

О. Л. РОССОЛИМО, В. А. ДОЛГОВ

(O. L. ROSSOLIMO & V. A. DOLGOV)

**Закономерности изменчивости черепа волка
(*Canis lupus* Linnaeus, 1758) на территории СССР**

**Variability of the Skull in *Canis lupus* Linnaeus, 1758
from the USSR**

[С 1 Рис. и 4 Таблицами]

Individual variations in the skull of wolves within one population are very great. Divisions of variation for certain characters differ by as much as 32.8% from the mean values. The dimensions of the skulls of females are smaller, the skull being narrower and the facial part longer than in males. The manducatory apparatus of the males is more massive in structure than in females. Individual variations of the various dimensions of the skull are greater in females than in males. Wolf populations inhabiting the central and southern regions of the forest zone of the European and Asiatic parts of the Soviet Union form one group with Cb , ♂♂ — 235.25—244.95 mm, ♀♀ — 229.49—238.26 mm. The population from the northern part of the Vologda region has slightly larger dimensions. Wolves from the open dry plains (west Kazakhstan, southern Turkmenia, Mongolia) exhibit considerable uniformity, and they are smaller than wolves from the forest zone. Animals from the mountainous regions of the Caucasus, Sichote-Aline and the Pamirs also form one group. Comparison of measurements of the skull from the Vologda population from the central regions of the European part of the USSR and from the Voronezh population shows that the wolves become smaller in a north to south direction. Proportions of the skull and sex differences do not exhibit any great or regular geographical variations. These observations show that wolves from the whole territory of the Soviet Union are characterised by genetic uniformity.

I. ВВЕДЕНИЕ

Волк один из характерных хищников Голарктической области. В СССР он распространен почти повсеместно. На север доходит до побережья Северного Ледовитого океана, населяет южный остров Новой Земли, остров Колгуев и остров Большой Ляховский. Из островов Тихого океана — остров Сахалин и остров Кунасири из группы Курильских островов. На юг распространен до государственной границы.

Волк обитает во всех ландшафтных зонах от тундр до пустынь, в горах поднимается до линии вечных снегов. Сплошных больших лесных областей избегает. Значительное влияние на распространение волка оказывает деятельность человека. С одной стороны систематическое истребление сокращает его численность и ареал, с другой вырубка лесов, развитие сельского хозяйства, в частности животноводства, меняют ландшафт в благоприятную для него сторону и дают возможность существовать хищнику в ранее недоступных для него местностях.

Летом волки ведут оседлый образ жизни. В осенне-зимний период в средней полосе их охотничьи участки значительно расширяются. В тундре, азиатских степях и пустынях зимой волки кочуют на расстояние в сотни километров. Такие кочевки приобретают иногда характер дальних миграций. В горах волки совершают регулярные миграции из одного высотного пояса в другой (Новиков, 1956).

Задачей настоящей работы было изучение размеров и пропорций черепа волка на территории СССР. С одной стороны рассматривалась изменчивость абсолютных и относительных размеров черепа и их половые различия в одной популяции из центральных областей европейской части Союза. С другой стороны изучалась географическая изменчивость абсолютных и относительных размеров черепа и полового диморфизма. В задачи работы не входило решение вопроса о географических расах волка. Обсуждение этой проблемы возможно лишь при одновременном изучении изменчивости черепа и окраски меха животного. При выполнении этой работы авторы не располагали достаточным материалом для изучения изменчивости окраски мехового покрова.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на материалах Зоологического музея Московского университета и Зоологического института Академии Наук СССР. Всего просмотрено 797 черепов волка со всей территории Союза и из Румынии и Монголии. Исходя из задач работы, для полной обработки нами отобраны только целые черепа вполне взрослых животных отдельно самцов и самок. Вполне взрослыми мы считали экземпляры, черепа которых характеризовались значительным развитием гребной и выростов, срастанием шва между основной затылочной и основной клиновидной костями и ламбдоидального шва и частичным или полным срастанием шва между верхнечелюстной и межчелюстной костями на костном небе. Степень стирания зубов учитывалась в качестве вспомогательного признака. Таким образом отобрано и полностью обработано 324 черепа из 13 географических районов: Вологодской обл., Беловежской Пущи, центра европейской части Союза (Рязанская, Ивановская, Московская, Колужская, Тульская области), Саратовской и Воронежской обл., Кавказа, западного Казахстана (река Урал), Омской обл., окрестностей Красноярска, южной Туркмении, Памира, Монголии, Камчатки, Приморского края (Судзухинский и Сихоте-Алинский заповедники).

На каждом черепе сделано 13 измерений:

- 1 — кондилобазальная длина — от переднего края альвеол верхних резцов до заднего края затылочных мышцелков,
- 2 — длина неба — от внутренней стороны передних резцов до заднего края неба (в месте выемки),
- 3 — ширина черепа над хищническими зубами — наибольшая ширина над хищническими зубами сверху,
- 4 — межглазничная ширина — в самом узком месте межглазничного пространства,

- 5 — ширина за надглазничными отростками — в самом узком месте за надглазничными отростками,
- 6 — сколовая ширина — между внешними краями наиболее удаленных от черепа частей сколовых дуг,
- 7 — ширина между затылочными отростками — наибольшее расстояние между внешними краями затылочных отростков,
- 8 — длина верхнего ряда зубов — от переднего края альвеолы клыка до заднего края последнего коренного зуба,
- 9 — высота клыка верхней челюсти — с середины внутреннего края альвеолы до конца клыка,
- 10 — диаметр клыка верхней челюсти — наибольший диаметр у основания с внешней стороны,
- 11 — длина хищнического зуба — с внешней стороны у основания,
- 12 — длина нижней челюсти — наибольшее расстояние от переднего края альвеол резцов до заднего края сочленованного отростка,
- 13 — высота нижней челюсти — от нижнего края углового отростка до наивысшей точки венечного отростка.

Материалы обработан статистически. Для каждой серии черепов вычислялась средняя величина \bar{x} , среднее квадратическое отклонение δ и ошибка средней $S\bar{x}$ каждого измерения черепа. При численности выборки менее 25 величина \bar{x} в формулах уменьшалась на 1. На серии черепов из центральных районов европейской части Союза для сравнения степени изменчивости отдельных размеров черепа вычислялся коэффициент вариации CV каждого признака. Для характеристики географической и половой изменчивости отдельных размеров черепа на сериях из всех рассматриваемых районов вычислено 10 следующих индексов черепа: а — длина неба/кондилобазальная длина, б — ширина черепа над хищническими зубами/кондилобазальная длина, в — межглазничная ширина/кондилобазальная длина, г — ширина за надглазничными отростками/кондилобазальная длина, д — длина верхнего ряда зубов/кондилобазальная длина, е — сколовая ширина/кондилобазальная длина, ж — ширина между затылочными отростками/кондилобазальная длина, з — диаметр клыка/длина верхнего ряда зубов, и — длина хищнического зуба/длина верхнего ряда зубов, к — высота нижней челюсти/длина нижней челюсти. Для характеристики географической изменчивости полового диморфизма вычислено соотношение размеров черепа самок и самцов для всех географических точек.

За ряд ценных указаний и содействие в проведении работы авторы выражают глубокую признательность профессору В. Г. Гептнеру.

III. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА В ПРЕДЕЛАХ ОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Для изучения индивидуальной изменчивости размеров черепа волка взята популяция из центральных районов европейской части Союза. Оказалось, что степень изменчивости отдельных признаков черепа очень различна. Так, например, коэффициент вариации наиболее изменчивого показателя, которым оказывается высота клыка верхней челюсти, равен у самок 8,7%. Абсолютные его размеры колеблются от 20,8 мм до 29,0 мм, что составляет 32,7% от средней величины. В то же время коэффициент вариации самого постоянного признака — кондилобазальной длины равен у самцов всего 2,6%, а его абсолютные размеры меняются от 230,0 мм до 256,0 мм, что выражается в 10,6% от средней величины. Изменчивость абсолютных размеров прочих показателей черепа занимает промежуточное положение между указанными выше крайними вариантами. Среди них более изменчивыми как у самцов, так и у самок, оказываются межглазничная ширина, ширина черепа за надглазничными отростками, длина хищнического зуба и диаметр клыка. Коэффициенты вариации этих величин колеблются у самок от 5,3% до 7,7% у самцов от 4,2% до 6,0%

(табл. 1). Изменчивость абсолютных размеров этих показателей приводится в таблицах 2 и 3. Изменения их по отношению к средним величинам составляют у самок от 18,3% до 32,8% и у самцов от 18,5% до 25,2%. Более постоянными признаками черепа, помимо указанной выше кондилобазальной длины, оказываются длина неба, длина верхнего ряда зубов, длина нижней челюсти. Их коэффициенты вариации составляют у самок 3,2%—3,5% и у самцов 2,9%—3,1%. Изменчивость абсолютных размеров этих показателей черепа выражается у самок в 12,1%—12,7% от их средних величин и у самцов в 11,7%—12,0% от средних величин.

Половые различия в размерах черепа волка выражены достаточно хорошо. В. В. Петров (Петров В., 1928), изучая изменчивость черепа волка из нескольких районов Союза, пришел к выводу, что половыe различия в его размерах крайне незначительны. Черепа самок всегда несколько мельче, но эти отличия могут не приниматься во внимание при изучении

Таблица 1.

Коэффициенты вариации размеров черепа волка из центральных районов европейской части Союза.

Размер	самки	самцы
Кондилобазальная длина	3,0	2,6
Длина неба	3,2	2,9
Ширина черепа над хищническими зубами	4,3	3,2
Межглазничная ширина	6,6	5,5
Ширина за надглазничными отростками	5,3	4,2
Скуловая ширина	4,1	3,8
Ширина между затылочными отростками	4,0	3,7
Длина верхнего ряда зубов	3,5	3,1
Высота клыка верхней челюсти	8,7	4,4
Диаметр клыка верхней челюсти	7,7	5,4
Длина хищнического зуба	4,9	6,0
Длина нижней челюсти	3,3	3,2
Высота нижней челюсти	4,8	4,1

изменчивости черепа этого зверя. На этом основании, рассматривая географическую изменчивость краинологических признаков, автор об'единяет самцов и самок в одну группу. Наши материалы показали, что выводы В. В. Петрова необоснованы. Черепа самок заметно мельче, все рассмотренные выше краинологические признаки самок составляют от 89% до 97% тех же показателей у самцов. Джоликер (Jolicœur P., 1959) для ряда популяций волка Северной Америки считает, что в среднем различия размеров черепов самок и самцов составляют 4%. По нашим данным величина кондилобазальной длины, длины неба, ширины за надглазничными отростками, скуловой ширины, ширины между затылочными отростками, длины хищнического зуба, длины нижней челюсти, высоты нижней челюсти у самок составляет 94%—96% величины соответственных признаков самцов; ширина черепа над хищническими зубами и межглазничная ширина черепа самок составляет 93%. Более существенно отличает самок развитие клыка верхней челюсти. Его высота и диаметр у них составляют всего 89% и 90% высоты и диаметра верхнего клыка самцов. Наиболее сходны черепа обоих полов по длине верхнего ряда зубов. Этот признак у самок составляет 97% соответствующего показателя черепа самцов.

При сравнении индексов черепа самцов и самок были обнаружены довольно существенные половые различия. Оказалось, что у самок ширина над хищническими зубами, межглазничная ширина, ширина за надглазничными отростками, скуловая ширина относительно кондилобазальной длины меньше, чем у самцов. Или иными словами череп у самок оказывается относительно более узким, чем у самцов. Подобным же образом самки характеризуются относительно длины верхнего ряда зубов более коротким хищническим зубом и меньшим диаметром клыка, нежели самцы. С другой стороны самки отличаются более длинным по отношению к кондилобазальной длине черепа верхним зубным рядом, чем самцы. Отношение длины неба к кондилобазальной длине у обоих полов также смещается в сторону относительно большой длины неба у самок. Очевидно есть основания говорить о том, что самки имеют относительно более длинную лицевую часть черепа, нежели самцы. Сравнение индекса нижней челюсти у обоих полов обнаруживает, что у самок высота челюсти в области венечного отростка относительно общей длины челюсти, меньше, чем у самцов.

Половые различия в черепе волка обнаружаются не только в абсолютных и относительных его размерах, но и в степени их изменчивости. По всем показателям черепа самок более изменчивы, нежели черепа самцов. Ниволее значительна разница в изменчивости высоты клыка, у самок, коэффициент вариации этого признака равен 8,7%, а у самцов только 4,4%. Менее существенны, но все же достаточно велики, различия в величине коэффициента вариации ширины черепа над хищническими зубами, межглазничной ширины, ширины за надглазничными отростками, диаметра клыка. Их коэффициенты вариации равны у самок 4,3%, 6,6%, 5,3%, 7,7% и у самцов — 3,2%, 5,5%, 4,2%, 5,4%. Степень изменчивости прочих размеров черепа также отличается, но не столь сильно, например, коэффициенты вариации кондилобазальной длины и скуловой ширины равны у самок 3,0% и 4,1%, а у самцов 2,6% и 3,8%.

IV. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА

Изменчивость размеров черепа волка на рассматриваемой территории выражена отчетливо. Поэтому в оценке степени географической изменчивости черепа волка наше мнение не совпадает с мнением В. В. Петрова, 1928). Указанный автор, доведя количество исследованных признаков до 83, пришел к выводу, что череп волка подвержен крайне малой географической изменчивости и, что крааниологические признаки не пригодны для выяснения закономерностей географической дифференциации вида. По нашим данным отличия средних величин отдельных признаков черепа наиболее различающихся популяций составляют от 5,9% до 19,3% от средней величины признака. Географическая изменчивость крааниологических показателей, как и их индивидуальная изменчивость в популяции из центральных районов европейской части Союза, выражена сильнее у самок, чем у самцов. У самок она составляет от 7,0% до 19,3% от большей средней величины признака более крупной популяции, а у самцов от 5,9% до 15,1% от той же величины. Характерно, что геогра-

фическая изменчивость отдельных частей черепа на всей территории во многих чертах сходна с их изменчивостью в указанной выше одной популяции. И у самцов и у самок и в том и в другом случае наиболее стабильными оказываются показатели длины черепа и нижней челюсти, а именно — кондилобазальная длина, длина неба, длина нижней челюсти. Различия их средних величин наиболее уклоняющихся популяций по отношению к большей средней составляют у самок 7,0%—10,0% и у самцов 8,9%—10,7%. У самцов на всей территории кроме того такой же мало изменчивой оказывается длина верхнего ряда зубов. В популяции из центральных областей европейской части Союза наибольшую изменчивость у обоих полов имели показатели, характеризующие размеры клыка и хищнического зуба верхней челюсти и межглазничная область черепа. На всей территории у самок наиболее изменчивыми также оказываются длина хищнического зуба, диаметр клыка и ширина черепа за надглазничными отростками. Разница географически наиболее уклоняющихся средних величин этих признаков по отношению к большей средней величине выражается соответственно в 18,3%, 18,4%, 15,2%. У самцов в отличие от самок размеры хищнического зуба и клыка оказываются значительно более постоянными (11,3%, 13,3%). Вместе с тем у них остается наиболее изменчивой межглазничная область черепа (межглазничная ширина — 14,8%, ширина за надглазничными отростками — 14,9%) и ширина черепа над хищническими зубами (15,1%).

Рассмотренные изменений размеров черепа волка на всей территории позволяет говорить о некоторых закономерностях их географической изменчивости (табл. 2, 3). У зверей из лесных районов, а именно из Беловежской Пущи, Рязанской, Ивановской, Московской, Калужской, Тульской, Саратовской, Воронежской, Омской областей, окрестностей Красноярска и с Камчатки черепа по всем размерам сходны между собой. Средняя величина кондилобазальной длины черепа отдельных популяций меняется у самок всего от 229,49 мм до 233,26 мм и у самцов от 235,25 мм до 244,95 мм. По размерам черепа эта большая группа занимает промежуточное положение между обитающими северное волками из Вологодской области и более южными популяциями. К этой большой группе «лесных» волков нами отнесена лесостепная популяция зверей Воронежской и Саратовской областей. Лесостепь указанных областей не представляет собой обширной и хорошо выраженной ландшафтно-географической зоны. Кроме того, в результате хозяйственного использования территории значительная часть прежней лесной зоны европейской части Союза приобретает лесостепной характер. В наше время по условиям обитания бывшая лесная зона и лесостепь практически не отличимы. По размерам черепа лесостепные волки не отличаются от более мелких популяций лесной зоны. Степень отличия отдельных признаков черепа у животных из этих мест от зверей из прочих географических точек различна. На большинстве из них, таких как кондилобазальная длина, длина неба, длина нижней челюсти, ширина над хищническими зубами, скелетная ширина, межглазничная ширина, ширина между затылочными отростками, высота нижней челюсти, отличия хорошо заметны. С другой стороны на некоторых признаках эта закономерность выражена слабее. К их числу относятся только ширина за надглазничными отростками, показатели величины клыка

Таблица 2. Изменчивость абсолютных размеров черепа волка. (самки).

Таблица 3.
Изменчивость абсолютных размеров черепа волка (самцы).

Параметр	Местоположение	Вологодская обл.	Центр Европейской части	Беловежская пуща n = 32	Воронежская обл. n = 36	Омская обл. n = 10	Окрестности Красноярска n = 5	Кызыл Турукмани	Казахстан n = 2	Приокский край n = 15	Монголия n = 6	Кавказ n = 30	Памир n = 2
Кондилобазальная длина	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	228,7 - 258,8 248,45 ± 4,10 8,19	224,9 - 251,8 229,53 ± 1,17 6,18	230,0 - 256,0 235,25 ± 1,26 6,66	229,9 - 290,0 244,95 ± 2,00 5,29	228,0 - 245,0 238,55 ± 3,16 7,07	228,1 - 229,5 228,80 ± 0,50 0,70	231,1 - 246,2 225,61 ± 2,66 6,52	210,1 - 239,5 224,95 ± 2,44 9,13	220,3 - 249,6 223,69 ± 1,39 7,54	247,0 - 256,3 251,65 ± 5,00 7,05		
Длина нёба	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	105,3 - 123,2 116,45 ± 3,00 6,72	109,2 - 125,2 116,73 ± 0,65 3,45	113,0 - 127,0 119,73 ± 0,57 3,28	107,3 - 121,5 114,85 ± 0,62 6,03	108,4 - 125,2 118,45 ± 1,91 3,44	112,1 - 120,4 115,85 ± 1,53 6,03	110,7 - 111,3 111,00 ± 0,50 0,70	112,5 - 113,0 112,75 ± 1,50 2,11	113,8 - 118,5 115,95 ± 0,62 1,51	108,8 - 122,8 110,98 ± 1,10 1,51	123,2 - 124,0 123,60 ± 0,50 0,70	
Ширина над хищническими зубами	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	80,0 - 84,4 81,95 ± 0,86 1,72	62,7 - 82,8 76,61 ± 0,51 2,67	74,2 - 84,6 79,57 ± 0,44 2,56	68,6 - 82,2 75,45 ± 0,59 2,16	75,0 - 83,9 78,25 ± 0,89 2,78	73,0 - 83,9 75,25 ± 0,58 1,31	74,4 - 76,8 75,60 ± 1,00 1,41	68,2 - 71,0 69,60 ± 1,50 2,11	73,7 - 82,1 77,45 ± 1,24 3,05	67,7 - 80,8 71,25 ± 0,54 1,96	77,9 - 80,8 74,85 ± 0,54 2,98	
Межзаглазничная ширина	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	51,1 - 53,4 52,25 ± 0,49 1,10	41,5 - 54,0 47,45 ± 0,64 3,49	43,8 - 55,9 50,34 ± 0,47 2,79	42,8 - 53,4 49,65 ± 0,52 2,86	45,6 - 52,6 48,75 ± 0,76 2,78	42,6 - 49,3 46,25 ± 1,24 2,39	45,0 - 49,6 47,30 ± 2,00 2,82	46,0 - 47,8 46,90 ± 0,50 0,70	41,6 - 52,0 46,45 ± 1,60 2,57	39,9 - 52,0 47,83 ± 0,63 2,40	48,3 - 51,0 49,65 ± 1,20 0,99	
Ширина за наружными отростками	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	43,9 - 47,9 45,46 ± 1,09 2,44	37,5 - 47,6 42,23 ± 0,41 2,29	29,6 - 49,3 44,72 ± 0,33 1,89	27,9 - 48,2 42,92 ± 0,40 2,20	39,1 - 49,0 43,64 ± 0,86 1,89	39,1 - 47,4 43,08 ± 1,54 3,46	37,6 - 29,8 38,70 ± 1,05 1,48	38,8 - 40,9 39,85 ± 1,05 1,48	39,5 - 45,6 43,30 ± 0,99 2,22	36,1 - 43,7 41,21 ± 0,46 1,77	36,4 - 43,8 42,37 ± 0,49 2,66	42,0 - 43,8 42,90 ± 0,75 0,99
Скуловая ширина	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	152,0 - 165,0 156,60 ± 2,10 4,70	129,4 - 152,0 140,25 ± 0,92 5,05	125,0 - 156,0 145,51 ± 0,94 5,56	120,0 - 152,7 142,90 ± 1,96 6,20	122,8 - 151,1 136,45 ± 5,09 6,20	124,0 - 145,5 136,45 ± 5,09 6,20	129,4 - 145,5 136,45 ± 5,09 6,20	135,7 - 135,9 135,80 ± 0,10 0,14	122,1 - 154,2 139,95 ± 3,09 7,58	126,3 - 142,4 134,95 ± 1,36 5,10	127,4 - 151,2 138,18 ± 1,05 5,64	145,8 - 151,2 148,1 - 1,05 -
Ширина между затылочными отростками	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	152,0 - 165,0 156,60 ± 2,10 4,70	129,4 - 152,0 140,25 ± 0,92 5,05	125,0 - 156,0 145,51 ± 0,94 5,56	120,0 - 152,7 142,90 ± 1,96 6,20	122,8 - 151,1 142,90 ± 1,96 6,20	124,0 - 145,5 136,45 ± 5,09 6,20	129,4 - 145,5 136,45 ± 5,09 6,20	135,7 - 135,9 135,80 ± 0,10 0,14	122,1 - 154,2 139,95 ± 3,09 7,58	126,3 - 142,4 134,95 ± 1,36 5,10	127,4 - 151,2 138,18 ± 1,05 5,64	145,8 - 151,2 148,1 - 1,05 -
Длина верхнего ряда зубов	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	69,1 - 72,6 70,65 ± 0,77 1,54	62,2 - 69,8 65,85 ± 0,42 2,13	64,0 - 72,0 67,49 ± 0,46 2,52	58,9 - 68,0 64,18 ± 0,48 2,38	62,5 - 71,2 67,50 ± 1,06 2,01	62,5 - 71,2 67,50 ± 1,06 2,01	61,7 - 64,0 62,85 ± 1,20 1,69	61,7 - 67,8 66,09 ± 0,78 1,74	61,4 - 63,2 63,75 ± 2,10 2,96	58,1 - 66,4 60,15 ± 0,63 2,29	58,7 - 67,9 62,93 ± 0,47 2,44	65,0 - 66,9 65,95 ± 0,90 1,27
Высота клика верхней щелистки	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	104,2 - 112,9 109,45 ± 1,41 3,7	100,3 - 111,1 106,64 ± 0,51 2,86	99,0 - 113,0 107,59 ± 0,56 3,38	99,0 - 110,0 105,55 ± 0,46 2,55	105,7 - 112,2 109,75 ± 0,80 2,53	104,2 - 115,0 109,75 ± 0,80 2,53	103,6 - 104,3 103,85 ± 2,33 5,23	101,5 - 104,5 102,05 ± 1,50 2,11	102,2 - 112,5 107,12 ± 1,38 3,39	95,7 - 108,2 101,72 ± 0,99 3,82	97,8 - 113,1 104,92 ± 0,68 3,71	111,5 - 112,8 112,15 ± 0,50 0,70
Диаметр клика верхней щелистки зуба	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	25,3 - 30,4 27,55 ± 1,20 2,40	22,9 - 31,9 26,49 ± 0,40 2,11	25,2 - 30,4 28,10 ± 0,23 1,23	23,0 - 31,0 26,76 ± 0,39 1,93	25,6 - 29,5 27,45 ± 0,76 1,93	23,8 - 28,0 25,75 ± 0,99 1,98	24,7 - 27,3 26,00 ± 1,40 1,97	24,0 - 26,4 25,88 ± 0,42 1,41	25,0 - 27,6 25,20 ± 1,00 1,07	22,0 - 27,2 25,29 ± 0,47 1,50	24,0 - 31,6 27,29 ± 0,32 1,65	28,6 - 31,6 28,71 ± 0,32 -
Длина хищнического зуба	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	14,1 - 14,7 14,25 ± 0,12 0,25	12,2 - 16,9 14,42 ± 0,17 0,99	13,7 - 16,3 14,62 ± 0,15 0,80	12,3 - 15,8 14,60 ± 0,19 0,98	13,4 - 14,6 14,10 ± 0,27 1,54	13,4 - 14,6 13,60 ± 0,28 1,22	13,9 - 14,4 14,15 ± 0,20 0,55	12,8 - 13,0 12,90 ± 0,10 0,14	12,5 - 15,4 13,75 ± 0,42 0,98	11,4 - 14,0 12,87 ± 0,24 0,81	11,7 - 15,8 13,88 ± 0,17 0,99	14,7 - 15,8 14,88 ± 0,17 -
Длина нижней челюсти	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	24,8 - 26,8 25,85 ± 0,54 1,09	21,0 - 26,2 24,10 ± 0,20 1,16	21,4 - 27,9 25,78 ± 0,26 1,54	22,8 - 27,6 24,05 ± 0,22 1,22	23,0 - 27,6 25,13 ± 0,45 1,34	22,1 - 24,9 22,95 ± 1,50 1,08	24,0 - 24,1 24,05 ± 0,05 0,70	22,1 - 23,8 22,95 ± 1,50 0,70	22,9 - 25,2 22,93 ± 0,35 0,76	21,1 - 25,0 22,87 ± 0,24 0,81	22,3 - 26,9 24,28 ± 0,19 1,06	25,5 - 25,5 25,51 ± 1,50 2,11
Высота нижней челюсти	min. - max. $\bar{x} \pm S_x$	73,6 - 80,8 77,55 ± 1,21 2,71	69,2 - 85,0 76,91 ± 0,53 4,06	69,1 - 82,0 72,42 ± 0,75 3,16	69,3 - 74,9 75,01 ± 0,97 4,14	70,7 - 78,9 72,50 ± 1,11 2,23	70,7 - 78,9 72,90 ± 1,50 2,11	71,6 - 74,2 71,45 ± 1,29 2,91	68,9 - 75,0 69,20 ± 0,99 2,42	62,5 - 75,8 69,20 ± 1,29 2,38	66,1 - 77,8 73,13 ± 0,51 2,72	74,0 - 80,8 77,40 ± 3,00 4,23	74,0 - 80,8 77,40 ± 3,00 2,72

и хищнического зуба и длина верхнего ряда зубов. Эти географические отличия характерны в одинаковой степени для самцов и для самок.

Черепа волков из Вологодской области не очень отчетливо отличаются своими размерами от указанной группы. По большинству признаков они крупнее, например, средняя кондилобазальная длины у самцов равна 248,45 мм и у самок 235,69 мм. По некоторым же показателям (длина хищнического зуба и длина верхнего ряда зубов) они оказываются даже мельче черепов зверей из других популяций.

Волки из степей, полупустынь и пустынь западного Казахстана, южной Туркмении и Монголии отличаются черепами мелких размеров сходными между собой по величине. Средняя кондилобазальной длины черепа у зверей из этих мест составляет у самок 217,40—219,25 мм и у самцов 228,80—235,61 мм.

Волки горных местностей Кавказа, Памира и Сихоте-Алиня не могут быть об'единены в одну группу «горных» волков. Все три популяции сильно отличаются размерами черепа. Самыми мелкими среди них оказываются звери Сихоте-Алиня, по размерам черепа они приближаются к волкам степей, полупустынь и пустынь. Кондилобазальная длина черепа у самцов равна 224,95 мм и у самок 216,21 мм. Кавказские волки по размерам черепа крупнее сихотеалинских. Они лишь немного мельче группы «лесных» волков. Кондилобазальная длина черепа у самцов составляет 235,69 мм и у самок 225,76 мм. Памирская популяция волка не может быть охарактеризована достаточно достоверно из-за малого материала из этой области. Судя по размерам черепа самцов (кондилобазальная длина черепа — 251,65 мм), звери с Памира значительно крупнее всех рассмотренных популяций. Они, видимо, составляют единое целое с популяцией крупных волков Тибета.

Не только абсолютные, но и относительные размеры черепа волка подвержены некоторой географической изменчивости (рис. 1). Однако, сразу нужно отметить, что размах этих изменений невелик. Величина наиболее изменчивого индекса, выраженного отношением скуловой ширины к кондилобазальной длине (рис. 1e), в наиболее уклоняющихся популяциях колеблется всего от 57,3% до 63,1%. Кроме того, географическая изменчивость относительных размеров черепа чаще всего не носит закономерного характера. Лишь в изменчивости пропорций некоторых отделов черепа эти закономерности могут быть прослежены. Ярче всего это выражено в изменениях относительной ширины черепа во всех его частях. На рисунке 1 (б, в, г, е) видно, что ширина черепа в области хищнических зубов, в межглазничной и скуловой областях относительно кондилобазальной длины меняется от одной популяции к другой почти одинаково. Вследствие этого черепа волков из разных мест оказываются в целом относительно уже или шире. Наиболее широкими в перечисленных отделах оказываются черепа зверей из западного Казахстана, южной Туркмении, Монголии и Сихоте-Алиня. У волков из Беловежской Пущи, Вологодской, Рязанской, Ивановской, Московской, Калужской, Тульской, Воронежской, Саратовской, Омской областей относительная ширина черепа во всех перечисленных отделах либо немного меньше, чем у южных волков, либо одинакова с ними. Более узкие черепа имеют волки из окрестностей Красноярска с Камчатки и с Памира. Относительная длина

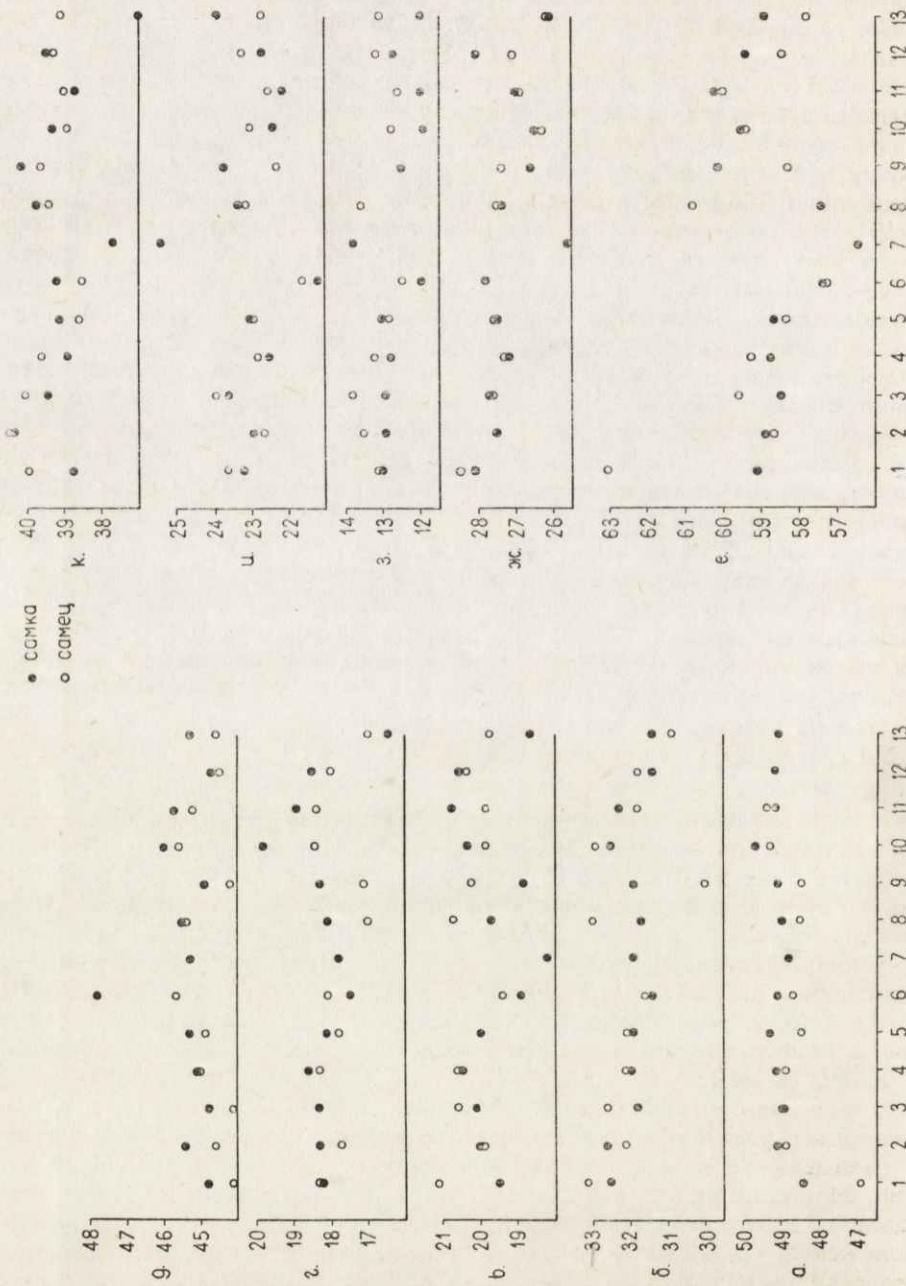


Рис. 1 Географическая изменчивость индексов черепа волка

неба и длина верхнего ряда зубов (рис. 1а, д) не характеризуются закономерными географическими изменениями. Во всех популяциях волков отношение длины неба к кондилобазальной длине почти не меняется. Только волки из Вологодской области обладают несколько более укороченным небом. Относительная длина верхнего ряда зубов немного меняется от популяции к популяции, но никакой закономерности в этих колебаниях выявить не удалось. Размах географических изменений относительных размеров клыка и хищнического зуба (рис. 1з, и) больше, чем двух последних признаков. Вместе с тем никаких закономерностей в их изменениях не наблюдается. Можно лишь сказать, что у волков с Камчатки оба эти зуба относительно верхнего зубного ряда более мощные, чем у зверей с остальной территории. У волков из Беловежской Пущи, Вологодской, Рязанской, Ивановской, Московской, Калужской, Тульской, Воронежской, Саратовской, Омской областей относительные размеры клыка почти одинаковы.

В связи с рассмотрением географической изменчивости черепа необходимо остановиться и на географической изменчивости полового диморфизма. В таблице 4 видно, что от популяции к популяции соотношение отдельных размеров черепа самок и самцов меняется мало. Наиболее изменчивое отношение — ширина черепа за надглазничными отростками самок к этому признаку самцов колеблется от 85% до 103%. Подобно относительным размерам, полевые различия в черепе почти не подвергаются закономерным географическим изменениям. Нет популяций, в которых отношение величины черепа самок к величине черепа самцов по всем признакам соответствовало другой популяции. Так, например, в южной Туркмении самки имеют относительно меньшую межглазничную ширину (88%) и большую длину хищнического зуба (102%) по сравнению с самцами. В Приморском крае, наоборот, относительно меньшей оказывается длина хищнического зуба (95%) и большей межглазничная ширина (100%). Самыми мелкими относительно самцов по всем признакам оказываются самки вологодской и памирской популяций, то есть половой диморфизм в этих популяциях выражен особенно сильно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Индивидуальная изменчивость черепа волка в пределах одной популяции весьма велика. Для некоторых признаков размах изменчивости составляет до 32,8% от их средних величин. Вместе с тем степень измен-

Обяснения к Рис. 1. (стр. 202)

- 1 — Вологодская обл., 2 — Беловежская Пуща, 3 — центр европейской части Союза, 4 — Саратовская, Воронежская обл., 5 — Омская обл., 6 — окрестности Красноярска, 7 — Камчатка, 8 — западный Казахстан, 9 — южная Туркмения, 10 — Монголия, 11 — Приморский край, 12 — Кавказ, 13 — Памир.
- а — длина неба/кондилобазальная длина, б — ширина черепа над хищными зубами/кондилобазальная длина, в — межглазничная ширина/кондилобазальная длина, г — ширина за надглазничными отростками/кондилобазальная длина, д — длина верхнего ряда зубов/кондилобазальная длина, е — скапловая ширина/кондилобазальная длина, ж — ширина между затылочными отростками/кондилобазальная длина, з — диаметр клыка/длина верхнего ряда зубов, и — длина хищного зуба/длина верхнего ряда зубов, к — высота нижней челюсти/длина нижней челюсти,

Таблица 4.

Географическая изменчивость полового диморфизма черепа волка (относительные размеры черепа самок в % к размерам черепа самцов)

	Белогорская пуща	Центр Европейской части	Воронежская Саратовская обл.	Казахстан	Волгоградская обл.	Оренбургская обл.	Приуральский край	Монголия	Окрестности Красноярска	Памир	Западный Казахстан	Кумысная Туркмения
Кондилобазальная длина	96	95	98	96	95	94	96	92	97	88	96	94
Длина нёба	96	95	98	96	98	96	96	93	97	88	97	95
Ширина черепа над хищническими зубами	97	93	97	96	98	96	98	91	96	90	92	100
Межглазничная ширина	97	93	97	97	88	94	100	95	94	83	91	88
Ширина за надглазничными отростками	99	95	99	99	94	95	99	99	93	85	103	101
Скуловая ширина	96	94	97	97	89	94	96	93	97	90	90	97
Ширина между затылочными отростками	96	96	97	98	94	94	96	93	97	88	95	91
Длина верхнего ряда зубов	97	97	98	96	96	95	97	93	101	90	96	95
Высота клыка верхней челюсти	94	89	95	91	91	95	92	94	101	88	-	99
Диаметр клыка верхней челюсти	93	90	94	93	96	96	92	87	97	82	-	95
Длина хищнического зуба	98	95	97	94	95	95	95	91	102	94	97	102
Длина нижней челюсти	95	95	98	96	94	92	95	92	97	89	95	94
Высота нижней челюсти	95	94	96	96	92	93	94	93	99	84	96	95

чивости отдельных признаков очень различна. Например, длина клыка верхней челюсти в три с лишним раза более изменчива, нежели кондилобазальная длина черепа. Наиболее изменчивой оказывается межглазничная область черепа, хищнический зуб и клык верхней челюсти. Прочие признаки значительно более стабильны, наименьшей изменчивости подвержены основные показатели длины черепа и нижней челюсти.

Половые различия в размерах черепа волка одной популяции обнаруживаются в абсолютных размерах черепа, его пропорциях и в степени изменчивости отдельных признаков. Черепа самок значительно мельче черепов самцов, самки обладают относительно более узким черепом с относительно более длинной лицевой частью. Они имеют относительно более слабый хищнической зуб и клык верхней челюсти. Пропорции нижней челюсти у самцов и самок таковы, что становится очевидной большая мощность жевательного аппарата самцов. Кроме того для самок характерна значительно большая изменчивость размеров черепа. Некоторые признаки у них, например, высота клыка, вдвое более изменчива, чем у самцов.

Географическая изменчивость отдельных признаков черепа сходна с их изменчивостью внутри одной популяции. У самцов и самок на всей территории наиболее постоянны кондилобазальная длина, длина неба и длина нижней челюсти, а наиболее изменчивы длина хищнического зуба, диаметр клыка и ширина черепа за надглазничными отростками.

В географических изменениях размеров черепа волка прослеживается следующая закономерность. Все популяции, населяющие среднюю и южную полосу лесной зоны европейской и азиатской части Союза — Беловежская Пуща, Рязанская, Ивановская, Московская, Калужская, Тульская, Воронежская, Саратовская, Омская области, окрестности Красноярска, Камчатка — обединяются в одну обширную группу. Несмотря на огромную территориальную разобщенность крайних популяций (Беловежская Пуща — Камчатка), различий в размерах черепа не наблюдается.

Несколько более крупными размерами характеризуется распространенная севернее вологодская популяция. Очевидно, что вологодские волки не изолированы от указанной выше группы волков. Но в то же время, видно, уже существуют какие-то отличия, обусловливающие увеличение черепа, характерное для северных популяций.

Подобно «лесным» волкам очень однородны звери открытых засушливых равнин — западного Казахстана, южной Туркмении, Монголии. Волки этих популяций заметно мельче «лесных».

Волки горных местностей не представляют собой единой группы. Самыми крупными из них оказываются звери с Памира.

Географическая изменчивость волка на всей территории Северной Америки детально изучена Янгом и Гольдманом (Young & Goldman, 1944). Оценивая изменчивость размеров черепа, авторы выделяют самых мелких волков из Сьерра-Мадре, мелких с арктических островов и самых крупных с Аляски, Юкона, Макензи и Скалистых гор. Использовав цифровые данные этих авторов, мы сопоставили кондилобазальную длину черепа самцов различных описанных ими популяций волка. Оказалось, что на территории Северной Америки также наблюдается закономерная приверженность морфологически отличных популяций к определенным обширным ландшафтно-географическим областям. Наиболее крупными оказываются волки Аляски, кондилобазальная длина черепа колеблется у них от 247,5 мм до 260,2 мм. Несколько мельче «лесных» волки северной и средней Канады, кондилобазальная длина черепа составляет 238,7 — 253,5 мм. Еще мельче волки центральных и южных областей Се-

верной Америки, в значительной степени представляющих собой засушливые открытые равнины. У них кондилобазальная длина черепа колеблется от 230,0 мм до 234,8 мм. Подобно памирским волкам, крупными размерами черепа выделяются звери Скалистых гор — кондилобазальная длина черепа отдельных популяций на всем протяжении гор колеблется от 238,9 мм до 255,4 мм.

Большой интерес с точки зрения анализа причин приуроченности морфологически определенных популяций волка представляет собой работа Джоликера (Jolicoeur, 1959). Автор, опираясь на ряде экспериментальных исследований по млекопитающим, говорит о непосредственном воздействии условий обитания, в основном климата, на гормональную деятельность питуитарной железы и процессы метаболизма. Автор считает, что очень резкому влиянию, регулирующему эти процессы, подвержены волки наиболее суровых климатических зон — арктической тундры и степи. На основании этого, совершенно справедливо на наш взгляд, автор подчеркивает, что наблюдаемая нами у волка изменчивость в определенной степени носит экофенотипический характер.

В наших материалах помимо приуроченности отдельных морфологически характеризованных популяций к определенным ландшафтно-географическим зонам в популяциях из европейской части Союза в пределах лесной зоны прослеживается некоторое слабое закономерное изменение размеров черепа с продвижением с севера на юг. Сравнение размеров черепа вологодской популяции, популяции из центральных областей европейской части Союза и воронежской популяции говорит о том, что в направлении с севера на юг черепа волков последовательно уменьшаются.

Каковы бы ни были изменения абсолютных размеров черепа, его пропорции и половые различия географически меняются довольно слабо, и что особенно важно, без видимых закономерностей. Видимо, несмотря на существующую изменчивость абсолютных размеров черепа, отдельные популяции вида очень близки и даже идентичны. Эти особенности говорят о том, что, несмотря на очень широкое распространение, вид обладает большой генетической однородностью на всей территории. Объяснением этому среди прочих причин можно предполагать нивелирующее влияние известных для этого вида широких миграций (перемешивание популяций) и связанное с этим отсутствие достаточно полной и длительной изоляции разобщенных популяций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Jolicoeur P., 1959: Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L. Evolution, 13, 3: 283—299. Lancaster.
2. Новиков Г. А., 1956: Хищные млекопитающие фауны СССР. Опред. по фауне СССР, № 79: 42—52. Москва-Ленинград.

3. Petrov V., 1928: Beiträge zur Systematik der palaearktischen Wölfe. Ежегодник Зоол. Муз. АН СССР, 28, 3: 297—331. Ленинград.
4. Young S. P. & Goldman E. A., 1944: The Wolves of North America, 636, American Wildl. Inst. Washington.

Зоологический Музей
Моск. Гос. Университета
им. М. В. Ломоносова,
Москва К-9. ул. Герцена 6.

C. L. ROSSOLIMO & V. A. DOLGOV

PRAWIDŁOWOŚCI ZMIENNOŚCI CZASZKI WILKA
CANIS LUPUS LINNAEUS. 1758 NA TERYTORIUM ZSRR

Streszczenie

Zmiennaść indywidualna w zakresie jednej populacji wilka jest duża. W odniesieniu do niektórych wymiarów zmienność dochodzi do 32,8% w stosunku do wielkości średnich. Stopień zmienności poszczególnych wymiarów jest bardzo różny. Na przykład, długość kła szczęki górnej wykazuje przeszło trzykrotnie większą zmienność w porównaniu z *Cb*. Największą zmienność wykazują: okolica międzyoczodołowa czaszki, siekacze i gorny kiel. Najmniejszą zmienność zaobserwowano w podstawowych wymiarach długości czaszki i żuchwy.

Czaszki samic są znacznie mniejsze w porównaniu z czaszkami samców, ich czaszka jest bardziej wąska i posiada stosunkowo dłuższą część twarzową. Samice cechują się względnie słabszymi siekaczami i kłem górnej szczęki. Proporcje żuchwy samców i samic wskazują na fakt, iż u samców aparat żujący jest znacznie słabszy. Czaszka samiec cechuje się również większą zmiennością wymiarów. Niektóre z wymiarów np. długość kła, są bardziej zmienne w porównaniu z samcami.

Geograficzna zmienność wymiarów czaszki wilka wykazuje pewne prawidłowości. Wszystkie populacje zasiedlające środkową i południową część strefy lasów europejskiej i azjatyckiej części ZSRR tworzą jedną dużą grupę. Niezależnie od ogromnych przestrzeni dzielących skrajne populacje (Puszcza Białowieska — Kamczatka) nie stwierdzono różnic w wymiarach czaszki. Długość *Cb* u samców wynosi 235,25 — 244,95 mm, a u samic 229,49 — 233,26 mm. Nieco większymi wymiarami charakteryzuje się bardziej północna populacja wołogodska. W tym przypadku długość *Cb* samców wynosi 248,45 mm i samic 235,69 mm. Podobnie jak „leśne” wilki, bardzo jednorodne są populacje zamieszkujące suche równiny — zachodni Kazachstan, południową Turkmenię, Mongolię. Wilki należące do tych populacji są mniejsze od poprzednio omówionych. W tym przypadku długość *Cb* samców równa się 228,80 — 235,61 mm, a samic 217,40 — 219,25 mm.