

вая рецепция не утрачена, как это считалось ранее, а лишь частично ограничена.

Морфо-функциональные преобразования органов ротовой полости исследованных дельфинов в основном обусловлены воздействием двух групп внешних факторов — пищевых и гидродинамических, связанных с высокой скоростью передвижения дельфинов в водной среде.

#### SUMMARY

The paper deals with data on anatomy and histology of the mouth cavity walls (lips, cheeks palate, bottom), teeth and tongue of *Tursiops truncatus*, M. Peculiarities of their structure related to the properties of these organs functioning are stated. Absence of a chewing function caused disappearance of lips muscles, involution of the cheek muscle and also affected the structure and arrangement of teeth and tongue structure. Morphofunctional transformations of the mouth cavity organs in dolphins under study resulted in general from food and hydrodynamic factors.

- Вронский А. А., Гилевич С. А. Мускулатура ротоглотки и языка дельфиновых.— Вестн. зоол., 1978, № 1, с. 88—90.
- Соколов В. Е., Волкова О. В. Строение языка дельфинов.— В кн.: Морфология и экология морских млекопитающих.— М., 1971, с. 28—31.
- Суховская Л. И. The morphology of the taste organs in dolphins.— Invest. of cetacea, 1972, 4, p. 201—204.
- Яблоков А. В. К морфологии пищеварительного тракта зубатых китообразных.— Зоол. журн., 1958, 37, вып. 4, с. 601—611.
- Sonntag C. The comparison of the tongues of the Mammalia. VII. Cetacea.— Proc. Zool. Soc.— London, 1922, p. 639—657.
- Ridgway S. H. Mammals of the sea.— Biology and Medicine.— Springfield, III, USA: Chas. I. Thomas Publisher, 1972.— 418 p.
- Watson M., Young A. H. The anatomy of the Northern beluga (*Delphinapterus leucus* P.) compared with that of other whales.— Trans Roy. Soc., Edinburg, 1880, 29, p. 393—454.
- Weber M. Die Säugetiere.— Jena: Fisher, 1904.— 886 p.

Институт зоологии  
АН УССР

Поступила в редакцию  
11.II 1980 г.

УДК 599.591.2

А. И. Николаева

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОТНОСИТЕЛЬНЫХ РАЗМЕРОВ КОСТЕЙ ЧЕРЕПА И КОНЕЧНОСТЕЙ У ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ (*ARVICOLA TERRESTRIS*) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Внутривидовая изменчивость водяной полевки широко освещена в литературе (Огнев, 1950; Ищенко, 1967; Пантелеев, 1968; Терехина, 1973; Пузанский, 1976; Громов, Поляков, 1977 и др.). В условиях Западной Сибири этот вид представлен тремя морфотипами (длиннопалые, широкопалые и узкопалые), отличающимися по строению черепа и костей плечевого и тазового поясов (Николаева, 1977, 1981). Данное исследование посвящено анализу относительного роста черепа и костей конечностей у указанных внутривидовых групп. Полученные материалы способствуют углубленному пониманию механизмов поддержания полиморфизма в популяциях.

Исследовано пять популяций: подтаежная и лесостепная в Барабинской низменности (Северный, Кыштовский, Каргатский р-ны Новосибирской обл., 1972—1973 и 1976—1978 гг.), иргышская пойменная (Качирский р-н Павлодарской обл., 1971—1972 гг.), озерно-займищная (Карасукский р-н Новосибирской обл., 1971—1972 гг.),

озерно-боровая (Троицкий р-н Алтайского края, 1974 г.). Измерены наиболее длинные части (Марвин, 1970) костей 920 особей водяной полевки: лопаточной (scapula), плечевой (humerus), локтевой (ulna), тазовой (pelvis), бедренной (femur), большеберцовой (tibia), нижней челюсти (mandibula), а также наибольшая длина черепа. Статистическую обработку материала проводили по Г. Ф. Лакину (1973).

**Результаты исследования.** При анализе полученных данных (табл. 1 и 2) установлено, что в младших возрастных группах отклонения от средних индексов длины костей в несколько раз превышают таковые в старших. У самцов значительная вариация многих признаков начинает исчезать уже в средней возрастной группе, тогда как у самок она увеличивается. Различия в величине отклонений между морфотипами очевидны и по-своему проявляются для разных признаков. Например, в длине черепа наибольшее отклонение отмечено у самцов длиннопалого (группы juvenis и subadultus), мандибулы — узкопалого (juvenis) морфотипа, локтевой кости — широкопалого (adultus), бедренной — длиннопалого и узкопалого (adultus), большеберцовой — длиннопалого морфотипа (adultus). Значительные отклонения некоторых признаков для adultus объясняются адаптивной изменчивостью признака, тогда как у молодых — неравномерным ростом (аллометрийей). Изменение относительных размеров черепа в связи с изменением длины тела четко выявляется на материалах по отдельным популяциям, когда полевок отлавливали в одно и то же время, в одних и тех же болотах и озерах (рис. 1).

В большинстве случаев внутри вида выявляется общая закономерность связи размеров органов с изменениями длины тела, даже у популяций, отличающихся размерами тела (Шварц, 1960; Шварц и др., 1966 и др.). В лесостепной и подтаежной популяциях (рис. 1) Барабы, характеризующихся в момент исследования различной численностью (массовое размножение и депрессия), наблюдается сравнительно плавное снижение показателей индексов у всех трех морфотипов. У особей с длиной тела 160 мм появляются наиболее резкие отклонения кривых, направленность которых у отдельных морфотипов различна.

Многочисленными исследованиями установлено, что медленно растущие грызуны характеризуются большей относительной длиной черепа, а быстро растущие — меньшей (Шварц и др., 1968; Шварц, 1969, 1977). Опираясь на это положение, отмечаем, что при длине тела полевок 130—150 мм (рис. 1) быстро растущими оказались самцы широкопалого морфотипа, за исключением самок подтаежной популяции, у которых эта закономерность выражена нечетко. Оба пола узкопалого морфотипа в лесостепной популяции можно считать медленно растущими. В подтаежной популяции медленно растут длиннопалые особи. У самцов с длиной тела 160 мм и более в обеих популяциях у широкопалого морфотипа произошло замедление, а у узкопалого — ускорение скорости роста. У самок же этих морфотипов закономерности роста остались прежними, только в лесостепной популяции среди медленно растущих оказались особи длиннопалого морфотипа.

Наиболее ярко выражены колебания индексов длины костей конечностей. Это связано с тем, что у всех видов грызунов в постнатальный период рост черепа замедлен, а конечности растут интенсивнее (Бровар, 1960). На рис. 2 представлена кривая относительного роста бедренной кости. Самые низкие индексы длины бедра на протяжении почти всей жизни имеют узкопалые водяные полевки. Самцы и самки широкопалого морфотипа характеризуются довольно высокими индексами длины бедра. По соотношению роста тела и черепа этот морфотип относится к быстро растущей форме.

Таблица 1. Изменение относительной длины костей черепа и конечностей у самцов водяной полевки различных морфотипов по возрастным группам ( $m$ ,  $\sigma$ ,  $C_v = 1 \cdot 10^{-3}$ )

Кость	Возрастная группа									
	juvenis, n=50			subadultus, n=214			adultus, n=258			
	M±m	$\sigma$	C.v	M±m	$\sigma$	C.v	M±m	$\sigma$	C.v	
Череп	1	0,262±0,070	0,441	16,831	0,237±2,80	0,268	11,308	0,218±2,336	0,055	2,523
	2	0,257±3,464	0,168	6,537	0,241±1,626	0,058	2,407	0,220±0,666	0,018	0,818
	3	0,264±3,0	0,126	4,773	0,239±1,52	0,06	2,510	0,220±1,686	0,045	2,045
Мандибула	1	0,157±3,742	0,182	11,592	0,146±2,357	0,07	4,795	0,135±2,659	0,074	5,481
	2	0,161±2,828	0,152	9,441	0,152±1,732	0,079	5,197	0,136±0,804	0,028	2,059
	3	0,167±4,0	0,224	13,413	0,152±1,488	0,065	4,276	0,138±2,036	0,071	5,145
Лопаточная	1	0,118±3,606	0,156	13,220	0,115±1,149	0,137	11,913	0,120±2,294	0,061	5,083
	2	0,116±2,646	0,126	10,862	0,119±2,349	0,091	7,647	0,125±1,609	0,088	7,040
	3	0,127±3,742	0,224	17,638	0,123±1,882	0,180	14,634	0,124±2,260	0,084	6,774
Плечевая	1	0,134±2,828	0,104	7,761	0,124±1,471	0,034	2,742	0,128±2,202	0,045	3,516
	2	0,132±2,236	0,095	7,197	0,129±1,550	0,035	2,713	0,126±0,804	0,028	2,222
	3	0,141±2,236	0,080	5,674	0,129±1,276	0,047	3,643	0,127±1,483	0,034	2,677
Локтевая	1	0,157±4,583	0,231	14,713	0,153±2,614	0,095	6,209	0,145±2,402	0,064	4,414
	2	0,162±2,828	0,144	8,889	0,156±1,971	0,075	4,808	0,153±1,865	0,128	8,101
	3	0,172±2,828	0,128	7,442	0,154±1,883	0,090	5,844	0,205±2,902	0,055	3,595
Тазовая	1	0,213±2,449	0,084	3,944	0,197±2,138	0,558	2,944	0,207±2,477	0,075	3,659
	2	0,203±3,606	0,208	10,246	0,205±2,824	0,092	4,488	0,207±2,477	0,078	3,768
	3	0,214±3,873	0,240	11,215	0,200±2,06	0,085	4,250	0,206±3,194	0,133	6,456
Бедренная	1	0,164±3,464	0,168	10,244	0,145±2,861	0,105	7,241	0,156±2,574	0,223	14,295
	2	0,150±2,828	0,152	10,133	0,147±2,439	0,104	7,075	0,158±1,333	0,063	3,987
	3	0,160±3,317	0,176	11,000	0,146±1,821	0,092	6,301	0,149±2,987	0,148	9,933
Большеберцовая	1	0,193±2,828	0,104	5,389	0,181±2,265	0,073	4,033	0,176±3,115	0,118	6,705
	2	0,175±3,742	0,266	15,200	0,185±2,897	0,135	7,297	0,181±0,910	0,036	1,989
	3	0,195±4,123	0,286	14,667	0,176±1,794	0,093	5,284	0,183±2,357	0,094	5,137

Примечание: В табл. 1 и 2 juvenis — особи с длиной тела до 137 мм, subadultus — от 138 до 167 мм, adultus — свыше 167 мм; 1 — длиннопале; 2 — широкопале; 3 — узкопале;  $1 \cdot 10^{-3}$  — общий множитель для перечисленных показателей.

Т а б л и ц а 2. Изменение относительной длины костей черепа и конечностей у самок водяной полевки различных морфотипов по возрастным группам ( $m, \sigma, C_v = 1 \cdot 10^{-3}$ )

Кость	juvenis, n=63			subadultus, n=178			adultus, n=163			
	M±m	σ	C v	M±m	σ	C v	M±m	σ	C v	
Череп	1	0,248±3,742	0,070	2,823	0,236±2,488	0,060	2,542	0,216±1,747	0,047	2,175
	2.	0,255±2,00	0,104	4,078	0,236±2,382	0,087	3,686	0,215±1,971	0,053	2,465
	3	0,262±2,447	0,047	1,794	0,237±2,398	0,098	4,135	0,218±1,138	0,023	1,055
Мандибула	1	0,156±2,00	0,024	1,539	0,149±2,112	0,052	3,490	0,141±2,826	0,129	9,149
	2	0,161±1,732	0,096	5,963	0,147±2,048	0,085	5,782	0,136±1,900	0,054	3,971
	3	0,160±4,323	0,160	10,000	0,151±2,276	0,097	6,424	0,135±1,732	0,059	4,370
Лопаточная	1	0,113±3,317	0,066	5,841	0,121±4,063	0,154	12,727	0,122±1,991	0,061	5,000
	2	0,116±2,236	0,155	13,362	0,115±2,299	0,134	11,652	0,125±2,154	0,079	6,320
	3	0,120±3,915	0,163	13,583	0,122±3,294	0,192	15,738	0,121±1,962	0,069	5,702
Плечевая	1	0,130±3,606	0,078	6,000	0,129±2,021	0,043	3,333	0,127±1,550	0,036	2,835
	2	0,129±1,414	0,062	4,806	0,128±1,621	0,058	4,531	0,126±2,244	0,082	6,508
	3	0,137±2,118	0,060	4,380	0,128±2,748	0,145	11,328	0,125±1,550	0,044	3,520
Локтевая	1	0,152±6,164	0,190	12,500	0,151±2,895	0,080	5,298	0,146±1,621	0,031	2,123
	2	0,158±1,732	0,087	5,506	0,151±2,333	0,097	6,424	0,149±2,354	0,086	5,772
	3	0,158±2,72	0,084	5,316	0,152±2,535	0,337	22,171	0,149±1,276	0,027	1,812
Тазовая	1	0,194±7,483	0,280	14,433	0,203±4,181	0,245	12,069	0,206±3,072	0,128	6,214
	2	0,205±2,449	0,156	7,609	0,201±2,614	0,131	6,517	0,208±2,992	0,090	4,327
	3	0,210±3,224	0,167	7,952	0,205±4,379	0,288	14,049	0,207±2,722	0,314	16,473
Бедренная	1	0,141±4,000	0,096	6,809	0,146±3,350	0,130	8,904	0,148±2,140	0,065	4,392
	2	0,147±1,732	0,096	6,531	0,143±2,517	0,143	10,000	0,154±1,794	0,053	3,442
	3	0,148±4,097	0,126	8,514	0,148±5,043	0,319	21,554	0,151±1,930	0,068	4,503
Большеберцовая	1	0,186±7,874	0,372	20,000	0,176±3,598	0,142	8,068	0,176±1,747	0,051	2,838
	2	0,182±2,000	0,124	6,813	0,177±2,607	0,135	7,627	0,180±2,054	0,092	5,111
	3	0,185±2,224	0,067	3,622	0,177±3,410	0,225	12,712	0,178±1,550	0,042	2,360

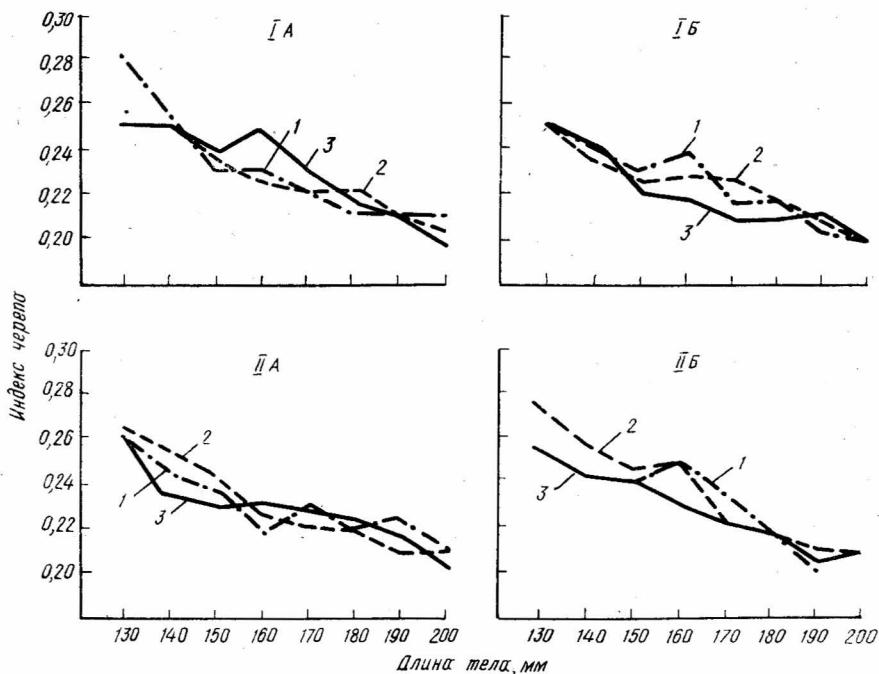


Рис. 1. Зависимость относительной длины черепа от длины тела у морфотипов водяной полевки:

I — подтаежной популяции; II — лесостепной популяции; А — самцы, Б — самки; 1 — длиннопалый; 2 — узкопалый; 3 — широкопалый морфотип.

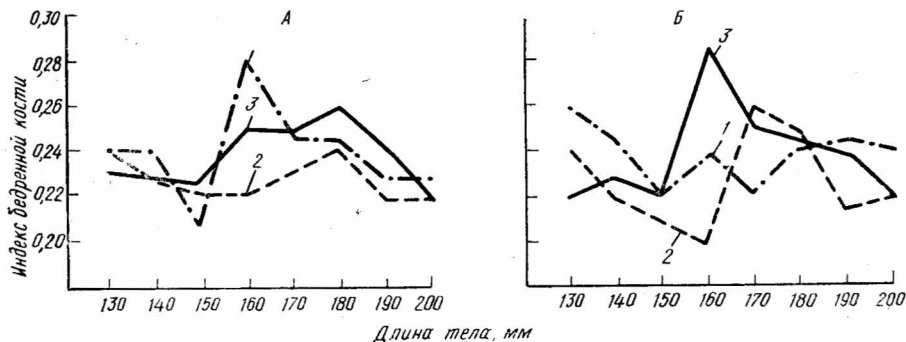


Рис. 2. Зависимость относительной длины бедренной кости от длины тела у морфотипов водяной полевки:

А — самцы; Б — самки; 1 — длиннопалый; 2 — узкопалый; 3 — широкопалый морфотип.

Для молодых водяных полевок характерна сезонная изменчивость в скорости роста (Терехина, 1973). С наибольшей скоростью растут зверьки первой весенней генерации. Сезонные особенности относительного роста скелета у различных морфотипов представлены на рис. 3, где отображены индексы длины бедренной кости у зверьков с размерами тела 150 мм, выловленных летом 1977 г. Молодые широкопалые самки интенсивно растут в начале лета, в июле темп роста снижается, а самцы растут относительно равномерно все лето. Самцы и самки узкопалых полевок в противоположность широкопалым растут интенсивно в июле. Кривая относительного роста самок-сеголеток длиннопалого морфотипа

в первой половине лета такая же, как у узкопалых, но не снижается к осеннему периоду. У самцов данной группы в июне и июле показатели индексов несколько снижены, в конце лета повышаются. Только у широкопалых водяных полевков (особенно самок) сезонные особенности относительного роста скелета сеголеток соответствуют общей закономерности быстрого роста весенних генераций, присущей очень многим видам полевков (Покровский, 1967; Шварц, 1969 и др.). В популяциях Западной

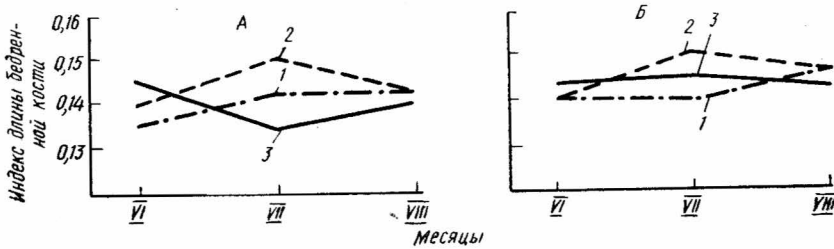


Рис. 3. Сезонные изменения относительной длины бедренной кости у особей с длиной тела 150 мм:

А — самки; Б — самцы; 1 — длиннопалый; 2 — узкопалый; 3 — широкопалый морфотип.

Сибири преобладают широкопалые водяные полевки ( $44 \pm 6,5\%$ ). В пойме р. Иртыш доля этого морфотипа достигает 48%. Среднепопуляционные показатели сезонного роста, полученные по выборке из данного ландшафта (Терехина, 1973) отражают ритмичность роста доминирующего широкопалого морфотипа.

В. Г. Ищенко (1967) предполагает, что на изменчивость аллометрических зависимостей в осенний период оказывает влияние интенсивность размножения водяных полевков летом. Действительно, половая зрелость тормозит рост (Калабухов, 1951). Вынашивание детенышей требует от самки огромных затрат энергии. В табл. 3 представлены индексы длины лопаточной и бедренной костей у самок в различном генеративном состоянии, отловленных в течение июня и июля. У всех трех морфотипов молодые самки, родившие детенышей или беременные, имеют достоверно большие индексы лопаточной и бедренной костей (минимальное Тф—2,7 при  $P=0,05$ ), по сравнению с яловыми. По некоторым показателям (индекс лопатки у длиннопалых и широкопалых) эти различия остаются достоверными и у взрослых самок.

В мае — июне 1977 г. 91,6% общего количества молодых самок широкопалого морфотипа были с эмбрионами, а длиннопалого — 44%. Ни одна из узкопалых молодых самок не была беременна. В июле — все молодые длиннопалые и широкопалые самки были яловыми, 28,5% узкопалых самок были с эмбрионами. В августе в связи с засухой все сеголетки не размножались.

Таким образом, изменчивость относительных размеров черепа и конечностей у водяной полевки в течение сезона объясняется различной скоростью полового созревания и несовпадением сроков размножения у самок различных морфотипов. Ювениальное размножение отмечается чаще у узкопалых самок. Среди самок с размерами тела 125—135 мм и весом 50—70 г размножались только самки узкопалого морфотипа во всех обследованных нами популяциях с 1971 по 1978 гг. В 1973 г. медленнее растущие узкопалые самки (рис. 1) были единственными из сеголеток, участвующими в размножении.

Таблица 3. Индексы длины (М) лопаточной и бедренной костей у самок водяной полевки в зависимости от их генеративного состояния (июнь, июль)

Генеративное состояние самки	Длиннопалые				Широкопалые				Узкопалые			
	п	M±m	σ	п	M±m	σ	п	M±m	σ	п	M±m	σ
Сеголетки												
Яловая 1*	21	0,114±0,0013	0,0060	36	0,114±0,0017	0,0102	35	0,116±0,0014	0,0083			
2	20	0,144±0,0021	0,0094	34	0,143±0,0010	0,0058	34	0,144±0,0017	0,0099			
С темными пятнами 1	9	0,129±0,0035	0,0105	18	0,126±0,003	0,0127	12	0,126±0,0026	0,0090			
2	9	0,153±0,0057	0,0171	17	0,152±0,0039	0,0161	12	0,153±0,0018	0,0062			
С эмбрионами 1	5	0,126±0,0024	0,0054	15	0,122±0,0017	0,0066	16	0,130±0,0026	0,0104			
2	6	0,150±0,0026	0,0064	15	0,147±0,0027	0,0105	18	0,160±0,0023	0,0098			
Взрослые												
Яловая 1	2	0,110±0	0,0049	1	0,110±0	0,0053	3	0,120±0	0,0116			
2	2	0,145±0,0035	0,0049	1	0,140±0	0,0037	4	0,140±0,0058	0,0085			
С темными пятнами 1	8	0,125±0,0019	0,0054	7	0,124±0,0020	0,0053	15	0,125±0,0022	0,0074			
2	8	0,141±0,0035	0,0099	7	0,151±0,0014	0,0037	15	0,150±0,0019	0,0070			
С эмбрионами 1	18	0,122±0,0029	0,0123	11	0,124±0,0031	0,0103	19	0,124±0,0016	0,0083			
2	16	0,153±0,0021	0,0084	10	0,153±0,0021	0,0066	19	0,152±0,0019	0,0083			

\* 1 — лопаточная кость, 2 — бедренная кость.

Анализ динамики относительной величины костных частей черепа и конечностей у морфотипов водяной полевки в связи с увеличением длины тела по сезонам показывает еще один аспект внутривидовой изменчивости данного вида. Сроки полового созревания и размножения различны у всех трех морфотипов. Имеется отрицательная связь между интенсивностью размножения и ростом тела водяных полевок. На этом основываются различия кривых относительного роста морфотипов. Дифференциация сроков размножения одновременно служит изолирующим механизмом, уменьшающим вероятность скрещивания между морфотипами и, в какой-то мере, способствует стабилизации полиморфизма в популяциях.

## SUMMARY

Studies in the relation of a relative length of extremities and skull bones (920 samples) to the body length of long-, broad- and narrow-fingered *Arvicola terrestris* L. from 5 populations of Western Siberia resulted in establishing that curves of their relative growth do not coincide. Difference in the rate of sex maturation and in periods of reproduction in females of certain morphotypes is supposed to be a reason of this phenomenon.

- Бровар В. Я. Сила тяжести и морфология животных.— М., 1960.— 270 с.
- Ищенко В. Г. Внутривидовая изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки.— Тр. Москов. о-ва испытателей природы, 1967, 25, с. 91—97.
- Калабухов И. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных.— М.: Сов. наука, 1951.— 125 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия.— М.: Высшая школа, 1973.— 343 с.
- Марвин М. Я. Строение скелета мышевидных грызунов Среднего Урала.— Уч. зап./Уральск. ун-т, 1970, сер. биол., вып. 7, № 108, с. 501.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных.— М.: Наука, 1976.— 261 с.
- Николаева А. И. Морфологическая изменчивость водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) и внутривидовый полиморфизм.— В кн.: Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте: Тез. докл.— Фрунзе, 1977, с. 137—138.
- Николаева А. И. Адаптивный полиморфизм конечностей и черепа водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на примере популяции юга Западной Сибири.— Экология, 1981, № 1, с. 61—68.
- Покровский А. В. Скорость роста молодняка полевок в зависимости от времени рождения.— Тр. Москов. о-ва испытателей природы, 1967, 25, с. 85—86.
- Терехина А. Н. Исследования популяционной изменчивости водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1973.— 25 с.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 4, с. 113—177.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость и видообразование, эволюционный и генетический аспект проблемы. Успехи современной териологии.— М., 1967, с. 279—289.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Тр. ин-та экологии растений и животных, 1969, вып. 65, с. 175.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.— Тр. УФАН, 1966, вып. 58, с. 368.

Институт химизации  
СО ВАСХНИЛ

Поступила в редакцию  
4.III 1980 г.