

УДК 599.742.17–147.14(470.5)

## ИЗМЕНЕНИЕ РАЗМЕРОВ ЧЕРЕПА ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES*) ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XX в. НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ И ПРИЛЕГАЮЩЕЙ ТЕРРИТОРИИ

© 2016 г. А. М. Госьков, Н. С. Корытин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: goskov\_am@ipae.uran.ru; nsk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 12.05.2016 г.

На материале 30-летних сборов черепов обыкновенной лисицы с территории, охватывающей Средний Урал, север Курганской области и юг Тюменской области, выявлено увеличение средних размеров черепа, свойственное молодым и взрослым животным обоих полов. Увеличение размеров слабо, но значимо связано со среднегодовой температурой. Скорость увеличения разных признаков неодинакова.

**Ключевые слова:** лисица, *Vulpes vulpes* L., череп, размеры, хронографическая изменчивость, глобальное потепление.

**DOI:** 10.7868/S0367059716060068

В последнее время все больше исследований посвящается изучению реакции живых организмов на глобальное изменение климата. Выделяют основные направления: изменения границ распространения, структуры сообществ и фенологические сдвиги. Самые быстрые изменения климата отмечают в высоких широтах (Hughes, 2000; Walther и др., 2002; Parmesan, 2006). Лисица обладает высокой адаптивностью, что позволяет ей обитать в широчайшем диапазоне условий на огромной территории – от арктических тундр до пустынь. Ареал лисицы считается одним из самых обширных среди млекопитающих – 129.1 млн км<sup>2</sup>. Благодаря этому она является удобным объектом для изучения влияния различных факторов среды на морфологическую изменчивость.

Направленные изменения размеров тела у животных во второй половине или в течение всего XX в. показаны на значительном числе видов. Для ряда видов отмечают уменьшение размеров в связи с продолжительным воздействием промысла – это в основном водные беспозвоночные и позвоночные (Алтухов, 1974, 2003; Conover, Munch, 2002; Munch et al., 2005). Сходный процесс описан у копытных млекопитающих, которые часто являются объектами трофейной охоты (Саблинский, 1914; Язан, 1967; Fenberg, Roy, 2008; Mysterud, 2011). У воробьиных птиц, трех видов лесных хомяков *Neotoma* (Smith et al., 1998), полевков, мышей и бурозубок уменьшение размеров авторы объясняют глобальным потеплением, вызывающим редукцию размеров в соответствии с прави-

лом Бергмана либо правилом островного измельчения при фрагментации ареалов (Schmidt, Jensen, 2003, 2005).

Для целого ряда видов хищных позвоночных характерен обратный процесс – увеличение размеров тела или черепа. Увеличение размеров в течение XX в. показано для горностая *Mustela erminea* (Meiri et al., 2009; Yom-Tov et al., 2010a), ласки *Mustela nivalis* (Yom-Tov et al., 2010b), американской куницы *Martes americana* (Yom-Tov et al., 2008), выдры *Lutra lutra* (Yom-Tov et al., 2010b), европейского барсука *Meles meles* (Yom-Tov et al., 2003), волка *Canis lupus* (Раменский и др., 1983, 1985), обыкновенной лисицы (Yom-Tov et al., 2003, 2013; Yom-Tov, Yom-Tov, 2012). Увеличение размеров в большинстве случаев объясняют глобальным потеплением, которое, по мнению авторов, приводит к возрастанию первичной продукции, увеличению количества доступных пищевых ресурсов, способствующих более интенсивному росту на ранних стадиях онтогенеза. Второй вариант – потребление пищевых ресурсов в условиях более теплого климата, что позволяет частично экономить энергию, затрачиваемую на терморегуляцию, и направлять ее на процессы роста.

Цель настоящей работы – описать феномен и проанализировать возможную связь изменчивости размеров черепа обыкновенной лисицы за 30-летний период с изменением среднегодовой температуры воздуха.

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа влияния пола, возраста и сезона добычи на ГК1

Эффект	SS	Степень свободы	MS	F	p
Свободный член	5.19	1	5.19	9.42	0.002
Пол	303.76	1	303.76	551.14	<0.001
Возраст	27.70	1	27.70	50.25	<0.001
Номер сезона добычи	42.35	19	2.23	4.04	<0.001

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили черепа из коллекции ИЭРиЖ УрО РАН, собранные В.Н. Павлиным, Н.С. Кориным и Ю.М. Малафеевым с 1960 г. по 1990 г. Всего было использовано 924 черепа лисиц с территории общей площадью около 120 тыс. км<sup>2</sup>, которая охватывает районы Свердловской, Курганской и Тюменской областей, расположенные на юге таежной зоны и севере лесостепной. Широтный диапазон составил 3° (54.9°–59.9° с.ш.), а долготный – 10.3° (59.3°–69.9° в.д.). Для каждого животного были известны пол, сезон и место добычи. Возраст молодых животных определяли по относительной ширине канала клыка. При ширине канала более 41% животных считали молодыми (Корытин, Ендукин, 1982), остальных относили к взрослым, возраст которых определяли путем подсчета числа годовых слоев в цементе клыка по стандартной методике (Клевезаль, Клейненберг, 1967). В анализ были включены следующие краниометрические признаки, снятые с помощью штангенцир-

куля с точностью до 0.05 мм: кондилобазальная длина, длина лицевого отдела, длина мозгового отдела, скуловая ширина, межглазничная ширина, мастоидная ширина, высота черепа в области слуховых капсул (по: Новиков, 1956). Все расчеты проводились на стандартизованных признаках (ln). Сезоны с 1960/61 г. по 1989/90 г. были последовательно пронумерованы от 1 до 30.

Среднегодовые температуры воздуха были взяты из массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России (Булыгина и др.) с метеостанций: Верхнее Дуброво (Свердловская обл.), Тюмень (Тюменская обл.), Шадринск и Курган (Курганская обл.). Все они находятся на разных участках исследуемой территории. В расчетах использовали усредненные по всем метеостанциям значения среднегодовой температуры.

Анализ данных был проведен с помощью метода главных компонент, общих линейных моделей, корреляционного анализа. При проверке статистических гипотез применяли 5%-ный уровень значимости. Анализ данных выполнен в пакете программ Statistica 10 (StatSoft Inc., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для получения обобщенного размерного показателя был проведен анализ семи признаков черепа с помощью метода главных компонент. Собственное значение первой главной компоненты (ГК1) составило 4.65 (66.4% дисперсии), собственное значение второй компоненты (9.7% дисперсии) оказалось менее единицы, поэтому она была исключена из анализа. Результаты взаимодействия первой главной компоненты с интересующими нас переменными приведены в таблице. Собственные значения первой главной компоненты возрастают по мере увеличения номера сезона добычи.

Объем материала позволил разделить выборку по полу и возрасту на четыре группы за каждый сезон: молодые (0+) – 392 самца и 254 самки и взрослые (1++) – 153 и 125 соответственно. Построение попарных регрессий “краниометрический признак–сезон добычи” показало, что из 28 попарных регрессий 7 оказались статистически значимыми. У молодых самцов статистически значимо отличается наклон линии регрессии от нуля для всех признаков, за исключением меж-

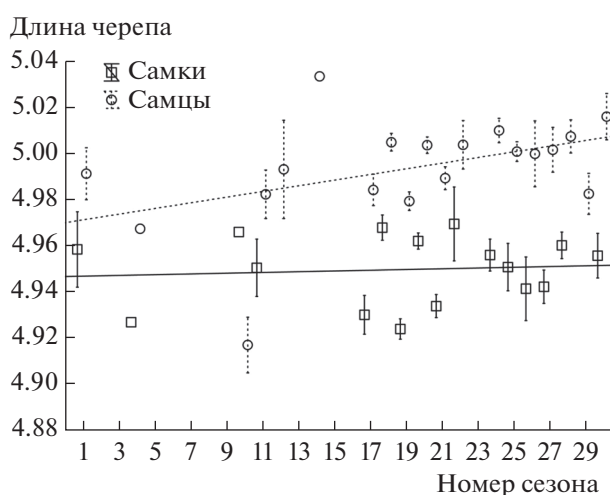


Рис. 1. Изменение средних размеров черепа молодых самцов и самок (M ± SE). Длина черепа приведена в логарифмированной шкале. Линии – линейная регрессия: самцы –  $y_1 = 4.97 + 0.0012x$ ,  $r = 0.18$ ,  $p = 0.0006$ ; самки –  $y_2 = 4.95 + 0.0002x$ ,  $r = 0.05$ ,  $p = 0.43$  ( $r$  – коэффициент линейной корреляции,  $p$  – достигнутый уровень значимости).

глазничной ширины и длины мозгового отдела. Для примера на рис. 1 приведены регрессии кондило-базальной длины у молодых самцов и самок.

Также значимым оказалось увеличение высоты черепа у молодых самок и взрослых самцов. Близко к 95%-ному уровню значимости изменение длины лицевого отдела ( $p = 0.059$ ) и скуловой ширины ( $p = 0.091$ ) у молодых самок. Следовательно, наблюдается значимое увеличение размера отдельных признаков черепа.

Анализ изменения ГК1 во времени с помощью генерализованной линейной модели показал статистически значимую связь средних значений ГК1 с номером сезона (множественный  $R = 0.73$ ; множественный  $R^2 = 0.53$ ;  $p < 0.001$ ) и усредненной среднегодовой температурой (коэффициент корреляции  $r = 0.68$ ;  $p = 0.0018$ ).

Необходимо отметить, что заметно отклоняющееся в отрицательную сторону среднее значение ГК1 за 10-й сезон на рис. 2 совпадает с единственным отрицательным значением среднегодовой температуры за данный период в 1969 г., которое составило  $-1.25^\circ\text{C}$ . В этот год была очень холодная зима: средняя по четырем метеостанциям температура января составила  $-27.4^\circ\text{C}$ , а февраля  $-20.2^\circ\text{C}$ . Это может свидетельствовать о существенном влиянии “экстремальных” погодных явлений на определенных стадиях жизненного цикла.

Общее увеличение кондилобазальной длины черепа лисицы в Австрии за столетний период составило 3.7% у взрослых самцов и 3.9% – у взрослых самок (Yom-Tov et al., 2013). В Дании значимое увеличение отмечено только для скуловой ширины, но при этом скуловая ширина тесно коррелирует с массой тела, длиной тела и хвоста (Yom-Tov et al., 2003). По нашим данным, общее увеличение размеров черепа у самцов составило 4.2%, у самок – 0.5%. Для лисицы не характерен сильно выраженный половой диморфизм, но эти результаты свидетельствуют о тенденции к увеличению полового диморфизма.

В течение XX в. в Израиле увеличение размеров черепа лисицы совпало с ростом плотности населения человека в 16 раз, соответственно произошло существенное развитие сельского хозяйства (Yom-Tov, Yom-Tov, 2012). В Испании также отмечено увеличение размеров черепа и тела у лисиц, обитающих в районах с активно развивавшимся сельским хозяйством (Yom-Tov et al., 2007). В Свердловской области по данным переписи плотность сельского населения в промежуток 1959–1989 гг. уменьшилась с 4.98 до 3.13 чел./км<sup>2</sup>. Можно полагать, что в нашем случае интенсивность сельского хозяйства, наоборот, уменьшилась, поэтому маловероятно какое-либо значимое влияние сельскохозяйственного производства на процесс увеличения размеров черепа

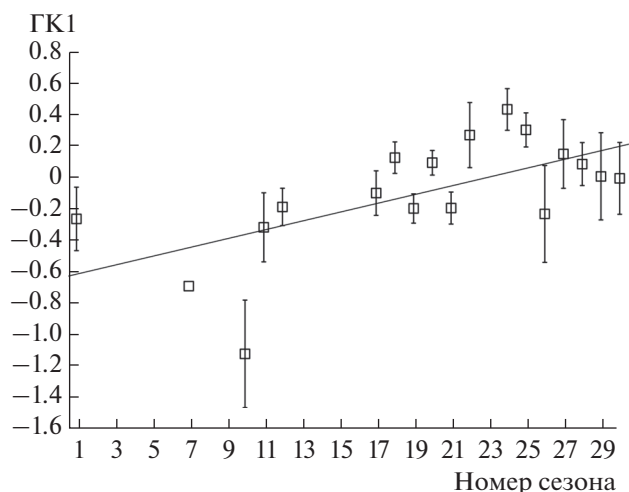


Рис. 2. Изменение ГК1 ( $M \pm SE$ ) за исследуемый период. Линия – линейная регрессия:  $y = -0.65 + 0.028x$ ,  $r = 0.63$ ;  $p = 0.0052$ .

лисицы. Иными словами, увеличение размеров черепа лисицы на Среднем Урале и прилегающей территории, скорее всего, происходит независимо от состояния сельского хозяйства в регионе в отличие от ситуации в Центральной Европе и Передней Азии.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вероятно, на увеличение размеров черепа действует комплекс факторов, в частности глобальное потепление климата, что следует из наличия связи изменения средних размеров черепа лисицы со среднегодовой температурой. Для объяснения механизмов увеличения размеров черепа (связано ли это с ростовыми процессами, повышенной смертностью животных меньшего размера либо с другими факторами) требуются дополнительные исследования.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума УрО РАН “Живая природа” (проект № 15-12-4-25).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 247 с.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Бульгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т. и др. “Описание массива данных среднемесячной температуры на станциях России”. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485 [Электронный ресурс]. URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature>

- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е.* Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Корытин Н.С., Ендукин А.Ю.* Сравнение двух методов определения возраста у красной лисицы // Вопросы экологии животных / Информац. мат-лы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1982. С. 17.
- Новиков Г.А.* Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 294 с.
- Раменский С.Е., Гурский И.Г., Павлов М.П.* Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983. С. 92–102.
- Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г.* и др. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX в. // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 261–266.
- Саблинский А.К.* Опыт учета состояния и состава лосиных стад в Царскосельском уезде С.-Петербургской губернии // Материалы к познанию охотничьего дела. СПб.: Тип. Меркушева, 1914. С. 75–107.
- Язан Ю.П.* Влияние промысла на популяцию лосей // Охота и охотн. хоз-во. 1967. № 10. С. 18–19.
- Conover D.O., Munch S.B.* Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales // Science. 2002. V. 297. № 5578. P. 94–96.
- Fenberg P.B., Roy K.* Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? // Mol. Ecol. 2008. V. 17. № 1. P. 209–220.
- Hughes L.* Biological consequences of global warming: is the signal already // Trends Ecol. Evol. 2000. V. 15. № 2. P. 56–61.
- Meiri S., Guy D., Dayan T.* et al. Global change and carnivore body size: data are stasis // Glob. Ecol. Biogeogr. 2009. V. 18. № 2. P. 240–247.
- Munch S.B., Walsh M.R., Conover D.O.* Harvest selection, genetic correlations, and evolutionary changes in recruitment: one less thing to worry about? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2005. V. 62. № 4. P. 802–810.
- Mysterud A.* Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? // J. Appl. Ecol. 2011. V. 48. № 4. P. 827–834.
- Parmesan C.* Ecological and evolutionary responses to recent climate change // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2006. V. 37. № 2006. P. 637–669.
- Schmidt N.M., Jensen P.M.* Changes in mammalian body length over 175 years – adaptations to a fragmented landscape? // Conserv. Ecol. 2003. V. 7. № 2. P. 6.
- Schmidt N.M., Jensen P.M.* Concomitant patterns in avian and mammalian body length changes in Denmark // Ecol. Soc. 2005. V. 10. № 2. P. 5.
- Smith F.A., Browning H., Shepherd U.L.* The influence of climate change on the body mass of woodrats *Neotoma* in an arid region of New Mexico, USA // Ecography (Cop.). 1998. V. 21. № 2. P. 140–148.
- Walther G.-R., Post E., Convey P.* et al. Ecological responses to recent climate change // Nature. 2002. V. 416. P. 389–395.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagøe H.* Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the twentieth century: An effect of improved diet? // Evol. Ecol. Res. 2003. V. 5. № 7. P. 1037–1048.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Barreiro J.* et al. Body size of the red fox *Vulpes vulpes* in Spain: The effect of agriculture // Biol. J. Linn. Soc. 2007. V. 90. № 4. P. 729–734.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Jarrell G.* Recent increase in body size of the American marten *Martes americana* in Alaska // Biol. J. Linn. Soc. 2008. V. 93. № 4. P. 701–707.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Angerbjorn A.* Body size of the weasel *Mustela nivalis* and the stoat *M. erminea* in Sweden // Mamm. Biol.-Zeitschrift für Säugetierkd. 2010a. V. 75. № 5. P. 420–426.
- Yom-Tov Y., Roos A., Mortensen P.* et al. Recent changes in body size of the Eurasian otter *Lutra lutra* in Sweden // Ambio. 2010b. V. 39. № 7. P. 496–503.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S.* Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // Zool. Anz. 2012. V. 251. № 4. P. 331–334.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Zachos F.E.* Temporal and geographical variation in skull size of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the Eurasian badger (*Meles meles*) in Austria // Biol. J. Linn. Soc. 2013. V. 108. № 3. P. 579–585.