

УДК 599.742.17:591.151.(470.3)

## ФАКТОРЫ ПОЛИМОРФИЗМА КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*VULPES VULPES*, CARNIVORA, CANIDAE) В ЦЕНТРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2018 г. Н. П. Кораблёв<sup>1, \*</sup>, М. П. Кораблёв<sup>2, 4</sup>, А. П. Кораблёв<sup>3</sup>,  
П. Н. Кораблёв<sup>4</sup>, А. В. Зиновьев<sup>5</sup>, В. А. Жагарайте<sup>1</sup>, И. Л. Туманов<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, Псковская обл., Великие Луки 182112, Россия

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119991, Россия

<sup>3</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербурге 197022, Россия

<sup>4</sup> Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская обл., Нелидовский район,  
пос. Заповедный 172513, Россия

<sup>5</sup> Тверской государственный университет, Тверь 170100, Россия

<sup>6</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. Б.М. Житкова  
РАН, Киров 610000, Россия

\*e-mail: cranlab@gmail.com

Поступила в редакцию 26.06.2017 г.

Краниометрическими методами изучены четыре выборки лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* L. 1758) ( $n = 403$ ). Выборки получены от животных, населяющих Тверскую область. Тестируемые факторы по силе влияния на размерный полиморфизм черепа лисицы в центре европейской части России можно представить в следующем порядке: возрастная, половая, географическая, хронографическая изменчивости. Географический и хронографический факторы изменчивости ассоциированы с зубочелюстным аппаратом животных. При анализе временного отрезка с начала 1990-х по настоящее время присутствует слабый тренд увеличения отдельных структур черепа, но при включении 80-х годов формируется более сложная тенденция хронографической изменчивости, которая носит характер флуктуации размеров. Это может быть связано с высокой суммарной смертностью животных, что определяет стохастический характер хронографической размерной изменчивости. Пространственная изменчивость одонтологических и краниометрических признаков может иметь адаптивный функциональный характер.

**Ключевые слова:** лисица обыкновенная, морфологическая изменчивость, центр европейской части России

**DOI:** 10.1134/S0044513418090064

Изменчивость организмов – сложное явление. С точки зрения эволюционной биологии изменчивость организмов является одной из главных предпосылок действия естественного отбора (Медников, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1978). Если рассматривать этот феномен с позиций популяционной биологии, то следует констатировать его важное значение для устойчивости и целостности популяции как биологической системы (Яблоков, 1987). Важными факторами полиморфизма следует считать возрастную, половую, пространственно-временную изменчивости животных.

Мы продолжаем серию публикаций, посвященных внутривидовому анализу морфологических признаков млекопитающих отряда Carnivora, населяющих центр европейской части России.

Лисица обыкновенная (*Vulpes vulpes* Linnaeus 1758), вид семейства Canidae, занимает ареал площадью порядка 70 млн км<sup>2</sup>, охватывающий пять континентов и не менее 83 стран (Sillero-Zubiri et al., 2004). Столь протяженный ареал и формируемый в его границах градиент факторов среды, а также длительная филогенетическая история популяций вида предопределили выраженную фенотипическую изменчивость. Современные систематики выделяют 45 подвидов *Vulpes vulpes* (Wozencraft, 2005). В пределах рассматриваемого в статье географического региона обитает европейский подвид *Vulpes vulpes crucigera* Bechstein 1789, симпатричный с двумя представителями семейства Canidae: серым волком (*Canis lupus* Linnaeus 1758) и отовидной собакой (*Nyctereutes procyonoides* Gray 1834) – вселенцем, численность которого существенно превышает численность абориген-

**Таблица 1.** Характеристика используемого материала

Номер выборки	Место сбора в Тверской области	Самцы	Самки	Всего	Период сбора
1	Юго-запад	70	80	150	1982–2006
2	Центр	52	43	95	1995–2005
3	Северо-восток	33	39	72	2003–2006
4	Юго-восток	48	38	86	1996–2010

ных хищников (Макаров и др., 2009). С морфологической точки зрения лисица обыкновенная хорошо изучена, в том числе, изучены размерная и дискретная изменчивости её черепа (Huson, Page, 1980; Helle et al., 1989; Ansorge, 1994; Szuma, 2007, 2008; Hartová-Nentvichová et al., 2010, 2010a, и др.). Значительная часть морфологических работ посвящена исследованию вида в масштабах большей части ареала в Старом и Новом Свете (Churcher, 1960; Davis, 1977; Szuma, 2007; 2008 и др.), и лишь немногие публикации затрагивают размерную изменчивость вида на уровне отдельных популяций и популяционных групп (Huson, Page, 1980). Не столь многочисленные (Юдин, 1986) исследования хронографической изменчивости лисицы недавно привлекли интерес териологов (Yom-Tov, Yom-Tov, 2012; Госьков, Корытин, 2016 и др.).

Территориально наиболее близкие пункты исследования краниометрической изменчивости вида – Северо-запад европейской части России (Данилов и др., 1979) и Московская обл. (Szuma, 2008). В Тверской обл. и соседних регионах подобных исследований лисицы не проводили.

Лисица – традиционный объект охоты, поэтому собраны репрезентативные остеологические коллекции, охватывающие различные географические пункты Тверской обл. за длительный период, накоплены сведения об эколого-демографических характеристиках, что создает предпосылки для выполнения фундаментальных морфо-экологических исследований вида.

Цель работы – изучить краниометрическую изменчивость лисицы обыкновенной и оценить каким образом на морфологическое разнообразие черепа влияют возраст особей, половая принадлежность, географическая и хронографическая вариабельность.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Информация о численности вида на территории исследования получена в региональных органах Росприроднадзора (Министерство природных ресурсов Тверской обл.). За период сбора анализируемой выборки по данным зимнего маршрутного учета с 1976 по 2008 годы средняя численность вида в Тверской обл. составила  $8.5 \pm 0.8$  тысяч особей (минимум 5.5, максимум 12.8 тысяч).

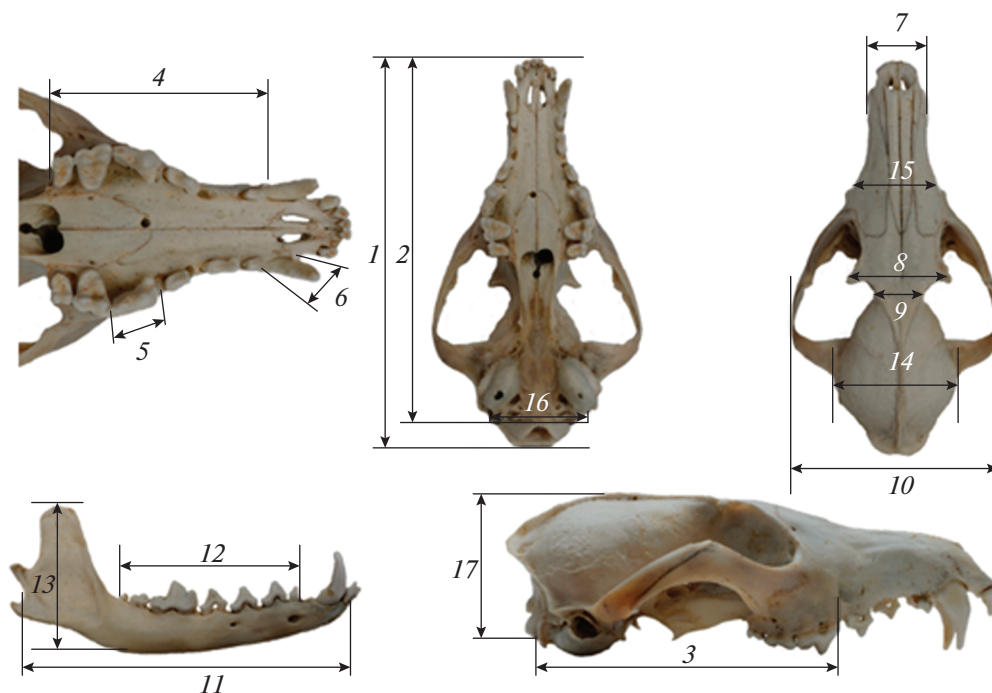
Пол, место и дата добычи животных указаны охотниками-корреспондентами, принимавшими участие в сборе материала. Географические координаты места добычи в градусах и минутах получены как географические центры выборок в каждом административном районе в системе настольной картографии MapInfo ГИС-Россия.

Возраст каждой особи определен визуально по степени развития рельефных структур черепа (сагиттальный гребень, заглазничные отростки), обликации носового и межрезцового швов, состоянию зубной системы (Habermehl, 1986; Клевезаль, 2007), а также с использованием инструментальных методик по слоям цемента на декальцинированных и окрашенных препаратах апикальной части клыка (Клевезаль, Клейненберг, 1967). По совокупности внешних признаков выделена группа наиболее старых особей ( $\approx 7\%$  от выборки), из клыков которых были изготовлены препараты. Среди особей, отнесенных к категории “старые”, 20% составили животные в возрасте 3+ года; 25% – 4+ года; 25% – 5+ лет; 15% – 6+ лет; и 15% 7–8+ лет. В целом соотношение возрастных групп в выборке лисиц из Тверской обл. соответствовало таковому животных, населяющих Уэльс (Великобритания) (Huson, Page, 1980), и близки к полученному в Чехии (Hartová-Nentvichová et al., 2010a). В последующих расчетах черепа были разделены на две группы: молодых особей, особей предрепродуктивного возраста и взрослых в возрасте 1+ и старше.

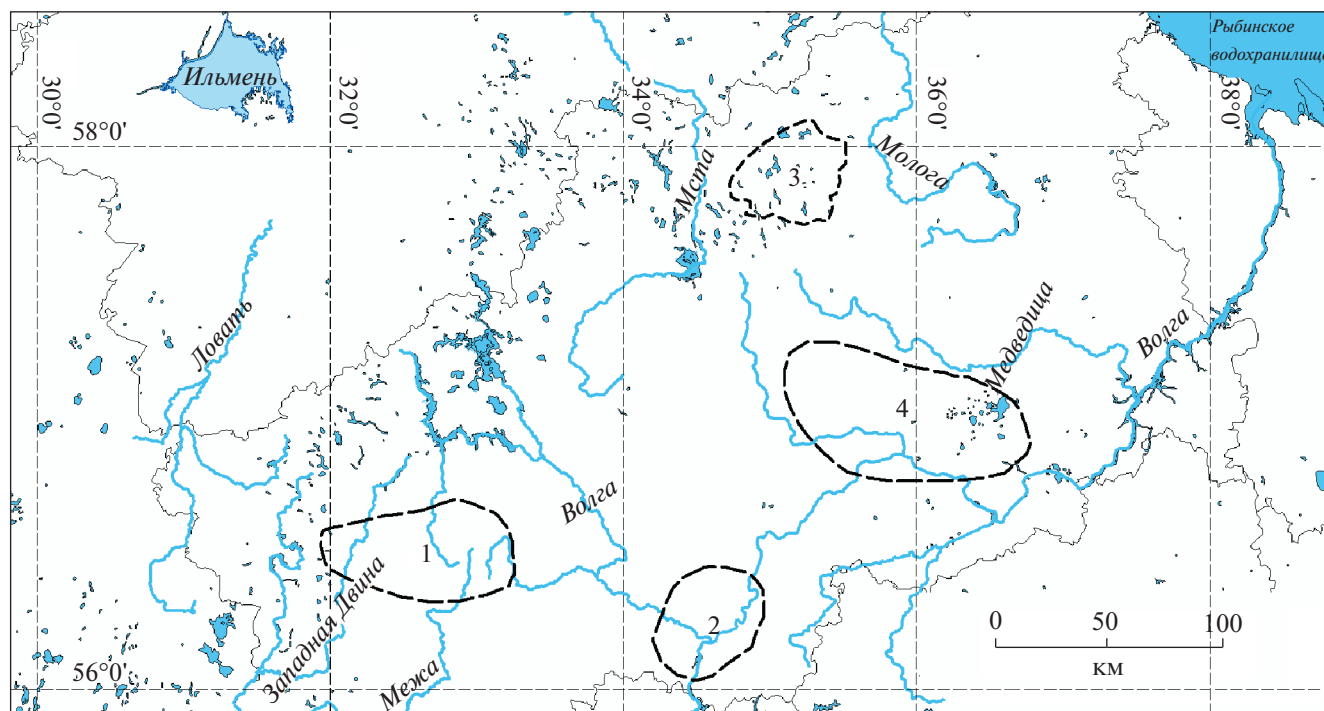
Схема промеров включала 17 измерений черепа и нижней челюсти, в том числе измерение билатерально симметричных признаков. Схема в значительной мере унифицирована с предложенной Анзоргом для лисицы обыкновенной (Ansorge, 1994) (рис. 1). Измерения с точностью до 0.01 мм выполнены цифровым штангенциркулем Sylvac S\_Cal Work, синхронизированным с компьютером с помощью оптического кабеля.

Общий объем изученного материала составил 403 экз. Черепа животных распределены по условно выделенным районам сбора, охватывающим всю Тверскую обл. (табл. 1, рис. 2).

Обработанный материал находится в фондах Краниологической коллекции Центрально-Лесного заповедника (выборки 1–3) и на кафедре Биологии Тверского государственного университета (выборка 4).



**Рис. 1.** Схема промеров черепов лисицы: 1 – кондилобазальная длина черепа, 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости, 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия, 4 – длина верхнего ряда коренных зубов, 5 – коронарная длина P<sup>4</sup>, 6 – ширина верхнего клыка у основания, 7 – ширина верхней челюсти над клыками, 8 – расстояние между латеральными краями заглазничных отростков, 9 – ширина заглазничного сужения, 10 – скуловая ширина, 11 – длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставными и угловыми отростками, 12 – длина нижнего ряда коренных зубов, 13 – наибольшая высота венечного отростка, 14 – ширина мозговой капсулы (максимальная), 15 – ширина роstrума на уровне подглазничных отверстий, 16 – ширина на уровне яремных отростков, 17 – максимальная высота черепа.



**Рис. 2.** Карта мест сбора материала. Пунктирной линией показаны районы сбора, их номера соответствуют номерам, приведенным в табл. 1.

В анализ включали все черепа, сохранившие целостность общей структуры. Для восполнения измерений, которые невозможно получить на поврежденных черепах, применяли метод линейной регрессии. Для этого определяли корреляционные связи измеренных признаков друг с другом у полностью комплектных экземпляров ( $n = 153$ ). Наиболее сильно коррелирующий с искомым признаком промер выступал предиктором ( $x$ ), а восполняемый промер ( $y$ ) “отклик” – искомая переменная. Получали уравнение вида:  $y = a + b \times x$ . Для оценки качества прогнозирования признака использовали коэффициент детерминации  $R^2$  и уровень статистической значимости оценки –  $p$ . Заполнение пропусков осуществляли с учетом половой и территориальной принадлежности животных.

Для изучения полового диморфизма применяли методический подход, описанный нами ранее (Кораблёв и др., 2013). Индекс полового диморфизма (ИПД) рассчитывали по формуле:  $ИПД = 100 \times (X\sigma - X\varphi) / X\varphi$ , где ИПД – величина полового диморфизма в процентах;  $X\sigma$  и  $X\varphi$  – средние величины признаков для самцов и самок. Дискриминантный анализ применен для выделения признаков, наиболее значимых в описании межполовых различий. Масштаб морфологических различий оценивали по величине и статистической значимости квадрата дистанций Махаланобиса между выборками ( $D^2$ ) (Рожнов, Абрамов, 2006), а качественную оценку различий – по процентному отношению корректно классифицированных особей в априори заданные классы: самцы и самки (Hartová-Nentvichová et al., 2010). Для дополнительной характеристики морфологической изменчивости самцов и самок использовали значения коэффициента вариации (CV) (Медников, 1969; Mieri et al., 2005), оценивая достоверность различий между полами с помощью непараметрического теста Вилкоксона (Mieri et al., 2005). Анализ размерного полового диморфизма осуществляли для всей выборки, без деления по географическому признаку.

С целью получения виртуальных зависимых факторов (макропеременных), описывающих варьирование всех краниометрических переменных, осуществлено неметрическое многомерное шкалирование. Предварительно исходные размеры черепа логарифмированы по формуле  $b = \lg x_{ij}$  с использованием десятичного логарифма, где  $b$  – измеряемый признак,  $x_{ij}$  – измеренное значение признака для каждой особи. Необходимость нормализации данных продиктована тем, что физическое значение логарифмирования определяется отношениями в системе в соответствии с функцией  $y = a \times x^b$  (Пузаченко, 2004). С биологической точки зрения так проявляется эффект аллометрических возрастных изменений, поскольку в выборке присутствуют особи разного возраста. Для построения ординации использовали дистанцию

Евклида; в результате расчетов при 1000 итераций остановились на трех осях многомерного шкалирования (ОМШ), значение стресса составило 0.108. Доля объясненной осями изменчивости: ОМШ-1 = 65.3%, ОМШ-2 = 16.5%, ОМШ-3 = 12.1%, всего 93.9%.

Биологическая интерпретация полученных макропеременных ОМШ осуществлена с учетом их корреляции, во-первых, с краниометрическими признаками, во-вторых, с тестируемыми факторами размерного полиморфизма. В качестве меры обусловленности использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена. С учетом обусловленности варьирования ОМШ проводили их последующий анализ. Для оценки характера влияния изучаемых факторов на макропеременные применяли общую модель многомерного регрессионного анализа.

В качестве референсных методов, для кросс-валидации результатов и исключения статистических ошибок первого и второго рода (априори полагаем наличие пространственно-временной изменчивости) использовали дискриминантный и пермутационный многомерный дисперсионный анализ (аналог PERMANOVA с применением матриц расстояний) (Anderson, 2001) измеренных признаков, в котором предикторами выступали тестируемые факторы: регион сбора, пол и возраст животных. Сопоставление результатов, полученных с помощью различных методов многомерного статистического анализа, значительно повышает надежность выводов (Nuzzo, 2014).

Многомерное неметрическое шкалирование и PERMANOVA (дистанция Евклида, 999 итераций, поправка Бонферрони) выполнены в статистической среде R (R Core Team, 2016). Для оценки влияния изоляции расстоянием на морфологическую изменчивость с применением теста Мантеля (1000 итераций) использована программа IBD (Bohonak, 2002). Все остальные статистические расчеты осуществляли в программном пакете Statistica 12.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Описание используемых макропеременных

Размерное морфологическое разнообразие лицицы обыкновенной при используемой схеме промеров описывается тремя ОМШ. При помощи рангового непараметрического критерия корреляции Спирмена установлена обусловленность варьирования осей отдельными переменными – измеренными признаками черепа (табл. 2).

Из табл. 2 следует, что первая ось значимо коррелирует со всеми измеренными переменными, за исключением ширины заглазничного сужения. Наибольшие значения коэффициентов корреляции ( $\geq 0.70$ ) определены для признаков черепа, воспроизводящих общие размеры его церебральной и висцеральной частей (признаки 1–3, 6, 7,

10–13). Для второй оси определяются невысокие корреляции со многими краниометрическими признаками, но в наибольшей мере она описывает изменчивость признаков 8 – расстояние между латеральными краями заглазничных отростков и 9 – ширину заглазничного сужения. Третья ось многомерного шкалирования коррелирует с минимальным числом промеров, среди всех осей. Тем не менее, она содержит важную часть информации, характеризующую изменчивость признаков: 15 – ширину рострума на уровне подглазничных отверстий, 5 – коронарную длину четвертого премоляра и 6 – ширину клыка у основания. Оси ортогональны по отношению друг к другу, корреляция между ними отсутствует ( $r_{\text{Спирмена}} \geq 0.001$ ,  $p > 0.05$ ).

Далее из приведенных расчетов следует, что варьирование ОМШ-1 обусловлено двумя факторами: половой принадлежностью и возрастом животных. ОМШ-2 незначительно коррелирует с возрастом и полом животных. ОМШ-3 статистически значимо коррелирует с тремя факторами: периодом добычи, географической долготой и широтой сбора материала, при отсутствии значимой корреляции с половой и возрастной группой животных. Поэтому резюмировать биологический смысл осей можно следующим образом: первая ось описывает половую принадлежность животных и их возрастную группу. Вторая, в существенно меньшей степени, – половозрастную изменчивость. Третья ось воспроизводит пространственно-временную изменчивость лисицы обыкновенной. С учетом долей воспроизведенной осями дисперсии можно говорить о преобладании половозрастной изменчивости в краниометрических данных над всеми другими видами изменчивости. Пространственно-временная изменчивость выражена значительно слабее. Однако ее проявление при столь малом географическом охвате и временном интервале в исследованных выборках, безусловно, заслуживает внимания. Таким образом, проведенный анализ полученных макропеременных – осей многомерного шкалирования подтверждает исходную гипотезу о влиянии на размерную изменчивость черепа лисицы априорно выделенных факторов полиморфизма.

**Размерный половой диморфизм**

Результаты расчета ИПД представлены в табл. 3. В среднем по всем признакам черепа ИПД составил 3.01 при максимальном и минимальном значениях –0.15 и 5.02 соответственно. Самцы превосходят размерами самок по всем измеренным признакам черепа, за исключением межглазничной ширины. Минимальное значение ИПД отмечено для признака 16 – ширина на уровне яремных отростков. Максимальные половые различия найдены в некоторых признаках зубной системы и челюстного аппарата, среди которых можно назвать: ширину верхнего клыка у основания (6),

**Таблица 2.** Значения коэффициента корреляции Спирмена осей с переменными – размерами черепа и предикторами

Признак	ОМШ–1	ОМШ–2	ОМШ–3
1	–0.80	–0.19	0.14
2	–0.85	–0.20	0.13
3	–0.83	–0.23	–
4	–0.69	–0.31	–0.18
5	–0.51	–0.16	–0.36
6	–0.70	–0.11	–0.36
7	–0.74	–	–
8	–0.64	0.57	–
9	–	0.79	–0.21
10	–0.79	–	–
11	–0.87	–0.17	–
12	–0.77	–0.20	–
13	–0.77	–0.11	–
14	–0.65	–	–
15	–0.59	0.15	0.64
16	–0.66	–0.10	0.19
17	–0.61	–	–
Предиктор			
Пол	0.50	0.11	–
Период добычи	–	–	–0.34
Возраст	–0.52	–0.12	–
Район добычи			
Долгота	–	–	–0.45
Широта	0.12	–	–0.27

Примечания. Показаны только статистически значимые ( $p < 0.05$ ) корреляции. Прочерк – отсутствие статистической значимости.

длину нижней челюсти и высоту её венечного отростка (11, 13). Достаточно значительны межполовые различия по признакам, характеризующим общие размеры черепа, например кондилобазальной длины (1) и некоторые сопряженные с ней промеры: скуловая ширина (10), ширина верхней челюсти над клыками (7). В группе неполовозрелых животных среднее значение ИПД было существенно меньше и составило 1.04.

Средний для семнадцати признаков коэффициент вариации самок  $4.37 \pm 0.39$ ; самцов  $4.62 \pm 0.38$ , различия по критерию Вилкоксона между ними недостоверны ( $p < 0.05$ ). Значения коэффициента вариации в группе животных предрепродуктивного возраста были несколько ниже и составили для самок  $4.20 \pm 0.61$ , для самцов  $4.26 \pm 0.65$ , статистически значимые различия между ними также отсутствуют ( $p < 0.05$ ).

Дискриминантный анализ позволил установить, что корректная классификация особей в за-

**Таблица 3.** Морфометрическая характеристика взрослых самцов и взрослых самок лисицы обыкновенной в Тверской обл.

Признак	Среднее $\pm$ ошибка	Min–max	$C_v$	ИПД
1	148.59 $\pm$ 0.37	138.31–162.47	3.45	3.63
	143.43 $\pm$ 0.31	134.06–157	2.78	
2	140.62 $\pm$ 0.33	129.71–153.68	3.25	3.94
	135.32 $\pm$ 0.30	126.51–148.92	2.84	
3	89.58 $\pm$ 0.20	81.14–96.53	3.09	3.61
	86.46 $\pm$ 0.21	79.11–95.58	3.02	
4	55.12 $\pm$ 0.21	36.04–66.77	5.27	3.14
	53.44 $\pm$ 0.19	44.48–60.71	4.56	
5	14.94 $\pm$ 0.05	12.59–16.55	4.73	2.56
	14.56 $\pm$ 0.05	12.40–16.22	4.68	
6	7.17 $\pm$ 0.03	5.74–9.20	6.65	5.02
	6.83 $\pm$ 0.04	5.34–8.95	6.51	
7	24.50 $\pm$ 0.10	21.02–28.34	5.70	3.23
	23.72 $\pm$ 0.09	20.68–26.72	5.01	
8	37.75 $\pm$ 0.21	30.94–45.70	7.56	3.43
	36.49 $\pm$ 0.23	29.50–45.10	7.83	
9	22.59 $\pm$ 0.10	19.65–30.12	6.12	–0.15
	22.63 $\pm$ 0.12	19.43–26.72	6.74	
10	80.13 $\pm$ 0.22	72.00–89.24	3.83	3.52
	77.37 $\pm$ 0.23	70.26–95.78	3.85	
11	108.12 $\pm$ 0.24	101.40–116.06	3.06	3.25
	104.73 $\pm$ 0.25	96.16–115.95	3.02	
12	61.36 $\pm$ 0.14	53.62–65.74	3.17	2.43
	59.88 $\pm$ 0.14	54.72–66.34	2.94	
13	39.92 $\pm$ 0.14	34.61–44.20	4.61	4.40
	38.24 $\pm$ 0.15	32.98–44.20	4.95	
14	48.56 $\pm$ 0.10	42.67–52.08	2.79	2.31
	47.46 $\pm$ 0.11	44.07–51.90	2.93	
15	30.11 $\pm$ 0.16	25.04–37.76	7.34	2.66
	29.36 $\pm$ 0.14	25.62–35.62	6.22	
16	47.38 $\pm$ 0.16	36.39–52.17	4.64	1.85
	46.51 $\pm$ 0.13	38.85–50.43	3.64	
17	42.18 $\pm$ 0.10	39.38–48.56	3.22	2.36
	41.19 $\pm$ 0.09	36.68–45.40	2.83	

Примечания. Для каждого признака: самца ( $n = 183$ ) верхняя строка, самки ( $n = 157$ ) – нижняя строка. 1–17 – см. рис. 1.

данные группы (самцы и самки) составила 76.2 и 75.9% соответственно. Квадрат дистанций Махаланобиса ( $D^2$ ) между ними равен 1.71, различия статистически значимы  $p = 0.000001$ . Наибольшей разрешающей способностью, по данным дискриминантного анализа, обладают признаки: ширина верхнего клыка у основания Вилкоксона ( $W-\lambda = 0.71$ ,  $F = 5.63$ ,  $p = 0.02$ , ширина

рострума на уровне подглазничных отверстий  $W-\lambda = 0.71$ ,  $F = 4.44$ ,  $p = 0.04$ , расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости  $W-\lambda = 0.71$ ,  $F = 5.33$ ,  $p = 0.02$ .

Различные способы статистической обработки размерного полового диморфизма дают принципиально сходные результаты, однако несколько различаются в деталях. Лучшую количественную глазомерную оценку межполовых различий можно установить по общим размерам черепа, в то время как функционально важные признаки, имеющие небольшие линейные размеры, удается выявить при помощи индексов относительных размеров самцов и самок.

#### Оценка мощности влияния полового и возрастного факторов размерного полиморфизма

Учитывая обусловленность варьирования ОМШ-1 половой и возрастной изменчивостью животных, с помощью общей модели многофакторного регрессионного анализа исследовали силу и характер влияния этих факторов на размерный полиморфизм черепа. Количество вовлеченных в анализ особей составило: 333 взрослых, 63 молодых. Качество модели регрессионного анализа характеризуется коэффициентом корреляции ( $R$ ) = 0.65, скорректированным коэффициентом детерминации ( $R^2$ ) = 0.43, критерием Фишера ( $F$ ) = 149.8, при высокой статистической значимости  $p > 0.001$ . Для оценки вклада каждого из проверяемых факторов в морфологическую изменчивость черепа использованы коэффициенты Парето ( $\alpha$ ). Графически характер влияния факторов в динамике возрастной и половой изменчивости представлен на рис. 3.

Из графика следует, что самцы в молодом возрасте крупнее самок, эти различия с возрастом сохраняются и усиливаются. Размерный половой диморфизм прогрессирует – с возрастом половые различия усиливаются. И возраст ( $F = 141.06$ ,  $p = 0.0001$ ), и половая принадлежность ( $F = 111.10$ ,  $p = 0.0001$ ) – факторы, практически одинаковые по силе влияния на изменчивость черепа. Значения коэффициентов  $\alpha$  для первого и второго составили 11.88 и 10.54 соответственно.

#### Хронографическая и географическая изменчивости

Дискриминантный анализ самцов лисицы из различных выборок позволил выделить два наиболее изменчивых краниометрических признака: коронарная длина  $P^4$   $W-\lambda = 0.53$ ,  $F = 2.7$ ,  $p = 0.04$ , ширина рострума на уровне подглазничных отверстий  $W-\lambda = 0.59$ ,  $F = 9.78$ ,  $p = 0.00005$ . Указанные промеры черепа связаны с функционированием зубочелюстного аппарата животных, однако наибольшей разрешающей способностью с



точки зрения пространственного варьирования обладает последний из указанных признаков.

Классификационная матрица дискриминантного анализа свидетельствует, что средний уровень распознавания популяций составляет 60.1%. Лучше всех распознаются выборки 1 (72.9%) и 4 (70.8%), несколько хуже – выборки 2 (48.1%), и 3 (36.4%), в ошибочной классификации наиболее часто они ассоциируются с выборкой 1.

В результате анализа самок, проведенного по аналогичной схеме, выделены два краниометрических признака с наибольшим вкладом в варьирование их размеров географического района сбора: ширина мозговой капсулы  $W-\lambda = 0.58$ ,  $F = 3.00$ ,  $p = 0.03$ , ширина роострума на уровне подглазничных отверстий  $W-\lambda = 0.67$ ,  $F = 13.40$ ,  $p = 0.00001$ ). Характерно, что у двух полов в большей степени пространственной изменчивости подвержена ширина роострума на уровне подглазничных отверстий.

Классификационная матрица свидетельствует, что средний уровень распознавания самок из различных выборок составляет 56.5%. Среди отдельных выборок лучше всех распознается 1 (75.0%), несколько хуже – 4 (52.63%), самая плохо распознаваемая выборка – 2 (39.53%), как и в случае с самцами, ошибочная классификация причисляет их к выборке 1.

Результаты пермутационного многомерного дисперсионного анализа всех измеренных признаков без разделения по полу и возрасту указывают на достоверные различия выборок 1 и 3 ( $F = 4.83$ ,  $p = 0.024$ ), 1 и 4 ( $F = 8.27$ ,  $p = 0.006$ ). Взрослые самцы и самки различаются между выборками 1 и 4 ( $F = 8.51$ ,  $p = 0.006$  – первые,  $F = 3.71$ ,  $p = 0.02$  – вторые). Молодые животные из различных выборок возрастом до года достоверно не различаются ( $p < 0.05$ ). При использовании в качестве зависимых переменных признаков 5, 6 и 15 выборки без разделения по полу и возрасту различаются в парах 1 и 2 ( $F = 7.76$ ,  $p = 0.006$ ), 1 и 3 ( $F = 14.44$ ,  $p = 0.006$ ), 1 и 4 ( $F = 26.70$ ,  $p = 0.006$ ), 2 и 4 ( $F = 6.28$ ,  $p = 0.012$ ). Самцы достоверно различаются в парах 1 и 3 ( $F = 6.75$ ,  $p = 0.018$ ), 1 и 4 ( $F = 19.42$ ,  $p = 0.006$ ), 2 и 4 ( $F = 6.17$ ,  $p = 0.024$ ). У самок различаются выборки 1 и 2 ( $F = 5.61$ ,  $p = 0.006$ ), 1 и 3 ( $F = 9.87$ ,  $p = 0.006$ ), 1 и 4 ( $F = 11.28$ ,  $p = 0.006$ ). В возрасте до года различаются лишь самки между выборками 1 и 4 ( $F = 6.03$ ,  $p = 0.036$ ). Взрослые самцы достоверно различаются в парах выборок 1 и 3 ( $F = 5.96$ ,  $p = 0.006$ ), 1 и 4 ( $F = 15.24$ ,  $p = 0.006$ ), 2 и 4 ( $F = 4.85$ ,  $p = 0.024$ ). У взрослых самок различаются выборки 1 и 2 ( $F = 4.98$ ,  $p = 0.042$ ), 1 и 3 ( $F = 7.75$ ,  $p = 0.006$ ), 1 и 4 ( $F = 7.41$ ,  $p = 0.006$ ). Из проведенного анализа можно сделать вывод, что географическая изменчивость проявляется у животных репродуктивного возраста, характер изменчивости обоих полов преимущественно симметричный, за исключением того, что у самцов различия обнаружены не толь-

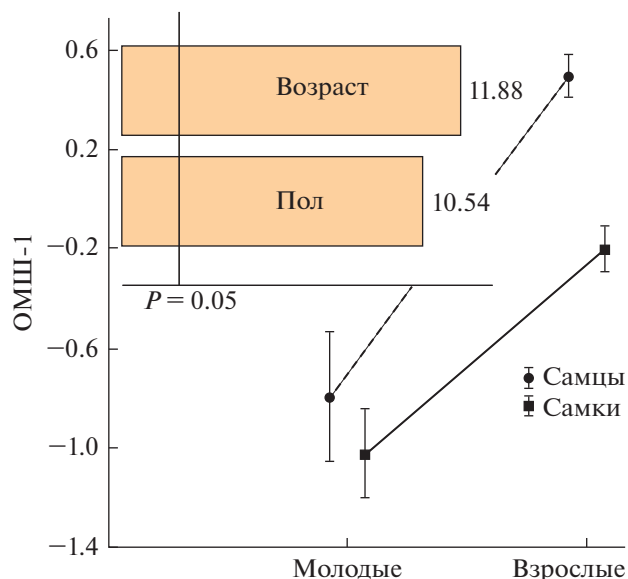


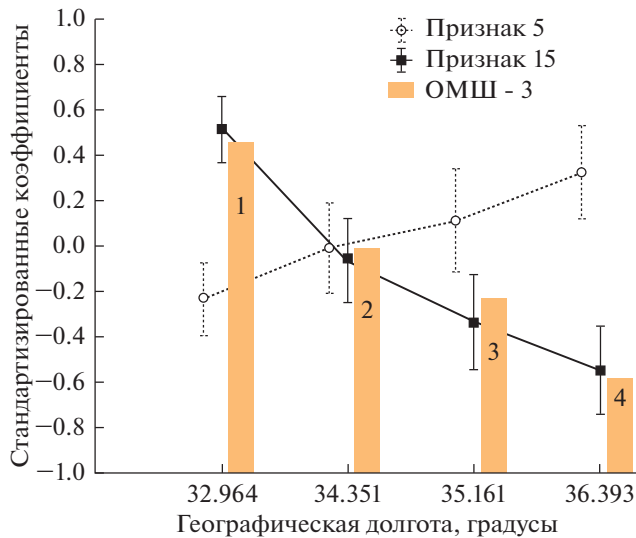
Рис. 3. Динамика возрастной и половой изменчивости лисицы обыкновенной. На гистограмме показаны факторы, распределенные по силе влияния, цифры соответствуют значениям  $\alpha$ . Вертикальные линии показывают 95% доверительный интервал.

ко между первой и остальными выборками, но и между вторым и четвертым локалитетами. Самые контрастные различия выявлены у лисиц из первой и четвертой выборки при анализе трех наиболее изменчивых признаков.

Выполненный анализ позволяет судить о более или менее выраженном своеобразии животных из первого локалитета и в несколько меньшей степени четвертого. Учитывая, что дискриминантный анализ, в качестве наиболее изменчивого признака самцов и самок лисицы, выделяет ширину роострума на уровне подглазничных отверстий, появляется возможность использовать ОМШ-3 в качестве переменной, обобщающей пространственно-временную изменчивость вида. Поскольку эта переменная практически лишена влияния половой и возрастной составляющих, дискриминантный анализ позволяет обобщить тенденции пространственной изменчивости на общей выборке. В этом случае при исключительно высоких показателях дискриминации  $W-\lambda = 1.00$ ,  $F = 14.1$ ,  $p > 0.0001$  доля корректного распознавания выборки 1 составила 90.0%, для выборки 4 не превышает 36.8%, остальные не распознаются, средний уровень правильной классификации 44%.

Характер пространственной изменчивости животных в контексте географической долготы представлен на рис. 4.

График определяет варьирование ширины роострума лисицы как уменьшение в градиенте географической долготы с юго-запада на северо-восток и юго-восток Тверской области: максимальные различия между выборками 1 и 4 составляют



**Рис. 4.** Изменчивость отдельных размеров черепа и зубной системы лисицы в контексте географической долготы: четыре пункта сбора соответствуют на графике четырем координатам. Вертикальные линии показывают 95% доверительный интервал.

2.2 мм, или 7.2%. Изменчивость коронарной длины четвертого премоляра характеризуется контрастной тенденцией: наибольшие значения в выборке четыре, минимальные в первой, различия между ними 0.4 мм или 2.7%. В табл. 4 приведены средние значения наиболее изменчивых в пространственно-временном отношении краниометрических признаков.

Анализ значений признаков, помещенных в таблицу, обнаруживает общую тенденцию: чем шире рострум, тем меньше коронарная длина четвертых премоляров и меньше ширина клыков; чем меньше ширина клыков, тем меньше коронарная длина четвертых премоляров. Однако видимая тенденция не является статистически значимой. Вероятно, определяется более высокой корреляцией одонтологических признаков между собой, по сравнению с корреляцией одонтологических и краниометрических признаков. На рис. 5 показаны анатомические области черепа, на которых наиболее выражена размерная морфологическая изменчивость лисицы, населяющей центр европейской части России.

На рис. 6 показана хронографическая динамика размеров черепа лисицы на территории Тверской обл. за 28-летний период.

Характер хронографической изменчивости черепа определяется варьированием ширины рострума (15), коронарной длиной четвертого премоляра (5) и в несколько меньшей степени шириной клыка (6), показывает выраженную флуктуацию. Наиболее значительная изменчивость охватывает период с начала 1980-х до начала 1990-х годов (5 =  $14.52 \pm 0.17$  мм; 6 =  $7.59 \pm 0.30$  мм; 15 =  $30.71 \pm 0.56$  мм). После непродолжительного периода с 1990 по 1995 год характеризующегося уменьшением значения признаков 5 =  $14.56 \pm 0.11$  мм и 6 =  $6.97 \pm 0.07$  мм, но некоторым увеличением признака 15 =  $32.28 \pm 0.29$  мм, с 1996 по 2010 годы отмечается слабая тенденция увеличения размеров признаков 5 =  $14.81 \pm 0.04$  мм; 6 =  $7.00 \pm 0.03$  мм, и уменьшением признака 15 =  $29.22 \pm 0.10$  мм. Достоверные различия по периодам добычи животных найдены для признака 6 – 1982–1989 и 1990–1995, также 1982–1989 и 1996–2010 годов сбора и признака 15 – 1982–1989, 1990–1995 и 1996–2010 периодов добычи животных.

## ОБСУЖДЕНИЕ

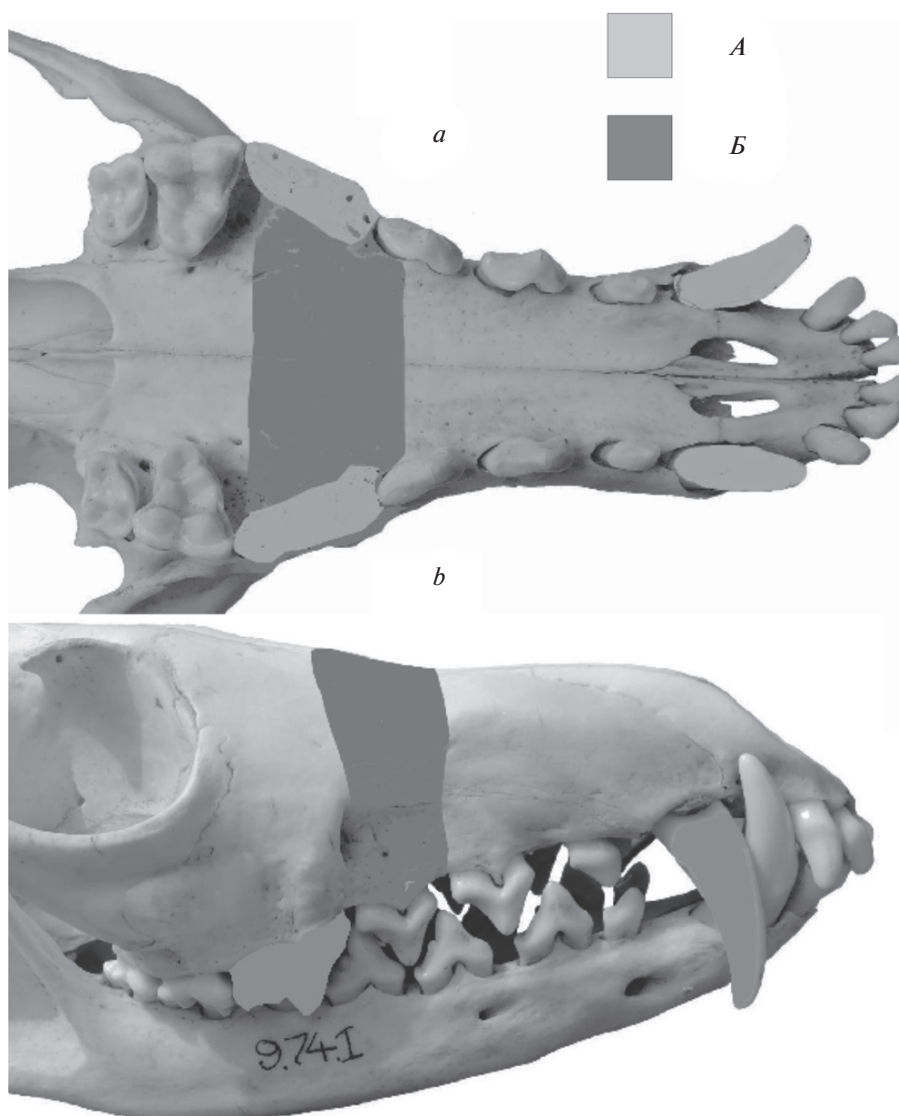
### Размерный половой диморфизм

Исследуя половой диморфизм лисицы в популяции северо-восточной Ирландии, Линч (Lynch, 1996) отмечает, что самцы обладают более крупным, вытянутым в длину черепом, чем самки, но в то же время характеризуются относительно узким межглазничным промежутком. К аналогичным выводам приходят исследователи из Чехии, анализируя половой диморфизм вида в этой стране (Hartová-Nentvichová et al., 2010). Данные, полученные в настоящей работе, подтверждают половые особенности, упомянутые в популяциях вида островной и континентальной Европы. Средняя величина полового диморфизма, рассчитанная как ИПД, в популяциях лисицы Чехии несущественно превысила показатель, полученный нами (3.3 Чехия, 3.01 наши данные). Так, наибольшие значения полового диморфизма характерны для признаков: длина черепа (ИПД = 3.7–4), скуловая ширина (ИПД = 3.8), ширина клыка (ИПД = 4.7). Межглазничный промежуток у самцов меньше, чем у самок (ИПД = -0.4). Такое соотношение размерных пропорций черепа двух полов, с точки

**Таблица 4.** Размеры наиболее изменчивых признаков лисицы обыкновенной, мм

Признак	Номер выборки			
	1	2	3	4
5	$14.51 \pm 0.06$	$14.68 \pm 0.08$	$14.76 \pm 0.08$	$14.92 \pm 0.08$
6	$6.93 \pm 0.05$	$6.98 \pm 0.05$	$6.89 \pm 0.05$	$6.96 \pm 0.05$
15	$30.60 \pm 0.20$	$29.40 \pm 0.17$	$28.84 \pm 0.18$	$28.40 \pm 0.17$



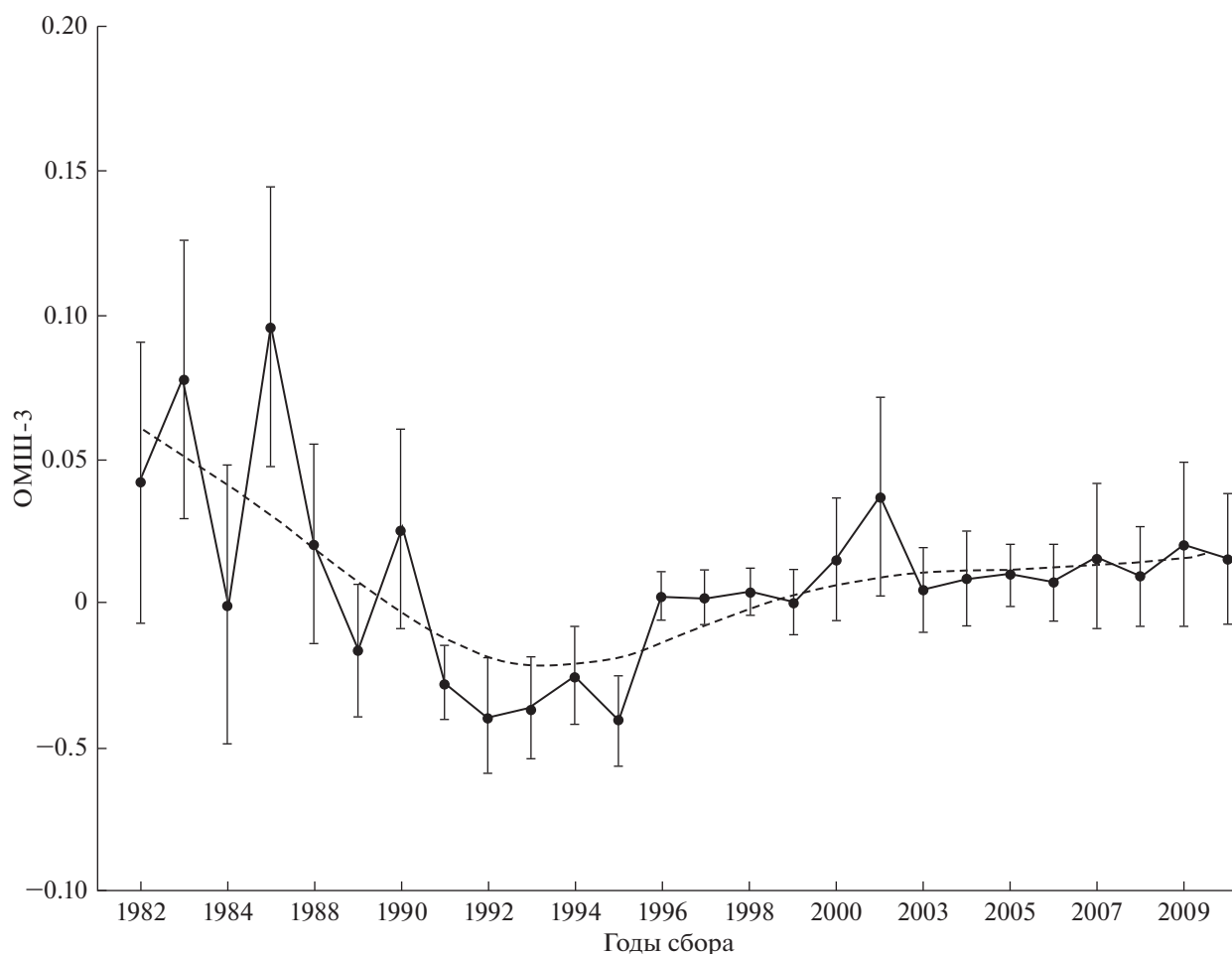


**Рис. 5.** Наиболее изменчивые анатомические и функциональные области висцерального черепа лисицы обыкновенной: *a* – вентральная, *b* – латеральная проекции. *A* – признаки с более высоким значением корреляции ( $r_{\text{Пирсона}} = 0.44, p > 0.05$ ), *B* – признаки с менее высоким значением корреляции ( $r_{\text{Пирсона}} = 0.25, p > 0.05$ ).

зрения функциональной биомеханики, указывает на большую силу сжатия челюстей у самцов и способность их охотиться на более крупную добычу. На примере енотовидной собаки Японских островов была установлена отрицательная корреляция ширины межглазничного промежутка с мощностью жевательной мускулатуры (Naba et al., 2008). Наряду со значительным развитием ширины скуловых дуг это указывает на более развитый челюстной аппарат самцов, позволяющий достигать большей силы сжатия челюстей. Подобные биомеханические преимущества призваны снижать внутривидовую конкуренцию за счет некоторой сегрегации трофических ниш. Однако они не являются первопричиной полового диморфиз-

ма, фундаментальные основы которого формируются половым отбором.

Соотношение долей самцов и самок, корректно классифицированных с помощью дискриминантного анализа, также дает представление о динамике размерного полового диморфизма в разных частях ареала вида. На северо-востоке Ирландии полученные значения варьировали от 73 до 87% (Lynch, 1996), в Норвегии достигали 73% (Frafjord, 1993), в Уэльсе – 88% (Huson, Page, 1979), в Чехии доля корректного распознавания самцов составила 65%, самок – 54% (Hartová-Nentvichová et al., 2010). Значения “узнаваемости” полов, полученные нами, в большей мере соответствуют половому диморфизму вида в северной Ирландии.



**Рис. 6.** Хронографическая динамика размеров черепа лисицы обыкновенной. Вертикальные линии показывают 95% доверительный интервал.

Возрастная динамика полового диморфизма, проявляющаяся как прогрессивно увеличивающиеся различия в размере полов, отмечена и на территории Чехии (Hartová-Nentvichová et al., 2010). В частности, цитируемыми авторами установлены тенденции увеличения размерного полового диморфизма кондилобазальной длины и скуловой ширины, достигающие пика значений у животных в возрасте более года. Межглазничная ширина демонстрирует сложную тенденцию: при больших размерах самок в возрасте до года половые различия нивелируются у годовалых животных и максимально возрастают в группе 2+, самки превосходят по величине признака самцов. Если рассматривать изменения показателя размерного полового диморфизма в онтогенезе, то согласно данным Хартова-Нентвичова (Hartová-Nentvichová et al., 2010) и соавторов у сеголетков средняя величина ИПД составила 3.2, у взрослых 3.3, что соответствует нашим выводам о возрастной динамике этого показателя. Эти результаты согласуются с положением Геодакяна (1991),

согласно которому с возрастом межполовые различия усиливаются.

Для лисицы обыкновенной подтвержден факт пространственно-временной изменчивости полового диморфизма. В масштабах ареала проявление половых различий зависит помимо полового отбора, а также внутри- и межвидовой конкуренции, от плотности популяций, которая определяет варьирование стратегии размножения от поли- до моногамии (Szuma, 2008).

### Пространственная изменчивость

В настоящем исследовании, принимая во внимание географический охват территории, мы изучаем феномен внутривидовой изменчивости лисицы обыкновенной. Однако даже на сравнительно небольшой территории в популяционных группировках вида присутствует достоверная географическая изменчивость отдельных краниометрических признаков. Результаты сравнения аналогичных промеров черепа лисиц, собранных в Чехии (Hartová-Nentvichová et al., 2010)

и рассматриваемых в настоящем исследовании, указывают на то, что животные, добытые в центре европейской части России имеют более крупные размеры. По некоторым параметрам, таким как кондиллобазальная длина, черепа лисицы из России крупнее на 4.8 (самцы) и 5.5 мм (самки). Скуловая ширина — признак практически неизменный у рассматриваемых популяций, так же как и ширина межглазничного промежутка и мозговой капсулы. Признаки “высота венечного отростка нижней челюсти” и “длина верхнего ряда коренных зубов” больше у животных с территории европейской части России на 1.1 и 2.6 мм. Различия между животными юго-запада (Чехия) и северо-востока (наши данные) соответствуют тенденции широтного характера изменчивости размеров, отмеченного при изучении популяций лисицы обыкновенной, например, в Палеарктики (Szuta, 2008). Однако, сравнивая лисиц центра и северо-запада европейской части России, обнаруживаются меньшие размеры последних. Так, кондиллобазальная длина черепа меньше, чем у исследованных нами животных на 3.5 (самцы) и 3.4 (самки) мм, скуловая ширина на 1.5 и 1.1 мм, однако межглазничная ширина лисиц северо-запада крупнее, на 0.4 (самцы) и 1.1 мм (самки) (Данилов и др., 1979). Это говорит о более сложной тенденции внутривидовой изменчивости, которая не всегда соответствует “широтному” характеру.

Изменчивость вида на микрогеографической шкале, в пределах 70–180 км, обнаруженная в популяции лисиц Британских о-вов, на территории Уэльса (Huson, Page, 1980), по мнению авторов, может быть связана с влиянием внешней среды в градиенте сложного рельефа местности.

Характер размерной изменчивости лисицы в границах Тверской обл. указывает на выраженную вариабельность, по крайней мере, двух крааниометрических признаков: ширины роострума и коронарной длины четвертого премоляра. Оба признака ассоциируются с функциональными особенностями зубочелюстного аппарата, поэтому можно предполагать их обусловленность как изменчивостью рациона, так и социальными факторами, подразумевающими внутри- и межвидовые контакты. При низкой плотности населения лисицы обыкновенной в Тверской обл. (0.07–0.16, в среднем 0.1 особей/км<sup>2</sup>) внутривидовая конкуренция в популяциях этого хищника не высока. Также в рассматриваемой части ареала лисица не имеет прямых конкурентов, агрессивные межвидовые взаимодействия отмечаются лишь при совместном использовании нор с барсуком и енотовидной собакой (Kowalczyk et al., 2008; Drygala, Zoller, 2013).

С точки зрения изоляции расстоянием и возникновения морфо-генетического своеобразия отдельных выборок, влияние этого фактора на рассматриваемой территории нивелируется невысокой, но стабильной численностью вида и отсутствием географических преград. Это подтверждают данные теста Мантеля при сопоставле-

нии матриц географических дистанций между выборками с их морфологическими дистанциями, выраженными как  $D^2$  — статистически значимая корреляция между ними отсутствовала ( $Z = 7589.56$ ,  $r = 0.54$  при  $p \leq 0.16$ ). Индивидуальные участки обитания лисицы в континентальной Европе достигают 30 км<sup>2</sup>, а длина суточного хода до 11.8 км (Goszczycski, 2002), подобные биологические особенности вида определяют панмиксию на микрогеографической шкале.

Важными предикторами внутривидовой размерной изменчивости млекопитающих выступают пищевые ресурсы, характеризующиеся питательностью, обилием и структурой отдельных групп корма, и конкурентные отношения, обостряющиеся при межвидовых взаимоотношениях в рамках близких экологических ниш (Van Valen, 1965; Meiri et al., 2005; Huston, Wolverson, 2011). Поэтому отмеченные различия в отдельных размерах черепа и зубной системы лисицы обыкновенной могут определяться совместным, комплементарным влиянием факторов. Значимую роль могут играть спектр доступной животным пищи, адаптивная изменчивость отдельных морфологических структур к особенностям мезоклимата и в какой-то мере территориальная разобщенность мест сбора материала на дистанции, превышающей 300 км, что способствует возникновению своеобразных морфо-генетических локалитетов.

### Хронографическая изменчивость

Располагая сборами черепов лисицы, охватывающими продолжительный временной интервал на ограниченном географическом пространстве, удобно проверить гипотезу хронографической изменчивости вида. Результаты нашего исследования свидетельствуют, что за три десятилетия на территории Тверской обл. хронографическая изменчивость лисицы достоверно присутствует. По мощности влияния фактор временной размерной изменчивости уступает факторам возрастной, половой, а также географической изменчивости. Хронографическая изменчивость лисицы в этой части ареала флуктуирует и не имеет направленной тенденции. Необходимо отметить, что для лисицы и волка во второй половине 20 века во многих популяциях Малой Азии, Европы, включая европейскую территорию России вплоть до Урала и в популяциях на Дальнем Востоке, исследователи отмечали тенденцию увеличения размеров, в первую очередь длины черепа (Юдин, 1986; Корытин, Госьков 2016; Yom-Tov, Yom-Tov, 2012; Госьков, Корытин, 2016). По данным отдельных авторов, хронографическая изменчивость размеров преобладала над географической (Госьков, Корытин, 2015).

Ряд гипотез призваны объяснить наблюдаемый феномен, среди них антропогенное влияние, как косвенное — глобальные климатические изменения (Госьков, Корытин, 2016), так и прямое

через формирование большой площади агроценозов (Yom-Tov, Yom-Tov, 2012). “Антропогенная” гипотеза подразумевает повышение первичной продуктивности и качества экосистем, что в известной мере отражается на линейных и объемных размерах тела консументов различного порядка (Huston, Wolverton, 2011). Другое объяснение имеет филогенетическую основу как соответствие правилу Копа-Депере, предписывающее тенденцию увеличения размеров животных в процессе исторического развития. Такая точка зрения была высказана при изучении черепов волка (Раменский и др., 1985) и соболя (*Martes zibellina* Linnaeus 1758) (Монахов, 2014). В последнем случае автор отмечает, что изменения размеров животных за десятилетия во многих случаях недостоверны, разнонаправлены и не противоречат видовой стабильности.

Согласно результатам наших исследований нет оснований говорить об укрупнении животных с течением времени. Хозяйственная деятельность человека в рамках территории сбора материала за рассматриваемый период характеризовалась лишь усилением лесопользования. Климатические изменения, проявляющиеся в росте среднегодовой температуры, были достоверными, но даже сравнительно большое приращение этого показателя на +2,08°C в период с 1962 по 2010 годы (Пузаченко, 2012) не привело к глубоким трансформациям экосистем и, вероятно не отразилось на морфологической изменчивости лисицы.

Полагаем, что одной из возможных причин стохастичной хронографической изменчивости лисицы может быть ненаправленная элиминация животных – суммарная смертность, как следствие добычи человеком, так и в результате естественных причин. Влияние антропогенного фактора на микроэволюционные процессы в эксплуатируемых человеком популяциях подробно рассмотрено и обобщено для копытных и хищных млекопитающих (Рожков, Проняев, 1994). На примере популяции енотовидной собаки северо-востока Тверской обл. установили, что высокая суммарная гибель особей может вызывать отклонения от средних значений “оптимального фенотипа” со знаком плюс и минус (Кораблёв и др., 2012). Изменчивость морфо-фенетического облика популяций некоторых видов промысловых животных может свидетельствовать не о тенденциях его изменения и не об устойчивых различиях между выборками, а о случайных флуктуациях частот признаков, вызванных большой суммарной гибелью. По данным о материале, поступающего в краниологическую коллекцию Центрально-Лесного заповедника, лисица устойчиво занимает четвертое место, уступая американской норке (*Neovison vison* Schreber 1777), енотовидной собаке и лесной кунице (*Martes martes* Linnaeus 1758). В целях регуляции численности добыча лисицы разрешена круглогодично. Согласно специальным исследованиям уровень выживаемости в популяциях ли-

сицы района Урала оценивается для сеголетков в 33%, для взрослых в 56%, что указывает на интенсивную элиминацию животных всех возрастов (Korytin, 2002).

Поскольку анализ пространственно-временной изменчивости лисицы, как показали результаты расчетов, сводится к варьированию размеров клыков и премоляров, а также структур черепа, функционально ассоциированных с этими признаками (ширина рострума), можно предполагать, что размерный полиморфизм этих признаков связан со спектром питания вида во временном аспекте. Достоверные различия, обнаруженные лишь в группах взрослых животных, указывают на адаптивную природу размерной изменчивости. Размеры жертвы и зубочелюстного аппарата хищника могут коррелировать. Подобная зависимость в системе хищник–жертва была установлена для американской норки при систематической охоте на ондатру (*Ondatra zibethicus* Linnaeus 1766) и водяную полевку (*Arvicola terrestris* Linnaeus 1758) (Zalewski, Bartoszewicz, 2012). Однако для ответа на этот вопрос требуется подробное изучение динамики питания лисицы обыкновенной в рассматриваемом географическом регионе.

Результаты изучения внутривидовой изменчивости лисицы и ранее проведенные исследования по куньим и енотовидной собаке позволяют считать структурированность популяций млекопитающих на минимальной географической шкале общей закономерностью. Степень наблюдаемых различий невысока, не имеет устойчивой связи с расстоянием между выборками и, вероятно, определяется сочетанием эндогенных и внешних факторов. В отдельных случаях различия между внутривидовыми группировками могут достигать межпопуляционных масштабов, что значительно повышает уровень требований к интерпретации результатов изучения внутривидовой изменчивости. Можно считать такие морфологически обособленные группировки демами или их консорциями, существующими ограниченное число поколений. Механизмы их возникновения – временные нарушения панмиксии, в том числе в результате ассортативного спаривания и зоодоминирования. Подобное явление в популяции может сопровождаться эффектом Валунда. При этом отмеченные морфологические различия могут не иметь очевидного адаптивного характера, но усиливая полиморфизм, формируют сложную популяционную систему, более устойчивую к внешним факторам, и служат материалом для адаптационного вектора, векторы которого формируются главным образом экологическими особенностями, а не микроэволюционными тенденциями.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.В. Марковкиной, принимавшей участие в обработке

коллекционного материала, а также рецензентам, замечания которых позволили лучшим образом обобщить результаты работы.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Тверской области (14-04-97510 p\_центр\_a).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Геодакян В.А., 1991. Эволюционная теория пола // Природа. № 8. С. 60–69.
- Госьков А.М., Корытин Н.С., 2015. Сопоставление географической и хронографической изменчивости размеров черепа обыкновенной лисицы // Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 26.
- Госьков А.М., Корытин Н.С., 2016. Изменение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX в. на Среднем Урале и прилегающей территории // Экология. № 6. С. 468–471.
- Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л., 1979. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 163 С.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК. 283 с.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 144 с.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., 2013. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии кунных Mustelidae, на примере четырёх видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Известия РАН. Серия Биологическая. № 1. С. 70–78.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., 2012. Изменчивость фенотипа хищных млекопитающих при разной степени промысловой нагрузке и естественной гибели // Вестник охотоведения. Т. 9. № 2. С. 192–199.
- Корытин Н.С., Госьков А.М., 2016. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы во второй половине XX века // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 191.
- Макаров В.В., Сухарев О.И., Гулюкин А.М., Соколов М.Н., Литвинов О.Б., 2009. Бешенство енотовидных собак: статистический анализ заболеваемости // Ветеринария. № 6. С. 20–25.
- Медников Б.М., 1969. Ненаследственная изменчивость и ее молекулярные механизмы // Успехи современной биологии. Т. 68. № 3 (6). С. 399–411.
- Монахов В.Г., 2014. Размерная структура соболя в Прибайкалье: подекадный анализ за последние 60 лет // Известия РАН. Серия Биологическая. № 1. С. 40–47.
- Пузаченко Ю.Г., 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г., 2012. Вековые изменения климата в районе заповедника // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 6. Великие Луки. С. 6–32.
- Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г., Павлов М.П., 1985. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. С. 261–266.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В., 1994. Микроэволюционный процесс. М.: ЦНИЛ Главохоты. 364 с.
- Рожнов В.В., Абрамов А.В., 2006. Половой диморфизм перевязки *Vormela peregusna* (Carnivora: Mustelidae) // Известия РАН. Серия Биологическая. № 2. С. 183–187.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В., 1978. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 407 с.
- Юдин В.Г., 1986. Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 284 с.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология М.: Высшая Школа. 303 с.
- Anderson M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. V. 26. P. 32–46.
- Ansorge H., 1994. Intrapopular skull variability in the Red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia: Carnivora: Canidae) // Zoologische Abhandlungen Statliches Museum für Tierkuden Dresden 48. P. 103–123.
- Bohonak A.J., 2002. IBD (Isolation by Distance): a program for analyses of isolation by distance // Journal of Heredity. V. 93. P. 153–154.
- Churcher C.S., 1960. Cranial variation in the North American Red fox // Journal of Mammology. V. 41. P. 349–360.
- Davis S., 1977. Size variation of the red fox, *Vulpes vulpes* in the Palearctic region today, and in Israel during late Quaternary // Journal of Zoology, London. V. 182. P. 343–351.
- Drygala F., Zoller H., 2013. Spatial use and interaction of the invasive raccoon dog and the native red fox in Central Europe: competition or coexistence? // European Journal of Wildlife Research. V. 59. P. 683–691.
- Goszczycki J., 2002. Home ranges in red fox: territoriality diminishes with increasing area. [In: Theriology at the turn of a new century. J. Gliwicz, ed] // Acta Theriologica. V.47 (1). P.: 103–114.
- Haba C., Oshida T., Sasaki M., Endo H., Ichikawa H., Masuda Y., 2008. Morphological variation of the Japanese raccoon dog: implications for geographical isolation and environmental adaptation // Journal of Zoology. V. 274. P. 239–247.
- Habermehl K.H., 1986. Altersbestimmung bei Wild- und Pelztieren. Hamburg; Berlin: Verlag P. Purey. 223 p.
- Hartová-Nentvichová M., Andera M., Hart V., 2010. Sexual dimorphism of cranial measurements in the red fox *Vulpes vulpes* (Canidae, Carnivora) from the Czech Republic // Folia Zoologica. V. 59. № 4. P. 285–294.
- Hartová-Nentvichová M., Andera M., Hart V., 2010a. Cranial ontogenetic variability, sex ratio and age structure of the Red fox // Central European Journal of Biology. V. 5. № 6. P. 894–907.
- Helle P., Paule L., Sevcenko L.S., Danko S., Panigaj L., Vit'az V., 1989. Craniometrical investigation of the red

- fox (*Vulpes vulpes*) from Slovak Carpathians and adjacent lowlands // *Folia Zoologica*. V. 38. P. 139–155.
- Huson L.W., Page R.J.C., 1979. A comparison of fox skulls from Wales and southeast England // *Journal of Zoology*, London. V. 187. P. 465–470.
- Huson L.W., Page R.J.C., 1980. Multivariate geographical variation of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in Wales // *Journal of Zoology*, London. V. 191. P. 453–459.
- Huston M.H., Wolverson S., 2011. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule and related phenomena // *Ecological Monographs*. V. 81. P. 349–405.
- Frafford K., 1993. Sexual size dimorphism in the skull of the Norwegian red fox *Vulpes vulpes* L. // *Fauna Norvegica*. Series A. V. 14. P. 59–60.
- Korytin N.S., 2002. Analysis of Survival of the Red Fox (*Vulpes vulpes* L.) at the Phases of Population Growth and Decline // *Russian Journal of Ecology*. V. 33. № 3. P. 186–193.
- Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A., Jędrzejewski W., 2008. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Białowieża Primeval Forest, Poland // *Canadian Journal of Zoology*. V. 86. P. 1389–1396.
- Lynch J.M., 1996. Sexual dimorphism in cranial size and shape among red fox *Vulpes vulpes* from North-East Ireland // *Biological and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. V. 96. № 1. P. 21–26
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D., 2005. Variability and Sexual Size Dimorphism in Carnivores: Testing the Niche Variation Hypothesis // *Ecology*. V. 86. № 6. P. 1432–1440.
- Nuzzo R., 2014. Statistical Errors // *Nature*. V. 506. P. 150–152.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016. URL <https://www.R-project.org/>.
- Sillero-Zubiri C., Hoffmann M., Macdonald D.W., 2004. Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 430 p.
- Szuma E., 2007. Geography of sexual dimorphism in the tooth size of the red fox *Vulpes vulpes* (Mammalia, Carnivora) // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 46. P. 73–81.
- Szuma E., 2008. Evolutionary and climatic factors affecting tooth size in the red fox *Vulpes vulpes* in the Holarctic // *Acta Theriologica*. V. 53. P. 289–332.
- Van Valen L.M., 1965. Morphological variation and the width of the ecological niche // *The American Naturalist*. V. 99. P. 377–390.
- Wozencraft W.C., 2005. Order Carnivora. Wilson D.E., Reeder D.M. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* (3-rd Ed.). Baltimore: Johns Hopkins University Press. 2142 p.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., 2012. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zoologischer Anzeiger*. V. 251. P. 331–334.
- Zalewski A., Bartoszewicz M., 2012. Phenotypic variation of an alien species in a new environment: the body size and diet of American mink over the time and at local and continental scales // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 105. P. 681–693.

## FACTORS OF POLYMORPHISM OF CRANIOMETRIC CHARACTERS IN THE RED FOX (*VULPES VULPES*, CARNIVORA, CANIDAE) FROM THE CENTER OF EUROPEAN RUSSIA

N. P. Korablev<sup>a, \*</sup>, M. P. Korablev<sup>b, d</sup>, A. P. Korablev<sup>c</sup>, P. N. Korablev<sup>d</sup>, A. V. Zinoviev<sup>e</sup>,  
V. A. Zhagarayte<sup>a</sup>, and I. L. Tumanov<sup>f</sup>

<sup>a</sup>Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki,  
Pskov oblast 182112, Russia

<sup>b</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991, Russia

<sup>c</sup>Botanical Institute, Russian Academy of Sciences,  
St. Petersburg 197022, Russia

<sup>d</sup>Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Tver oblast 172521, Russia

<sup>e</sup>Tver State University, Tver 170100, Russia

<sup>f</sup>Zhitkov All-Russia Research Institute of Game Management and Animal Breeding, Russian Academy of Sciences,  
Kirov 610000, Russia

\*e-mail: [cranlab@gmail.com](mailto:cranlab@gmail.com)

Craniometry was investigated in four samples of the Red Fox (*Vulpes vulpes* L. 1758) ( $n = 403$ ) from the Tver Region. Factors affecting the metric polymorphism of the fox skull can be presented in the following order according to their significance: age, sex, geographic and chronographic variability. Geographic and chronographic factors are correlated with jaws and teeth. An analysis of the time interval from the early 1990's to the present shows a weak trend in increasing certain cranial structures. However, the inclusion of material from the 1980's reveals a more complex trend in chronographic variability with dimensional fluctuations. This may be due to the high rate of mortality which determines the stochastic character of chronographic dimensional variability. Spatial variability of odontological and craniometric features can be of adaptive functional significance.

**Keywords:** the Red Fox, morphological variability, European part of Russia