

ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК В УРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*)

© 2024 Терехова Е.С.*, Корытин Н.С.** , Ранюк М.Н.***

Институт экологии растений и животных, Екатеринбург, 620144, Россия
e-mail: *terekhova_es@ipae.uran.ru, **nsk@ipae.uran.ru, ***ranyuk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 23.05.2024. После доработки 13.08.2024. Принята к публикации 27.08.2024

Проанализированы изменения морфологических признаков енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) на выборках из одного локалитета, разделённых 30-летним интервалом времени. Выявлены относительно небольшие различия, как по метрическим, так и неметрическим признакам черепа. Половой диморфизм выражен слабо. По комплексу 13 метрических признаков обнаружены значимые хронографические различия у молодых и взрослых самцов. У самок, как молодых, так и взрослых, таких различий не выявлено. Анализ неметрических признаков черепа показал несколько более высокий уровень дивергенции по ряду фенотипов. Среди особей, добытых в 2020-е гг., обнаружено несколько новых фенотипов, отсутствовавших в выборке 1990-х гг., что свидетельствует об определённом увеличении разнообразия в популяции енотовидной собаки за 30-летний период. Констатирована относительно слабая хронографическая изменчивость признаков черепа в сравнении с другими видами Canidae, что авторы связывают с рядом физиологических особенностей енотовидной собаки.

Ключевые слова: енотовидная собака, морфология, популяция, преднамеренная интродукция, краниологические признаки.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-216-229

Введение

Биологические инвазии привлекают внимание во всём мире как потенциальный источник угрозы целостности природных экосистем и представляют собой один из наиболее существенных факторов, наряду с сокращением и фрагментацией местообитаний, негативно влияющий на уровень современного биоразнообразия [Allendorf, Lundquist, 2003; Clavero, Garcia-Berthou, 2005]. В то же время транслокации животных можно охарактеризовать как масштабный эволюционный эксперимент, который позволяет проследить процесс адаптации и изменения популяционных характеристик видов, вынужденных осваивать новую среду обитания.

Одним из таких видов является енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*), естественный ареал которой охватывает Дальний Восток, Китай, Северо-Восток Индокитая, Корейский полуостров и Японию (рис.1).

С 1929 по 1955 г. была предпринята массовая интродукция вида в европейской части Советского Союза, Сибири и Средней Азии,

всего было выпущено 8850 особей в 82 областях, краях и республиках. [Павлов и др., 1974]. Большинство выпусков в европейской части СССР признано успешными [Глушков и др., 2001], енотовидная собака здесь быстро начала наращивать численность, пик пришёлся на конец 1950-х – начало 1960-х гг. [Павлов и др., 1974]. Иная картина наблюдалась на Урале, в Западной и Центральной Сибири. Все выпуски оказались неудачными. Интродукцию енотовидной собаки на Урале проводили с 1935 по 1955 г. в Башкирии и Челябинской обл. [Павлов и др., 1974]. Через несколько лет после выпуска енотовидная собака практически исчезла в местах интродукции. В Свердловской обл. её не выпускали, однако с начала 1960-х гг. зверя стали отмечать в южных районах области. В заготовках пушнины вид впервые появился в 1962 г. [Малафеев, Корытин, 1978], то есть территорию Свердловской обл. вид заселил самостоятельно. Долгое время численность его была низкой, и только к концу 1980-х гг. плотность достигла достаточно высоких зна-

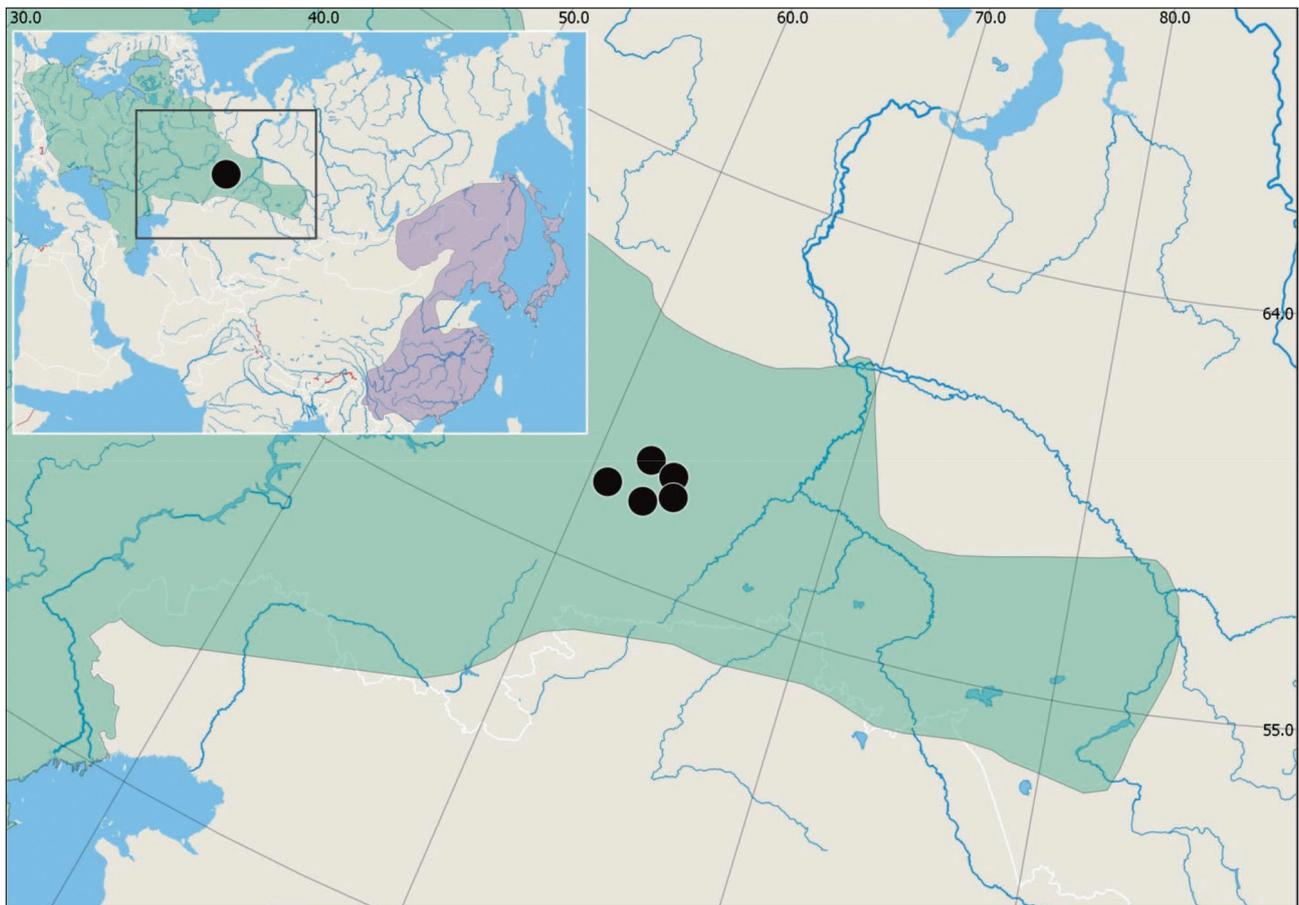


Рис. 1. Географическая локализация места сбора материала. Зелёным цветом обозначен аллохтонный ареал, сиреневым цветом – автохтонный ареал енотовидной собаки (по данным The IUCN Red List [Kauhala, Saeki, 2016] с дополнениями по [Сидоров и др., 2009] и portalу «Млекопитающие России» [Lisovsky et al., 2018]).

чений, сопоставимых с плотностью лисицы. В настоящее время енотовидная собака постоянно обитает на юге области, встречается и в более северных районах, вплоть до г. Ивдель (60° с. ш.). В 1980 г. вид был обнаружен в Тюменской обл. [Кириухин и др., 2002], в 1994 г. – на западе Омской обл. [Сидоров, Мишкин, 1999]. К концу 1990-х гг. хищник освоил многие районы левобережья Иртыша [Кириухин и др., 2002; Сидоров и др., 2009], к настоящему времени ареал достигает левобережья Оби в Новосибирской обл. [Кириухин и др., 2012] (рис. 1).

Столь мощное самостоятельное продвижение на восток вызывает большой интерес с точки зрения изучения возможных адаптивных перестроек у вида, осваивающего новые местообитания.

Цель данной работы – оценить степень морфологической изменчивости краниологических признаков в уральской популяции енотовидной собаки за 30-летний период.

Материал и методы

Материалом для исследования послужила краниологическая коллекция енотовидных собак, хранящаяся в музее Института экологии растений и животных УРО РАН. Коллекция состоит из 203 черепов *N. procyonoides* известного пола, добытых на территории Свердловской обл. в пяти административных районах (Байкаловский, Богдановичский, Ирбитский, Каменский и Талицкий) в период с 1987 по 1990 г., и с 2019 по 2021 г. (рис.1). Западная граница района сбора материала проходит по 61.8° в. д., восточная – по 64.4° в. д., северная – по 57.8° с. ш., южная – по 56.5° с. ш.

Определение возраста животных осуществляли по методам В.С. Смирнова [1959], и Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейненберга [1967]. Определяли отношение канала верхнего клыка к его наибольшему диаметру в зоне разделения коронки и корня. Отдельно для самцов и самок строили распределения относительной ширины канала клыка. Оба распреде-

ления оказались двухвершинными с пограничными значениями для самцов – 37%; для самок – 36%. Соответственно, зверей с величиной продольного диаметра менее 36–37% относили к взрослым, более – к молодым. У части зверей из зоны трансгрессии распределений возраст был определён путём подсчёта годичных слоёв в цементе клыка [Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, 2007]. Возраст молодых животных в выборке, получаемой от охотников, как правило, варьирует от 6 до 10 месяцев.

В анализ неметрических признаков черепа были дополнительно включены особи с неизвестным полом (2 особи 1990 г. добычи и 15 особей 2020 г. добычи), соответственно, выборка составила 220 черепов.

На каждом черепе измеряли 13 признаков [Новиков, 1956] при помощи штангенциркуля с точностью до 0.1 мм (рисунок 2). Также каждую особь классифицировали по 21 неметрическому признаку черепа, методика описания которых приведена в работе Анзорге с соавторами [Ansorge et al., 2009] (рис. 2).

Размеры черепа и частоты проявления неметрических признаков анализировали в 8 группах: самцов и самок в двух категориях возраста (взрослые/сеголетки) за периоды с 1987 по 1990 г. (период I) и с 2019 по 2021 г. (период II).

Статистический анализ проводили с помощью пакета статистических программ Statistica 8.0. При исследовании изменчивости метрических признаков черепа влияние пола,

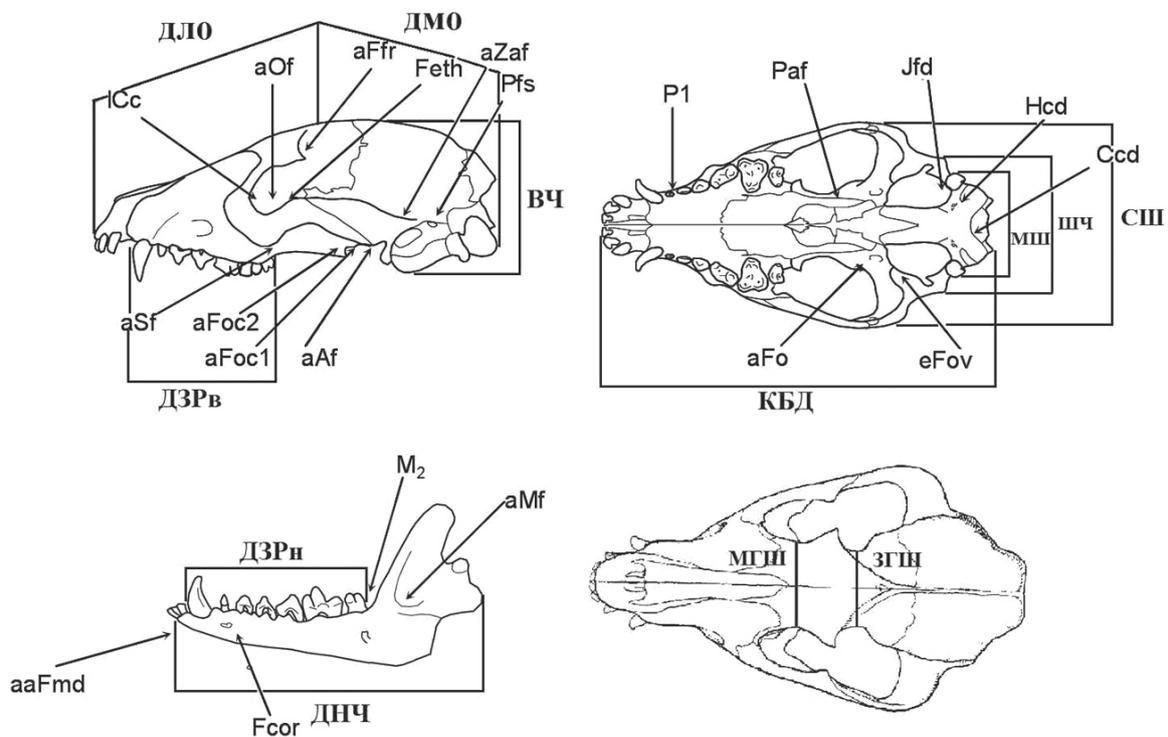


Рис. 2. Схема метрических признаков и локализация неметрических признаков черепа енотовидной собаки. Метрические признаки: КБД – кондилобазальная длина; ДЗРв – длина зубного ряда верхней челюсти; ДНЧ – длина нижней челюсти; ДЗРн – длина зубного ряда нижней челюсти; ДЛЮ – длина лицевого отдела; ДМО – длина мозгового отдела; ШЧ – ширина черепа; СШ – скуловая ширина; МГШ – межглазничная ширина; ЗГШ – заглазничная ширина; МШ – мастоидная ширина; ВЧ – высота черепа; ДК – диаметр клыка. Неметрические признаки: Feth – *foramina ethmoidalia* полностью разделено; аFfr – дополнительное отверстие у *foramen frontale*; Ccd – двойное отверстие *canalis condylaris*; Fosd – *foramen ovale* разделено; eFov – дополнительное отверстие возле *foramen ovale*; Hcd – дополнительное отверстие у *canalis hypoglossus*; Jfd – дополнительное отверстие у *foramen jugulare*; Pfs – *foramina postzygomatica* разделено; аFf – дополнительное отверстие у *foramen alare*; аFoc1 – дополнительное отверстие возле *canalis opticus*; аFoc2 – второе дополнительное отверстие возле *canalis opticus*; Paf – дополнительное отверстие возле *foramen pterygoidea*; ICc – *canalis lacrimalis* полностью разделено; аOf – дополнительное отверстие возле *foramen orbitale*; аSf – дополнительное отверстие возле *foramen sphenopalatinum*; аZaf – дополнительное отверстие возле *foramen zygomaticum*; P1 – первый премоляр отсутствует; ааFmd – дополнительное отверстие *foramen mandibulare*; Fcor – *foramen coronoidale*; аMf – дополнительное отверстие *foramen mentale*; M2 – второй нижний моляр отсутствует.

возраста и даты добычи оценивали с помощью трёхфакторной модели дисперсионного анализа. Степень расхождения выборок во времени оценивали с помощью дискриминантного анализа. Индекс полового диморфизма (I_{SD}) оценивали по формуле (1), предложенной О.Л. Россолимо и И.Я. Павлиновым [1974]:

$$I_{SD} = \frac{X^{\sigma} - X^{\varphi}}{X^{\varphi}} \times 100, \quad (1)$$

где: X^{σ} – среднее значение признака самца; X^{φ} – среднее значение признака самки.

Анализ частот встречаемости фенотипических признаков черепа анализировали с помощью критерия χ -квадрат Пирсона. Для оценки эпигенетического сходства исследуемых выборок по частотам встречаемости неметрических признаков черепа рассчитали среднюю меру дивергенции (Mean Measure of Divergence) по формуле, предложенной Смитом [Smith, 1972] и впоследствии модифицированной Сьоволдом [Sjovold, 1977] и Хартманом [Hartman, 1980], которая широко применяется в морфологических исследованиях [Ansoerge, 2001; Васильев, Васильева, 2009].

Результаты

Метрические признаки черепа

По результатам многофакторной модели дисперсионного анализа метрических признаков черепа у исследованных выборок енотовидной собаки слабо выражен половой диморфизм. Самцы статистически значимо крупнее самок только по 3 признакам из 13: длине мозгового отдела (ДМО), высоте черепа (ВЧ) и диаметру клыка (ДК) (таблица 1, таблица 2).

Величина полового диморфизма исследуемых 13 метрических признаков варьирует от –9.09 до 5.56 (таблица 3). Максимальные значения полового диморфизма характерны для диаметра клыка как среди сеголетков (3.64), так и взрослых (5.56) в выборке периода II. Половой диморфизм среди взрослых оказался выше у 10 признаков из 13 в периоде II. Более существенные различия между взрослыми самцами и самками в выборке периода II выявлены и по результатам дискриминантного анализа (см. ниже, рисунок 3, 4). Расстояние между центроидами комплекса

признаков самцов и самок в выборке 2020-х гг. существенно (значимо) больше ($D_2=8.98$; $F=2.04$; $p=0.022$), чем между таковыми в выборке 1990-х гг. добычи ($D_2=0.60$; $F=0.465$; $p=0.940$). То есть, можно полагать, что, несмотря на очень незначительные различия в величине размеров признаков между взрослыми самцами и самками, по ряду признаков мы наблюдаем определённое увеличение полового диморфизма на 30-летнем интервале времени.

С возрастом у енотовидных собак несколько увеличиваются скуловая ширина (СШ), межглазничная ширина (МГШ), а заглазничная ширина (ЗГШ) напротив уменьшается (таблица 1, таблица 2). За 30-летний период в исследуемых выборках енотовидных собак увеличилась длина мозгового отдела (ДМО), уменьшилась межглазничная и заглазничная ширина (МГШ и ЗГШ) и увеличилась мастоидная ширина черепа (МШ) (таблица 1, таблица 2).

По результатам дискриминантного анализа, в который включили только животных с полным набором данных по 13 метрическим признакам (148 особей), 5 метрических признаков из 13 вносят значимый вклад в дискриминацию исследуемых выборок енотовидной собаки: кондиллобазальная длина черепа (КБД), длина нижней челюсти (ДНЧ), длина мозгового отдела (ДМО), скуловая ширина (СШ) и заглазничная ширина (ЗГШ) (таблица 4).

Доля правильных классификаций колебалась от 33.3% в выборке взрослых самок 2020-х гг. добычи до 85.7% в выборке взрослых самцов 2020-х гг. добычи, однако ни одна особь из 10 самок сеголеток 1990-х гг. добычи не была классифицирована верно. Средняя доля правильных классификаций составила 52.7% (таблица 5).

Самые высокие значения квадратов расстояний Махаланобиса (D_2), рассчитанные при попарном сравнении выборок, получены для взрослых самцов 2020-х гг. добычи, которые по комплексу признаков значимо отличаются от взрослых самцов 1990-х гг. добычи (таблица 6). С другой стороны, взрослые самки 2020-х гг. добычи не отличаются от выборки 1990-х гг. ($p>0.05$).

Таблица 1. Средние значения метрических признаков черепа и стандартная ошибка среднего (мм) в выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи

Метрические признаки черепа	Сеголетки		Взрослые	
	1990-е гг.	2020-е гг.	1990-е гг.	2020-е гг.
Самцы				
Размер выборки	30	41	23	13
КБД	118.6±0.71	116.8±0.67	118.2±0.80	117.3±1.32
ДЗРв	44.6±0.39	44.7±0.31	44.4±0.41	44.7±0.54
ДНЧ	91.5±0.61	89.4±0.52	91.4±0.68	91.8±0.91
ДЗРн	51.2±0.38	51.7±0.32	51.5±0.43	51.0±0.57
ДЛО	74.9±0.57	72.8±0.50	75.0±0.64	75.1±0.97
ДМО	63.8±0.34	63.9±0.31	63.6±0.39	65.0±0.67
ШЧ	44.6±0.39	44.0±0.37	44.5±0.44	44.8±0.73
СШ	67.0±0.54	65.6±0.50	68.5±0.59	69.6±0.95
МГШ	23.2±0.25	20.0±0.19	23.5±0.28	23.6±0.43
ЗГШ	21.1±0.22	20.0±0.19	20.8±0.25	19.7±0.38
МШ	33.2±0.49	34.0±0.45	33.2±0.57	34.6±0.92
ВЧ	44.5±0.29	44.7±0.26	44.7±0.33	45.1±0.55
ДК	5.6±0.07	5.7±0.06	5.6±0.08	5.7±0.11
Самки				
Размер выборки	11	49	27	9
КБД	117.1±1.18	116.6±0.70	118.0±0.72	118.4±1.42
ДЗРв	44.6±0.59	44.6±0.28	44.7±0.38	44.8±0.65
ДНЧ	90.6±1.04	90.2±0.47	91.8±0.66	90.4±1.09
ДЗРн	50.8±0.62	51.5±0.29	51.5±0.40	52.1±0.69
ДЛО	73.6±0.97	73.2±0.48	74.4±0.60	73.4±1.08
ДМО	62.7±0.56	63.0±0.32	63.3±0.35	63.9±0.67
ШЧ	44.2±0.63	43.7±0.37	44.2±0.40	43.7±0.69
СШ	66.9±0.90	65.4±0.51	68.1±0.57	67.3±1.08
МГШ	23.2±0.41	22.0±0.21	23.2±0.26	22.6±0.48
ЗГШ	21.3±0.38	20.1±0.19	20.9±0.24	19.3±0.43
МШ	32.8±0.78	33.6±0.45	32.8±0.50	33.1±0.87
ВЧ	43.9±0.47	44.2±0.28	44.2±0.30	43.7±0.52
ДК	5.5±0.11	5.5±0.05	5.5±0.07	5.4±0.13

При кластерном анализе матрицы квадратов расстояний Махаланобиса исследуемые выборки 1990-х гг. образуют единый кластер, тогда как среди выборок 2020-х гг. добычи взрослые самцы отделяются от всех исследуемых выборок (рис. 3).

По результатам канонического анализа дискриминантных функций на долю первых двух канонических дискриминантных функций (ДКФ) приходится 74.7% объясняемой дисперсии, причём 48.6% приходится на ДКФ1.

В пространстве первых двух дискриминантных канонических функций (ДКФ)

особи разного пола, возраста и года добычи располагаются в виде одного недифференцированного облака (рис. 4). Тем не менее, средние значения ДКФ1 и ДКФ2 смещаются по фактору «год добычи» вдоль первой ДКФ, тогда как вдоль ДКФ2 исследуемые выборки смещаются по возрасту (рис. 4).

Неметрические признаки черепа

При анализе неметрических признаков черепа на первом этапе проверили связь проявления неметрических признаков с полом и возрастом. Статистически значимые значения критерия χ^2 -квадрат Пирсона при сравне-

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа метрических признаков черепа в исследуемых выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи

Метрические признаки черепа	Факторы (F-критерий)			
	Период добычи (1990/2020)	Пол (самцы/самки)	Возраст (сеголетки/взрослые)	Взаимодействие факторов
КБД	1.214	0.005	1.128	0.101
ДЗРв	0.449	0.174	0.125	0.013
ДНЧ	2.463	0.051	2.532	3.384
ДЗРн	0.672	0.162	0.114	0.560
ДЛО	2.720	0.944	3.003	3.083
ДМО	4.016*	5.080*	2.182	0.933
ШЧ	1.183	0.720	0.247	1.151
СШ	1.607	1.479	17.049***	1.025
МГШ	6.965**	2.512	5.439*	0.474
ЗГШ	31.123***	0.000	4.864*	0.457
МШ	5.470*	1.681	0.395	0.425
ВЧ	0.000	6.195*	0.686	1.074
ДК	0.387	10.031**	0.614	0.001

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

нии долей встречаемости в разных половых и возрастных группах были получены для признаков $aFfr$, $Fosd$ и Pfs , которых исключили из дальнейшего анализа. Таким образом, анализ мелких aberrаций черепа енотовидной собаки проводили для выборок периода I и перио-

да II по 18 неметрическим признакам черепа.

При сравнении частот исследованных неметрических признаков черепа у шести признаков из 18 обнаружены статистически значимые различия ($p < 0.05$) между выборками енотовидной собаки, собранными в разные

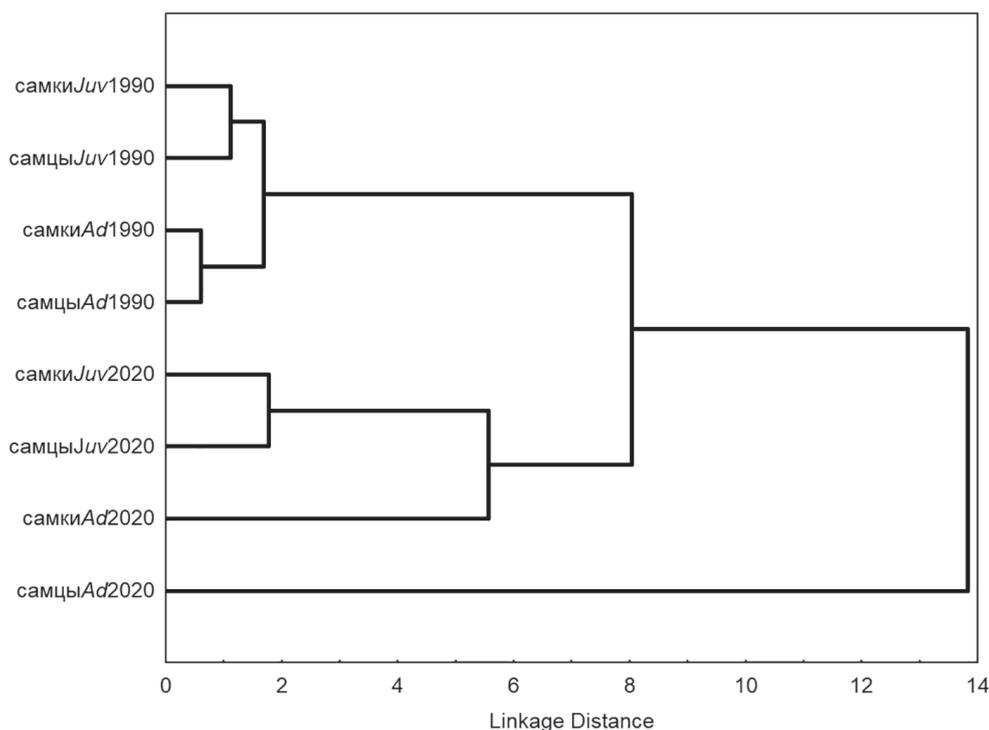


Рис. 3. Кластерная диаграмма значений квадратов расстояний Махаланобиса на основе 13 метрических признаков черепа енотовидной собаки, метод Варда. Ad – взрослые особи, Juv – сеголетки, 1990 – выборка 1990-х гг., 2020 – выборка 2020-х гг.

Таблица 3. Изменения величины полового диморфизма у сеголетков и взрослых енотовидных собак в разные периоды добычи

Признаки	Период I		Период II	
	сеголетки	взрослые	сеголетки	взрослые
КБД	1.28	0.17	0.00	-0.93
ДЗР _в	0.00	-0.67	0.22	-0.22
ДНЧ	0.99	-0.44	-0.89	1.55
ДЗР _н	0.79	0.00	0.39	-2.11
ДЛО	1.77	0.81	-0.55	2.32
ДМО	1.75	0.47	1.43	1.72
ШЧ	0.90	0.68	0.69	2.52
СШ	0.15	0.59	0.31	3.42
МГШ	0.00	1.29	-9.09	4.42
ЗГШ	-0.94	-0.48	-0.50	2.07
МШ	1.22	1.22	1.19	4.53
ВЧ	1.37	1.13	1.13	3.20
ДК	1.82	1.82	3.64	5.56

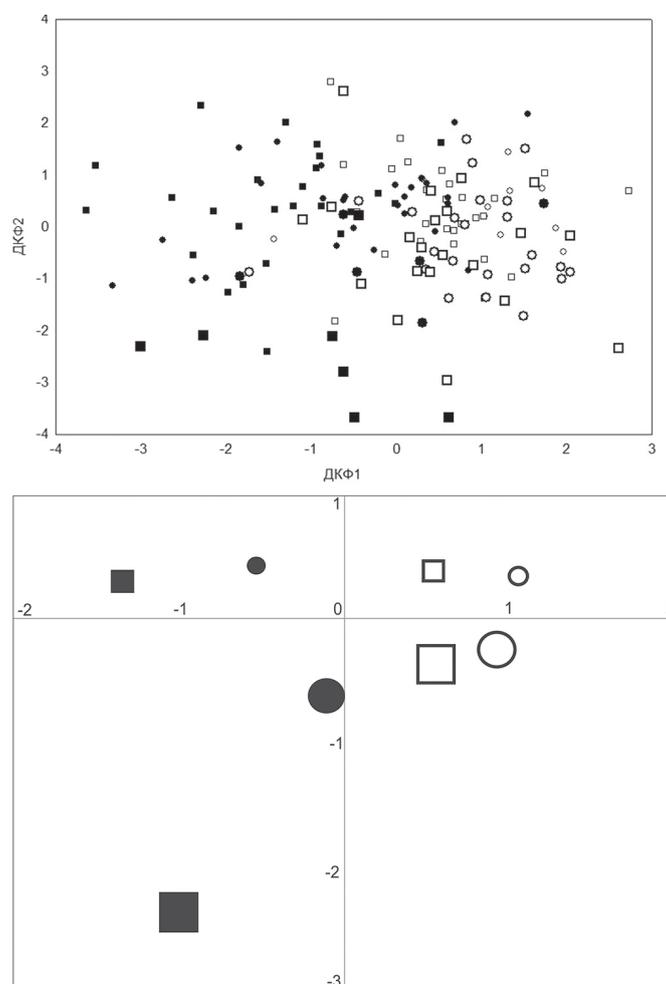


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа 13 метрических признаков черепа в выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи. Белым цветом обозначены выборки 1990-х гг. добычи, чёрным – 2020-х гг. добычи; значком квадрат самцы, значком круг – самки, крупными значками – взрослые животные, мелкими – сеголетки. На верхнем рисунке показана диаграмма рассеивания исследованных особей в пространстве первых двух дискриминантных канонических функций (ДКФ), на нижнем рисунке показано расположение средних значений для каждой половой и возрастной группы в пространстве ДКФ1 и ДКФ2.

Таблица 4. Результаты дискриминантного анализа метрических признаков черепа в исследуемых выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи

Метрические признаки черепа	λ -Уилкса	F-критерий	p
КБД	0.314	2.37	0.026
ДЗРв	0.293	0.99	0.445
ДНЧ	0.314	2.35	0.027
ДЗРн	0.308	1.97	0.063
ДЛО	0.287	0.58	0.773
ДМО	0.326	3.12	0.005
ШЧ	0.293	0.94	0.480
СШ	0.352	4.87	<0.0001
МГШ	0.285	0.41	0.894
ЗГШ	0.361	5.45	<0.0001
МШ	0.293	0.95	0.474
ВЧ	0.301	1.48	0.178
ДК	0.289	0.72	0.657

Таблица 5. Результаты канонического анализа дискриминантных функций и доля правильных классификаций в половых и возрастных группах енотовидной собаки, добытых в 1990-е и 2020-е гг.

Выборка	Размер выборки	Доля правильных классификаций, %	Среднее значение ДКФ1	Среднее значение ДКФ2
1990-е годы добычи				
Самцы сеголетки	27	59.3	0.54	0.38
Самки сеголетки	10	0	1.04	0.35
Самцы взрослые	21	47.6	0.55	-0.36
Самки взрослые	23	56.5	0.92	-0.24
2020-е годы добычи				
Самцы сеголетки	27	63	-1.33	0.29
Самки сеголетки	27	51.9	-0.52	0.42
Самцы взрослые	7	85.7	-0.99	-2.35
Самки взрослые	6	33.3	-0.10	-0.61

Таблица 6. Значения квадратов расстояний Махаланобиса между исследуемыми выборками енотовидной собаки, добытыми в 1990-е и 2020-е гг. (сравнение по F-критерию).

	Самцы сеголетки 2020	Самцы взрослые 2020	Самки сеголетки 2020	Самки взрослые 2020
Самцы сеголетки 1990	3.89***	10.22***	2.05*	4.81
Самцы взрослые 1990	4.09***	7.67**	2.82**	2.92
Самки сеголетки 1990	6.27***	12.04***	3.28	5.73
Самки взрослые 1990	5.67***	9.06***	2.90**	3.40

* p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001.

периоды (таблица 7). В выборке животных, добытых в 2020-е гг. (период II), статистически значимо увеличивается доля особей с признаком eFov, aSf и Fcor, и уменьшается доля животных с признаками ICc, aOf и aMf. Два исследуемых неметрических признака черепа (Jfd и aFoc1) не встречались в выбор-

ке животных, добытых в 1990-х гг., однако обнаружены в выборке 2020-х гг. добычи (таблица 7, рис. 5).

Обсуждение

Изучение географической изменчивости метрических признаков черепа на Русской

Таблица 7. Доля особей с наличием исследованных неметрических признаков черепа в выборках енотовидной собаки 1990-х и 2020-х гг. добычи

Неметрический признак черепа	Количество особей, %		χ^2 -квадрат Пирсона (df=1)	p-уровень
	1990 гг. N=94	2020 гг. N=126		
Feth	17.0	23.0	1.39	0.238
Ccd	46.8	27.8	3.17	0.075
eFov	29.8	7.9	11.14	0.001
Hcd	2.1	2.4	0.17	0.685
Jfd	0.0	0.8	0.95	0.331
aAf	88.3	80.2	0.71	0.399
aFoc1	0.0	3.2	3.45	0.063
aFoc2	0.0	0.0	—	—
Paf	47.9	37.3	0.09	0.770
ICc	94.7	81.7	6.87	0.009
aOf	78.7	18.3	79.13	<0.0001
aSf	80.9	96.0	17.19	<0.0001
aZaf	66.0	59.5	0.06	0.807
P1	0.0	0.0	—	—
aaFmd	71.3	67.5	0.53	0.467
Fcor	64.9	78.6	4.14	0.042
aMf	63.8	38.9	14.06	<0.0001
M2	5.3	11.9	2.75	0.097

равнине показало слабую дифференциацию группировок енотовидной собаки [Кораблёв и др., 2012]. Сравнение пространственной изменчивости у трёх видов псовых из близко расположенных локалитетов именно у енотовидной собаки продемонстрировало наименее выраженную изменчивость морфологических признаков в сравнении с волком и лисицей [Кораблёв и др., 2020]. Эти эффекты авторы объясняют как склонностью к бродяжничеству собаки, так и менее выраженной социальной организацией вида.

Сравнение интродуцированных в европейской части России популяций с автохтонными животными также не выявило значительной морфологической дивергенции, хотя по некоторым признакам отличия существуют, в частности, интродуцированные европейские животные имеют большую скуловую ширину и большую общую длину черепа [Korablev, Szuma, 2014].

Исследования, проведённые в европейской части аллохтонного ареала, показали, что величина полового диморфизма может варьировать в разных географических попу-

ляциях [Kauhala et al., 1998; Кораблёв и др., 2011]. В Тверской обл. самцы оказались крупнее самок практически по всем изученным краниометрическим признакам [Кораблёв и др., 2012], тогда как в выборках из Финляндии [Kauhala et al., 1998] и Польши [Korablev, Szuma, 2014] половой диморфизм выражен слабо. Для дальневосточных автохтонных популяций выявлена высокая степень полового диморфизма в размерах черепа зверей из Амурской обл., и в то же время показано отсутствие различий между самцами и самками для енотовидных собак из Хабаровского края [Korablev, Szuma, 2014].

В популяции енотовидной собаки Свердловской обл. половой диморфизм размеров черепа выражен слабо, самцы крупнее самок всего по 3 из 13 метрических признаков (таблица 1). Выявлена тенденция увеличения полового диморфизма у 10 из 13 метрических признаков на 30-летнем интервале времени. Максимальные различия, как у молодых, так и у взрослых животных характерны для диаметра клыка. Этот результат совпадает с полученным ранее [Кораблёв и др., 2020].

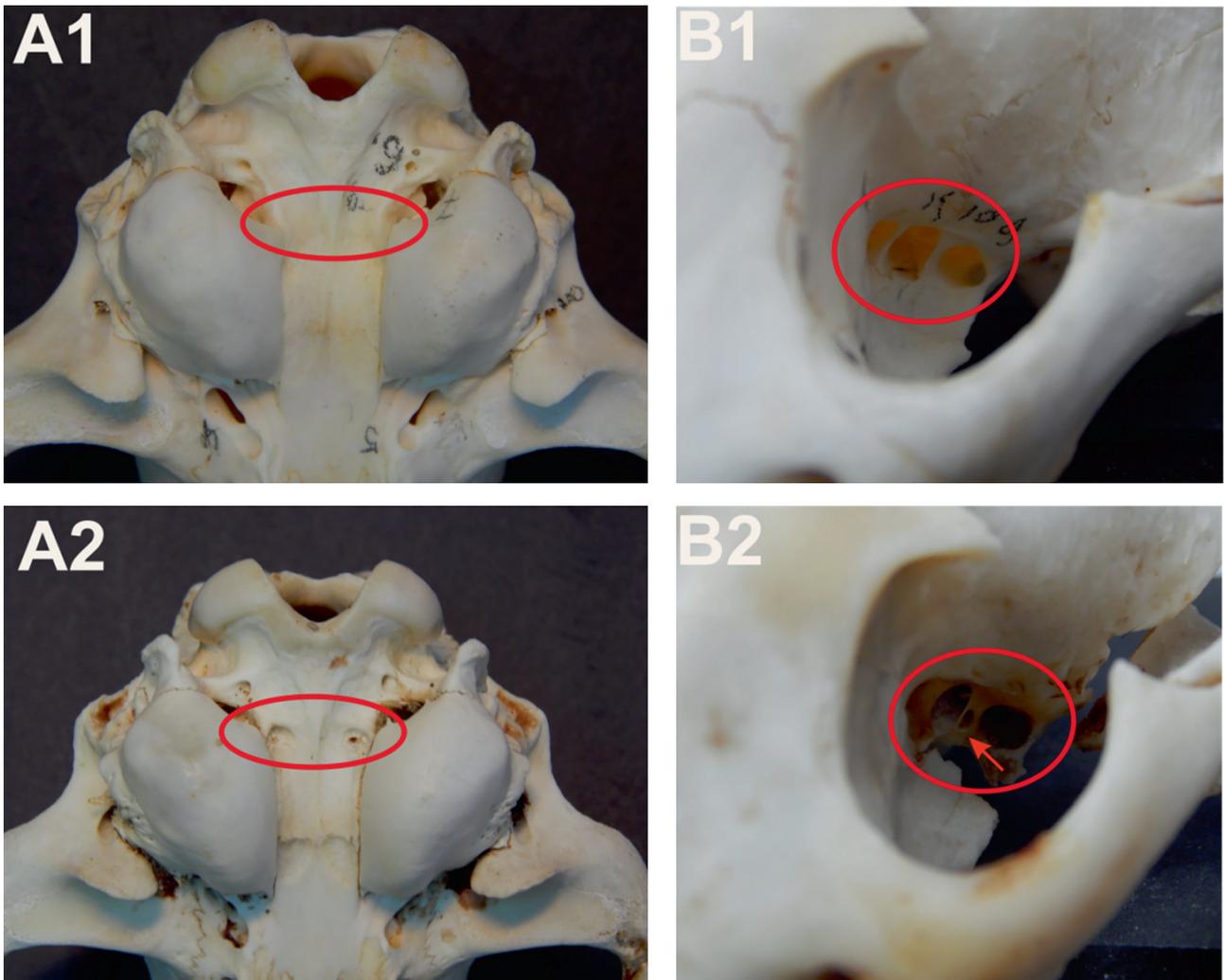


Рис. 5. Проявление неметрических признаков черепа енотовидной собаки Jfd (A1 и A2) и aFoc1 (B1 и B2).

Вероятно, происходит расхождение пищевых экологических ниш самцов и самок, и выражается в адаптации самцов к поимке более крупных жертв. В связи с этим характерно, что максимальные половые различия были обнаружены как у диаметра клыка, так и других признаков зубного и челюстного аппарата [Кораблёв и др., 2020].

При изучении хронографической изменчивости для представителей семейства Canidae отмечено увеличение размеров черепа у волка *Canis lupus* [Раменский и др., 1983, 1985] и обыкновенной лисицы *Vulpes vulpes* [Yom-Tov et al., 2003, 2007, 2013; Госьков, Корытин, 2016; Корытин, 2018] на близких по времени интервалах с выборками енотовидной собаки. Увеличение размеров авторы в основном связывают с глобальным изменением климата, которое может приводить к возрастанию первичной продукции, увеличению количества доступных пищевых ресурсов,

способствующих более интенсивному росту на ранних стадиях онтогенеза [Yom-Tov et al., 2003, 2007, 2013]. В то же время у шакала *Canis aureus* значимых изменений в размерах черепа на протяжении XX в. не выявлено [Yom-Tov, Yom-Tov, 2012]. Для енотовидной собаки показана тенденция (значимого изменения не обнаружено) увеличения общих размеров черепа во времени и в широтном направлении в интродуцированных популяциях Тверской и Вологодской областей [Кораблёв и др., 2011].

В исследованной нами популяции Свердловской обл. выявлены очень незначительные изменения при сравнении отдельных признаков черепа за 30-летний период. Увеличение черепа фиксируется в длине мозгового отдела, в то же время уменьшение черепа отмечается по ширине в области эктоорбитальных отростков. Однако при сопоставлении выборок по всему комплексу метрических призна-

ков (13) выявлены значимые различия в трёх из четырёх половых и возрастных группах (таблица 6). Центроиды облаков точек половых и возрастных групп животных, добытых в период I расположились более компактно в пространстве ДКФ1 и ДКФ2, разброс центроидов точек периода II выражен значительно ярче. То есть, при сопоставлении всего комплекса метрических признаков нами выявлены определённые различия в размерах черепа у молодых самцов и самок, а также у взрослых самцов. Квадрат расстояния Махалано-биса между взрослыми самками, добытыми в разные периоды времени, не достигает необходимого уровня значимости.

Исследование изменчивости мелких aberrаций черепа интродуцированных европейских и автохтонной дальневосточной популяций енотовидной собаки [Ansoerge et al., 2009] показало высокую степень дивергенции между ними. Значения средней меры дивергенции (Mean Measure of Divergence, MMD) между европейскими выборками из Германии, Польши и Финляндии составляли от 0.01 до 0.84 [Ansoerge et al., 2009].

Значение MMD для исследуемых выборок среднеуральской популяции енотовидной собаки, добытых в 1990-х и в 2020-х гг., рассчитанное по той же формуле [Ansoerge et al., 2009], составило 0.15. При сравнении с общим диапазоном изменений MMD, свойственным разным популяциям енотовидной собаки, полученный нами уровень дивергенции синтопных выборок на 30-летнем интервале времени свидетельствует о достаточно слабых изменениях в фенооблике популяции. С другой стороны, появление признаков (рис. 4), которые не были обнаружены в выборке периода I, может говорить об определённом увеличении разнообразия в популяции енотовидной собаки за 30-летний период.

Интродукция енотовидной собаки на европейской части Советского Союза, начатая в первой половине XX в., привела к успешному расселению этого вида далеко за пределами районов выпуска. Современный аллохтонный ареал вида занимает практически всю Центральную Европу и продолжает расширяться как на запад, так и на восток. На восточном макросклоне Среднего Урала еното-

видная собака появилась самостоятельно, и к концу 1980-х гг. здесь сформировалась устойчивая популяция вида с относительно стабильной численностью. За 30-летний период произошли определённые изменения в морфологии черепа. Сопоставление размеров отдельных признаков в разных половых и возрастных группах не показало каких-то существенных, однонаправленных изменений. Значимые различия выявлены при сравнении изменений по всему комплексу метрических признаков среди молодых самцов и самок, а также среди взрослых самцов (таблица 1). Уровень дивергенции по неметрическим признакам также относительно невелик и, в первую очередь, связан с обнаружением новых признаков в выборке периода II.

Заключение

Таким образом, мы наблюдаем относительно слабую дифференциацию морфологических признаков енотовидной собаки во времени по сравнению с другими псовыми [Кораблёв и др., 2020]. Но при этом вид активно продвигается на восток, сохраняя в целом прежний морфологический облик. Сравнение с близкородственными широко распространёнными видами, волком и лисицей [Кораблёв и др., 2020], морфологический облик которых достаточно существенно меняется как в пространстве, так и во времени, свидетельствует, что вид, изначально имевший сравнительно небольшой ареал на Дальнем Востоке и в Юго-Восточной Азии, в настоящее время активно расселяется по Европе и Западной Сибири с минимальными изменениями морфооблика. Возможно, это связано с небольшим промежутком времени, прошедшим с начала интродукции. С другой стороны, слабая внутривидовая морфологическая дифференциация говорит об определённой «монолитности», устойчивости, сбалансированности размеров черепа *N. procyonoides*. С третьей стороны, биологическая особенность енотовидной собаки – способность к зимнему сну – позволяет ей успешнее переживать наиболее суровый зимний сезон, как правило, приводящий к высокой смертности животных. Эксперименты по так называемой «пищевой разгрузке» продемонстрировали

значительно более высокую устойчивость исследуемого вида к голоданию, по сравнению с другими, незимоспящими, видами псовых – лисицей и песцом [Заболотских, 2000]. Средняя выживаемость голодавших еотовидных собак составляла 130 дней, в то время как аналогичный показатель для лисицы был меньше в 4.3 раза [Заболотских, 2000]. Зимний сон позволяет еотовидной собаке «пропускать» фазу повышенной сезонной смертности, вызванной в основном недостатком кормов, и не попадать под действие отбора. Полагаем, что именно эти особенности вида позволяют ему достаточно успешно осваивать и расширять аллохтонный ареал, сохраняя в относительно стабильном состоянии пропорции и размеры черепа.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность открытому и анонимному рецензентам за ценные советы и рекомендации по улучшению статьи.

Финансирование работы

Анализ данных и подготовка статьи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект №122021000084-4).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Работа выполнена на музейном материале и не содержит исследований с участием людей или живых животных в качестве экспериментальных объектов. Черепа еотовидных собак получены от охотников, имевших официальные разрешения на добычу животных.

Литература

- Васильев А.Г., Васильева И.А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 511 с.
- Глушков В.М., Граков Н.Н., Гревцев В.И., и др. Акклиматизация и биотехния в системе управления популяциями охотничьих животных // Киров, 2001. 204 с.
- Госьков А.М., Корытин Н.С. Изменение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX в. на Среднем Урале и прилегающей территории // Экология. 2016. Т. 47. № 6. С. 468–471.
- Заболотских Ю.С. Научные основы и практика пищевых разгрузок в пушном звероводстве // Автореф. дис. ... доктора биол. наук. М., 2000. 39 с.
- Клевезаль Г. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. Товарищество науч. изд. КМК, 2007. 282с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Кирюхин С.Т., Телепнев В.Г., Крючков В.С. Изменение ареала некоторых видов животных юга Западной Сибири // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Мат. междунар. науч.-практ. конф., посвящённой 80-летию ВНИИОЗ (28–31 мая 2002 г.). Киров, 2002. 672 с.
- Кирюхин С.Т., Телепнев В.Г., Крючков В.С., Кузнецов Э.В. Расселение еотовидной собаки по территории Новосибирской области // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Мат. междунар. науч.-практ. конф., посвящённой 90-летию ВНИИОЗ (22–25 мая 2012 г.). Киров, 2012. 656 с.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, еотовидная собака, американская норка // Известия РАН. 2011. № 2. С. 187–197.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. Краниометрическая изменчивость еотовидной собаки – *Nyctereutes procyonoides* Gray (Carnivora, Canidae) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 2012. Т. 117. С. 16–25.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Дикарёв С.В. Внутрипопуляционный полиморфизм симпатричных псовых (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*): краниометрические данные // Принципы экологии. 2020. № 2. С. 17–39.
- Корытин Н.С. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX века на северо-востоке Европы // Экология. 2018. № 1. С. 60–65.
- Малафеев Ю.М., Корытин Н.С. Расширение ареала и хозяйственное значение еотовидной собаки на Среднем Урале // Акклиматизация охотничьих животных в СССР: Тез. докл. III Всесоюз. семинара-совещ. по акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных. Минск, 1978. С. 128–129.
- Млекопитающие России (Электронный ресурс) // (<http://rusmam.ru/>). Проверено 01.03.2024.
- Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 294 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР // Часть II. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. С. 5–65.

- 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.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia, Mustelidae) // Бюллетень московского общества испытателей природы. 1974. Т. 79. № 6. С. 23–35.
- Сидоров Г.Н. и др. Пушные звери Среднего Прииртышья (Териофауна Омской области): Моногр. / Г.Н. Сидоров, Б.Ю. Кассал, К.В. Фролов, О.В. Гончарова // Омск: Наука; Полиграфический центр КАН, 2009. 808 с.
- Сидоров Г.Н., Мишкин Б.И. Численность и особенности ландшафтного распределения диких псовых на территории Омской области в XX в // Природа и природопользование на рубеже XXI века. 1999. С. 119–122.
- Смирнов В.С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале // Тр. Салехардского стационара УФАН СССР. 1959. Вып. 1. С. 220–238.
- Allendorf F, Lundquist L Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species // *Conserv. Biol.* 2003. Vol. 17. P. 24–30.
- Ansorge H. Assessing non-metric skeleton characters as a morphological tool 1 // *Zoology*. 2001. 104 (3–4). P. 268–277.
- Ansorge H., Ranyuk M., Kauhala K., Kowalczyk R., Stier N. Raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, populations in the area of origin and in colonised regions—the epigenetic variability of an immigrant // *Ann. Zool. Fennici*. 2009. Vol. 46. <https://doi.org/10.5735/086.046.0106>
- Clavero M., Garcia-Berthou E. Invasive species are a leading cause of animal extinctions // *Trends Ecol Evol*. 2005. Vol. 20. No. 3. P. 110. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003>
- Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // *J. Mammalogy*. 1980. Vol. 61. No. 3. P. 436–448.
- Kauhala K. & Saeki M. *Nyctereutes procyonoides* (Электронный документ) // The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T14925A85658776. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T14925A85658776.en>. Проверено 01.03.2024.
- Kauhala K., Viranta S., Kishimoto M., Helle E., Obara I. Skull and tooth morphology of Finnish and Japanese raccoon dogs // *Ann. Zool. Fennici*. 1998. Vol. 35. P. 1–16.
- Korablev N.P., Szuma E. Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: Looking at translocation from a morphological point of view // *Acta Theriol. (Warsz)*. 2014. Vol. 59. P. 61–79. <https://doi.org/10.1007/s13364-012-0127-4>
- Lissovsky A.A., Sheftel B.I., Stakheev V.V., Ermakov O.A., Smirnov D.G., Glazov D.M., Strelnikov D.P., Ekonomov A.V., Titov S.V., Obolenskaya E.V., Kozlov Y.A. & Saveljev A.P. Creating an integrated information system for the analysis of mammalian fauna in the Russian Federation and the preliminary results of this information system // *Russian Journal of Theriology*. 2018. Vol. 17. No. 2. P. 85–90.
- Sjovold T. Non-metrical divergence between skeletal populations: the theoretical foundation and biological importance of CA B // Smith's mean measure of divergence. 1977. Vol. 4. No. 1. P. 1–133.
- Smith C.A.B. Coefficients of biological distance // *Annals of human genetics*. 1972. Vol. 36. P. 241–245.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zool. Anz*. 2012. Vol. 251. No. 4. P. 331–334.
- 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. Vol. 5. No. 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. Vol. 90. No. 4. P. 729–734.
- 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. Vol. 108. No. 3. P. 579–585.

CHRONOGRAPHIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN THE URAL POPULATION OF THE RACCOON DOG (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*)

© 2024 Terekhova E.S.*, Korytin N.S.**, Ranyuk M.N.***

Institute of plant and animal ecology of the RAS, Ekaterinburg, 620144, Russia
e-mail: *terekhova_es@ipae.uran.ru, **nsk@ipae.uran.ru, ***ranyuk@ipae.uran.ru

Changes in craniometric traits of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in the samples from one locality separated by a 30-year time interval were analyzed. Small differences in both metric and non-metric cranial traits were found. Sexual dimorphism was expressed weakly. For a set of 13 metric traits, significant differences were found in young and adult males in samples separated by a 30-year time interval. No such differences were found in both young and adult females. Analysis of skull aberrations showed a slightly higher level of divergence for a number of traits. Several new phenes of non-metric traits, which were absent in the 1990s sample, were found among individuals captured in the 2020s, indicating a certain increase in diversity in the raccoon dog population over the 30-year period. A weak chronographic variability of cranial features compared to other species of Canidae was found, which was attributed by the authors to a number of physiological peculiarities of the raccoon dog.

Keywords: raccoon dog, morphology, population, intentional introduction, craniological characters.