

С. В. КАНЕП

(S. V. Kanep)

**Опыт биометрического исследования признаков черепа некоторых близких видов серых полевок фауны СССР****A Biometric Study of Skull Characters in Several Grey Voles of USSR Fauna**

[с 5 таб. и 12 рис.]

The quantitative interrelations of ten taxonomic characters of skull were studied in adult grey voles: *Microtus arvalis* (Pallas, 1779), *M. transcaspicus* Satunin, 1905, *M. middendorffi* Poliakov, 1881, *M. oeconomus* (Pallas, 1779), *M. fortis* Buchner, 1889 and *M. unguensis* Kastschenko, 1913. The following characters were considered: total length, Cb. length, nasal length, alveolar length of maxillary tooth-row, breadth between maxillary teeth-rows, interorbital constriction, zygomatic breadth, occipital breadth and height, length of upper diastema. Animals from summer collections were used. The coefficient of variation, correlative analysis (correlative pleiads of Terentjev, 1959) and allometric growth of characters relative to the total length were applied.

Total size of the skull revealed the least degrees of variation and the least interspecific differences (3.26—5.77% in coefficients of variation). The largest variation (4.20—7.45) and the largest interspecific differences were found in interorbital constriction. Intermediate variation (3.16—9.50) was observed in the occipital region and in dental characters. Variation of the remaining characters was large (3.87—9.08%). Using the Student's t-test the most significant differences between the arithmetic means were found in pairs of phylogenetical closely related species: *M. arvalis* and *M. transcaspicus*, *M. oeconomus* and *M. unguensis*, *M. fortis* and *M. unguensis*.

In a system of correlative connections in the skull of *M. arvalis* the interorbital constriction differed from the pleiad of characters. It was a one-charactered pleiad. In the skulls of *M. transcaspicus* and *M. middendorffi* it was more closely connected with other characters in correlative curves. The curve for the characters of *M. unguensis* is similar to that of *M. arvalis*, and that of *M. oeconomus* is similar to the curve of *M. middendorffi* and *M. transcaspicus*. On the contrary, characters of *M. fortis* are in an indivisible pleiad. A "phenotype" of correlative curves differs in various species. The representation of characters on ringed graphs marks precisely composition and peculiarities of correlative pleiads. Moreover, apart from interorbital constriction, the dental characters, the occipital height, partly the nasal length and the length of the upper diastema did not fit the pleiads. Other characters were highly correlated. The correlative structure of the skull of these voles may be compared with models of Terentjev's correlative cylinders. Total



sizes of skull are most strongly correlated with other characters. They are taxonomically important characters.

The Cb. length and occipital measurements had a negative allometry in all species. Interorbital constriction had an absolute decrease in size in *M. arvalis*, *M. transcaspicus*, *M. middendorffi*, but had a negative allometry in *M. middendorffi* and *M. fortis*. In other cases a positive allometry was observed. Nasal length had a positive allometry in all cases.

The least interspecific differences were again in the growth rate of Cb. length and the largest were in the growth rate of interorbital constriction.

The biometric methods used indicate a taxonomic importance of total sizes of skull. Interorbital constriction probably is a diagnostic characters. In general these relative forms show marked differences as detected by biometric methods.

## I. ВВЕДЕНИЕ

Современная систематика все больше использует точные методы определения степени сходства и различия таксонов и количественной обработки данных. Большое значение точного учета величин и вариации признаков можно показать на примере грызунов. Эта группа включает в основном виды с мелкими размерами тела и черепа. При этом приходится оперировать даже долями миллиметра. Между тем, многие близкие виды грызунов имеют сходные размеры, и их приходится диагностировать на основании комплексов признаков. Например, так поступает Ларина (1958) при диагностике близких видов лесных мышей. Группа серых полевок (genus *Microtus* Schrank, 1798) трудна для систематики. Некоторые виды обладают сравнительно однотипной морфологией окраски, черепа и внешних признаков. Ряд форм имеет неясный таксономический статус. Одни систематики (Виноградов, 1933; Виноградов и Громов, 1952; Громов, 1963) считают закаспийскую, *M. transcaspicus* Satunin, 1905 и монгольскую, *M. mongolicus* (Radde, 1862) полевок самостоятельными, но близкими к обыкновенной полевке, *M. arvalis* (Pallas, 1778) видами. Напротив, Огнев (1950) рассматривает их как подвиды обыкновенной. Таково же положение и с унградской, *M. unguurensis* (Kastschenko, 1913) и большой, *M. fortis* Büchner, 1889 полевок. Обычно считается, что они составляют разные виды, но Гептнер и Швецов (1960) и Бобринский, и др. (1965) соединяют их в один вид.

Используя некоторые биометрические методы, мы могли получить дополнительные данные в пользу той или иной точки зрения. Исследовались 6 близких видов: обыкновенная, закаспийская, унградская, большая, полевка Миддендорфа, *M. middendorffi* (Poliakov, 1881) и полевка-экономка *M. oeconomus* (Pallas, 1778). Как уже отмечено, таксономическое положение некоторых из этих форм не является вполне ясным. У этих видов исследованы только некоторые систематические признаки черепа. Мы принимаем видовой статус этих форм и можем определить, насколько велики у них отличия в строении черепа. Это исследование «количественной значимости» признаков и сравнение их у разных форм необходимо для познания тех сторон их взаимоотношений, которые нам мало известны. Биометрический метод открывает такие стороны организации живого, какие недоступны другим методам систематики и морфологии. Необходимо осветить степень отличий этих видов по признакам черепа, подчеркнув их значительность, либо незначительность. Исследовались 3 стороны количественной «организованности» признаков: а) характер изменчивости, б) их связи, измеряемые корреляцией, в) относительный (аллометрический) рост.



## II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованный материал взят из коллекций ЗИН АН СССР и Зоомузея МГУ, а измерения сделаны нами. Материал составлен из серий зверьков, принадлежащих к разным географическим расам. Общие материалы значительны, но с учетом форм внутривидовой изменчивости их объем резко уменьшается. Объем совокупности для каждой методики был различен и приведен в таблицах. Мы стремились выявить отличия между видами в целом, получая приблизительно общие видовые константы. Объем совокупности при определении корреляций признаков идентичен с таковым в таблице 2.

Для каждой особи учитывались признаки: 1. общая длина (ОЧ), 2. кондилобазальная длина (КБЧ), 3. длина носовой кости (НК), 4. альвеолярная длина верхнего ряда (ДЗР), 5. ширина расстановки верхних зубных рядов по передним верхним концам М<sup>1</sup> (ШЗР), 6. ширина межглазничного промежутка (МШ), 7. скуловая ширина (СШ), 8. затылочная ширина между слуховыми отверстиями барабанных камер (ЗШ), 9. высота черепа в области барабанных камер (ВЧ) и 10. длина верхней диастемы (ДД). Техника промеров проведена согласно Виноградову и Громову (1952). Эти признаки, кроме № 5, широко используются в систематике млекопитающих. На приведенных ниже графиках при исследовании корреляций признаков сохраняется тот же порядок признаков. Использовались только взрослые особи, причем критерием возраста служили определенные значения КБЧ, приводимые Огневым (1950) и Виноградовым и Громовым (1952: 242-252). Мы учитывали также общий «хабитус» черепа, характерный для взрослых грызунов: толщина и массивность костей, наличие гребней, мощное развитие лицевого отдела и его приподнятость над мозговым. Важное значение имеет сезонная изменчивость элементов черепа мелких млекопитающих, впервые открытая Денелем (Denel, 1949). Пуцек (Pucsek, 1963) предполагает наличие этого феномена не только у землероек, но у многих мелких грызунов. Василевски (Wasilewski, 1956) прямо указывает на то, что явление Денеля встречается у полевки-экономки. Для исключения явления Денеля и его влияния на получаемые данные, мы использовали особей, отловленных только летом. Необходимо также учитывать резкие различия признаков и элементов черепа в разные годы (хронографическая изменчивость по Шварцу, 1963б). Весьма убедительным примером такой изменчивости являются данные Леви (1958) о различиях в смежные 2—3 года признаков черепа обыкновенной полевки. Мы использовали сборы самых разных лет, чтобы как-то нейтрализовать этот тип изменчивости и усреднить полученные данные, общие для всего вида.

Методика биометрической обработки материала заимствована из сводок Юла и Кендэла (1960) и Плохинского (1961). Способы определения средних арифметических ( $\bar{x}$ ), средних квадратических отклонений ( $\sigma$ ), коэффициентов вариации ( $c^0/0$ ) общеизвестны. Константы относительного роста вычислялись методом наименьших квадратов (Feldstein & Hersh, 1935). Вычисления проверены дважды. Вместо обычных коэффициентов корреляции прямолинейной связи ( $r$ ) использовались нелинейные коэффициенты, корреляционные отношения ( $\eta$ ). Это обусловлено тем, что в очень многих случаях практической работы связи многих признаков неадекватны и равным значениям одного часто соответствуют неравные значения другого. Графически такие связи изображаются кривыми линиями. Использование корреляционных отношений всегда более



правильно, так как таковые учитывают больше связей. Обычно имеется 2 значения  $\eta$ -отношение первого признака ко второму и второго к первому. Во всех нижеприведенных данных мы использовали только первый из этих показателей.

### III. ИЗЛОЖЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

#### 1. Вопрос о половом диморфизме полевков по признакам черепа.

В наших данных было много особей обоего пола обыкновенной полевки и полевки-экономки. Прежде чем приступить к получению биометрических констант нужно было выяснить, можно ли оба пола рассматривать вместе. Иными словами, важно выяснить, есть ли какие проявления полового диморфизма по рассматриваемым признакам черепа. Поскольку в данном сообщении идет речь о «количественной значимости» признаков, то можно применить известный критерий  $t$ . Этот последний выясняет степень статистических отличий по средним значениям признаков у сравниваемых совокупностей. Можно сравни-

**Таблица 1.**

Критерии существенности отличий средних арифметических значений признаков черепа у самцов и самок обыкновенной полевки и полевки-экономки.

Признак	Обыкновенная полевка	Полевка-экономка
ОЧ	1,54	2,34
КБЧ	1,15	2,75
НК	1,93	2,21
ДЗР	1,11	0,00
ШЗР	0,55	0,71
МШ	0,00	0,35
СШ	1,79	2,59
ЗШ	2,78	1,74
ВЧ	0,28	1,85
ДД	0,38	2,93

вать и другие константы, но средние арифметические, пожалуй, наиболее понятны. Если этот критерий существенности отличий равен 3,00, то 99,72% одной совокупности существенно отличаются от такого же объема другой (распределение средних величин одной совокупности на  $3\sigma$  отстоит от распределения средних другой совокупности). Это строгое значение критерия  $t$  принято и нами. Вычисленные статистические различия по каждому признаку при сравнении самцов и самок полевков приведены в таблице 1. Как видно, ни одно из значений  $t$  не превышает 3,00. Следовательно, отличия самцов и самок не настолько велики по средним величинам признаков, чтобы они были признаны



достоверными. Оба пола можно рассматривать вместе. Данных по другим видам мы не имеем. Можно только предполагать, что и у них не будет значительных отличий по средним значениям признаков, так как они очень близки филогенетически к рассмотренным 2 видам.

## 2. Характер и типы изменчивости признаков черепа.

Для каждого признака и у каждого вида получены  $\bar{x}$  и  $s^0/\%$  с их статистическими ошибками (таблица 2). По этим показателям при необходимости легко вычислить среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ ), характеризующее абсолютную изменчивость. Этот показатель применяется при сравнении одинаковых признаков у разных объектов. Сравнение изменчивости разнородных признаков достигается с помощью ценного показателя относительной меры изменчивости, коэффициента вариации. У обыкновенной полевки — наименее изменчивый признак КБЧ ( $s^0/\% = 3,26$ ), а наиболее изменчивый — МШ (7,45). Сравнительно низкими цифрами вариации характеризуются ЗШ, ВЧ и ДЗР. Остальные признаки более изменчивы (ДД, СШ, НК, ШЗР имеют  $s^0/\%$  от 4 до 7). Как видно из таблицы, ОЧ обладает незначительной степенью изменчивости.

У очень близкого вида, закаспийской полевки, соотношение изменчивости признаков уже иное. Наиболее стабильна ВЧ ( $s^0/\% = 3,16$ ), затем только КБЧ и ОЧ, а наиболее изменчивый признак — ДД ( $s^0/\% = 5,77$ ). Остальные признаки занимают разное место по степени своей изменчивости. У полевки Миддендорфа снова КБЧ наименее изменчива (5,30) и рядом с ней стоит ОЧ (5,41). Наиболее изменчивые признаки — ШЗР и СШ. МШ по степени изменчивости занимает промежуточное положение и тем самым у этого вида существуют значительные отличия от близкого вида, обыкновенной полевки. У полевки-экономки наименее изменчива ШЗР ( $s^0/\% = 3,30$ ), а самая изменчивая — НК (6,95). Общие размеры черепа, мозговой отдел, МШ сравнительно малоизменчивы. У большой полевки самым стабильным признаком является ВЧ (как это было у закаспийской полевки), но самым непостоянным — НК (как у полевки-экономки). Признаки зубной системы малоизменчивы, но общие размеры черепа довольно изменчивы. Этого не было у других видов, где ОЧ и КБЧ сравнительно постоянны. ЗШ у большой полевки относится к числу самых изменчивых признаков. Близкий к ней вид, унгорская полевка, выгодно отличается иной системой изменчивости признаков. У ней снова наименее изменчива КБЧ, а далее ОЧ. Наиболее изменчива снова НК ( $s^0/\% = 6,36$ ). Характер изменчивости остальных признаков обычен и состоит в слабой изменчивости признаков зубной системы и затылочного отдела.

Признак	<i>M. arvalis</i>		<i>M. transcaspicus</i>		<i>M. middendorffi</i>	
	Числ.	Среднее ± откл.	Числ.	Среднее ± откл.	Числ.	Среднее ± откл.
ОЧ	113	25,25 ± 0,10	28	29,69 ± 0,22	23	26,81 ± 0,35
		4,15 ± 0,28		4,00 ± 0,53		5,41 ± 0,90
КБЧ	104	24,67 ± 0,08	26	28,80 ± 0,21	17	25,67 ± 0,29
		3,26 ± 0,42		3,68 ± 0,51		5,30 ± 0,81
НК	94	7,10 ± 0,04	33	8,20 ± 0,10	21	6,98 ± 0,13
		5,30 ± 0,39		6,95 ± 0,85		8,45 ± 1,30
ДЗР	106	6,11 ± 0,02	35	7,41 ± 0,06	20	6,48 ± 0,09
		3,95 ± 0,27		5,13 ± 0,61		6,17 ± 0,97
ШЗР	103	4,55 ± 0,02	34	5,57 ± 0,05	21	4,71 ± 0,10
		4,79 ± 0,33		5,03 ± 0,61		9,50 ± 1,50
МШ	113	3,61 ± 0,02	34	3,99 ± 0,03	23	3,72 ± 0,02
		7,45 ± 0,50		4,76 ± 0,59		6,48 ± 0,95
СШ	90	14,35 ± 0,07	28	16,66 ± 0,17	19	15,35 ± 0,31
		4,77 ± 0,33		5,34 ± 0,71		9,08 ± 1,47
ЗШ	111	11,37 ± 0,04	29	12,88 ± 0,12	21	11,84 ± 0,20
		3,87 ± 0,26		5,12 ± 0,67		7,77 ± 1,20
ВЧ	63	8,88 ± 0,04	14	10,12 ± 0,08	14	9,27 ± 0,17
		3,76 ± 0,33		3,16 ± 0,60		6,80 ± 1,28
ДД	56	7,44 ± 0,05	35	8,84 ± 0,09	22	8,24 ± 0,13
		4,70 ± 0,44		5,77 ± 0,69		7,77 ± 1,17

Признак	<i>M. oeconomus</i>		<i>M. fortis</i>		<i>M. unguensis</i>	
	Числ.	Среднее ± откл.	Числ.	Среднее ± откл.	Числ.	Среднее ± откл.
ОЧ	132	27,55 ± 0,15	38	30,50 ± 0,28	41	28,09 ± 0,18
		4,35 ± 0,25		5,77 ± 0,66		4,09 ± 0,45
КБЧ	86	26,98 ± 0,12	38	29,73 ± 0,27	40	27,04 ± 0,14
		4,20 ± 0,32		5,62 ± 0,64		3,36 ± 0,33
НК	75	7,51 ± 0,06	35	8,11 ± 0,09	39	7,70 ± 0,08
		6,95 ± 0,56		8,68 ± 0,30		6,36 ± 0,72
ДЗР	106	6,86 ± 0,04	38	7,37 ± 0,06	42	6,82 ± 0,05
		4,43 ± 0,30		5,02 ± 0,58		4,84 ± 0,53
ШЗР	104	4,95 ± 0,02	39	5,54 ± 0,04	39	4,88 ± 0,04
		3,30 ± 0,34		4,70 ± 0,53		5,12 ± 0,58
МШ	104	3,70 ± 0,02	38	4,05 ± 0,03	42	3,69 ± 0,03
		4,60 ± 0,32		4,20 ± 0,49		4,90 ± 0,53
СШ	84	15,35 ± 0,09	32	16,58 ± 0,18	36	15,42 ± 0,18
		5,40 ± 0,41		6,03 ± 0,75		4,74 ± 0,55
ЗШ	81	11,94 ± 0,08	39	12,68 ± 0,13	39	11,97 ± 0,09
		4,87 ± 0,38		6,40 ± 0,72		4,84 ± 0,54
ВЧ	27	9,68 ± 0,06	31	10,77 ± 0,07	32	9,95 ± 0,07
		4,05 ± 0,44		3,62 ± 0,65		4,12 ± 0,51
ДД	93	8,59 ± 0,05	37	9,48 ± 0,09	39	8,78 ± 0,09
		5,75 ± 0,42		5,60 ± 0,65		5,20 ± 0,59



Таким образом, у разных видов изменчивость признаков различна. Нельзя отметить такого признака, который по степени изменчивости занимал бы одинаковое место у всех видов. Все же можно отметить малую степень изменчивости общих размеров, признаков зубной системы и признаков затылочного отдела. МШ занимает неясное положение, будучи у одних видов весьма постоянной, но в других — очень изменчивой. НК, СШ и ДД всегда достаточно изменчивы.

Таблица 3.

Критерии существенности статистических отличий средних арифметических значений у сравниваемых видов серых полевок. Виды рассматриваются в целом, что выражается в объединении обоих полов и представленных географических рас вместе.

Сравниваемые виды	Признаки									
	ОЧ	КБЧ	НК	ДЗР	ШЗР	МШ	СШ	ЗШ	ВЧ	ДД
<i>M. arvalis</i> <i>M. transcaspicus</i>	18,92	18,67	10,65	21,00	20,03	9,50	12,97	12,38	13,16	13,52
<i>M. arvalis</i> <i>M. middendorffi</i>	4,61	3,56	0,52	3,72	1,50	2,00	2,60	2,78	3,26	5,85
<i>M. oeconomus</i> <i>M. ungurensis</i>	2,52	1,68	1,90	0,65	1,30	0,30	1,67	0,50	3,77	3,67
<i>M. oeconomus</i> <i>M. fortis</i>	9,49	10,02	5,54	7,28	13,33	10,00	6,71	4,33	12,30	9,36
<i>M. ungurensis</i> <i>M. fortis</i>	7,30	8,68	3,41	6,83	11,05	8,81	5,28	4,44	8,20	6,10

Значимость степени изменчивости и абсолютных размеров признаков, вероятно, зависит от определенных взаимоотношений близких видов между собой. В качестве подтверждения этого можно привести сравнения средних величин признаков при помощи критерия существенности отличий  $t$  (таблица 3).

Таблица дает представление о степени морфологических отличий сравниваемых видов по средним арифметическим отдельным признакам. При этом сравниваются не все, но наиболее интересные пары видов. Различия обыкновенной и закаспийской полевок очень значительны и выражаются высокими значениями  $t$ . Весьма существенны также отличия большой и унградской полевок. Однако, различия по-

Таблица 2.

Значения средних арифметических и коэффициентов вариации у взрослых особей 6 видов серых полевок.



левок обыкновенной и Миддегдорфа гораздо меньше и при этом — не по всем признакам. Значения здесь не такие высокие, как это было раньше. При оценке подобных отличий, вероятно, следует иметь в виду неодинаковую близость одних видов по отношению к другим. Более подробно это обсуждается в дискуссионной части.

Таксономическую значимость отдельных признаков можно оценивать следующим образом. Рассматривая коэффициенты вариации, выбираем их наибольшие и наименьшие значения среди всех 6 видов. Например, ОЧ наименее вариабельна у закаспийской полевки ( $c^0/0 = 4,00$ ); а наиболее изменчива — у большой полевки (5,77). Разность (1,77) находится в таблице 5 в графе Δ. Таким же способом находим разности и для других признаков. Замечаем, что наименьшая межвидовая разность наблюдается по ОЧ, далее — по ДЗР (2,22) и по КБЧ — (2,36). Иными словами, все рассматриваемые виды близки между собой по степени вариации общих размеров и частично ДЗР, а по другим признакам — отличия больше. Конечно, это наблюдается потому, что сама степень изменчивости ОЧ и КБЧ «в пределах вида» невелика.

По средним арифметическим общим размерам черепа самой крупной формой является большая полевка (ОЧ = 30,50 мм), менее велика — закаспийская полевка (ОЧ = 29,69 мм), еще меньше полевка-экономка. Унгурская полевка (ОЧ = 28,09 мм) немного больше последней, но значительно уступает большой. Надо помнить, что 2,5 мм являются значительным отличием для таких мелких зверьков как полевки.

### 3. Корреляционная структура черепа.

Изучение характера связей между признаками также может помочь установлению таксономической значимости отдельных признаков и степени различий отдельных видов. Для этой цели очень удобен метод корреляционных плеяд (П. Терентьев, 1959, 1960). Его преимущество в том, что наглядно видно участие каждого признака в общей системе корреляций. Применим этот метод к анализу нашего материала. Полученные при указанных условиях 45  $\eta$  первого признака ко второму (сочетания из 10 признаков по 2) располагаются на графиках 1, 2, 3, 4, 5, 6 (А). По оси абсцисс отложены сами значения  $\eta$ , разделенные на ряд равных классов, с одинаковой группировкой для всех видов. По оси ординат отложено количество  $\eta$ , приходящихся на данный класс. Эти вариационные ряды очень отличны по внешнему виду в разных случаях.

У обыкновенной полевки (гр. 1А) имеются 2 отдельные кривые связей. Левая состоит из связей МШ и, отчасти, ДЗР и ШЗР с другими признаками и является кривой межплеядных связей. МШ пол-



ностью автономна и образует свою собственную плеяду. Правая кривая есть высококоррелированная плеяда признаков остальных. У закаспийской полевки связи распределены по-иному. Здесь имеется единая кривая (гр. 2А). Хотя МШ, ДЗР и ШЗР уже теснее связаны с остальными признаками, но также можно различить плеядную и межплеядную части. Границу между этими последними мы можем обозначить термином *плеядный уровень*, то-есть, такое значение  $\eta$ , при котором происходит разграничение плеяд.

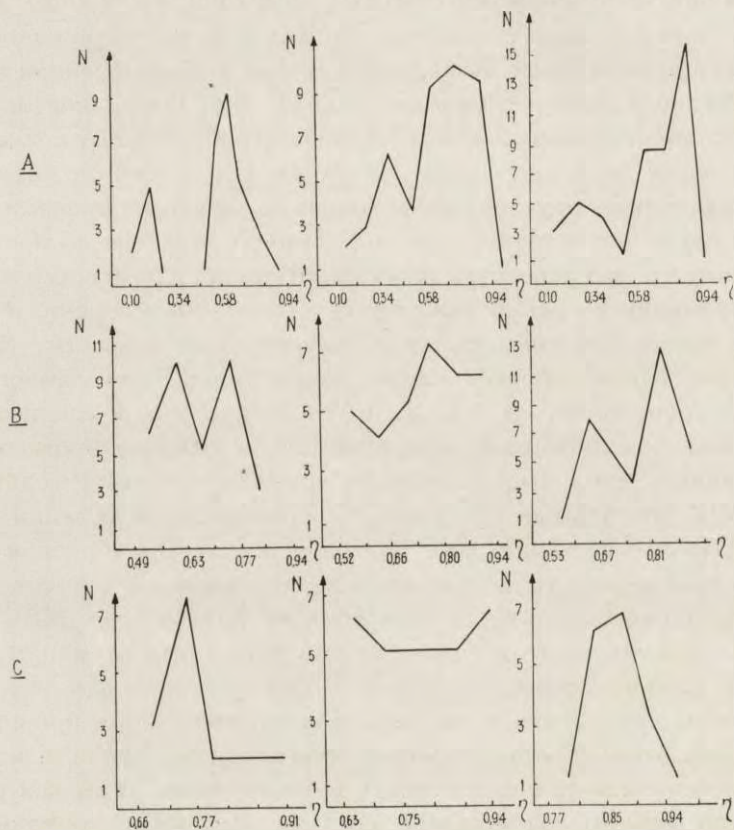
Кривая связей признаков у полевки Миддендорфа похожа на такую закаспийской. Имеется единая кривая с резко выраженной правосторонней асимметрией. Плеядный уровень у обыкновенной полевки равен 0,490, но у двух остальных — 0,520. Для наглядности, удобно изобразить связи признаков на кольцевых графиках (7А и т. д.). Способ построения довольно прост. На окружности треугольничками на равном расстоянии друг от друга нанесены взятые признаки в приведенной выше последовательности. Конечно, этот способ построения условен потому, что равенства расстояний между признаками не существует. Признаки не равны друг другу. Однако он обеспечивает очень важное в биометрических работах качество наглядности. Хордами изображены связи, превышающие характерный для данного вида плеядный уровень. На гр. 7А, 8А, 9А показаны такие связи соответственно для обыкновенной, закаспийской и Миддендорфа полевок. Хорошо видно, что у всех выпала из системы и образует единичную плеяду МШ. Остальные признаки у обыкновенной полевки высоко связаны. Но у остальных заметно слабее связи ВЧ (признак 9), что видно по количеству таких связей. Следовательно, ВЧ имеет тенденцию выйти из состава плеяды, как это уже произошло с МШ. Корреляционные плеяды на этом уровне можно обозначить термином *плеяды первой категории*.

Мы можем проследить пути дальнейшего выпадения признаков из плеяды. Для этого нужно отбросить межплеядные связи, а из оставшихся чистоплеядных снова строить вариационные ряды как раньше. Количество вариант сокращается, поэтому неизбежно приходится сокращать объем классов. Эти кривые приведены на гр. 1В, 2В и 3В соответственно для обыкновенной, закаспийской и Миддендорфа полевок. Экстерьер кривых отличен у этих видов и в данном случае. У обыкновенной и Миддендорфа полевок кривую можно назвать бимодальной, но у закаспийской полевки она имеет совершенно особый вид (гр. 2В). Левые части этих кривых являются своеобразными областями межплеядных связей, а правые-плеядных связей. Эти типы плеяд мы называем *плеядами второй категории*. Плеядные уровни уже неравны у разных видов. Учитывая их значения, снова наносим остаю-



щиеся связи на кольцевые графики 7В, 8В, 9В соответственно для тех же видов полевок.

Вследствие неравенства плеядных уровней, прямо сравнивать корреляционную структуру здесь нельзя. Однако видно, как у обыкновенной полевки постепенно выпадают ДЗР и ШЗР, но ВЧ достаточно связана в плеяде. У двух других видов, наоборот, ДЗР и ШЗР более тесно связаны в плеяде, а ВЧ полностью выпадает и образует собственную плеяду единичной мощности. Так отличается обыкновенная полевка



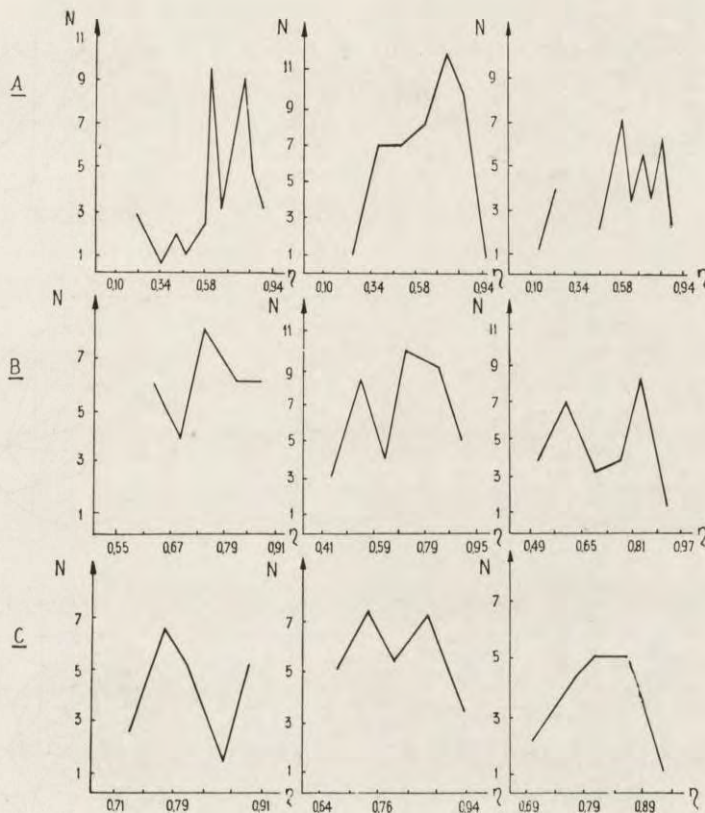
Графики 1, 2, 3. Вариационные ряды корреляционных отношений первого признака ко второму для определения корреляционных плеяд первой (А), второй (В) и третьей (С) категорий для признаков черепа обыкновенной (1), закаспийской (2) и Миддендорфа (3) полевок.

от близких к ней видов. Интересно узнать в третий раз, какие признаки в дальнейшем выпадают из плеяды.

Нужно снова повторить те операции, которые ранее совершались дважды для определения плеяд первой и второй категорий. Вариационные ряды корреляционных отношений для определения плеяд



третьей категории (гр. 1С, 2С, 3С) довольно своеобразны, и нельзя выбрать естественные значения плеядных уровней. Поэтому можно выбрать искусственные плеядные уровни обозначенные как  $m$  на этих графиках ( $\eta = 0,740$  для обыкновенной,  $\eta = 0,720$  для закаспийской и  $\eta = 0,830$  для полевки Миддендорфа). Соответствующие изображения связей третьей категории приведены на гр. 7С, 8С, 9С. Видим, что происходит дальнейшее сокращение количества связей.



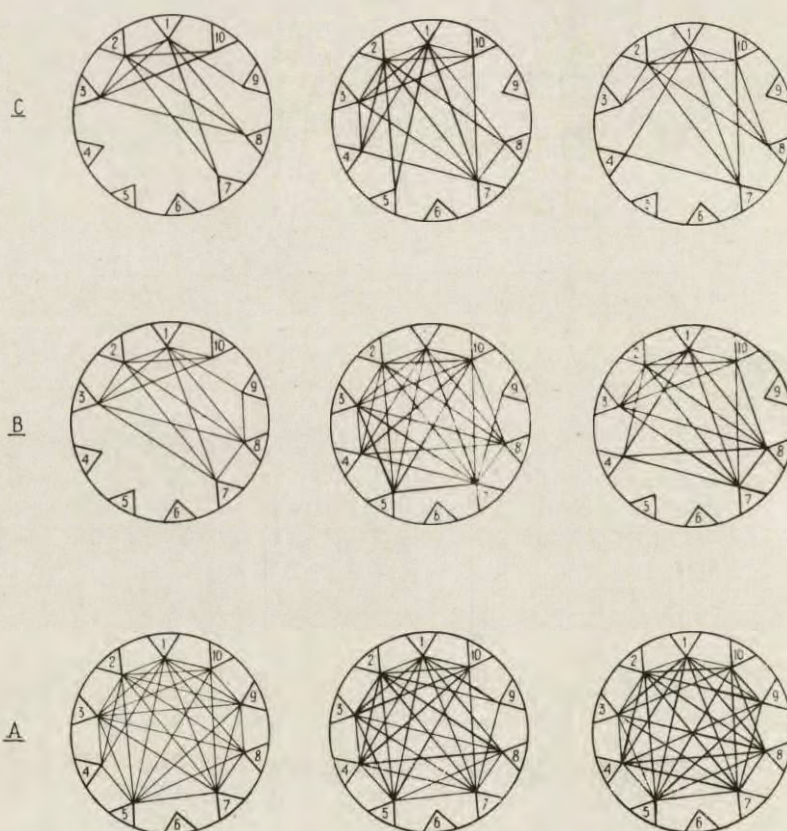
Графики 4, 5, 6. Вариационные ряды корреляционных отношений для определения плеяд первой (А), второй (В) и третьей категорий (С) для признаков черепа полевки-экономки (4), большой (5) и унградской (6) полевок.

У обыкновенной полевки продолжают ослабевать связи НК, СШ и ЗШ, но связи ВЧ еще достаточно прочны. У близких к ней видов ВЧ полностью выпала еще в плеядах второй категории, а у полевки Миддендорфа тогда же выпала ШЗР (признак 5). Помимо этих признаков, другие как во второй категории, так и сейчас тесно соединены в еди-



ной плеяде. Можно отметить так, что близкие к обыкновенной полевке виды отличаются более сильными связями одних и тех же признаков черепа.

В общем, по особенностям корреляционной структуры черепа эта группа видов имеет значительные отличия. Важно отметить большое сходство таковой у закаспийской и Миддендорфа полевок. У них полностью совпадают значения плеядных уровней первой категории,



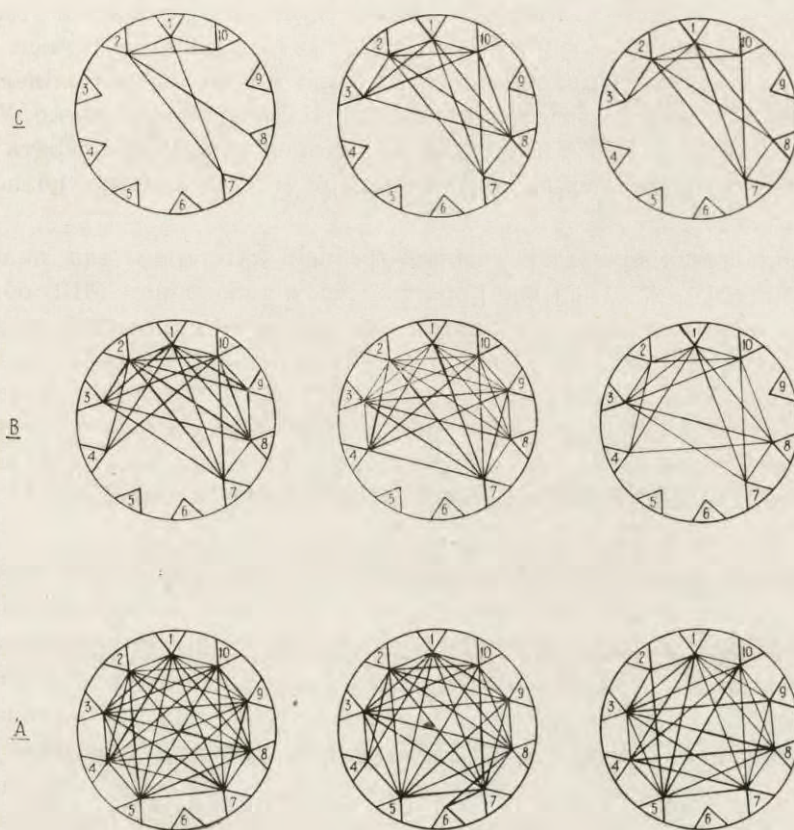
Графики 7, 8, 9. Характеристика объема и состава корреляционных плеяд первой (А), второй (В) и третьей (С) категорий на корреляционных кольцах для признаков черепа обыкновенной (7), закаспийской (8) и Миддендорфа (9) полевок.

а вариационные ряды плеяд первой категории резко правосторонне асимметричны. Это свидетельствует, вероятно, о сходстве некоторых особенностей плана морфологического строения черепа.

Полностью аналогичные процедуры и сравнения можно провести и с остальными 3 видами. На графиках 4 (А, В, С) приведены вариаци-

ционные ряды для определения плеяд первой, второй и третьей категорий для полевки-экономки, на гр. 5 (А, В, С) — то же самое для большой полевки и на гр. 6 (А, В, С) — для унградской полевки.

В плеядах первой категории замечаем ряд существенных отличий у этих видов. У полевки-экономки кривая связей снова едина, хотя явно разделяется на левую межплеядную и правую плеядную части. Такое же явление мы наблюдали выше, при анализе связей полевок



Графики 10, 11, 12. Характеристика объема и состава корреляционных плеяд первой (А), второй (В) и третьей (С) категорий на корреляционных кольцах для признаков полевки-экономки (10), большой (11) и унградской (12) полевок.

закаспийской и Миддендорфа. У экономки плеядная часть в свою очередь неоднородна и состоит из отдельных кривых. Последние можно считать плеядами более низкого ранга. У большой полевки все признаки соединены в единой мощной кривой. Все признаки здесь высококоррелированы и нет ранее наблюдавшейся автономности некоторых из них. Выделить естественный плеядный уровень нельзя.



Выгодно отличается от последней корреляционная структура черепа унгорской полевки (6А). Здесь снова представлены две отдельные кривые, как то имело место у обыкновенной полевки. Плядные уровни первой категории у этой группы видно не совпадают друг с другом и равны: для полевки-экономки  $\eta = 0,550$ , для унгорской —  $0,480$  и для большой искусственно выбираем также  $\eta = 0,480$ . В плядах второй категории они соответственно равны:  $\eta = 0,700$ ,  $\eta = 0,690$ ,  $\eta = 0,640$ . В плядах третьей категории соответственные значения таковы:  $\eta = 0,850$ ,  $\eta = 0,810$ ,  $\eta = 0,790$ . Интересно, что в плядах первой категории для большой полевки нельзя было прямо выбрать плядный уровень, но в плядах второй категории он определяется легко. У этой группы видно вообще в большинстве случаев удается выбирать естественные границы между плядными и межплядными областями связей.

На кольцевых графиках первой-третьей категории для полевки-экономки (10 — А, В, С) все признаки, за исключением МШ, объединены в пляде. Далее мы видим, как постепенно высвобождаются ШЗР, затем ДЗР, ВЧ и НК. Остается высококоррелированный комплекс признаков, состоящий из ОЧ, КВЧ, СШ, ЗШ и ДД. Таков же в общих чертах процесс выпадения признаков из пляды у унгорской и большой полевки. Однако, НК и в плядах третьей категории все же тесно связана с набором остающихся признаков (см. графики 11 — А, В, С и 12 — А, В, С).

Своеобразие корреляционных пляд у разных видов и их строение можно лучше представить при рассмотрении модели корреляционного цилиндра (Т е р е н т ь е в, 1960). Это мысленное представление имеет форму цилиндра. В основании его лежит корреляционное кольцо типа графиков 7—12. На окружности помещены те же признаки и они продолжают вверх, по стенкам цилиндра. Его высота градуирована  $r$  или  $\eta$ , поэтому, естественно, что не может быть больше 1,00. На дне цилиндра находятся все связи данной системы признаков (в нашем случае 45 $\eta$ ). По мере подъема вверх связи уменьшаются и в какой-то момент станут ясно видны пляды первой категории. Еще выше — мы увидим пляды второй и третьей категорий. На самой вершине при  $\eta = 1,00$  все признаки распадутся и создадут свои собственные единичные пляды. Наши кольцевые графики есть различные поперечные, а графики вариационных рядов (1—6) — продольные сечения корреляционных цилиндров. Плядные уровни отмечают на высоте цилиндра точки, вокруг которых происходят своеобразные «сгущения» и «разрежения» корреляционных связей в корреляционной системе признаков.



## 4. Темпы и характер роста признаков.

Исследование роста признаков позволяет получить дополнительные данные о видовых отличиях и о роли отдельных признаков. Очень удобна общеизвестная формула аллометрического роста:  $y = bx^a$  когда исследуется рост признака  $y$  относительно каких-либо общих размеров  $x$ . Особенно интересен экспонент  $a$ , выражающий скорость роста признака  $y$  (константа равновесия). Константа начального роста ( $b$ ) есть величина производная от средних значений обоих признаков, но она не имеет столь ясного биологического смысла.

Таблица 4.

Константы скорости аллометрического роста ( $a$ ) некоторых признаков черепа относительно его общей длины. Они являются средними для каждого вида.

Признак	<i>M. arvalis</i>		<i>M. transcaasicus</i>		<i>M. middendorffi</i>		
	КБЧ-ОЧ	104	0,961 ± 0,02	10	0,817 ± 0,096	26	0,977 ± 0,064
НК-ОЧ	104	1,283 ± 0,217	10	1,156 ± 0,322	26	1,333 ± 0,181	
МШ-ОЧ	104	0,140 ± 0,125	10	0,063 ± 0,370	26	0,427 ± 0,274	
СШ-ОЧ	104	1,277 ± 0,053	10	1,121 ± 0,289	26	0,990 ± 0,139	
ЗШ-ОЧ	104	0,885 ± 0,232	10	0,652 ± 0,149	26	0,577 ± 0,107	
ВЧ-ОЧ	96	0,288 ± 0,154	6	0,596 ± 0,125	26	0,298 ± 0,236	
		<i>M. oeconomus</i>		<i>M. fortis</i>		<i>M. ungurensis</i>	
КБЧ-ОЧ	111	0,924 ± 0,030	28	0,975 ± 0,003	27	0,825 ± 0,044	
НК-ОЧ	105	1,491 ± 0,069	28	1,021 ± 0,013	27	1,095 ± 0,055	
МШ-ОЧ	101	0,405 ± 0,113	28	0,454 ± 0,028	27	0,424 ± 0,206	
СШ-ОЧ	106	1,090 ± 0,254	28	0,917 ± 0,009	27	1,109 ± 0,107	
ЗШ-ОЧ	110	0,875 ± 0,091	28	0,869 ± 0,009	27	0,691 ± 0,104	
ВЧ-ОЧ	57	0,649 ± 0,251	28	0,585 ± 0,008	27	0,446 ± 0,111	

Из литературы (Frisk, 1961) ясно, что константы могут сильно отличаться у различных полов, рас, популяций, возрастных стадий, сезонных поколений и т. д. Однако, константы роста можно определить и для всего вида в целом, если необходимо выяснить, в чем заключаются отличия одних видов по определенным парам признаков от других, близких видов. Можно получать внутривидовые и общевидовые константы аллометрии (Freye, 1961). Ранее мы получали общевидовые параметры изменчивости и корреляции признаков для вида в целом. В данном разделе можно определить общевидовые константы аллометрии. Мы выбрали признаки КБЧ, НК, МШ, СШ, ЗШ и ВЧ и исследовали их рост относительно ОЧ. Данные по константам скорости роста приведены на таблице 4.



В ней представлены почти все известные типы аллометрии: энантиометрия ( $\alpha < 0$ , абсолютное уменьшение признака), отрицательная аллометрия ( $1 > \alpha > 0$ , относительное отставание роста частного признака от общего), тип роста, близкий к изометрии — равенству роста обоих признаков и положительная аллометрия ( $\alpha > 1$ , более быстрый рост частного признака). У обыкновенной полевки КБЧ, ЗШ и ВЧ имеют отрицательную аллометрию, МШ — энантиометрию, а НК и СШ — положительную аллометрию. У закаспийской полевки, как можно видеть из таблицы, сохраняются те же типы роста признаков, но он в основном менее энергичен. Дегенерация МШ меньше, а рост ВЧ более энергичный. У полевки Миддендорфа отрицательная аллометрия КБЧ и положительная — НК выражены сильнее, чем у обыкновенной по-

Таблица 5.

Предельные разности изменчивости признаков по коэффициентам вариации (левая часть) и констант скорости роста (правая часть) у всех 6 видов полевков одновременно. Так можно оценить таксономическую значимость признаков.

Признак	Разность, с% у 6 видов	Признак	Разность, $\Delta \alpha$ у 6 видов
ОЧ	1,77	КБЧ-ОЧ	0,160
КБЧ	2,36	НК-ОЧ	0,470
НК	3,15	МШ-ОЧ	0,901
ДЗР	2,22	СШ-ОЧ	0,360
ЩЗР	6,20	ЗШ-ОЧ	0,308
МШ	3,25	ВЧ-ОЧ	0,361
СШ	4,34		
ЗШ	3,90		
ВЧ	3,64		
ДД	3,07		

левки, однако степень энантиометрии МШ также больше. СШ имеет уже качественно иной рост только отрицательную аллометрию. Темпы роста ВЧ близки к такому обыкновенной полевки и значительно меньше, чем у закаспийской.

Рядом качественных особенностей обладают другие виды. КБЧ как и раньше имеет только отрицательную аллометрию. Рост НК имеет широкий диапазон — от высокой положительной аллометрии, свойственной полевке-экономке до ростовых процессов, близких к изо-

метрии (большая и унгорская полевки). Но МШ во всех случаях имеет только отрицательную аллометрию и значения таковой близки у этих 3 видов. Так по этой особенности две рассматриваемые группы видов разделяются довольно четко. Рост СШ почти одинаков у полевки-экономки и унгорской, но большая полевка качественно отлична от унгорской отрицательной аллометрией СШ. ЗШ и ВЧ всюду имеют отрицательную аллометрию различной степени, но это же было представлено и у других видов.

Константы роста, вероятно, как и другие рассмотренные биометрические показатели могут указывать на разную роль отдельных признаков. Действительно, выберем наибольшие и наименьшие значения констант скорости роста данного признака среди всех 6 видов (как мы делали раньше) и разности приведем в таблице 5, правая часть. Наименьшая разность межвидовых отличий роста характерна для КВЧ. По другим признакам разности значительно больше. Таким образом результаты аллометрического анализа вполне согласуются с данными, полученными при изучении величин изменчивости и связей этих признаков.

#### IV. ДИСКУССИЯ

В настоящем сообщении мы рассмотрели особенности признаков черепа некоторых очень близких видов палеарктических серых полевок. Их филогенетическая близость, повидимому, не предполагает наличия конвергенций и параллелизмов развития. Последнее более свойственно далеким видам. Биометрические методики, приведенные здесь, каждая по своему освещает своеобразие и роль отдельных признаков. Например, изменчивость признаков есть иное явление, чем их связи. Эти последние есть другое явление, чем рост признаков. Однако, полученные согласованные результаты указывают на значительную степень их связанности, которую можно предполагать и теоретически. Чем меньше связаны оба признака, тем больше степень их изменчивости. Чем сильнее растут признаки, тем сильнее корреляция между ними. Поэтому Цабонь-Рачинска (Caboń-Raszyńska, 1964) наблюдала высокие связи элементов черепа у молодых, то-есть быстро растущих особей зайца-русака. В наших данных МШ почти всегда образует собственную единичную плеяду в плеядах первой категории. В то же время мы видели, что изменчивость ее наибольшая среди прочих признаков (в общем) и межвидовые отличия по изменчивости МШ наибольшие. Таковы и результаты аллометрического анализа: наибольшие межвидовые отличия представлены именно по темпу роста МШ — ОЧ.



Общие закономерности изменчивости признаков черепа грызунов хорошо известны. Виноградов (1922) указывает, что наименее изменчивы мозговой череп и строение зубной системы. Висцеральный череп, напротив, весьма изменчив. Зубная система тоже довольно изменчива (Негге, 1964), если рассматривать ее отдельно. Примером могут послужить известные териологам вариации  $M^3$  у обыкновенной полевки. Изменчивость передних отделов черепа обычно объясняется морфо-функциональными преобразованиями их в ходе онтогенеза: грызущей деятельностью, прикреплением развивающейся жевательной мускулатуры, ростом признаков (Россолимо, 1959; Мазак, 1962; Воронцов, 1963; Кривошеев, 1963). В общем, однако, изменчивость признаков черепа мелких грызунов считается незначительной вследствие большой однородности его элементов. Например, Кокрум (Cockrum, 1954) приводит с<sup>9</sup>/<sub>10</sub> многих черепных признаков белоногой оленьей мыши, и наиболее изменчивой оказалась ДД (4,20). Наши данные, как видно из таблицы 2, более разнообразны, так как мы исследовали не отдельную популяцию (как Кокрум), но стремились получить общевидовые константы.

Весьма важными считаются исследования по аллометрическому росту млекопитающих, о чем свидетельствует значительное количество соответствующих работ. Вероятно, некоторые особенности роста генетически закреплены и представляется интересным их определить. В литературе освещаются теоретические аспекты аллометрии (Фреуе, 1961; Frick, 1961; Röhrs, 1961) и конкретные данные по морфологии и систематике млекопитающих. Среди последних можно отметить работы Барановой (1957; 1958), Фейдера и Симионеску, Feider & Simionescu, 1961), Кинга и Элефтериу (King & Eleftheriou, 1960), Хюкингауза (Hückinghaus, 1961) по системам внутренних органов и черепа различных систематических групп грызунов. Многие авторы отмечают большие изменения значений констант роста в зависимости от сбора материала и различных форм внутривидовой изменчивости. При определении констант нужно оговаривать те условия, при которых она получена. Однако, возможно и применение общевидовых констант тем способом, который мы показали выше. Сравнение роста одинаковых признаков у разных видов показывает те особенности, по которым виды отличаются друг от друга. Так, мы выше показали, что все 6 видов сходны по темпу роста КБЧ относительно ОЧ потому, что была представлена только отрицательная аллометрия. Тип роста МШ разделяет 2 группы. К одной относятся обыкновенная, закаспийская и полевка Миддендорфа (энантиметрия МШ), а ко второй — полевка-экономка, большая и унгорская полевки (отрицательная аллометрия МШ). Ко-



вечно, эти группы нельзя считать систематическими. Они вероятнее всего характеризуют некоторые черты плана строения черепа этих грызунов. Такие общие черты мы наблюдали и при анализе корреляционной структуры черепа полевок Миддендорфа и закаспийской.

Биометрическое исследование подтверждает и неравнозначность отдельных признаков. Морфологическая неравнозначность признаков общеизвестна — они отличаются по абсолютным размерам, изменчивости и по физической структуре. Здесь удобно остановиться на таксономической неравнозначности. Последняя состоит в том, что одни признаки более, другие менее важны в систематике. Об этом говорит М а й р, и др. (1956). Взятые нами признаки включали наиболее и наименее коррелированные, изменчивые и растущие. Т е р е н т ь е в (1959) считает наиболее коррелированные признаки, индикаторы, таксономически наиболее значимыми, а мы показали (К а н е п, 1964а), что особенности корреляционной структуры могут указывать на сходство или различия отдельных видов. Важная таксономическая значимость общих размеров черепа подтверждается тремя использованными биометрическими методиками и позволяет говорить о большой роли общих размеров в систематике млекопитающих.

Порядок выпадения признаков в корреляционных цилиндрах в некоторых случаях указывает на происхождение отдельных элементов. Например, у многих видов ДЗР и ШЗР выпадают в плеядах второй и третьей категорий. Значительно ослабевают также связи НК и, отчасти, ДД. Это легко понять, зная, что ДЗР и ШЗР отношения к собственно черепу не имеют, НК есть покровное окостенение (не так тесно связана с замещающими окостенениями), а ДД несет функции пищеварения. МШ — это особый признак, имеющий, видно, диагностическое значение. Например, при его помощи диагностируется подрод узкочерепных полевок (subgenus *Stenocranius*). Малая степень изменчивости общих размеров черепа млекопитающих указана на примере черепа человека (P e a r s o n & D a v i n, 1924) и теперь она подтверждается и на полевках. Остальные признаки, как видно из всех примененных методик, составляют иерархический ряд, порядок которого не удастся установить.

Наиболее заметны отличия близких видов по общим размерам черепа. Мы уже приводили данные для обыкновенной полевки в сравнении с закаспийской и отмечали высокие значения критериев существенности отличий по всем признакам. В общей сложности мы просмотрели 1800 черепов обыкновенной полевки, но встретили только 1 экз. с ОЧ = 28,5 мм. У закаспийской полевки взрослые особи имеют КБЧ, начиная с 28,0 мм. У этих 2 видов существует почти абсолютный хиатус в общих размерах черепа. Полевка Миддендорфа также зна-



чительно больше обыкновенной, хотя меньше закаспийской. Критерии существенности отличий также выражаются высокими цифрами. Остальные признаки коррелятивно связаны с общими размерами; они также больше у этих видов в сравнении с обыкновенной полевкой, хотя такие отличия более сглажены. Обыкновенная полевка отличается от этих близких к ней видов и по особенностям корреляционной и аллометрической структуры черепа. Мы ранее показали (Канеп, 1964б) различие в градиентах географической изменчивости признаков обыкновенной и закаспийской полевки. Башенина (1964) также считает, что размеры обыкновенной полевки с запада на восток скорее уменьшаются, а размеры закаспийской полевки не укладываются в этот градиент. Она считает, что крупные формы надвида *arvalis*, обитающие по краям настоящей *M. arvalis* (Pall.) есть отдельные виды. Экологические особенности закаспийской и обыкновенной полевки очень близки (Давыдов, 1962), что подтверждает их таксономическую близость.

Нет сомнения и в том, что полевка Миддендорфа есть самостоятельный вид, поскольку по экологии, цитологии (Tobias, 1956; Matthey & Zimmermann, 1961) и по некоторым морфологическим особенностям, рассмотренным здесь, она достаточно четко отличается от обыкновенной полевки. Маттэ и Циммерманн (1961) не считают, что она принадлежит группе видов, близких обыкновенной полевке, но связывают ее с *M. abbreviatus*, обитающей на островах Берингова моря. Однако Шварц (1963а) считает, что цитологические доказательства, приводимые последними авторами не является решающими вследствие возможной конвергенции. Совокупность данных, по его мнению, достаточна для того, чтобы выводить полевку Миддендорфа от степных видов типа *arvalis*.

Полевка-экономка по своим размерам находится примерно в таком же соотношении к унградской и большой полевкам, как обыкновенная к закаспийской. Действительно, из трех видов она самая мелкая. Достаточно четко отличаются между собой унградская и большая полевка. Эти отличия были видны при использовании всех трех биометрических методик. Едва ли правомерно эти морфологически столь отличные виды соединять в единый вид, как это предлагают сделать упоминавшиеся выше авторы.

В приведенной ранее таблице 3 наиболее сильные степени морфологических отличий по величинам признаков обнаруживаются именно между очень близкими видами. Таково положение при сравнении обыкновенной и закаспийской, унградской и большой полевки, полевки-экономки и большой. Отличия представлены по всем или по большинству признаков. В других парах статистические отличия гораздо мень-



ше. Создается мнение, что близкие виды между собой отличаются сильнее, чем более далекие, и в основном эти отличия представлены по общим размерам. Биологический смысл этого вполне понятен. Близкие виды часто обитают совместно, и такие морфологические отличия есть часть общего комплекса приспособлений, направленных на межвидовую изоляцию, уменьшение возможности встреч и межвидовой конкуренции. Это есть часть межвидовых отношений близких видов.

#### V. ВЫВОДЫ

1. В черепе исследованных видов серых полевок в общем наименее изменчивы общие размеры, затылочный отдел и, отчасти, признаки зубной системы. Большой степенью изменчивости обладают передние отделы и скуловая ширина, а наибольшей, в общем, межглазничная ширина.

2. Корреляционная структура черепа близких видов полевок имеет ряд значительных отличий. Виды могут отличаться по наличию или отсутствию системы дифференцированных плеяд, разному объему и границам начала плеяд, порядком выпадения признаков из плеяд при повышении уровня их связанности и по внешнему виду кривых коррелятивных связей. Сравнение корреляционной структуры черепа близких видов сводится к сравнению их корреляционных цилиндров.

3. Близкие виды отличаются по качественным особенностям роста признаков. Однотипность роста признака у всех 6 видов вместе представлена только для кондиллобазальной длины (отставание от роста общей длины). Остальные признаки характеризуются разнокачественностью роста, что указывает на фенотипический характер этих адаптаций.

4. Признаки черепа неравнозначны. Таксономически наиболее важны его общие размеры вследствие их наибольшей средней коррелированности с другими признаками и наименьшими межвидовыми отличиями по темпам роста и изменчивости признаков. Наибольшие межвидовые отличия и наименьшая коррелированность представлены для межглазничной ширины.

5. Наибольшие морфологические отличия «по количественной значимости» признаков обнаруживаются между парами очень близких видов (обыкновенная и закаспийская, полевка-экономка и большая, унгорская и большая полевки). Причины таких отличий нужно искать в их филогенетической близости и условиях жизни.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова Г. И., 1957: О применимости правила Аллена к мышевидным грызунам. Вестник ЛГУ. сер. Биол., 15, 3: 11—15.
2. Баранова Г. И., 1958: О географической изменчивости некоторых морфологических признаков мышевидных грызунов. Вестник ЛГУ, сер. Биол., 2, 9: 95—102.
3. Башенина Н. В., 1964: О внутривидовой дифференциации *Microtus arvalis* (Pallas, 1778), (*Mammalia, Rodentia*). Тезисы докл. Совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции: 10—11. БИУФАН СССР. Свердловск.
4. Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А. и Кузякин А. И., 1965: Определитель млекопитающих СССР. Просвещение: 323—326. Москва.



5. Виноградов Б. С., 1922: Процесс роста и возрастная изменчивость черепа *Arvicolidae*. Изв. Петрогр. ст. защ., растений, 3: 44—49.
6. Виноградов Б. С., 1933: Определитель грызунов СССР. изд. АН СССР. Ленинград.
7. Виноградов Б. С. и Громов И. М., 1952: Грызуны фауны СССР. изд. АН СССР: 1—269. Москва-Ленинград.
8. Воронцов Н. Н., 1963: О механизме жевательных движений у грызунов и эволюции челюстного аппарата у хомякообразных (*Cricetidae*). Тр. Моск. О-ва испыт. природы., Отдел Биол., 10: 75—104.
9. Гептнер В. Г. и Швецов Ю. Г., 1960: О видовом тождестве восточной (*Microtus fortis* В.) и унградской (*M. maximoviczii* Sch.) полевков. Изв. Н. И. Противочуми. Ин-та Сибири и Дальн. Вост., 23: 117—123.
10. Громов И. М., 1963: *Rodentia* — Грызуны (в кн. «Млекопитающие фауны СССР» под ред. И. И. Соколова) АН СССР, 1: 244—638. Москва - Ленинград.
11. Давыдов Г. С., 1962: К экологии закаспийской полевки *Microtus transcaspicus* Satunin, 1905 в Таджикистане. Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН СССР, 22: 49—57.
12. Канеп С. В., 1964а: Корреляционная и аллометрическая структура черепа некоторых полевков. Тезисы докл. Совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции: 55—56. ВИУФАН СССР, Свердловск.
13. Канеп С. В., 1964б: О межвидовой географической изменчивости обыкновенной (*Microtus arvalis*) и закаспийской (*Microtus transcaspicus*) полевков. Вестник ЛГУ., сер. Биол.: 174—177.
14. Кривошеев В. Г., 1963: Морфо-биологические особенности северосибирской полевки (*Microtus hyperboreus* Vinogr.). Зоол. Ж., 24, 5: 752—755.
15. Ларина Н. И., 1958: К вопросу о диагностике близких видов — лесной и желтогорлой мышей. Зоол. Ж., 37, 11: 1719—1732.
16. Леви Э. К., 1958: Некоторые данные о влиянии условий жизни на рост и развитие черепа обыкновенной полевки. Уч. зап. Киров. Пед. Ин-та, 14: 81—101.
17. Маир Э., Линсли Э. и Юзингер Р., 1956: Методы и принципы зоологической систематики: 140—150. Иностран. Литература. М.
18. Огнев С. И., 1950: Звери СССР и прилежащих стран., 7: 1—706. АН СССР, М-Л.
19. Плохинский Н. А., 1960: Биометрия: 36—50, 184—197. СО АН СССР. Новосибирск.
20. Россолимо О. Л., 1959: К вопросу о возрастной изменчивости нутрии (Возрастная изменчивость жевательной мускулатуры и морфо-функциональный анализ преобразований черепа в онтогенезе). Уч. зап. Моск. Гор. Пед. Ин-та им. Потемкина, 104: 3—74.
21. Терентьев П. В., 1959: Метод корреляционных плеяд. Вестник ЛГУ. сер. Биол., 9, 2: 137—141.
22. Терентьев П. В., 1960: Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. Сб. Применение мат. методов в биологии: 26—36. ЛГУ.
23. Шварц С. С., 1963а: Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. 1. Млекопитающие. Тр. ВИУ-ФАН СССР, 33: 109—113. Свердловск.
24. Шварц С. С., 1963б: Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. Зоол. Ж., 42, 3: 417—433.
25. Юл Д. Э. и Кендэл М. Д., 1960: Теория статистики. Госстатиздат. 14 изд.



26. C a b o Ń - R a c z y Ń s k a K., 1964: Correlations of skull measurements of *Lepus europaeus* Pallas, 1778. Acta theriol., 8, 13: 207—216.
27. C o c k r u m E. L., 1954: Non geographic variation in cranial measurements of wild-taken *Peromyscus leucopus noveboracensis*. J. Mammal., 35: 367—376.
28. D e h n e l A., 1949: Badania nad rodzajem *Sorex* L. Annls Univ. Mariae Curie-Sklodowska C 4, 2: 17—102. Lublin.
29. F e i d e r Z. & S i m i o n e s c u V., 1961: Cresterea relativa la soarecele de cimp. *Microtus arvalis levis* Miller, 1912. Studii si cercetari stiint. Acad. RPR Fil. Jasi. Biol. si stiinte agric., 12: 283—292.
30. F e l d s t e i n M. & H e r s h A., 1935: The calculation of relative growth constants. Am. Nat., 69, 725: 610—613.
31. F r e y e H. A., 1961: Probleme einer dynamischen Morphologie. Allometrie und Transposition als methodische Prinzipien zur Erfassung evolutionärer Umkonstruktionen. Wiss. Ztschr. Martin-Luther-Univ. Halle—Wittenberg. Math.-Naturwiss. Reihe, 10, 4: 755—762.
32. F r i c k H., 1961: Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur "neuen Systematik". Ztschr. Säugetierkde, 26, 3: 138—142.
33. H e r r e W., 1964: Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. Zool. Anz., 172, 6: 403—410.
34. H ü c k i n g h a u s F., 1961: Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der *Rodentia*. Ztschr. Säugetierkde, 26, 3: 142—146.
35. K i n g J. & E l e f t h e r i o u B., 1960: Differential growth in the skulls of two subspecies of deermice. Growth, 24, 2: 179—182.
36. M a t t h e y R. & Z i m m e r m a n n K., 1961: La position systematique de *Microtus middendorffi* Poliakov. Taxonomie et cytologie. Rev. suisse zool., 68, 3: 63—72.
37. M a z á k V., 1962: Wachstum und Entwicklung des Schädels von *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) (*Mammalia, Microtidae*) im Laufe des postnatalen Lebens. Vestn. Českoslov. spol. zool., 26, 3: 257—270.
38. P e a r s o n L. & D a v i s A., 1924: On the biometric constants of the human skull. Biometrika, 16: 3—4.
39. P u c e k Z., 1963: Seasonal changes in the braincase of some representatives of the genus *Sorex* from the Palearctic. J. Mammal., 44, 4: 523—536.
40. R ö h r s M., 1961: Allometrie und Systematik. Ztschr. Säugetierkde, 26, 3: 130—137.
41. T o b i a s P., 1956: Chromosomes, sex-cells and evolution in a mammal based mainly on studies of the reproductive glands of the gerbil and a new list of chromosome numbers of mammals. London.
42. W a s i l e w s k i W., 1956: Untersuchungen über die Veränderlichkeit des *Microtus oeconomus* Pall. in Białowieża-Nationalpark. Annls Univ. Mariae Curie-Sklodowska, C 9, 8: 355—386.

Received, 25 July, 1966.

S. V. Kanep,  
Department of Biometrics,  
Zhdanov State University,  
Leningrad, V-164. USSR.



S. V. KANEP

BIOMETRYCZNE BADANIA CECH CZASZKI NIEKTÓRYCH BLISKICH  
GATUNKÓW NORNIKÓW FAUNY ZSRR

## Streszczenie

Badano ilościowe współzależności 10 taksonomicznych cech czaszki dorosłych nor-  
ników: *M. arvalis* (Pallas, 1779), *M. transcasicus* Satunin, 1905, *M. middendorffi*  
Poliakov, 1881, *M. oconomus* (Pallas, 1776), *M. fortis* Buechner, 1889 i *M.*  
*ungurensis* Kastschenko, 1913. Analizowano współczynniki zmienności, kore-  
lacje (metoda plejad korelacyjnych Terentiewa) i wzrost allometryczny cech wzglę-  
dem długości całkowitej.

Ogólne wymiary czaszki, okolica potyliczna i długość szeregu zębowego są naj-  
mniej zmienne. Bardziej zmienna jest część rostralna i szerokość jarzmowa, a w ogóle  
największą zmienność wykazuje szerokość międzyoczodołowa.

U gatunków pokrewnych korelacyjna struktura czaszki posiada wiele odrębności.  
Poszczególne gatunki mogą się różnić obecnością lub brakiem określonych plejad,  
różną obojętnością i przedziałami początku plejad, kolejnością wypadanych cech  
z plejady przy podwyższaniu poziomu współzależności cech i różnym charakterem  
krzywych związków korelacyjnych. Porównanie korelacyjnej struktury czaszki nor-  
ników sprowadza się więc do porównania cylindrów korelacyjnych Terentiewa  
(Ryc. 1—9).

Bliskie gatunki różnią się właściwościami wzrostu wymiarów. Jeden typ wzrostu  
wspólny dla wszystkich 6 gatunków, stwierdzono tylko w przypadku Cb. Pozostałe  
wskaźniki są zróżnicowane, co wskazuje na fenotypowy charakter tych adaptacji.

Cechy kraniometryczne nie są jednoznaczne. Taksonomicznie najważniejsza jest  
długość ogólna czaszki, jako że wykazuje ona największy stopień skorelowania  
z innymi cechami oraz najmniejsze zróżnicowania tempa wzrostu i zmienności u po-  
szczególnych gatunków. Największe różnice i najmniejszy stopień skorelowania wy-  
kazuje szerokość międzyoczodołowa.

Największe różnice morfologiczne (w sensie ilościowym) istnieją między parami  
bardzo bliskich gatunków. Przyczyn tego rodzaju różnic należy doszukiwać się  
w filogenetycznym pokrewieństwie tych gatunków i w warunkach ich bytowania.