили первые норки в СССР, не существует. По данным П. А. Петряева, Е. Н. Орлова, Е. И. Хомякова и Е. И. Ребровой (1934), к нам были завезены канадские и аляскинские норки; Л. В. Бойцов (1937) придерживается иного мнения: все три партии американских норок, полученных в 1928, 1929 и в 1932 гг., закуплены на германских норковых фермах, но принадлежали они в основном к восточноканадским норкам. К. А. Владимиров (1940) категорически утверждает, что в зверосовхозы СССР норок впервые завезли из Германии, т. е. они произошли от зверьков, тоже живших в неволе. По Г. А. Новикову (1956), норки, разводимые в зверосовхозах и выпущенные в природу, смешанного происхождения и довольно сильно отличаются от диких американских.

Первый выпуск американских норок состоялся в 1933 г. в одной географической точке, в 1934 г. уже в нескольких.

Таким образом, между ввозом норок из-за границы и выпуском их на волю прошел небольшой отрезок времени. Поэтому можно считать, что в качестве племенного материала при расселении норок по стране в тридцатых годах послужили животные, практически не успевшие измениться под влиянием доместикации. К сожалению, сведения по родословной ввезенных в СССР американских норок оказались неполными. Но только что высказанное положение, равно как и материалы по изменчивости, (см. ниже) служит основанием для вывода о том, что в СССР, как и в Германию, в свое время были ввезены несколько, но не самых крупных подвидов американской норки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Тушки с черепами диких американских норок (49 шт.) нами были собраны в 1957/58 и 1958/59 гг. в Мелеузовском районе Башкирской АССР от охотников сёл Воскресенское, Тахтары и Привольное (главным образом из последнего).

На Сарапульской и Омской пушных базах проведено изучение шкурок акклиматизировавшихся на Урале и в Западной Сибири американских норок, на первой одновременно и шкурок местных европейских норок. Взвешено около ста шкурок. По общепринятой методике (Кузнецов, 1952) исследовано 36 проб волос дикой американской норки с Южного Урала, 10 из Сургутского района Тюменской области и 17 из Тевризского района Омской области, а также 5 проб разводимой стандартной норки в звероводческом хозяйстве под г. Пермью и 26 проб волос уральской европейской норки. (Разница в методике

заключалась лишь в том, что мы исследовали по 10, а не по 25 волос каждой категории).

Для сравнения мы имели коллекцию черепов (10 шт.) диких американских норок *Mustela vison energumenos* Bangs, полученных нашей лабораторией от старшего зоолога Канадского национального музея в Оттаве доктора А. Банфильда (A. W. F. Banfield).

Для контроля исследовано 60 тушек и черепов разводимых в неволе американских норок, материал взят в Мраморском зверохозяйстве (вблизи г. Свердловска) в ноябре 1959 г., в период забоя зверей. Племенные животные для этого хозяйства привезены осенью 1958 г. из Салтыковского зверосовхоза. В нашем материале были в основном цветные норки «топаз» (группа коричневых норок), сеголетки, первый приплод, родившийся в новых условиях.

Проведено определение йодного числа жира и содержание витамина А в печени у диких и фермерских норок по опубликованным методикам (Астанин, 1951; Попандопуло, 1937; Шварц, Смирнов и Кротова, 1957). Было обращено внимание и на интерьерные признаки диких и совхозных норок.

В процессе исследования выявилась необходимость разделения собранного краниологического материала по диагностическим признакам. Использовать только те признаки, которые считаются диагностическими, оказалось не всегда возможным, так как у рассмотренных представителей они часто трансгрессируют. Удалось установить, что одним из самых надежных и безошибочных является число корней у первого предкоренного зуба: у европейской норки один корень, а у американской — их два.

Лабораторные анализы проведены старшим лаборантом Л. К. Яшковой; в сборе полевого материала нам была оказана помощь старшим лаборантом В. Л. Михайловым, данные об интродукционных работах с норкой и о динамике заготовок шкурок американской и европейской норок в Башкирии любезно сообщил охотовед Башпотребсоюза А. В. Левков.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ

Ниже будут даны материалы по изменчивости норки по следующим показателям: величина тела и хвоста, краниологические признаки, волосяной покров, некоторые интерьерные показатели, количество витамина А, йодное число жира.

Анализу данных по изменчивости мы считаем целесообразным преподнести современный краткий диагноз американской и европейской норок (по Г. А. Новикову, 1956).

Величина тела. В табл. 3 приведены сведения о длине тела и хвоста американских норок из Башкирии, а также диких с Алтая, из Татарии и совхозных.

Из материалов таблицы видно, что по длине тела дикие норки с Алтая и Башкирии и разводимые в Мраморском хозяйстве практически одинаковы, хотя условия существования их были резко различными. Наиболее крупные акклиматизировавшиеся американские норки оказались в Татарии, более мелкими были звери из Пушкинского зверосовхоза, послужившие исходным племенным материалом для татарской популяции (Попов, 1949). Стоит подчеркнуть, что наибольшая величина тела у норок диких популяций, в том числе и татарской, одинакова.

Замечания, сделанные по поводу длины тела, относятся в основном и ко второму признаку — к длине хвоста. Опять особняком стоят

Американская норка	Европейская норка
Длина тела диких норок из Северной Америки: самцов 34—54, самок 30—45 *см*; длина хвоста у самцов 17—21*, у самок 14—20 *см*. Хвост составляет до 46% длины тела. Белое пятно на конце морды захватывает только подбородок и нижнюю губу. (Очень часто белые пятна различной формы и размера наблюдаются на горле, груди и в паху). Волосяной покров более густой и высокий, преобладает темно-коричневая окраска. Череп крупнее и массивнее, с размерами (у самцов): кондилобазальная длина 61—77 *мм*, скуловая ширина 36—47, мастоидная ширина 31—42*мм*. Заглазничное сужение хорошо выражено: наименьшая ширина черепа позади заглазничных отростков заметно меньше ширины межглазничного пространства. Сосцевидные отростки хорошо развиты и сливаются с нижним отделом сильно развитого затылочного гребня. Барабанные камеры уплощенные и широкие: отношение ширины к длине в среднем 1 : 1,5. Отношение основной длины черепа к длине барабанной камеры значительно больше, чем у европейской норки, и колеблется от 3,50 до 4,11 (в среднем 3,71). Второй верхний предкоренной расположен в одном направлении с остальными предкоренными и своим задним краем более или менее сильно заходит в переднюю выемку хищнического зуба. Верхний коренной крупный.	Длина тела самцов 28—43, самок 32—40 *см*; хвоста у самцов 12—19, у самок 13—18 *см*. Хвост составляет до 36% длины тела. Волосяной покров густой, но короткий, даже зимой. Окраска изменяется от рыжевато-бурой до темно-коричневой. На конце морды белое пятно, захватывающее подбородок, нижнюю губу и распространяющееся на верхнюю. Часто белое пятно наблюдается и на груди. Кондилобазальная длина черепа (самцов) 56—68 *мм*, скуловая ширина 31—40 *мм*. Заглазничное сужение слабо выражено: наименьшая ширина черепа позади заглазничных отростков равна или больше ширины межглазничного пространства. Сосцевидные отростки развиты сравнительно слабо. Барабанные камеры приподнятые, валикообразные, длинные и узкие: отношение ширины к длине в среднем 1 : 1,7. Отношение основной длины черепа к длине барабанной камеры колеблется от 2,32 до 3,42 (в среднем 3,11). Второй верхний предкоренной расположен под углом к продольной оси хищнического зуба и своим задним краем лишь соприкасается с его передним, но не заходит в его переднюю выемку. Верхний коренной мелкий.

* По Гамильтону (W. Hamilton, 1943) — 158—238 *мм*.

норки из Татарии и совхозные тридцатых годов: у первых хвост явно длиннее (и длина тела наибольшая), у вторых — длиннее, чем у всех рассматриваемых, кроме татарских (но длина тела — наименьшая).

Несмотря на абсолютную разницу в длине хвоста и тела у самцов и самок норок, относительные размеры их одинаковы. У норок из Башкирии хвост относительно длины тела короче, чем у разводимых в Мраморском хозяйстве. У совхозных норок диапазон изменчивости показателя относительной длины хвоста несравненно меньше, чем у диких американских норок башкирской популяции.

Краниологические признаки. Данные по изменчивости признаков черепа показаны в табл. 4. Анализ ее показывает следующее. По большинству сравниваемых признаков норки весьма сходны, особняком, как указывал и В. А. Попов (1949), стоят норки татарской популяции, размеры черепа и его отдельных частей у которых наибольшие из серии рассмотренных образцов.

Статистически различия достоверны в следующих случаях: при сравнении диких норок Татарии и Башкирии — для кондилобазальной длины (оба пола) и скуловой ширины (самцы), при сравнении клеточных и диких норок Татарии — для кондилобазальной длины (самцы), скуловой ширины и высоты черепа (оба пола); при сравнении норок Мраморского хозяйства и Башкирии — для кондилобазальной

Таблица 3

Данные по длине тела и хвоста диких и совхозных американских норок

Показатели	Пол	Дикие норки: Алтай (Д. В. Терновский, 1958)		Дикие норки: Башкирия (данные автора)		Дикие норки: Татария (В. А. Попов, 1949)		Совхозные норки: По данным В. А. Попова (1949) и Е. Д. Ильиной (лимит, 1952)		Совхозные норки: Мраморское хозяйство Свердловской области (1959, данные автора)	
		М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит
Длина тела, *см*	Самцы	39,5	34,0—45,0	39,3	35,5—44,0	41,7	37,5—45,0	35,5	35—40	39,2	37,4—41,8
	Самки	34,5	31,0—37,5	34,8	32,0—39,3	35,8	33,0—37,1	32,8	30—35	35,4	34,0—38,6
Длина хвоста, *см*	Самцы	18,4	15,6—20,5	17,6	14,5—20,2	22,4	19,5—24,7	19,7	—	18,9	12,5—20,8
	Самки	15,8	14,8—17,3	15,2	14,2—17,0	19,5	17,8—21,5	15,3	—	17,3	16,0—18,7
Отношение длины хвоста к длине тела*, %	Самцы	—	39,2—51,7**	45,6	34,3—51,9	—	—	—	—	48,1	32,1—52,0
	Самки	—	—	45,0	32,1—50,2	—	—	—	—	48,8	45,1—51,8

* У европейских норок с Урала отношение длины хвоста к длине тела равнялось 41—46%.
** По-видимому, для обоих полов.

длины (самки), общей длины черепа (самки), скуловой ширины (самцы), межглазничной ширины (самцы), ширины над клыками (оба пола) и для ширины мозговой коробки (самки); при сравнении клеточных и диких норок Башкирии — только для высоты черепа (самки).

Особо стоит отметить полное тождество норок самцов (исключая татарских) по такому признаку, как кондилобазальная длина черепа: у всех проб она — 66,4 *мм* (у самок 59,0—60,6 *мм*). Этот признак, несмотря на существование норок десятки лет в новой среде (Алтай и Башкирия) и разведение в неволе практически сохраняется без изменений. Такая консервативность данного признака дает право считать, что исходный племенной материал в Татарии генетически был иным, чем в других очагах. Ни в одном рассмотренном случае кондилобазальная длина черепа не достигала максимальных отметок, известных для американской норки на ее родине: в США—61—77 *мм*, наибольшая в СССР — 64,9—73,1 *мм* (Г. А. Новиков, 1956).

Наибольшее число достоверных различий имеется между признаками черепа норок Мраморского хозяйства и дикими из Башкирии (больше, чем между последними и теми клеточными норками, из которых брался племенной материал). Такая картина понятна: в условиях искусственного разведения больше возможностей для изменения животных. Но, несмотря на это, совхозные норки, если их сравнивать с норками, жившими в те же годы в естественных условиях, изменились слабо. По ряду признаков совхозные норки тридцатых

Таблица 4

Промеры черепов американских норок

Показатели (размеры, мм)	Пол	Дикие норки						Совхозные норки			
		Алтай (В. Д. Терновский, 1958)		Башкирия (данные автора)		Татария (В. А. Попов, 1949)		Совхоз (В. А. Попов 1949)		Мраморское хозяйство (данные автора, 1959)	
		М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	Лимит	М	М	Лимит
Общая длина черепа	Самцы	—	—	67,1±0,36	64,9—71,6	—	—	—	—	67,0±0,41	60,1—70,6
	Самки	—	—	60,1±0,27	57,4—62,0	60,1±0,36	—	57,0±0,48	—	60,4±0,19	59,1—62,8
Кондилобазальная длина	Самцы	66,4	62,1—72,6	66,4±0,34	64,2—71,4	68,9±0,47	64,9—73,1	66,4±0,56	—	66,4±0,39	59,8—70,2
	Самки	59,3	57,0—61,6	59,0±0,25	57,1—61,1	60,6±0,31	—	57,7±0,51	—	60,0±0,19	58,7—62,6
Скуловая ширина	Самцы	37,1	35,0—41,4	37,8±0,42	34,9—42,8	39,7±0,23	35,9—47,6	37,5±0,44	—	35,8±0,25	34,3—39,0
	Самки	32,8	31,2—34,4	33,0±0,29	31,2—35,3	33,9±0,23	—	32,4±0,42	—	33,6±0,13	32,1—35,6
Высота в области барабанных камер	Самцы	—	—	24,3±0,14	22,3—25,3	24,1±0,32	—	23,0±0,36*	—	23,3±0,86	21,4—24,6
	Самки	—	—	21,5±0,27	20,1—23,2	21,3±0,29	—	24,4±0,36*	—	22,0±0,10	21,0—22,6
Мастоидная ширина	Самцы	32,8	30,3—36,8	34,0±0,29	31,3—37,3	35,0	32,4—38,2	—	—	33,1±0,23	30,5—24,6
	Самки	28,5	27,5—30,5	29,4±0,18	28,7—31,1	—	—	—	—	29,5±0,10	28,7—30,6
Ширина над клыками	Самцы	—	—	13,7±0,17	12,6—16,0	15,1±0,25	—	15,7±0,38	—	12,8±0,96	11,5—13,8
	Самки	—	—	12,2±0,10	11,0—12,6	13,0±0,21	—	11,8±0,42	—	11,5±0,77	10,8—12,3
Длина верхнего ряда коренных зубов	Самцы	17,2	16,1—18,5	17,1±0,12	16,1—18,2	22,6±0,38	—	21,1±0,44	—	17,1±0,11	15,3—18,4
	Самки	15,7	14,5—16,5	15,4±0,77	15,0—16,1	19,0±0,34	—	18,4±0,36	—	16,0±0,98	15,1—16,7
Длина барабанных камер	Самцы	—	—	17,1±0,17	16,0—19,8	17,3±0,36	—	15,6±0,54	—	17,0±0,13	15,0—18,7
	Самки	—	—	15,6±0,17	14,6—17,2	15,9±0,27	—	13,7±0,37	—	16,0±0,10	15,0—16,8

* Цифры, по-видимому, надо переставить.

годов и норки, разводимые сейчас, например в Мраморском хозяйстве (собственно норки Пушкинского зверосовхоза) отличаются, но не все эти отличия существенны (статистически достоверны).

Если имеющийся цифровой материал действительно отражает суть дела, тогда можно сказать, что условия доместикации прежде всего сказались на таких признаках черепа, как скуловая ширина, ширина над клыками, длина верхнего ряда коренных зубов (величина всех трех признаков стала меньше) и длина барабанных камер (они увеличились).

Изменение некоторых признаков поддается объяснению, например, уменьшение скуловой ширины может быть связано со спецификой питания в неволе: преимущественно мягкие корма не требуют сильно развитых жевательных мышц и коррелятивно связанных с этим мест их прикрепления к черепу. В связи с этим, опять же коррелятивно, могут измениться и другие признаки черепа, что ведет к изменению общей конфигурации черепа. Но вполне вероятно, что тут имели значение и иные факторы, ибо в условиях хозяйства, где применяются разные зоотехнические приемы разведения, видоизменять животных можно быстрее и сильнее.

Знакомство с черепами норок двух видов показало, что не все признаки, которые принято считать диагностическими, являются ими на самом деле. Это можно видеть в табл. 5, где приведены данные по сравнительному анализу черепов норок по 8 признакам, из которых 6 взяты из книги Г А. Новикова (1956) и один впервые предлагается нами. Расположение зубов на рисунке в книге Г. А. Новикова и иностранных авторов (например, I. W. Bee and E. R. Hall, 1956) не может являться строго видовым признаком, так как уж слишком часты исключения, причем аналогичные исключения встречаются и у другого вида — норки европейской.

При анализе черепов дикой американской норки из Башкирии, где она встречается с местной, вначале можно было подумать, что черепа, совмещающие в себе признаки двух видов, принадлежат, возможно, гибридам. Но привлеченный дополнительный материал (черепа совхозных, диких американских из Канады и европейских норок) показал наличие трансгрессии ряда признаков, которая идет за счет большей изменчивости американской норки. У европейской она отмечена только для одного, а у дикой американской на ее родине — для трех признаков. В то же время у акклиматизированных американских норок в СССР трансгрессия наблюдается по большинству признаков. Это следует считать, по-видимому, следствием влияния на животных новых условий существования, хотя, возможно, что аналогичная картина наблюдается у американских норок и в отдельных частях ее огромного ареала в Северной Америке. Стоит отметить, что форма нёбных отверстий у всех просмотренных нами черепов американских норок (совхозных, диких акклиматизированных и из Канады) не всегда строго такая, как это дано в диагнозе вида у Г А. Новикова (1956): довольно часто встречаются особи, у которых отверстия имеют круглую форму. О слабой изученности внутривидовой изменчивости норок свидетельствует и такой факт: одним из систематических признаков германской норки *Mustela (Lutreola) lutreola cylipena Matschie* (Goffrey, 1953) считается дугообразное расположение резцов, но такой же признак нами встречен у европейской норки из Лысьвенского района Пермской области, где обитает другой подвид — *Mustela (Lutreola) lutreola lutreola* L. (Новиков, 1956). Одним из наиболее стойких видовых признаков является форма барабанных камер: не

Таблица 5

Данные по сравнительному анализу черепов норок по некоторым диагностическим признакам (% от числа исследованных черепов)

Происхождение материала	Вид норок	Взаимное расположение предкоренных верхней челюсти		Расположение верхних второго и третьего предкоренного		Величина первого верхнего коренного		Величина барабанных камер		Соотношение межглазничной и заглазничной ширины		Отношение основной длины черепа к длине барабанных камер		Количество корней у первого коренного
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Оба пола
Мраморское хозяйство n=59	Американская	47,2	39,2	66,7	51,8	72,2	73,9	86,1	52,2	97,2	86,8	63,9	17,4	100,0
	Европейская	33,3	47,8	19,4	30,8	—	4,4	—	—	2,8	8,8	8,4	86,6	—
	Оба вида	19,5	13,4	13,9	17,4	28,7	21,7	13,9	47,8	—	4,4	27,7	—	—
Башкирия (американские дикие) n=49	Американская	58,6	50,0	54,5	75,0	72,4	31,2	69,2	75,0	96,4	68,7	20,0	—	100,0
	Европейская	27,6	19,8	24,2	12,5	10,3	56,3	—	—	—	12,5	60,0	93,3	—
	Оба вида	13,8	31,2	21,3	12,5	19,3	12,5	30,8	25,0	3,6	18,8	20,0	6,7	—
Башкирия (европейские) n=4	Американская	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Европейская	100,0	—	50,0	—	100,0	—	100,0	—	100,0	—	100,0	—	100,0
	Оба вида	—	—	50,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Канада (американские дикие) n=10	Американская	80,0		—	30,0	100,0		90,0		100,0		100,0		100,0
	Европейская	10,0		—	10,0	—		—		—		—		—
	Оба вида	10,0		—	60,0	—		10,0		—		—		—

Таблица 6

Данные по промерам волос американской норки

Показатели	Пермь, совхозные				Башкирия					
					Мелеузовский район				Бурзянский район	
	Самцы ($n = 3$)		Самки ($n = 2$)		Самцы ($n = 11$)		Самки ($n = 11$)		Самцы ($n = 4$)	
	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит
Длина волос 1-го яруса, *мм*	27,6	26,3—29,6	25,2	25,0—25,4	25,7	22,2—28,2	22,8	21,4—23,6	25,1	24,2—26,2
Толщина волос 1-го яруса в широкой части, *мк*	149,6	128,3—165,1	143,2	130,2—156,2	135,0	112,0—149,4	128,7	115,5—136,6	109,4	101,7—120,9
Толщина волос в узкой части, *мк*	122,7	108,8—134,7	113,1	109,1—117,1	108,8	88,6—125,7	89,9	83,2—98,2	75,0	71,0—81,9
Коэффициент мягкости	5,41	4,87—5,78	5,68	5,21—6,15	5,27	4,56—5,94	5,65	5,04—5,90	4,3	4,0—4,8
Естественная длина пуховых волос, *мм*	15,3	15,1—15,7	14,4	13,9—14,8	15,3	14,5—17,5	14,7	13,6—15,8	16,1	15,5—17,2
Истинная длина пуховых волос, *мм*	16,4	15,8—16,9	15,5	14,9—16,1	16,5	15,7—18,6	15,5	14,5—16,9	17,1	16,3—18,5
Коэффициент извитости	1,07	1,05—1,09	1,08	1,07—1,09	1,08	1,05—1,14	1,06	1,05—1,07	1,06	1,05—1,07
Толщина пуховых волос, *мк*	14,0	13,9—14,1	14,3	14,1—14,6	13,8	13,1—14,7	13,5	13,1—14,1	1,06	9,9—11,8
Разница в длине волос 1-го яруса и пуховых волос, *мм*	12,9	10,6—14,5	10,8	10,2—11,5	10,4	7,3—13,0	8,1	7,1—9,6	8,7	7,9—10,2

Таблица 6 (*продолжение*)

Данные по промерам волос американской норки

Показатели	Челябинская область, Ашинский район				Тюменская область, Сургутский район				Омская область, Тевризский район			
	Самцы ($n = 4$)		Самки ($n = 6$)		Самцы ($n = 7$)		Самки ($n = 3$)		Самцы ($n = 11$)		Самки ($n = 3$)	
	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит
Длина волос 1-го яруса, *мм*	25,0	23,5—26,1	23,3	22,6—24,2	28,1	26,9—30,6	25,5	24,9—26,0	26,8	24,2—28,9	26,0	23,7—27,5
Толщина волос 1-го яруса в широкой части, *мк*	118,6	108,5—130,8	108,6	105,3—118,4	152,6	141,0—159,5	143,4	137,8—153,0	146,8	127,1—167,7	142,7	138,6—146,4
Толщина волос в узкой части, *мк*	74,5	71,4—78,1	74,3	70,1—76,8	120,0	115,6—126,3	114,8	110,7—122,2	119,1	108,6—134,5	117,0	114,4—119,8
Коэффициент мягкости	4,75	4,23—5,01	4,66	4,45—5,03	5,44	5,05—5,76	5,63	5,18—61,0	5,48	4,95—6,02	5,51	5,32—5,84
Естественная длина пуховых волос, *мм*	15,3	14,5—15,8	14,5	14,1—15,4	16,0	15,1—16,5	15,0	14,4—15,6	16,1	15,2—17,6	15,1	14,4—15,5
Истинная длина пуховых волос, *мм*	16,3	15,2—16,8	15,5	15,0—16,5	17,0	15,9—17,4	15,7	15,0—16,2	17,1	16,2—18,5	15,8	15,2—16,4
Коэффициент извитости	1,06	1,04—1,08	1,06	1,05—1,07	1,06	1,05—1,08	1,04	1,04—1,05	1,06	1,04—1,10	1,05	1,04—1,06
Толщина пуховых волос, *мк*	11,7	11,2 12,5	10,8	10,2—11,8	13,0	12,3—14,3	13,1	12,7—13,9	12,8	11,9—13,9	12,6	12,3—12,7
Разница в длине волос 1-го яруса и пуховых волос, *мм*	9,6	9,0—10,3	8,7	8,2—9,4	12,1	10,6—14,4	10,4	9,1—11,5	10,7	8,8—12,6	10,9	9,3—12,2

отмечено ни одного случая, чтобы у американской норки этот признак был бы таким, как у европейской, и наоборот; но встречаются камеры, нетипичные для первого вида, имеющие как бы промежуточное строение за счет особой округлости собственно камеры. Не является альтернативным признаком у американской норки и соотношение межглазничной и заглазничной ширины, последняя у небольшого числа особей не у́же, а одинакова или шире, чем межглазничная ширина, то есть появляется признак европейской норки. Поиски краниологических признаков, которые бы абсолютно правильно позволяли отличать один вид норки от другого, дали положительный результат. Было установлено, что таким признаком является число корней у первого премоляре в обеих челюстях: у американской норки их два, у европейской — один.

Волосяной покров. Расселение американской норки, как и других пушных млекопитающих, преследует одну практическую цель — ввести в местную фауну новый вид, который бы, создав достаточно многочисленную популяцию, одновременно сохранил бы высокие качества своего меха. Посмотрим, как обстоит дело с норкой на Урале и в Западной Сибири. Результаты измерений волос у американских и европейских норок показаны в табл. 6 и 7.

Из таблиц видно следующее. Половой диморфизм по признакам волосяного покрова существует у норок обоих видов; он есть у совхозных, разводимых в настоящее время норок, сохранился он и у акклиматизированных норок в Башкирии и в Западной Сибири. У американских норок из этих районов толщина волос всех категорий больше, чем у европейских уральских норок, но у последних волосы короче. Американские норки башкирской популяции по ряду признаков волосяного покрова отличаются (в сторону уменьшения количественного выражения) как от совхозных норок, так и от акклиматизировавшихся в Западной Сибири. Между последними норками разница меньше, а у сургутских норок волосы первого яруса даже длиннее, чем у совхозных. Такое различие в длине волос у южных (башкирских) и северных (сургутских) следует искать в разнице условий среды этих двух рассматриваемых популяций.

Разница в длине волос первого яруса у американских и европейских норок самая наименьшая у представителей башкирских популяций этих видов. Создается впечатление, что дикие американские норки Южного Урала по некоторым признакам волосяного покрова постепенно, но неуклонно приближаются к аборигенному виду норки. Процесс деградации меха замедлен в силу обитания норок в специфических условиях существования (в воде). Но в настоящее время южноуральские американские норки продолжают сохранять свои хорошие качества меха, что заметно также по окраске и общему виду шкурок.

Мех диких американских норок из Башкирии идеально отвечает требованиям, предъявляемым к меху фермерских норок: длина пухового волоса должна составлять около двух третей длины остевого волоса («Звероводство» 3-е изд., 1959). У норок из Западной Сибири, как и у уральских местных, такого идеального соотношения нет.

Мы провели сравнительное изучение окраски небольшого количества шкурок норок двух видов по шкале цветов А. С. Бондарцева (1954), результаты которого показаны в табл. 8. Необходимо заметитить, что данная оценка окраски шкурок весьма приблизительная, так как набор цветов в таблице ограничен, в силу чего из имеющихся подбирался только тот эталон, который ближе всего подходил (а не

Таблица 7

Результаты промера волос европейской норки

Показатели	Пермская область								Свердловская область, Шалинский район		Удмуртия Воткинский район		Челябинская область, Ашинский район	
	Чердынский район				Куединский район									
	Самцы (n=4)		Самки (n=2)		Самцы (n=4)		Самки (n=3)		Самцы (n=3)		Самцы (n=3)		Самцы (n—5)	
	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит	М	Лимит
Длина волос 1-го яруса, *мм*	22,3	21,3—22,4	—	—	24,8	22,8—26,8	22,5	21,5—23,1	24,1	23,3—24,9	25,5	23,3—26,9	22,8	22,3—26,1
Толщина волос 1-го яруса, *мк*														
в широкой части	110,8	99,0—126,4	107,0	104,0—110	113,4	105,9—118,1	110,2	103,0—114,2	106,6	103,0—110,7	115,8	11,0—123,5	112,2	106,8—114,5
в узкой части	79,4	69,7—104,9	68,9	68,1—67,9	74,7	71,6—76,8	73,1	72,3—74,8	75,7	74,5—76,8	74,7	71,3—80,9	75,5	69,7—78,7
Коэффициент мягкости	4,8	4,6—5,2	—	—	4,5	4,2—4,8	4,8	4,4—5,2	4,3	4,2—4,5	4,5	4,2—5,3	4,8	4,5—5,0
Естестественная длина пуховых волос, *мм*	13,5	12,9—14,1	—	—	14,3	13,2—15,1	13,9	12,6—14,4	14,0	13,7—14,5	15,6	15,6—16,2	14,1	13,5—15,2
Истинная длина пуховых волос, *мм*	14,5	13,9—15,0	—	—	15,3	14,1—16,2	14,6	13,1—15,3	14,8	14,5—15,3	16,6	15,7—17,5	14,9	14,3—16,2
Коэффициент извитости	1,06	1,05—1,07	—	—	1,06	1,06—1,07	1,04	1,03—1,08	1,05	1,05—1,05	1,06	1,02—11,2	1,05	1,04—1,06
Толщина пуховых волос, *мк*	11,1	10,2—13,4	10,0	9,9—10,2	10,3	9,9—10,8	10,3	9,9—11,2	10,3	10,2—10,5	10,7	10,2—11,2	11,2	9,6—12,1
Разница в длине волос 1-го яруса и пуховых, *мм*	8,8	7,5—11,0	—	—	10,5	9,4—12,0	8,6	7,9—9,2	10,0	9,6—10,4	9,9	8,4—10,7	8,6	8,4—8,8

Таблица 8

Сравнительная окраска шкурок диких американских и европейских норок (оба пола), в % от числа изученных шкурок

Окраска по шкале цветов А. С. Бондарцева (1957)	Американская норка			Европейская норка
	Башкирия	Челябинская область		
	Мелеузовский район, n=21	Ашинский район, n=10	Катав-Ивановский район, n=4	Ашинский район, n=8
Темно-умбровый	9,6	10,0	—	—
Темно-бурый, грязно-бурый, кофейный	4,8	40,0	—	—
Темно-фиолетовый	30,1	10,0	100,0	87,5
Грязно-буро-фиолетовый	60,3	40,0	—	12,5

соответствовал!) цвету сравниваемой шкурки. Даже эти не абсолютно точные данные позволяют утверждать, что дикие американские норки Южного Урала в массе имеют более темный мех, чем европейские; среди последних не встречено ни одной особи с темным мехом. В то же время среди американских норок из Башкирии отсутствуют или почти отсутствуют очень темные (тем более черные) экземпляры, типичные для совхозных стандартных норок[1]. Изменились ли (посветлели) когда-то ввезенные животные или они были такими и раньше, сейчас трудно сказать, так как исчерпывающих характеристик ввезенного племенного материала нет.

Шкурки американских норок, помимо величины, высоты волос и их окраски, заметно отличаются от шкурок местного вида и своим более четко выраженным блеском. У местных норок мех часто тусклый, безжизненный, этим особенно, как ни странно, отличаются шкурки норок из северных районов Пермской области, например из Чердынского. Шкурки американских норок из Западной Сибири (Сургутский и Тевризский районы), просмотренные нами на Омской пушной базе, имели некрасивую грязно-бурую окраску меха.

Вес сухих шкурок норок обоих видов (1-го сорта) показан в табл. 9. К ней следует добавить данные по весу шкурок американских норок из Западной Сибири: Сургутский район, самцы 66—68 *г* (две шкурки), самки — 47 *г* (1 шкурка); Тевризский район, самцы: средний вес 81 *г*, лимит 65—114 *г* (взвешено 5 шкурок).

Из материалов по весу шкурок видно, что шкурки американских акклиматизировавшихся норок тяжелее шкурок местной норки. Другими словами, ввезенный вид сохраняет свои ценные качества и по данному признаку. Разница в весе шкурок между самцами американской и европейской норок больше, чем между самками. Диапазон изменчивости веса шкурок самцов американской норки выше, чем шкурок самцов аборигенного вида. Это можно объяснить одной из следующих причин: высокая изменчивость свойственна американской норке как виду, или ее популяции в новых условиях существования еще находятся в процессе становления.

Как известно, диагностическим видовым признаком норок считается белая окраска на нижней губе у американской (у части особей

[1] По характеристике В. Гамильтона (W. Hamilton, 1943), у норок восточных районов США окраска темно-коричневая, изредка почти черная.

Таблица 9

Вес сухих шкурок норок 1-го сорта, г

Норка европейская						Норка американская					
Северные районы Среднего Урала (Чердынь, Усолье)		Центральные районы Среднего Урала (Чернушка, Куеда, Шаля)		Южный Урал (Аша, Катав-Иваново)		Северная Башкирия (Нуримановский район) и Челябинская область (Ашинский район)		Южная Башкирия (Мелеузовский район)		Совхозные (из г. Перми)	
Самцы (n=4)	Самки (n=2)	Самцы (n=17)	Самки (n=5)	Самцы (n=8)	Самки (n=3)	Самцы (n=29)	Самки (n=16)	Самцы (n=11)	Самки (n=18)	Самцы (n=3)	Самки (n=1)
68,5 (65—78)	— 44,0—45,5	70,5 (60—91)	51,2 (49—56,5)	65,8 (50—81,5)	47,6 (41—58)	94,3 (65,5—14,1)	61,0 (45—76)	90,0 (78—110)	58,7 (40,5—74,5)	99,0 (92—105)	45

Таблица 10

Вес органов американских норок, г

Показатели	Дикие из Башкирии				Совхозные (Мраморское хозяйство)				Дикие с Алтая (Д. В. Терновский, 1958)			
	самцы (n=16)		самки (n=5)		самцы (n=36)		самки (n=23)		самцы (n=16)		самки (n=9)	
	среднее	лимит	среднее	лимит	среднее	лимит	среднее	лимит	среднее	лимит	среднее	лимит
Сердце	7,3	4,7—10,6	5,6	4,3—8,2	6,7	5,4—8,4	5,0	4,2—6,6	8,4	5,3—11,5	5,4	4,5—6,2
Легкие	12,4	8,4—20,2	8,2	4,8—14,1	14,8	9,4—21,9	10,9	8,8—13,1	14,6	8,5—20,5	10,9	9,2—12,7
Печень	24,9	16,1—46,9	20,4	16,4—25,3	45,8	36,4—57,1	35,4	26,8—4,7	36,5	16,9—55,0	22,9	17,0—31,9
Селезенка	1,38	0,8—2,6	1,40	0,7—2,8	2,0	1,1—3,7	1,72	1,1—3,5	2,2	1—4	1,9	1,2—2,7
Почка левая	2,5	1,1—4,2	1,7	1,3—2,0	3,5	2,4—4,9	2,8	1,8—3,0	3,9	2,6—5,5	4,0	2,7—5,8
Длина кишечника, *см*	165	128—189	145	138—173	—	—	—	—	180	163—214	148	122—169

еще и на горле, груди и животе) и на обеих губах у европейской. У 36,4% американских норок, добытых на Алтае, белой была и верхняя губа (Терновский, 1958), то есть в новых условиях у нее возник диагностический признак другого вида. Среди нескольких сот просмотренных нами шкурок американской норки, поступивших из Башкирии и Западной Сибири, появление такого признака не отмечено (встречались шкурки вообще без белой губы).

В естественных условиях оба вида норок показывают стойкость своей видовой окраски. В то же время в условиях неволи американская норка неожиданно дала целую гамму цветовых мутаций, в том числе и вполне жизнеспособных, хотя природные популяции ее (да и европейской), как уже отмечалось, по окраске удивительно мономорфны. Подобные мутации возникают, надо полагать, в результате длительного близкородственного спаривания норок в неволе. Можно предположить, что в природе существует биологический подбор пар, в то время как в неволе его нет, а также, что абберанты у норок в природе имеют пониженную жизнеспособность и быстро гибнут. По аналогии с примерами из практики разведения норок в совхозах, где ряд цветных групп норок практически не отличается по жизнестойкости от стандартных, и часто в одном выводке родятся и вырастают особи разной окраски, правомерно было бы ожидать встретить то же самое и в природе. Но этого нет, если не считать алтайских мутантов с белой верхней губой. Б. А. Кузнецов (1941), разбирая случаи абберативной изменчивости у диких пушных млекопитающих, норку среди всех типов абберантов даже не упоминает.

Некоторые интерьерные показатели. Признаки этого типа нами взяты потому, что в ряде случаев они позволяют быстрее, чем внешние, заметить те изменения, которые наступают у животных в новых условиях существования (доместикация, акклиматизация). Мы оперируем абсолютными значениями веса органов (табл. 10), так как общий вес тела у норок подвержен значительным колебаниям из-за их большой склонности к ожирению.

Из таблицы видно, что вес сердца больше у диких норок обоего пола, чем у разводимых в неволе. Этот факт стоило бы учитывать при подборе племенного материала для целей интродукции норок, особенно при подборе взрослых особей, у которых усиленная нагрузка после выпуска едва ли уже сможет компенсировать сердечную недостаточность. Было бы разумно животным, отбираемым для целей акклиматизации, создавать особые условия содержания, которые бы укрепляли их физически, подготавливая их заранее к жизни в природе в условиях борьбы за существование.

Обращает на себя внимание весьма значительный вес печени совхозных норок, превышающий вес этого органа у диких. Можно напомнить, что такая же картина и у разводимых в неволе соболей (Полецкий, 1957). Это является, надо полагать, результатом избыточного или одностороннего кормления зверей в неволе. Вес органов и длина кишечника у норок алтайской популяции больше, чем у башкирской, причем разница между самцами больше, чем между самками, у которых в ряде случаев ее совсем нет. Следует заметить, что сравнение этих же норок по краниологическим празнакам, в частности по кондилобазальной длине, не дало возможности уловить разницы между представителями двух популяций норок. Причины разницы между алтайскими и башкирскими норками надо искать в различных условиях существования. Данные, полученные при разведении американской норки в неволе, показали быструю реакцию ее на целый ряд

новых факторов среды. Так, опыты показали, что одностороннее кормление мехового молодняка некоторыми видами морских рыб приводит к получению малоценного меха с сероватым или совершенно белым пухом.

Количество витамина А. В табл. 11 показано количество витамина А в печени у совхозных и диких американских норок. Из нее видно, что у норок, разводимых в неволе, витамина в 5 раз меньше, чем у диких

Таблица 11

Количество витамина А в печени американских норок, *мг* %

Пол	Норки из Мраморского хозяйства			Дикие норки из Башкирии		
	среднее	лимит	n	среднее	лимит	n
Самцы	18	8—38	5	140	40—340	14
Самки	32	27—40	3	75	25—170	6
Без различия пола	23	8—40	8	120	25—340	20

Примечание. У европейской норки, самца из Башкирии, витамина А в печени был 185 *мг* %.

из Башкирии. В то же время, как было показано раньше, печень совхозных норок отличается большим весом. У норок из хозяйства витамина больше у самок (в 1,8 раза), у диких, наоборот, у самцов (в 1,86 раза). Эти данные показывают, что особи разного пола способны в разной степени накапливать резервные вещества. Надо полагать, что у диких норок, живущих в условиях свободы и поэтому могущих удовлетворять все естественные потребности организма, приведенное соотношение по содержанию витамина А у особей разного пола отражает истинную картину для данного вида в природе. Иные цифры и иное соотношение витамина А у норок в неволе. Это показывает, что совхозный рацион для норок неполноценен (возможно, он таким был только в предубойный период); особенно чувствительны к нему самцы. Сохранение, тем более длительное, подобного рациона для племенных животных чревато нежелательными последствиями для хозяйства, так как он отрицательно скажется на воспроизводительных функциях животных. Пробы на содержание витамина А у разводимых норок могут давать объективную картину их физиологического состояния.

Йодное число жира. Исследования жиров животного и растительного происхождения показали, что ряд так называемых констант, в частности йодное число, не являются видоспецифичными, так как подвержены географической изменчивости: у одного и того же вида на юге величина его меньше, на севере — больше. Это число интересно тем, что, показывая степень ненасыщенности связей в органических соединениях и изменяясь от ряда факторов среды (Иванов, 1946; Шарапов, 1951 и др.), оно позволяет судить о характере зависимости организмов от условий среды.

Определение йодного числа жира у норок дало следующие результаты (для самцов и самок):

	При числе проб	Среднее	Колебания
Дикие американские норки Башкирии:			
для жира подкожного	4	72,0	49,4—90,6
внутреннего	3	72,5	61,6—94,0
Разводимые в неволе (Мраморское хозяйство):			
для жира подкожного	5	63,2	63,0—63,6
внутреннего	4	61,7	57,2—63,4

Из этих данных видно, что у большинства диких норок йодное число жира выше, чем у совхозных. Добавим: у самцов (одних и тех же особей) диких норок разница между йодным числом подкожного и внутреннего жира была значительной, тогда как у совхозных она отсутствовала. Диапазон изменчивости рассматриваемого показателя у норок в природе несравненно больше, чем у норок в неволе, что можно поставить в связь с различными условиями их существования. К тому же, разводимые звери поставлены в условия исключительные, где они живут практически в одинаковых условиях, тогда как в природе каждая особь имеет возможность удовлетворять свои индивидуальные потребности. Полученные нами результаты интересно сопоставить с данными П. П. Гоосена (1941), согласно которым йодное число подкожного жира американских норок из Салтыковского зверосовхоза равняется 64,6. У норок Мраморского хозяйства, ввезенных сюда из этого же совхоза, оно было 63,2. На Урал норки прибыли осенью 1958 г., мы исследовали их первое потомство, родившееся в новом месте. За 20 лет, прошедших после определения П. П. Гоосеном йодного числа жира норок, оно у них практически не изменилось. (Разница между показателями всего 1,4, она вполне может быть результатом ошибки метода или исследователя, или того и другого одновременно).

* * *

По комплексу изученных признаков дикие американские норки в Татарии крупнее норок, акклиматизировавшихся в Башкирии и на Алтае. Отсюда был сделан вывод, что акклиматизация вообще благоприятно сказалась на размерах американских норок. Мы считаем такой вывод поспешным.

В. А. Попов (1949) сделал верное предположение, что ввезенная в Татарию норка ближе всего стоит к *Mustela vison mink* (Peale and Beanv.), средняя кондилобазальная длина черепа самцов которой равняется 68,6 *мм*. Отличия от нее по этому признаку алтайских и башкирских норок дают право считать, что здесь были расселены представители другого, более мелкого подвида, по-видимому, *Mustela vison vison* Brisson, средняя кондилобазальная длина черепа самцов которого равняется 65,2 *мм*. [Эти данные заимствованы из работы В. В. Попова (1949). В ней на основе материалов литературных источников (Holister, 1913; Miller, 1921; Anthony, 1928) дана характеристика (длина тела, хвоста и задней ступни, 4 черепных показателя и окраска) 11 подвидов[1] американской норки]. Можно допустить и такую ситуацию: в Татарии в свое время были выпущены норки нескольких подвидов, но в процессе естественного отбора сохранялись преимущественно более крупные животные, типичные для одной из географических рас. Борьба за существование, в том числе с европейской норкой, которая по своим размерам мало уступает большинству расселяемых совхозных норок, должна была бы, кажется, способствовать отбору именно таких зверей.

Несколько слов о филогении европейской и американской норок. Единого мнения в данном вопросе нет. Многие склоняются к тому выводу, что между ними близких родственных связей нет, морфологическое же сходство есть результат конвергенции. По мнению В. А. Попова (1949), «видообразование американской и европейской норок

[1] По Миллеру (G. Miller, Jr.) и Келлогу (R. Kellogg, 1955), у американской норки 14 подвидов.

шло самостоятельным путем. Общих предков два вида имели только в глубокой древности» (стр. 23). С выводом В. А. Попова о том, что у норок были разные предки, согласен В. В. Петров (1958). Последний предлагает выделить норок в отдельные подроды — *Lutreola* и *Vison*. На значительную видовую специфичность норок указывает и разная закономерность географической изменчивости величины их тела: в Северной Америке более крупные норки обитают на севере (соответствие правилу Бергмана), в Европе — на юге (правило Бергмана неприложимо).

Одна из особенностей американской норки, разводимой в хозяйствах, состоит в том, что в различных районах СССР забой их, совпадающий с окончанием естественной (не провоцированной) линьки волосяного покрова, начинается почти в одно время — со второй декады ноября (А. П. Русских, 1952). Важно подчеркнуть то обстоятельство, что в условиях хозяйств норки благополучно живут не в водной среде, а в сухих клетках. Здесь вспоминается интересное замечание С. И. Огнева (1931) о том, что приспособление к водной жизни, свойственное норке, развилось вторично. О некоторой общности между американской и европейской норками может говорить такой факт, установленный А. П. Русских: «Сущность механизма линьки, а также сроки наступления некоторых стадий ее совпадают у обоих видов» (стр. 47). Есть основание полагать, что в ряде случаев самки норок более требовательны к условиях существования, чем самцы. Опыты по ускорению созревания меха у американских норок путем сокращения продолжительности светового дня, проведенные Н. П. Хронопуло (1956), показали следующее: шкурки самцов подопытной группы норок были приняты с зачетом на головку в 80%, а контрольные в 81,2%, шкурки самок соответственно в 63,4 и 72,3%.

Как видно отсюда, самки подопытной группы имели наиболее низкий показатель качества меха. Действие одного и того же фактора — сокращения длины светового дня — на самцах практически не сказалось, самки же реагировали на него резко отрицательно. Разница между самцами и самками к требованиям среды должна приводить к тому, что в природе, где возможен свободный выбор необходимого, поведение и образ жизни особей разного пола должны быть разными.

Нам хотелось бы обратить внимание и на следующий вопрос. Длительное время, исчисляемое не одним десятком лет, американские норки, разводимые в наших хозяйствах, не претерпевали заметных изменений в размерах тела. В 1959 г. (см. «Звероводство», 3-е изд., 1959) длина туловища совхозных норок была в среднем 35—40 *см*, то есть такая же, как и прежде (Ильина, 1952, и др.); о мелких размерах зверьков свидетельствуют и наши данные по норкам Мраморского хозяйства. Такое положение явилось результатом того, что у нас на первом весьма продолжительном этапе фермерского норководства не проводился отбор норок по размерам тела. Получается, что при практически полном отсутствии отбора по данному признаку, но в то же время в новых условиях существования американские норки сохранили целый ряд своих важнейших свойств. Новые виды кормов, новая среда и новые условия содержания должны были бы, кажется, в первую очередь, повести к изменению такого признака, как величина тела. Но увеличился только вес, за счет ожирения. Существенных изменений не произошло, как мы видели, и у диких американских норок на Алтае и в Башкирии (стоит, например, сравнить кондилобазальную длину черепа). Применение отбора в хозяйствах быстро привело к тому, что в ряде совхозов уже получены особо крупные норки, по размерам тела

равные средним размерам серебристо-черных лисиц («Звероводство», 1959).

Приведенные материалы говорят о крупной роли отбора, о высокой экологической валентности норки и о стойкости ее наследственности. А то, что в условиях неволи она дала множество цветовых вариаций меха, не меняет суть дела. Современная разномастная популяция типичных совхозных норок, содержащая в себе любое, пусть самое малое число обычно окрашенных особей, выпущенная в природу, со временем (и вероятно быстро) вернется к своему «первобытному» состоянию, не претерпев при этом каких-либо существенных видовых пертурбаций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По характеру внутривидовой изменчивости диких американских норок из разных районов можно реставрировать подвидовую принадлежность исходного племенного материала, потомками которого являются современные популяции норок. Более крупные размеры норок татарской популяции объясняются не влиянием новых условий существования, а генетически иным, чем в Башкирии и на Алтае, исходным племенным материалом. Данные во внутривидовой изменчивости показывают, с одной стороны, сохранение американскими норками, ввезенными в разные области Союза, ряда фундаментальных признаков (например, кондилобазальной длины черепа), с другой, — хотя и чрезвычайно медленное, ухудшение некоторых черт волосяного покрова. Это свидетельствует о том, что на первом этапе эволюции в новых условиях изменения касаются признаков, не затрагивающих видовых особенностей.

Необходимо различать стабильные, фундаментальные признаки вида, изменение которых может привести к возникновению нового вида, и признаки лабильные, изменение или даже исчезновение которых (часто временное) не нарушает видовой специфики; к последним надо отнести признаки волосяного покрова. Совершенно очевидно, что не только первые, но и вторые наследственно закреплены, «глубина» же их наследственности неодинакова.

ЛИТЕРАТУРА

Астанин П. П. Практические занятия по биохимии. М., Сельхозгиз, 1951.

Бойцов Л. М. Клеточное разведение норок. М., Сельхозгиз. 1937.

Бондарцев А. С. Шкала цветов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.

Владимиров К. А. Американская норка в Иркутской области. Иркутское книжное изд-во, 1940.

Гоосен П. П. Главнейшие константы жира некоторых пушных зверей. Тр. МЗИ, т. 1, М., 1941.

Звероводство. 3-е изд., М., Сельхозгиз, 1959.

Иванов С Л. Маслообразование в растениях. «Усп. соврем. биол.», т. 22, вып. 2 (5), 1946.

Ильина Е. Д. Звероводство. М., Заготиздат, 1952.

Кузнецов Б. А. Абберативная изменчивость окраски пушных зверей. Тр. МЗИ, т. 1, М., 1941.

Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М., Заготиздат 1952.

Лавров Н. П. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР. М., Заготиздат, 1946.

Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. II, М., Госиздат, 1931.

Павлинин В. Н. Очерк акклиматизации млекопитающих на Урале. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. Перспективный план акклиматизации млекопитающих (на примере Урала). Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 24, Свердловск, 1961.

Петров В. В. К вопросу о систематическом положении американских норок. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, вып. 179, Л., 1958.
Петряев П. А., Орлов Е. М., Хомяков Е. И. и Реброва Е. И. Биология размножения и изменчивость американской норки. М., изд. «Главпушнина», 1934.
Полецкий В. А. Изменения некоторых внутренних органов соболя в неволе. Тр. Моск. ветер. академии, вып. 16, 1957.
Попандопуло П. К. Химические методы определения витамина А и каротина. «Усп. зоотехн. наук», вып. 4, 1937.
Попов В. А. Материалы по экологии норки (*Mustela vison* Br.) и результаты акклиматизации ее в Татарской АССР. Тр. Казанского филиала АН СССР, сер. биол. и с-х. наук, вып. 2, Казань, 1949.
Русских А. П. Возрастная и сезонная изменчивость волосяного покрова у норок. «Каракулеводство и звероводство», № 5, 1952.
Терновский Д. В. Биология и акклиматизация американской норки на Алтае. Новосибирское книжное изд-во, 1958.
Хронопуло Н. П. Ускорение созревания меха у норок путем сокращения продолжительности светового дня. Бюлл. науч-техн. информации н.-и. ин-та кролиководства и звероводства, № 1, М., 1956.
Шапошников Л. В. Акклиматизация пушных зверей в СССР. Зоол. ж., т. 17, вып. 5, 1938.
Шарапов Н. И. Химизм растений и климат. М.—Л., Изд.-во АН СССР, 1954.
Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. Некоторые закономерности накопления витамина А у ондатры в природных условиях. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1957.
Anthony H. E. Field Book of North American Mammals. New York, 1928.
Bee J. W. and Hall E. R. Mammals of northern Alaska. On the Arctic slope. Kansas, 1956.
Goffrey G. Die Schädel der mitteleuropäischen Säugetiere. Abhandlungen und Berichte aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde-Forschungsinstitut, Dresden, Band 21, 1953.
Hamilton W. I. The mammals of eastern United States. New York, 1943.
Holister N. A. synopsis of the American minks. Proc. U. S. National Museum, vol. 44, 1913.
Miller G. Catalogue of the mammals of N. America, 1921.
Miller G. S. and R. Kellogg. List of North American Recent Mammals, Bull. U. S. Nat. Mus., 205, 1955.

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

А. В. ПОКРОВСКИЙ

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКОРОСТИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ САМОК СТЕПНОЙ ПЕСТРУШКИ (*LAGURUS LAGURUS* PALL.)

К настоящему времени накопилось много фактов, говорящих о неоднородности видовых популяций по ряду признаков. Данные о морфологической неоднородности популяций широко известны и учитываются в работе исследователей-систематиков, данных о физиологической неоднородности видовых популяций значительно меньше.

Эта работа представляет собой попытку показать неоднородность популяции по одному из важнейших комплексных физиологических признаков — скорости полового созревания самок.

Путем экспериментальных исследований нами была установлена сезонная изменчивость скорости полового созревания самок степной пеструшки (Покровский, 1961). Данные, доказывающие существование этой закономерности приводятся в таблице. Как можно видеть, изменение средних сроков полового созревания самок находится в связи с временем их рождения и происходит закономерно в течение всего года.

Наиболее медленно созревают самки, родившиеся в августе—октябре. Затем скорость созревания постепенно увеличивается, достигая максимума у самок весеннего и раннелетнего рождения (апрель—июнь).

У самок, родившихся в июле, наблюдается почти двухкратное замедление скорости полового созревания по сравнению с июньскими (29,8 дней в июне против 55,9 в июле). Чрезвычайно высокий коэффициент варьирования ($C_v = 65,5\%$) указывает на неоднородность группы по анализируемому признаку. Конкретные цифры крайних отклонений подтверждают это предположение: возраст созревания родившихся в этом месяце самок колеблется от 26 до 157 дней. На основании этого мы считаем июль «переломным» месяцем: часть самок созревает с летней, «июньской», скоростью, часть — со скоростью, приближающейся к августовской.

Как уже говорилось выше, самки, родившиеся в августе—октябре созревали наиболее медленно, начиная размножаться лишь в январе—феврале следующего года.

Нет оснований полагать, что при любых изменениях условий максимальная среднемесячная скорость созревания самок (майская). может значительно измениться, поскольку она, по-видимому, близка к физиологическому пределу для вида. Следовательно, именно этот

Изменение скорости полового созревания самок *Lagurus lagurus* Pall. в зависимости от времени рождения

Месяцы	I	II	III	IV	V	VI
n	23	12	12	9	17	17
M ± m, дни	84,5±5,05	56±5,0	43,2±3,22	28,9±1,42	21,6±0,75	29,8±1,06
C_v, %	28,6	30,7	26,6	14,6	14,4	14,3
Лимит	48—135	31—83	31—63	26—39	15—28	23—35

Месяцы	VII	VIII	IX	X	XII
n	12	5	4	11	8
M ± m, дни	55,9±10,55	126,8±21,5	127,0±22,8	140,9±14,9	107,7±10,2
C_v, %	65,5	37,8	45,7	35,7	—
Лимит	26—157	47—168	93—214	62—203	55—144

показатель должен быть использован для экологической характеристики вида.

И коэффициент варьирования, и отклонение скорости полового созревания отдельных самок от средних показателей для каждого месяца достаточно наглядно показывают, что даже среди рождающихся в месяцы «замедленного созревания» самок есть такие, которые созревают быстрее всех остальных. Каково же возможное значение высокой индивидуальной изменчивости скорости созревания самок, родившихся в этот период?

Наши предположения по этому вопросу сводятся к следующему: так как часть самок, родившихся в позднелетние, осенние и зимние месяцы, созревают значительно быстрее основной массы, то в популяции всегда есть некоторое количество особей, способных к репродуктивной деятельности. Иными словами, популяция всегда, в любой сезон, способна реализовать любую возможность, любые локально возникшие условия (мягкая зима, длительная оттепель, убежище с достаточным количеством корма и т. д.) для увеличения численности. Таким образом, «скороспелые» самки составляют «маневренную группу» данного вида в данных условиях.

Естественно, что отсутствие таких локально возникших благоприятных условий в необычное время тормозит половое созревание этих самок. Достаточно наглядно это подтверждается тем, что зимнее размножение полевок наблюдается далеко не каждый год. С этой точки зрения, размножение полевок в скирдах лишь частный случай реализации подобной возможности.

Казалось бы, что коль скоро созревание самок регулируется погодными условиями, то в целях максимального увеличения численности

вида весьма выгодно раннее созревание всех самок. В таком случае при первой благоприятной возможности могло бы начаться массовое размножение.

Однако такие условия, как мягкая зима или длительная оттепель, могут сменяться или перемежаться резкими похолоданиями, т. е. оказаться своеобразной «провокацией». Общеизвестно, что зачастую именно так и бывает. Естественно, что в таких условиях и начавшие размножаться самки и их пометы имеют весьма мало шансов выжить. При таких обстоятельствах массовое размножение, в котором принимают участие все или, по крайней мере, подавляющее большинство самок, было бы катастрофой для вида.

В свете этого предположения становится ясным значение основной «позднеспелой» группы самок. Как мы уже говорили, большинство из них становятся способны к размножению лишь в те сроки, когда возможность резких и длительных изменений погодных условий наименее вероятна, т. е. в сроки, оптимальные для вида. Таким образом, роль этих «позднеспелых» самок в популяции, по-видимому, заключается в том, что они образуют «гарантийное стадо», обеспечивающее сохранение резерва для наращивания численности вида.

Коротко резюмируя изложенное выше, можно сказать, что во-первых, на фоне закономерных сезонных изменений средней скорости полового созревания самок наблюдается значительная индивидуальная изменчивость этого признака; во-вторых, эта индивидуальная изменчивость позволяет виду использовать любую возможность для увеличения численности, гарантируя, в то же время, сохранность основного ядра «маточного поголовья» в любых условиях перезимовки; в-третьих, включая в характеристику вида такой показатель, как скорость полового созревания, следует ориентироваться на месяцы максимальной скорости созревания.

ЛИТЕРАТУРА

Покровский А. В. О сезонной изменчивости скорости полового созревания самок степной пеструшки. Тр. Уральского отд. МОИП, вып. 3, Свердловск, 1961.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. Н. БОЛЬШАКОВ

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ДВУХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

(*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALL. И *C. GLAREOLUS* SCHREB.)

Изучение закономерностей географической изменчивости и четкое определение географических форм существования вида — подвидов — требует объективного установления размаха индивидуальной изменчивости отдельных популяций. Для характеристики различных систематических групп, наряду с другими таксономическими признаками (длина тела, хвоста, ступни, кондилобазальная длина черепа и т. д.), широко используется окраска меха. Для характеристики окраски отдельных особей и групп животных обычно пользуются субъективным описанием или используются шкалы цветов (например, Ridgway, Бондарцев). Оба указанных метода не позволяют точно определить размах индивидуальной изменчивости окраски. Лишь применение объективных физических методов дает возможность установить его величину (Шварц, Копеин, Покровский, 1960; Покровский, Смирнов, Шварц, статья в настоящем сборнике). Методика колориметрической оценки окраски шкурок подробно описана в этих статьях, а также в статье В. Н. Большакова и С. С. Шварца «Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*), опубликованной в настоящем сборнике, и поэтому здесь не приводится.

Нами была изучена индивидуальная изменчивость окраски двух видов лесных полевок — сибирской красной (*C. rutilus* Pall.) и европейской рыжей (*C. glareolus* Schreb.). Все грызуны отловлены в конце сентября—октябре в Приуралье — Кизнерском районе Удмуртской АССР. Оба вида, заселяя здесь одинаковые стации (В. Н. Большаков и Н. Н. Соломин, 1959), находятся в сходных условиях обитания. Из-за раннего наступления зимы большинство особей обоих видов уже в начале октября сменило летний мех на зимний. При характеристике окраски нами использованы лишь перелинявшие шкурки, шкурки со следами интенсивной линьки были исключены. Методом колориметрирования изучена окраска 356 шкурок красной полевки и 273 рыжей. В качестве меры изменчивости мы пользуемся коэффициентом вариации (процентное отношение среднего квадратического уклонения к средней величине):

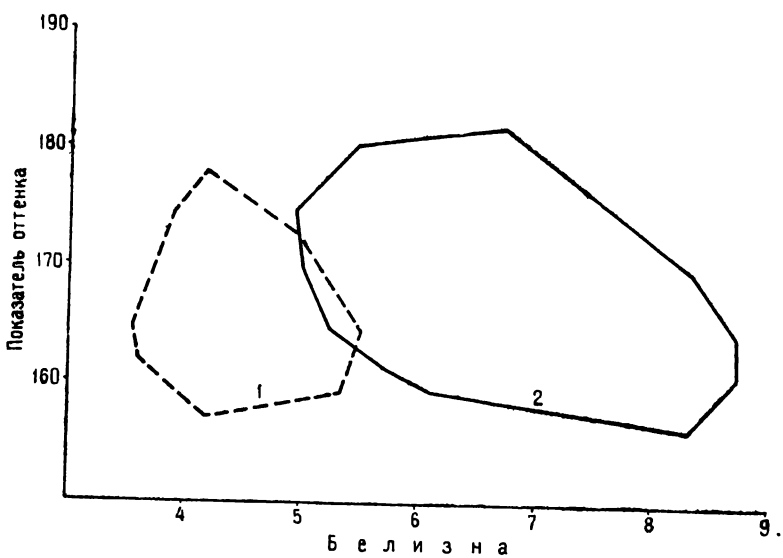
$$C = \frac{\sigma \cdot 100}{M} \%$$

Показатели окраски и коэффициенты вариации красной и рыжей полевок из Удмуртии приведены в таблице. Прежде всего необходимо отметить, что коэффициент вариации окраски близок по значению к коэффициентам вариации других таксономических признаков, обычно употребляемых в систематике. Так, по нашим данным, коэффициент вариации длины тела красной и рыжей полевок на Урале лежит между 5—9,5%, длины хвоста между 6—13%, кондилобазальной длины черепа между 2—3,5%, длины зубного ряда между 3,0—5,5%. Таким образом, индивидуальная изменчивость окраски лесных полевок по показателю оттенка равнозначна изменчивости других признаков, а по белизне лишь незначительно превышает некоторые из них.

Из таблицы и графика (см. рисунок) также видно, что у двух близких видов красной и рыжей полевок, обитающих на одной территории в сходных условиях, характер индивидуальной изменчивости окраски имеет определенные отличия: при сходной индивидуальной изменчивости по показателю оттенка изменчивость по белизне у красной полевки более чем в полтора раза выше, по сравнению с рыжей. Колориметрирование показывает, что отдельные особи каждого вида могут довольно значительно уклоняться от характерной окраски. Так, у красной полевки, при среднем значении белизны 6,5, крайние особи имеют белизну 4,9 и 8,7.

Колориметрическая характеристика индивидуальной изменчивости окраски у двух видов лесных полевок из Удмуртской АССР

Вид грызуна	Показатель оттенка		Белизна	
	M±m	C	M±m	C
C. rutilus	168±0,32	3,6	6,5±0,06	13,8
C. glareolus	165±0,34	3,3	4,6±0,05	8,7



Колориметрическая характеристика индивидуальной изменчивости окраски *Cl. glareolus* (*1*) и *Cl. rutilus* (*2*).

причем у 23,5% всех исследованных полевок показатели белизны лежат между 4,9 и 6,0, у 50,5% между 6,0 и 7,0, у 20% между 7,0 и 8;0 и у 6,0% между 8,0 и 8,7. У рыжей полевки белизну от 3,6 до 4,0 имеют 7% особей, от 4,0 до 5,0—70% и от 5,0 до 5,5—23% исследованных осо-

бей. По показателю оттенка 78% всех экземпляров красной полевки имеют показатели оттенка между 160 и 175, при крайних показателях 156 и 182. У рыжей полевки показатель оттенка от 160 до 170 имеют 77% особей, при крайних показателях 157 и 178.

Значения коэффициентов вариации окраски и приведенные выше цифры говорят о более значительном варьировании окраски по белизне у красной полевки. Из этого следует, что у близких видов, какими являются *C. rutilus* и *C. glareolus* характер не только географической, но и индивидуальной изменчивости может проявляться различно — в зависимости от специфической реакции каждого вида на условия окружающей среды (Шварц, 1959).

Хотя красная и рыжая полевки и являются хорошо дифференцированными по окраске видами (Огнев, 1950), на рисунке видно, что на одной территории встречаются особи красной полевки, неотличимые по окраске от особей рыжей полевки. Подсчеты показывают, что в популяции красной полевки из Кизнерского района 3,9% особей имеют «рыжую» окраску, т. е. сходны по окраске с 10% особей популяции рыжей полевки. Среди сходных по окраске встречаются особи обоего пола. Сходство отдельных экземпляров по окраске отмечено нами (Большаков и Шварц, статья в настоящем сборнике) у красной и рыжей полевок, отловленных на территории Печоро-Илычского заповедника.

Следует отметить, что среди отловленных в Кизнерском районе грызунов имеется несколько экземпляров, отличающихся темной окраской со значительным содержанием охристо-рыжих тонов (по показателю оттенка эти особи стоят ближе к красным полевкам, по белизне — к рыжим). В настоящей статье мы не останавливаемся, на характеристике этих экземпляров, предполагая детальное их изучение по комплексу признаков.

ЛИТЕРАТУРА

В. Н. Большаков и Н. Н. Соломин. К характеристике распределения и динамики численности мышевидных грызунов на территории природного очага уральской геморрагической лихорадки в Удмуртской АССР. Мат-лы III совещания по естественноисторическому и экономико-географическому районированию СССР. М., Изд. МГУ, 1959.

В. Н. Большаков и С. С. Шварц. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода Clethrionomys). Статья в настоящем сборнике.

С. И. Огнев. Звери СССР и прилежащих стран. Т. VII, М., Изд-во АН СССР, 1950.

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

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

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

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

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

Л. Г. КРОТОВА

ИЗМЕНЕНИЯ НАДПОЧЕЧНИКОВ И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ *(ARVICOLA TERRESTRIS)* В ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

К настоящему времени написано много работ, показывающих, что процесс приспособления животных к неблагоприятным воздействиям в значительной мере связан с гормональной перестройкой организма (Tepperman S., Frank L., Engel and C. N. H. Long, 1947; Комиссаренко, 1956; Горизонтов, 1956; Гродзенский, 1959; Селье, 1960). Изучение закономерностей гормональной перестройки животных в процессе приспособления к изменению условий существования привлекло внимание экологов, которые пытаются использовать их для решения ряда вопросов динамики популяций (Christian I. I., 1950, 1955, 1956; Frank F., 1953; Lanch Ch., 1956; Christian I, I., Davis D. E., 1956). Некоторые авторы наблюдали четкие сезонные изменения относительно веса гипофиза, тимуса и надпочечников у грызунов в природных условиях (Смирнов, Шварц, 1957, 1959; Шварц, 1959; Оленев, 1961). Эти изменения совпадали или несколько предшествовали по времени переломным периодам в жизни популяций, связанным с изменением условий существования: весеннему и осенне-зимнему периодам.

Целью нашей работы являлось изучение изменений функционального состояния надпочечников у водяной полевки в весенне-летний период с помощью гистологической и биохимической методик. Для оценки физиологического состояния исследованных зверьков нами проведено изучение углеводного обмена, который, по данным Селье Г. (1960), тесно связан с состоянием физиологического «напряжения» организма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в Полевском районе Свердловской области. Водяная полевка отлавливалась в пойме р. Чусовой. Отлов производился дуговыми капканами и металлическими конусами. Основная часть отловленных зверьков подвергалась исследованию в день отлова или на следующий день. За весь период работы нами отловлено 179 зверьков разного возраста. В настоящей статье мы приводим данные, касающиеся только перезимовавших зверьков.

Возрастной состав популяции определялся по краниологическим признакам (Милютин, 1939; Кучерук и Кулик, 1955) с учетом веса тела и физиологических показателей. В первую группу включены зверьки с намечающимися межглазничными гребнями на черепе. Вто-

рую группу составляли зверьки, у которых межглазничные гребни хорошо выражены и соединились, но не образуют еще сагиттального гребня. В третью группу объединены зверьки с хорошо развитым, высоким и длинным сагиттальным гребнем. Такое выделение групп оправдывается наличием определенных физиологических различий между зверьками первой и третьей группы (см. ниже), вторая группа является переходной между ними.

У 150 зверьков (113 взрослых перезимовавших и 37 молодых разного возраста) проведено определение общего веса и веса внутренних органов по принятой в лаборатории методике (Шварц, 1958). Надпочечники взвешивались на торзионных весах и один из них фиксировался в 10-процентном формалине для гистологической обработки, а в другом определялось содержание аскорбиновой кислоты. Согласно многочисленным литературным данным, содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках считается надежным и чутким биохимическим показателем функционального состояния надпочечников (Sayers G., Sayers M., 1949; Wexler B. C., Pencharz R., Thomas S. F., 1952, 1955; Жорно, 1956; Woods S. W., 1957; Бердышев, 1960).

Аскорбиновая кислота определялась титрованием реактивом Тильманса по методу, разработанному Государственным институтом витаминологии.

Проведена гистологическая обработка надпочечников 85 зверьков. Фронтальные парафиновые срезы толщиной 10 *мк* красились гематоксилином-эозином. Для работы использовались максимальные по величие срезы, т .е. центральные срезы надпочечника. С помощью микропроекционного аппарата получены фотокопии этих срезов при увеличении в 50 раз. На фотокопии вырезались площади мозгового слоя, коры и зон коры, в тех случаях, где была отчетливая граница между ними. Вес вырезанного кусочка фотобумаги (т. е. площадь той или иной зоны) определялся на торзионных весах и использовался при определении отношения коры к мозговому слою (индекс К/М) и процентного содержания мозгового слоя в надпочечнике и отдельных зон в коре. Толщина коры и ее зон определялась с помощью окулярмикрометра под микроскопом при малом увеличении (7×8).

У 62 зверьков проведено изучение углеводного обмена, определение гликогена в печени и сахара в крови. Содержание сахара определялось методом Хагедорна — Иенсена, гликоген — определением содержания сахара в растворе после кислотного гидролиза.

Состояние популяции водяных полевок в период исследования может быть охарактеризовано следующим образом Весной популяция состояла из взрослых половозрелых зверьков трех возрастных групп, которые представляют, очевидно, разные поколения грызунов прошлого года. Численность водяной полевки была высокой, на 100 ловушко-суток попадалось 35—45 зверьков. На основании анализа генеративных органов самок можно считать, что зимнее размножение отсутствовало. Ввиду поздней весны период размножения запоздал. Первые беременные самки были отловлены в начале мая, у большинства из них отмечено начало беременности: утолщение и гиперемия матки, эмбрионы еще не различимы. Процесс размножения протекал дружно, число эмбрионов на одну самку в мае не превышало 5—8, в среднем 6 шт.

В первой половине июня стали попадаться кормящие и снова беременные самки, а во второй половине — в конусы попадались молодые зверьки весом 20—40 *г*, они составляли 70% популяции в июне.

В первой декаде августа отловлено 22 зверька, причем большая часть из них попала в первые 5 дней. С 10 по 26 августа нам не удалось отловить ни одной водяной полевки; обследование различных стаций их обитания показало отсутствие признаков их деятельности. Таким образом, высокая весенняя численность водяной полевки в обследуемой нами местности сменилась резким ее снижением в августе. Снижение численности взрослых перезимовавших зверьков началось с мая и шло в течение лета, а в августе оно захватило и молодых зверьков этого года рождения. Некоторые соображения о причинах падения численности приведены ниже.

Заслуживает внимания следующее обстоятельство. Со второй половины мая стали наблюдаться случаи гибели в конусах взрослых перезимовавших зверьков, т. е. они не переносили нескольких часов неволи — максимум 6 *ч* между обходами. (Конусы просматривались два раза в сутки, в 10 *ч* вечера и 4 *ч* утра). Отмечено, что в мае гибли преимущественно старые самцы, а в июне—августе лактирующие самки. У ряда зверьков наблюдались явные симптомы гипогликемического шока.

ИЗМЕНЕНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА НАДПОЧЕЧНИКОВ

В апреле относительный вес надпочечников у самцов и самок почти одинаков, с большими индивидуальными колебаниями у самцов (табл. 1). Отмечено уменьшение относительного веса надпочечников у зверьков старших возрастных групп, что соответствует литературным данным, полученным на лабораторных животных и человеке (Пенде, 1937). Бо́льший относительный вес надпочечников у зверьков младшей возрастной группы, по-видимому, связан с более интенсивными процессами роста их организма весной.

С мая наблюдается повышение веса надпочечников, величина и характер которого различны у самцов и самок. У самок оно значительнее и длительнее, т. е. держится еще в июне и августе. В эти месяцы, когда относительный вес надпочечников повышается на 57% и достигает 600—858 *мг* на 1 *кг* веса (среднее 636), 87% самок были лактирующими и снова беременными. В июне увеличивается число перезимовавших зверьков, вынутых из конуса в шоковом состоянии, по отношению к общему количеству отловленных в этом месяце взрослых зверьков они составляют 75%, а в мае — 30%. В июне среди таких зверьков преобладают самки. Значительное увеличение относительного веса надпочечников у самцов наблюдается только в мае, в июне вес надпочечников уже снижается и в августе возвращается к норме (см. табл. 1). Заслуживает внимания тот факт, что относительный вес надпочечников самцов в мае на 15% выше по сравнению с его весом у одновозрастных беременных самок, т. е. начало размножения вызывает большее усиление функциональной активности надпочечников у самцов.

Отмеченные нами различия в характере увеличения надпочечников у перезимовавших самцов и самок свидетельствуют о том, что период размножения предъявляет к самкам большие требования. К такому же заключению пришли В. С. Смирнов и С. С. Шварц (1957), изучавшие влияние периода размножения на вес надпочечников у лесостепной популяции ондатры. Особенно велико «напряжение» организма самок в период совпадения лактации с новой беременностью. Сочетание этих двух физиологических факторов доводит организм самок до

Таблица 1

Изменения относительного веса надпочечников у водяной полевки в весенне-летний период

Возрастные группы	Апрель				Май				Июнь				Август			
	самки		самцы		самки		самцы		самки		самцы		самки		самцы	
	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит
I	7	428±23 368—540	5	419—63 266—650	14	504±17 334—572	7	562±54 394—710								
II	3	363±17 334—392	6	390—29 374—526	11	451—28 238—564	12	548±29 390—710	7	653±46 500—858	2	301 226—376	5	630±55 440—772	4	373±24 332—438
III			6	359—49 246—564			9	497±38 394—724	1	548	2	561 414—708				
Средняя величина за месяц	10	407±20 334—540	17	388—27 246—650	25	480±15 238—572	28	534±22 384—724	8	640±42 500—858	4	431±87 226—708	5	630±55 440-772	4	373±24 332—438
Величина, %		100		100		117		138		157		111		155		96

истощения (см. ниже данные по углеводному обмену и количеству жира в организме), результатом чего является большее ослабление организма и частая гибель их при попадании в конуса в этот период. Меньшее увеличение надпочечников у беременных самок в мае по сравнению с самцами, повидимому, связано с компенсирующим влиянием гормонов желтых тел и надпочечников эмбрионов (Мицкевич, 1959).

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ И СОДЕРЖАНИЕ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ В НАДПОЧЕЧНИКАХ

Надпочечник водяных полевок характеризуется слабым развитием соединительнотканной капсулы. Клубочковая и пучковая зоны представлены светлыми клетками с округлым интенсивно окрашенным ядром. В клубочковой зоне они расположены арками, а в пучковой — пучками. Между пучковой зоной и мозговым слоем находится зона темно окрашенных клеток. Анализ имеющихся литературных данных не позволяет сказать что-либо определенное о физиологическом значении этой зоны. (Howard E., 1927; Zwemer R. L., 1936; Клячко, 1939; McPhail M. K., Read H. C., 1942; Allen J. C., 1954). Ингл (Ingle D. J., 1942) считает сомнительным физиологическое значение этой зоны. Джонс (Jones I. C., 1948), Христиан (Christ-

Таблица 2

Изменения гистологической структуры надпочечников, содержания аскорбиновой кислоты в них и углеводного обмена у водяной полевки в весенне-летний период

Показатели	Апрель				Май				Июнь		Август			
	Самки		Самцы		Самки		Самцы		Самки		Самки		Самцы	
	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит	n	M±m лимит
Абсолютный вес надпочечников, *мг*	10	22±1,7 (13—29)	11	25±2,6 (14—40)	25	28±1,4 (16—46)	19	37±2,1 (24—63)	7	45±4,4 (29—67)	5	13±4,4 (31—53)	4	28±1,5 (24—31)
Относительный вес надпочечников, *мг* на 1 *кг* веса тела	10	407±19 (334—540)	11	403±31 (266—650)	25	480±16 (238—572)	19	553±27 (394—760)	7	653±46 (500—850)	5	630±55 (440—772)	4	373±24 (332—438)
Индекс К/М	4	4,3±1,2 (2,0—7,1)	3	4,7±0,9 (3,0—6,3)	12	4,1±0,3 (2,4—6,5)	5	4,3±0,4 (3,3—5,4)	4	12,5±4,9 (3,7—26,4)	1	1,55	2	3,0±0 (3,0—3,0)
Толщина коры надпочечника, *мк*	4	580±44 (480—680)	7	700±72 (500—920)	16	700±32 (540—900)	8	800±42 (620—940)	4	1140±176 (80—1440)	1	1000	2	620±20 (600—640)
Толщина пучковой зоны, *мк*	4	440±50 (340—560)	7	260±26 (200—400)	14	240±22 (200—400)	8	280±22 (240—400)	4	280±48 (200—400)	1	240	2	220±20 (200—240)
Толщина зоны X, *мк*	4	140±14 (120—180)	7	440±80 (200—760)	14	460±40 (220—680)	8	520±48 (320—740)	4	860±134 (600—1100)	1	700	2	400±0 (400—400)
Содержание аскорбиновой кислоты в надпочечнике, *мг* %	8	123±28 (76—290)	6	111±18 (55—157)	19	124±9,4 (68—202)	11	103±10 (67—162)	3	134±12 (111—153)	2	105±10 (93—117)	3	162±12 (147—185)
Содержание аскорбиновой кислоты в надпочечнике на 1 *мг* шкалы	8	6,7±1,8 (3,3—18,0)	6	6,2±1,6 (2,5—10,7)	19	4,6±0,6 (1,8—13,5)	11	3,2±0,42 (1,4—4,8)	3	3,3±0,7 (2,3—4,7)	2	2,8±1,0 (1,8—3,9)	3	5,5±0,5 (4,7—6,3)
Содержание гликогена в печени, %	3	4,81±1,9 (1,31—7,14)	4	5,06±2,5 (0,27—11,88)	18	1,24±0,33 (0,029—5,31)	7	2,45±0,92 (0,03—6,36)	3	0,08±0,02 (0,06—0,12)	2	0,18±0,04 (0,14—0,22)	3	1,70±0,33 (1,25—2,30)
Содержание сахара в крови, *мг* %	4	136±10 (115—158)	4	77±22 (65—140)	18	78±11 (19—183)	8	90±20 (21—165)	3	63±2 (59—67)	2	43±8 (39—54)	3	129±3,5 (123—135)

ian S. S., 1955, 1956) и Фрецца (Frezza F., 1957) обозначают ее зоной X. Мы в дальнейшем будем также называть ее зоной X.

Мозговой слой состоит из больших призматических клеток со светлой протоплазмой и светлым большим округлым ядром. В нем часто наблюдаются большие венозные синусоиды.

Надпочечники апрельских перезимовавших зверьков выделяются четкой гистологической структурой, четкими границами зон в коре. При отсутствии различий в относительном весе надпочечников у самцов и самок, надпочечники последних характеризуются несколько меньшим абсолютным весом, меньшей толщиной коры и большей толщиной пучковой зоны (табл. 2). Толщина зоны X в надпочечниках самцов в три с лишним раза больше, чем у самок. В надпочечниках самок содержится больше аскорбиновой кислоты.

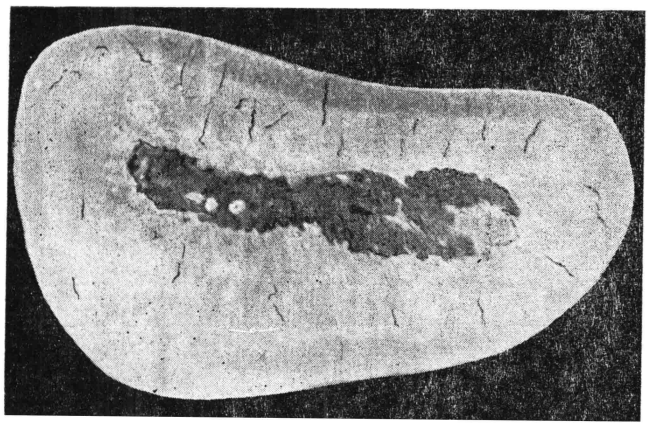


Рис. 1. Надпочечник водяной полевки.
Беременная и кормящая самка № 95. Пучковая зона представлена на рисунке в виде темной каемки на периферии надпочечника. Зона X расположена между мозговым слоем (в центре) и пучковой зоной.

Наблюдаются морфологические возрастные особенности надпочечников самцов в апреле. У самцов третьей возрастной группы и у самых тяжелых зверьков второй группы отмечено уплотнение и увеличение зоны X, уменьшение четкости ее гистологической структуры, появление в ней бурых пигментов изнашивания и пикноз клеточных ядер в мозговом слое. Ядра сморщиваются, уменьшаются по величине в два-три раза и очень интенсивно красятся гематоксилином. Эти изменения еще сильнее выражены у старых самцов в мае при увеличении абсолютного и относительного веса надпочечников и полностью соответствуют данным по возрастной морфологии надпочечников (Пенде, 1937; Пузик, 1951; Meyers M. W., Charipper H. A., 1956; Пийпер, 1957). В соответствии с литературными данными находится и низкое содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках этих зверьков (Кратинова, Босис, 1949).

Увеличение абсолютного и относительного веса надпочечников у водяной полевки в обследованный нами период сопровождается увеличением коры, которое связано в основном с увеличением зоны X (табл. 3, рис. 1).

Толщина зоны X увеличивается на 57—128%. В надпочечниках весом 41—67 *мг* зона X занимает в среднем три пятых коры, достигая

Таблица 3

Морфологические изменения надпочечников при увеличении их веса

Показатели	n	М, лимит	%	n	М, лимит	%	n	М, лимит	%
Абсолютный вес надпочечников, *мг*	17	21 14—25	100	21	31 26—39	148	18	46 41—67	219
Относительный вес надпочечников, *мг* на 1 *кг* веса тела	17	405 246—570	100	21	451 358—650	111	18	594 410—858	146
Индекс К/М	13	4,1 1,6—7,1	100	14	4,4 1,98—6,54	108	11	8,4 3,0—26,0	205
Толщина коры в микронах	15	660 560—880	100	14	800 480—1140	121	11	900 600—1440	136
Толщина пучковой зоны в микронах	15	360 200—560	100	17	260 100—500	69	16	260 140—400	69
Толщина зоны X в микронах	15	300 100—600	100	17	540 140—740	180	16	640 300—1200	213
Процентное содержание пучковой зоны в коре	12	59 42—84		14	50 31—81		11	39 11—62	
Процентное содержание зоны X в коре	12	41 16—58		14	50 19—69		11	61 38—89	

в отдельных случаях $^4/_5$ и $^9/_{10}$. Толщина и процентное содержание пучковой зоны в надпочечниках чаще всего уменьшается при увеличении их веса. Таким образом, увеличение веса надпочечников в мае у самцов и самок связано с увеличением коры и зоны X в ней.

Увеличение надпочечника часто сопровождается уменьшением мозгового слоя, увеличением индекса К/М до 11—26. В некоторых случаях мозговой слой остается в виде небольших участков или отдельных групп хромафинных клеток в центре надпочечника, занятого клетками зоны X.

Увеличение веса надпочечников в мае сопровождается уменьшением содержания в них аскорбиновой кислоты. Изменения содержания аскорбиновой кислоты четко выявляются при расчете содержания кислоты на 1 *мг* веса надпочечника, в то время как общее содержание остается почти неизменным (табл. 2). Большее увеличение веса надпочечников у самцов в мае сопровождается более выраженным уменьшением аскорбиновой кислоты. В два раза уменьшается содержание аскорбиновой кислоты в 1 *мг* надпочечника у самцов в мае и самок в июне—августе. Большее содержание аскорбиновой кислоты в надпочечниках беременных самок соответствует данным, полученным на лабораторных животных (Пайлодзе, Капалейшвили, 1940).

Отмечена прямая связь веса надпочечников с относительным весом семенников у самцов. Как видно на рис. 2, наименьший относительный вес надпочечника зарегистрирован у самцов с малым весом семенника. Увеличение относительного веса семенников связано с возрастанием веса надпочечников, ростом его коры за счет увеличения зоны X. Следует отметить, что в мае наблюдались случаи появления дегене-

ративных явлений в зоне X у самцов с большими надпочечниками и семенниками. Дегенеративные изменения в зоне X часто сочетаются с появлением в ней пигментов изнашивания и пикнозом ядер в мозговом слое. Заслуживает внимание то обстоятельство, что эти изменения ни разу не наблюдались нами в надпочечниках майских беременных самок, т. е. в мае они характерны только для самцов. Отмечено, что дегенеративные изменения у самцов в мае больше связаны с весом семенников и надпочечников, чем с возрастом и весом, что отмечалось для апрельских зверьков.

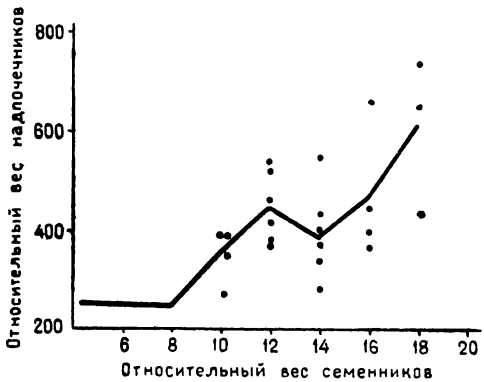


Рис. 2. Связь относительного веса надпочечников с относительным весом семенников.

В июне — августе явления дегенерации в надпочечнике наблюдаются и у самок, причем только у лактирующих и снова беременных. Изменения захватывают клетки пучковой зоны. Они уменьшены по величине, неправильной формы, с небольшим интенсивно окрашенным ядром и более темной протоплазмой, чем обычно. Они не лежат характерными пучками, а беспорядочно сдвинуты. Часто пучковая зона пронизана пучками темных клеток зоны X, которые доходят почти до клубочковой зоны. Дегенерация зоны X сочетается с уменьшением и изменением мозгового слоя. Наблюдается растворение протоплазмы хромафинных клеток, которые как бы тают с исчезновением структуры. Такие изменения наблюдались в единичных случаях в апреле и мае у самцов и одной небеременной самки, в трех случаях отмечено почти полное исчезновение аскорбиновой кислоты в надпочечнике.

ИЗМЕНЕНИЕ УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА

В течение всего периода исследований отмечено большее содержание гликогена в печени и сахара в крови у самцов. Максимальное количество гликогена зарегистрировано в печени зверьков третьей возрастной группы, т. е. у самых старших самцов.

Из табл. 4 и 5 видно, что процесс размножения у водяной полевки вызывает значительные изменения углеводного обмена. Они выражаются в снижении содержания гликогена в печени и сахара в крови.

В организме самок эти изменения достигают больших размеров, причем с увеличением беременности они нарастают (табл. 5). Так, например, в печени самок, эмбрионы которых весят 2—3,5 *г* содержание гликогена равно 0,05—0,58% (среднее по группе — 0,29%). Содержание сахара в крови у этих зверьков не превышает 31—107 *мг* % (среднее по группе — 72).

У трех беременных самок отмечены симптомы гипогликемического шока, чередование судорог с коматозным состоянием. Содержание гликогена в печени у этих зверьков снижено до 0,03—0,16—0,36%, содержание сахара в крови равно 44—62—69 *мг* %. Аналогичные показатели углеводного обмена наблюдаются и у самцов, находящихся в шоковом состоянии. Можно считать, что этот уровень углеводного обмена у водяных крыс вызывает гипогликемический шок, а величина приведенных показателей является выражением резкого нарушения

углеводного обмена у них. Особенно сильно он нарушен в оранизме кормящих и беременных самок (см. табл. 5), что связано с большим расходованием углеводов на рост и формирование зародышей и задержкой в отложении гликогена в печени самок в этот период (Chedid L., Boyer F., Saviard M., 1955). Способствует нарушению углеводного обмена и резкое сокращение жировых запасов в организме, т. е. исчезновение запасных легко мобилизуемых энергетических веществ.

Отмечено большое количество внутреннего и подкожного жира в организме первых пойманных ранней весной полевок. Оно достигает 12—15 *г* и составляет 6—9% по отношению к весу тела. Сильно развиты бурые межлопаточные жировые тела, вес их достигает в ряде случаев 0,9—1,2 *г*. Наблюдаются большие скопления бурой жировой ткани в подмышечных впадинах, на груди и вокруг слюнных желез.

В течение последней декады апреля количество жира резко уменьшается, причем в первую очередь исчезает подкожный жир, а затем внутренний. В последнюю очередь исчезает жир, находящийся около желез внутренней секреции (яичник, придатки, надпочечник) и жир бурых жировых тел. У большей части майских зверьков и у всех июньских отмечено полное отсутствие подкожного и внутреннего жира. На месте бывших скоплений бурой жировой ткани обнаруживается сморщенная водянистая соединительная ткань. Таким образом, обнаруженное нами резкое нарушение углеводного обмена протекает на фоне исчезновения видимых запасных жировых образований. Следует отметить,

Таблица 4

Содержание гликогена в печени и сахара в крови у водяной полевки в весенне-летний период

Месяц	Гликоген в печени, %				Сахар в крови, *мг* %			
	Самки		Самцы		Самки		Самцы	
	n	M (лимит)	n	M (лимит)	n	M (лимит)	n	M (лимит)
Взрослые перезимовавшие зверьки (Полевской район)								
Апрель	3	4,61 (1,31—7,16)	4	6,46 (0,27—11,88)	4	136 (115—158)	4	82 (40—160)
Май	18	1,19 (0,03—5,31)	11	2,42 (0,03—15,89)	18	84 (19—184)	14	100 (21—165)
Июнь	3	0,08 (0,03—0,12)	2	0,05 (0,03—0,08)	3	63 (59—67)	2	58 (52—64)
Август	2	0,18 (0,14—0,22)	3	1,68 (1,13—2,29)	2	46 (39—54)	3	128 (123—135)
Неполовозрелые зверьки 1-й возрастной группы (Краснооуфимский район)								
Сентябрь	3	3,20 (1,02—4,56)	5	5,54 (0,22—12,21)	3	156 (132—179)	5	140 (121—164)

что эти явления наблюдаются летом, в оптимальных условиях для существования популяции.

Таблица 5

Содержание гликогена в печени и сахара в крови у самок водяной полевки в течение беременности

Состояние самок	Гликоген в печени, %			Сахар в крови в *мг* %		
	n	M	лимит	n	M	лимит
Небеременные	4	3,86	1,00—7,14	4	150	115—183
С гиперемией матки	8	1,84	0,37—5,31	8	83	44—147
С размером эмбрионов 0,1—0,5	3	1,69	0,29—3,40	3	64	19—171
С размером эмбрионов 2,0—3,5	5	0,29	0,05—0,58	5	72	31—107
Кормящие и беременные	5	0,12	0,06—0,22	5	56	39—67

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличение веса надпочечников у водяной полевки в весенне-летний период связано с увеличением коры и зоны X в ней. Увеличение пучковой зоны, связанное с ее периферическим положением на увеличивающемся надпочечнике (толщина ее часто не меняется) не является ведущим в данном случае. Морфологическая картина изменений надпочечника в сочетании с биохимической оценкой его активности и большим весом свидетельствует об истощении функций надпочечника, явившемся результатом чрезмерного усиления активности (Ingle D. S., Higgins G. M., 1938; Greep R. O., Deane H. W., 1949; Боль К., Боль Б., 1954; Краевский, 1957).

Значительное снижение аскорбиновой кислоты в надпочечниках по литературным данным нарушает синтез и обмен кортикостероидов (Tepperman S., Engel F. a. Long L., 1943; Kar Maiya B., 1953; Kersten H., Kersten W., Standinger H., 1955) и изменяет реактивность организма на внешние воздействия (Лахно, 1957). Нижон-Дюрей, Рабинович и Ратсимаманга (Niglon D. M., Rabinowicz M., Ratsimamanga A., 1954) указывают на потерю активности кортикостероидов в отсутствии витамина С. Приведенные литературные данные позволяют предполагать, что в надпочечниках водяной полевки в обследованный нами период может происходить нарушение синтеза кортикостероидов, чаще всего у самцов.

В литературе имеется большое число указаний на огромную роль глюкокортикостероидов в поддержании нормального уровня углеводного обмена (Медведева, 1946; Юдаев, 1956). По-видимому, с истощением надпочечника и недостаточным количеством глюкокортикоидов в крови, связанным с нарушением их синтеза и уменьшением пучковой зоны в ряде случаев, связано нарушение углеводного обмена особенно у самцов, у которых случаи истощения надпочечников наблюдались чаще и раньше, чем у самок.

Изменение комплекса физиологических и биохимических показателей у водяной полевки свидетельствует о большом физиологическом напряжении их организма в период размножения на фоне резко нарушенного углеводного обмена и полного израсходования запасного жира.

Физиологическое напряжение организма ускоряет процесс его изнашивания и появление возрастных изменений, которые у самцов наступают раньше (апрель—май), выражены более четко по сравнению

с самками и находятся в прямой зависимости от степени развития семенников, т. е. от половой активности. В организме беременных самок эти процессы развиваются медленно, выявляются позднее (июнь—август) и совпадают с максимальным физиологическим напряжением их организма во время лактации и новой беременности. Этими различиями, по-видимому, объясняется большая ослабленность организма самцов и частая гибель их в конусах и в природе весной, что у самок наблюдается значительно позже и при более глубоком нарушении обмена веществ. Очевидно малый вес семенников и отсутствие дегенеративных изменений у немногочисленных летних самцов связаны с тем, что именно эти самцы остаются из группы перезимовавших зверьков и доживают до следующего осеннего переломного периода.

Таким образом, физиологическое состояние животных в переломные моменты жизни популяций определяет процесс перестройки организма и дифференцированную смертность животных. Проведенная нами работа позволяет сделать заключение о необходимости проведения систематических физиологических исследований для понимания конкретных механизмов динамики структуры популяции.

ЛИТЕРАТУРА

Александров С. Н., К. Ф. Галковская. О соотношении общей резистенции и радиорезистентности животных. Журнал Общей биологии, т. XVIII, № 1, 1956.

Боль К. Г., Б. К. Боль. Основы патологической анатомии сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, 1954.

Бердышев Г. Д. Ионизирующие излучения и витамины. М., Медгиз, 1960.

Горизонтов П. Д. Роль гормонов в общем адаптационном синдроме и болезни адаптации. «Клиническая медицина», т. 34, № 7, 1956.

Гродзенский Д. Е. Лучевое воздействие и эндокринная система. «Медицинская радиология», т. IV, № 5, 1959.

Жорно Л. Я. Изменения содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках морской свинки после рентгеновского облучения. «Медицинская радиология» т. 1, № 1, 1956.

Клячко В. Р. Влияние надпочечной коры на половой аппарат. «Проблемы эндокринологии», т. 11, № 4, 1939.

Комиссаренко В. П. Гормоны коры надпочечников и их роль в физиологических и патологических процессах организма. Киев, Госмедиздат УССР, 1956.

Краевский Н. А. Очерки патологической анатомии лучевой болезни. Медгиз. М., 1957.

Кратинова Е. Р., Р. Б. Босис. Возрастные изменения содержания аскорбиновой кислоты в органах белых крыс и морских свинок. Бюлл. эксп. биол. и мед., т. VII, вып. 101, 1949.

Кучерук В. В., Кулик И. Л. Опыт анализа популяции водяной крысы по краниологическим признакам. Бюлл. МОИП, т. LX, № 4, 1955.

Лахно Е. В. Динамика содержания и состояния аскорбиновой кислоты и активности периферических дегидраз при гипотермических состояниях. Тезисы докл. IV Всесоюзного совещания по витаминам, М., 1957.

Медведева Н. Б. Экспериментальная эндокринология. Киев, 1946.

Милютин Н. Г. Водяная крыса (*Arvicola amphibius*), ее биология, хозяйственное и эпидемиологическое значение. Зап. Харьковского с.-х. ин-та, т. 1, вып. 4, 1939.

Мицкевич М. С. Железы внутренней секреции в зародышевом развитии птиц и млекопитающих. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Пайлодзе Ю., Б. Капалейшвили. Содержание аскорбиновой кислоты в органах беременных и небеременных крольчих. Бюлл. эксп. биол. и мед., т. IX, вып. 2—3, 1940.

Пенде Н. Эндокринология. М., Биомедгиз, 1937.

Пиймер Э. О. К вопросу о росте и размножении клеток в надпочечнике человека. Архив анатом. гистол. и эмбр., т. XXXIV, № 4, 1957.

Пузик В. И. Возрастная морфология желез внутренней секреции у человека. М., Изд-во АН СССР, 1951.

Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М., Медгиз, 1960.

Смирнов В. С., С. С. Шварц. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях. ДАН СССР, т. 115, № 6, 1957.
Смирнов В. С., С. С. Шварц. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.
Шварц С. С., В. Н. Павлинин, Л. М. Сюзюмова. Теоретические основы прогнозирования численности мышевидных грызунов в лесостепи Зауралья. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 8, Свердловск, 1957.
Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Зоол. ж., т. XXXVIII, вып. 2, 1956.
Шварц С. С. О роли желез внутренней секреции в процессе приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования. Тр. Уральского отд. МОИП, вып. 2, Свердловск, 1959.
Юдаев Н. А. Биохимия стероидных гормонов коры надпочечников. М., Медгиз, 1956.
Allen J. C. Bull. John Hopkins Hosp., v. 94, p. 349, 1954.
Chedid L., Boyer F., Saviard M. Ann. endocrinol., v 16. No. 4, 1955.
Christian J. J., J. Mammal., v. 31, No. 3, 1950.
Christian J. J. Amer. J. Physiol., v. 182, No. 2, 1955 a.
Christian J. J. Amer. J. Physiol., v. 181, No. 3, 1955 b.
Christian J. J. Ecology, v. 37, No. 2, 1956.
Durey Jeanne-Marie. Ann. endocrinol. 15, No 3, 1954.
Frezza F. Gazz. internaz. med. e chirurg., 62, 14, 1957.
Greep R. O., Deane H. W., Endocrinology, v. 45, p. 42, 1949.
Howard E. Amer. J. Anatom., XL, 251, 1927.
Ingle D. J., Higgins G. M. Endocrinology, XXII, 456, 1938
Ingle D. J. Endocrinology XXXI, 420, 1942.
Jones I. C. Proc. Soc. Exp-Biol. Med., 69, 1948.
Frank F. Zool. Jahrbuchr., Bd. 82, H. 1/2, 1953.
Kar Amiya B. Anat. Anz., 100, 1/4, 39, 1953.
Kersten H., Kersten W., Standinger H. Biochem. Z., 327, 4, 284, 1955.
Lanch Ch. D. Ecology, v. 37, No. 4, 1956.
Meyers M. W., Charipper H. A. Anatom. Rec., v. 124, No, 1, 1956.
McPhail M. K., Read H. C. Anat. Rec. 84, 75, 1942.
Niglon-Dureuil M., Rabinowitcz M., Ratsimamanga Albert. J. Physiol. Paris 46, v. 1, 482, 1954.
Robertson O. H., Wexler B. C. Endocrinology, v. 65, p. 2, 225, 1959.
Sayers G., Sayers M. Recent Progr. in Hormone Research. v. 11, p. 81, 1948.
Tepperman J., Frank L., Long C. W. H. Endocrinology, v. XXVIII, No. 1, 1943.
Tepperman J., Frank L., Engel F. and Long C. W. H. Endocrinology, v. 32, No. 5, 1947.
Wexler B. C., Pencharz R. and Thomas S. F. Proc. Soc. Exper. Bio l. a. Med., v. 79, p. 183, 1952.
Wexler B. C., Pencharz R. and Thomas S. F. Amer. J. Physiol., v. 183 No. 1, p. 71, 1955.
Woods G. W. J. Physiology, v. 135., No. 2, p. 384, 1957.
Zwemer R. L., Amer. J. Path., v. XII, p. 107, 1936.

СОДЕРЖАНИЕ

От редактора 3
С. С. Шварц. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики 5
А. В. Покровский, В. С. Смирнов, С. С. Шварц. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций 15
В. Н. Большаков, С. С. Шварц. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*) 29
С. С. Шварц. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения 45
В. Н. Большаков, С. С. Шварц. К таксономической характеристике *Clethrionomys rutilus* из субарктических районов Северной Америки . . . 53
В. Н. Павлинин. К морфологической характеристике американской куницы (*Martes americana* Turton) 57
В. С. Смирнов. К таксономической характеристике песца Ямала и Гренландии 71
В. Н. Павлинин. Очерк сравнительной краниологии харзы и фишера . . . 81
В. Н. Павлинин. О морфологической определенности популяций хищных млекопитающих 93
В. Н. Павлинин. Материалы по изменчивости американской норки на Урале 97
А. В. Покровский. Индивидуальная изменчивость скорости полового созревания самок степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) 121
В. Н. Большаков. Индивидуальная изменчивость окраски двух видов лесных полевок (*Clethrionomys rutilus* Pall. и *C. glareolus* Schreb.) 125
Л. Г. Кротова. Изменения надпочечников и углеводного обмена у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в весенне-летний период 129

Редактор издательства *Л. П. Ардасенова*
Технический редактор *Н. Ф. Тамкова*
Корректор *П. В. Винокурова*

Подписано к печати 28/VII 1962 г. РИСО УФАН СССР № 12/1(40)
НС 25270 Формат 70×108 1/16 Печ. л. 8,75
Уч.-изд. л. 12,14 Тираж 700 экз. Цена 85 коп. Заказ 29

Свердловская типография Металлургиздата, г. Свердловск, Дом промышленности