ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК, 2017, том 474, № 2, с. 255–258

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 574.3+599.742.17+591.471.4+575.2

ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРОВ ЧЕРЕПА ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ

© 2017 г. А. М. Госьков*, академик РАН В. Н. Большаков, Н. С. Корытин

Поступило 21.10.2016 г.

Определили пределы хронографической изменчивости средних размеров черепа обыкновенной лисицы из компактного региона на Среднем Урале за 30-летний период (собранные авторами материалы) и сравнили полученные результаты с литературными данными о географической изменчивости вида на обширной территории ареала. Изменения средних размеров черепа во времени в значительной мере перекрывали диапазон географической изменчивости. В связи с этим возникает проблема поиска факторов, определяющих морфологическое разнообразие.

DOI: 10.7868/S0869565217140250

Обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) занимает обширный ареал, один из самых больших среди млекопитающих, что явно свидетельствует о высоких адаптивных возможностях вида. Кроме того, лисица легко приспосабливается к антропогенной трансформации местообитаний, в том числе занимает, казалось бы, совершенно неподходящие “биотопы” – крупные урбанистические комплексы и прилегающие лесопарковые зоны. Лисица – вид со сложной внутривидовой структурой. Согласно [1, 2], выделяют 16 подвидов на большей части территории Евразии и до 17 подвидов – на территории бывшего СССР. С другой стороны, лисице свойственна поликлинальная изменчивость размеров черепа [3]. Размеры животных и окрас были и остаются в настоящее время одними из важных признаков выделения подвидов.

Непрерывная клинальная изменчивость размеров тела животных затрудняет выделение дискретных подвидов. Обсуждение этой проблемы в литературе привело авторов работы [4] к заключению, что клинальная изменчивость по одним признакам не мешает выделять подвиды по совокупности признаков. В отношении лисицы второй важный систематический признак – окрас шкуры – также не имеет строго дискретного распределения, по крайней мере, в лесной, лесостепной и отчасти степной зонах. В пределах одного подвида могут встречаться разные по окрасу животные, а для типичного окраса подвида характерна лишь несколько более высокая частота.

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, Екатеринбург
**E-mail: alexander_goskov@mail.ru; goskov_am@ipae.uran.ru*

Лисице свойственна, как и многим другим видам, хронографическая изменчивость признаков. Изучению соотношения закономерностей изменчивости морфологических признаков во времени и в пространстве уделяется определённое внимание рядом авторов. Например, А. Г. Васильевым [5] на неметрических признаках черепа рыжей полёвки показано, что размах внутрипопуляционной хронографической изменчивости на порядок меньше географической изменчивости популяций. Такое соотношение подтверждает пространственную изоляцию популяций и является фундаментальной основой для реализации микроэволюционных преобразований.

Определённый интерес представляет выраженность соотношения хронографической и географической изменчивости метрических признаков, что и было сделано нами на примере обыкновенной лисицы.

Цель работы – на основе собственных материалов и литературных данных проанализировать соотношение хронографической и географической изменчивости размеров черепа лисицы.

Для анализа были привлечены черепа лисиц, хранящиеся в музее ИЭРиЖ УрО РАН (коллекторы В. Н. Павлинин, Н. С. Корытин, Ю. М. Малафеев). Использовали черепа, собранные в период 1960–1990 гг. из нескольких смежных районов юго-восточной части Свердловской обл. и прилегающего к ним Катайского р-на Курганской обл., входящих в подзону южной тайги, подзону сосново-берёзовых предлесостепных лесов и лесостепную северную зону – относительно компактной территории по сравнению с попавшей в анализ частью ареала. Диапазон широты исследуемой

Рис. 1. Карта-схема изменчивости средних размеров черепа самцов обыкновенной лисицы. *1* – литературные данные, не попавшие в диапазон хронографической изменчивости, *2* – значения, вошедшие в диапазон хронографической изменчивости, *3* – значения, превышающие максимальные значения диапазона, *4* – исследуемый регион.

территории составил менее 2° (56,2°–57,8° с.ш.), долготы – 4,3° (59,3°–69,9° в.д.). Для каждого животного был известен пол, сезон и место добычи. Возраст животных определяли по слоистым структурам цемента клыка. Анализировали изменения кондилобазальной длины черепа (КБЗ) у взрослых лисиц (всего 260 экземпляров). Размах ежегодных колебаний средней величины КБЗ сопоставили с литературными сведениями о средних значениях кондилобазальной длины для разных, удаленных друг от друга, 43 локальных выборок [6–13] с характеристиками отдельных подвидов (всего 4 точки), а также с величиной КБЗ на карте клинальной изменчивости вида. Таким образом, в анализ была включена обширная часть ареала лисицы, включающая в себя Европу, Северную Азию (в пределах бывшего СССР), Британские и Японские о-ва.

Минимальное значение средней за год величины КБЗ у самок оказалось равным 136,9 мм, у самцов 140,18. Максимальное значение для самок 152,6 мм, для самцов 153,5 мм. Внутри интервала хронографической изменчивости размеров черепа вида с исследуемой территории оказались 13 из 16 подвидов лисицы, выделенных на территории Европы и Северной Азии. Средние значения КБЗ, характерные для 13 подвидов, полностью перекрываются пределами изменений средних годовых значений КБЗ для выборки, полученной из компактного региона. Пространство, перекрываемое диапазоном хронографической изменчивости, включает в себя всю лесную зону, лесостепную и отчасти степную (рис. 1, 2). В пределах интервала хронографической изменчивости размеров черепа самцов оказалось несколько большее число точек, чем в пределах интервала самок. Средние размеры камчатских лисиц, лисиц Северо-Востока Сибири, южной части Дальнего Востока, Западной Сибири, Северного Казахстана, континентальной Европы, Британских о-вов оказались внутри диапазона хронографической изменчивости Среднеуральской выборки. Более крупные самцы описаны только в Швеции [14]. За пределами диапазона оказались мелкие лисицы Закавказья (подвид *V. v. kurdistanica*), центрального Казахстана (подвид *V. v. karagan*), Туркменистана (подвид *V. v. flavescens*), а также лисицы Японских о-вов (*V. v. japonica*).

В диапазон хронографической изменчивости, характерной для самок, не вошло несколько большее число точек. К указанным точкам для самцов добавились более мелкие лисицы из района Анадырского плоскогорья, Северного Казахстана, Западного Закавказья, Крыма, Южной Европы, Англии.

Итак, можно прийти к заключению, что размах хронографической изменчивости из компактного региона на Среднем Урале перекрывает географическую изменчивость размеров черепа вида на огромном пространстве Европы и Северной Азии. Соответственно, следует полагать, что размеры 13 из 16 подвидов фактически не различаются между собой, поскольку попали в диапазон хронографической изменчивости выборки из одной точки. С другой стороны, вполне допустимо считать, что размах хронографической изменчивости в каждой из точек может быть аналогичным размаху изменчивости на Среднем Урале. В этом случае средний

Рис. 2. Карта-схема изменчивости средних размеров черепа самок обыкновенной лисицы. *1* – литературные данные, не попавшие в диапазон хронографической изменчивости, *2* – значения, вошедшие в диапазон хронографической изменчивости, *3* – исследуемый регион.

размер черепа подвида может быть выявлен только на основе анализа многолетних данных.

Таким образом, можно полагать, что мы наблюдали весьма сложную картину изменения размеров животных в пределах ареала вида: с одной стороны, непрерывную клинальную изменчивость размеров в пространстве, с другой – пульсирующую хронографическую изменчивость размеров от года к году, с третьей – наличие дискретных внутривидовых форм. В связи с этим важно понять, каковы механизмы изменчивости размеров в пространстве и времени.

Демографические параметры популяций лисицы испытывают мощное внешнее воздействие. В фазе снижения численности уменьшается как плодовитость животных, так и выживаемость всех возрастных групп, в том числе сеголетков. На фазе роста происходит резкое увеличение плодовитости и выживаемости во всех возрастных группах [15]. Такое изменение рождаемости и смертности явно говорит о том, что мощность воздействия внешних факторов (как абиотических, так и биотических) существенно выше внутрипопуляционных регуляторных механизмов. Численность всей популяции, а также сеголетков снижается, в том числе и при аномальных погодных условиях летнего периода (как жарких сухих, так и холодных дождливых), и увеличивается при оптимальном соотношении температуры и влажности. Погодные условия влияют и на размеры лисиц. Проделанный нами анализ годовых изменений размеров по комплексу семи признаков черепа показал связь со среднегодовой температурой воздуха.

В данном случае весьма важно понять, каков механизм изменения размеров тела от года к году. Либо мы наблюдаем тривиальное изменение скорости роста на ранних стадиях онтогенеза, либо колебания размеров происходят на основании изменения параметров плодовитости и смертности, т.е. разной приспособленности животных. Скорее всего, происходит комплексное воздействие обеих причин.

В заключение повторим, что на примере обыкновенной лисицы мы наблюдали весьма сложную картину хронографической и географической изменчивости кондилобазальной длины черепа. Остаётся неясным вклад и роль тех или иных механизмов изменения размеров в пространстве и времени.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума УрО РАН “Живая природа” (проект 15–12–4–25).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аристов А. А., Барышников Г. Ф.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: Зоол. ин-т, 2001. 560 с.
2. A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd ed. / D. E. Wilson, D. M. Reeder. Eds. Mammal Species of the World. Baltimore (Maryland): JHU Press, 2005. 2000 p.
3. *Терентьев П. В.* Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости. В сб.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тр. Всесоюз. совещания. Свердловск, 1966. С. 3–20.

4. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.

5. *Васильев А.Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург, 2005. 640 с.

6. *Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др.* Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1967. Т. 2. Ч. 1. 1004 с.

7. *Полещук Е.М., Сидоров Г.Н.* Морфофизиологическая и краниологическая характеристика лисицы и корсака Западной Сибири. СПб.: ЛиСС, 2004. 100 с.

8. *Слудский А.А., Бадамшин Б.И., Бекенов А. и др.* Млекопитающие Казахстана. Хищные (куньи, кошки). Алма-Ата: Наука, 1982. Т. 3. Ч. 2. 264 с.

9. *Юдин В.Г.* Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 284 с.

10. *Amaike Y., Oishi T., Uraguchi K., Abramov A.V., Masuda R.* Geographical Variation in Skull Morphology in the Hokkaido Population of the Red Fox, Vulpes vulpes // Mammal Study. 2015. V. 40. № 4. P. 245–256.

11. *Ansorge H.* Intrapopular skull variability in the red fox, Vulpes vulpes (Mammalia: Carnivora: Canidae) // Zool. Abhandlungen. 1994. V. 48. № 6. P. 103–123.

12. *Fairley J.S., Bruton T.* Some Observations on a Collection of Fox Skulls from North-East Ireland // Irish Nat. J. 1984. V. 21. № 8. P. 349–351.

13. *Hell P., Paule L., Sevchenko L.S., Danko S., Panigaj L., Vitaz V.* Craniometrical investigation of the Red fox (Vulpes vulpes) from the Slovak carpathians and adjacent lowlands // Folia Zool. 1989. V. 38. № 2. P. 139–155.

14. *Шевченко Л.С.* Краниометрические показатели обыкновенной лисицы Европейской части СССР // Вестн. зоологии. 1987. № 3. С. 63–71.

15. *Корытин Н.С.* Анализ выживаемости обыкновенной лисицы (Vulpes vulpes L.) на фазах роста и снижения численности // Экология. 2002. № 3. С. 201–208.