

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *CANIS LUPUS*, *CARNIVORA*, *CANIDAE* В ЦЕНТРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Н. П. Кораблев^{1,2,*}, П. Н. Кораблев³, М. П. Кораблев^{3,4} 
А. П. Кораблев⁵ , Н. А. Седова⁶, А. В. Зиновьев⁷ 

¹Полистовский государственный природный заповедник, Россия

²Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, Россия

*e-mail: cranlab@gmail.com

³Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Россия

⁴Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Россия

⁵Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН, Россия

⁶Санкт-Петербургский городской дворец творчества юных, Россия

⁷Тверской государственный университет, Россия

Поступила: 06.05.2020. Исправлена: 01.12.2020. Принята к опубликованию: 03.12.2020.

История сосуществования волка (*Canis lupus*) и человека – это пример конкуренции, тесного взаимодействия при доместикации, преследования и истребления. Удивительная пластичность и адаптации хищника обеспечили устойчивое выживание его популяций. Находясь на вершине пищевой пирамиды, волк является консументом высшего порядка, активно регулирует численность своих основных жертв – крупных копытных животных, осуществляя их селективную добычу. Эти обстоятельства предопределили интерес к изучению хищника, населяющего центр Европейской России. С применением краниометрических методов изучены 326 черепов волка, добытых в Тверской, Смоленской, Вологодской, Ярославской областях (Европейская Россия). Анализ пространственно-временной динамики краниометрических признаков волка в центре Европейской России на территории 350 × 450 км за 65-летний период позволил выявить высокий внутривидовой размерный полиморфизм. Пространственную и временную динамику проявили размеры, характеризующие длину черепа, длину верхней и нижней челюсти, и одонтологические признаки, характеризующие величину коронки первого предкоренного и второго коренного зубов. Межполовые различия выражены в меньших размерах черепа самок волка (в среднем на 3.6%). Наибольшую зависимость от гендерной принадлежности проявил признак, связанный с функционированием челюстного аппарата, – ширина суставной головки нижней челюсти (различия между полами: 8.1%). По мощности влияния факторы полиморфизма черепа, в порядке их усиления, располагаются последовательным рядом: хронографическая, пространственная, половая, возрастная изменчивости. Помимо фундаментальных причин, вызванных половым отбором, размерный половой диморфизм определяется экзогенными факторами, связанными с некоторой сегрегацией трофических ниш самцов и самок, их различной социальной ролью, определяемой жизненной стратегией вида. Географическая изменчивость имеет сложный и неупорядоченный в пространстве характер. Прежде всего, она вызвана социальной организацией и строгой территориальностью, ограничивающей панмиксию, а также стохастическими внутривидовыми процессами из-за высокой суммарной элиминации особей из популяции. Фиксируемая пространственно-временная изменчивость животных в этой части ареала может быть вызвана комплексным действием ряда факторов. Характер изменчивости размеров черепа волка позволяет связать ее с динамичными параметрами трофической экологии вида, зависящей от популяционно-демографических показателей основных жертв волка – *Alces alces*, *Sus scrofa* на территории исследования. Также не исключено влияние на временную изменчивость стохастических факторов, вызванных интенсивной элиминацией волка в результате суммарной гибели, активной эмиграцией и иммиграцией в результате антропогенного пресса. Способствуя увеличению внутривидового полиморфизма, морфологическая неоднородность популяций волка повышает их адаптивные возможности, что в конечном итоге благоприятствует выживанию вида.

Ключевые слова: европейская часть ареала, изменчивость черепа, особо охраняемая природная территория, серый волк, Центрально-Лесной заповедник

Введение

Результаты изучения серого волка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) в заповедниках свидетельствуют, что особо охраняемые природные территории являются уникальными полигонами для долговременного и детального изучения различных сторон биологии хищника. Эти исследования позволили собрать обширный материал по питанию волка и его влиянию на популяции жертв

(Калецкая, 1973; Кудактин, 1978; Литвинов и др., 1981; Лавровский, 1990; Николаев, 1997; Кораблев, Кораблев, 2008; Кочетков, 2014). Также они позволили получить тщательно документированные данные об организации семейной группы (Эрнандес-Бланко и др., 2005) и особенностях использования территории (Мельник и др., 2007), оценить значение заповедников в охране волка (Бондарев, 2013) и, в итоге, лучше понять

его неоднозначную роль в биоценозах. Наряду с многолетней регистрацией эколого-демографических параметров в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (ЦЛГПБЗ) формировалась коллекция черепов серого волка, дающая возможность рассмотреть роль различных факторов морфологического полиморфизма на популяционном уровне.

Краниометрическая изменчивость серого волка – предмет широкого круга исследований, охватывающих популяции практически на всем ареале. Обобщением подобных работ в нашей стране, выполненных до середины 1980-х гг., служит монографическая работа Бибикова (1985). Позднее Юдиным (1992, 2013) детально изучена краниометрическая изменчивость вида на Дальнем Востоке и Камчатке. На основе анализа большого массива данных, собранных в популяциях Старого и Нового Света многочисленными исследователями, сделан принципиальный вывод о широком диапазоне вариативности краниометрических признаков. Общими тенденциями в макромасштабе можно назвать клинальный характер изменчивости вида, в некоторых случаях соответствующий эмпирическому обобщению Бергмана. Однако в отношении популяций серого волка, населяющих Дальний Восток и Камчатку, направленная географическая изменчивость не подтверждается. Обнаруживается более сложная мозаичная структура размеров особей (Юдин, 1992, 2013).

Обзор исследований, посвященных краниометрической изменчивости, позволяет отметить преобладание работ, изучающих данный вид на обширных географических территориях (Jolicœur, 1959; Россоломо, Долгов, 1965; Смирнов, Гарбузов, 1983; Бибиков, 1985; Юдин, 1992, 2013; Суворов, 2009; Бондарев, 2013). Но практически нет работ, посвященных морфологической изменчивости волка в границах сравнительно небольших, но сплошных участков ареала. Биологические особенности серого волка, демографическая характеристика и наличие молекулярно-генетических данных для хищника в Тверской области (Pilot et al., 2006; Sastre et al., 2011; Korablev et al., 2020) позволяют принять исходную гипотезу существования единой популяции на рассматриваемой территории. Это обстоятельство послужило предпосылкой к предпринятому исследованию, которое позволяет сфокусировать внимание на внутривидовом популяционном размере морфологическом разнообразии серого волка в ограниченном пространственно-временном интервале.

Решение данной задачи подразумевало разделение совокупности краниологического материала на локалитеты – выборки черепов, полученных из отдельных административных районов. Поэтому локалитеты определены по географически-административному признаку с разной пространственной и временной удаленностью друг от друга. Это позволило рассмотреть другие факторы, формирующие внутривидовую морфологическую изменчивость. В Тверской области изучение краниометрической изменчивости волка ранее не проводилось. Наличие краниологических коллекций в Центральном-Лесном заповеднике и Тверском университете заложили методическую основу предпринятого исследования.

Цель работы – описать размерную морфологическую изменчивость черепа серого волка в масштабах одной популяционной группировки и оценить характер влияния полового и пространственно-временного факторов на внутривидовую краниометрическую изменчивость.

Материал и методы

Возрастные группы особей волка в коллекциях определены с использованием диагностируемых визуальных признаков по особенностям развития швов и рельефных элементов черепа (Клевезаль, 2007). Возраст прибылых волков был уточнен до 1–2 месяцев, принимая во внимание сформированность дефинитивной зубной системы (Клевезаль, 2007), а также дату добычи с учетом рождения волчат на этом участке ареала во второй половине апреля – в мае. На выборке, включающей 20 особей (первый период сбора материала), возраст определен В.С. Смирновым по авторской методике (Смирнов, 1960) с использованием соотношений ширины канала пульпы в корневой части клыка и толщины его стенки. Максимальный возраст животных, находящихся в коллекциях, составил восемь лет.

Перед началом работы генеральная выборка черепов из различных коллекций была изучена с использованием 12 неметрических признаков, предложенных разными авторами (Stubbe, 1981; Janssens et al., 2019) для идентификации видовой принадлежности волка и собаки, а также гибридных особей. В результате этого анализа черепа, принадлежащие собакам и волко-собачьим гибридам, были исключены из дальнейшего исследования. Позже это предварительное

заклучение было подтверждено нами на основе молекулярно-генетического микросателитного анализа (Korablev et al., 2020). Всего использовано 326 черепов волка, полученных от животных, добытых в Тверской, Смоленской Вологодской и Ярославской областях (рис. 1).

Вся выборка черепов была поделена на семь локалитетов, сформированных по географическому принципу поступления материала и расположенных в направлении с юго-запада на северо-восток. Информация о половой принадлежности особей, дате и месте добычи материала содержалась в сопроводительной документации к краниологическим коллекциям. Сведения об использованном материале представлены в табл. 1.

Для статистической обработки материала выделены три возрастные группы животных: 1 – прибылые, 2 – переярки в возрасте от года до трех лет, 3 – взрослые в возрасте старше трех лет. В генеральной совокупности черепов соотношение возрастных классов животных было следующим: 1 – 52.5%, 2 – 39%, 3 – 8.5%. Для самцов долевое участие возрастных классов составило: 1 – 39%, 2 – 51%, 3 – 10%, в то время, как в группе самок соотношение было иным (1 – 68.2%, 2 – 25.2%, 3 – 6.6%). Различия возрастной структуры достоверны ($\chi^2 = 302$; $p < 0.0001$). Соотношение самцов и самок среди исследованных животных характеризуется долевым участием 54%:46%. Схема измерений черепа включала 15 билатеральных краниометрических признаков, измеренных на двух сторонах. В дальнейших расчетах оперировали их средними значениями (рис. 2).

Были использованы промеры черепа, нижней челюсти и зубной системы с хорошими точками привязки, что позволило снизить вероятность технической ошибки измерений. Все измерения выполнены с точностью до 0.01 мм цифровым штангенциркулем Sylvac S_Cal Work.

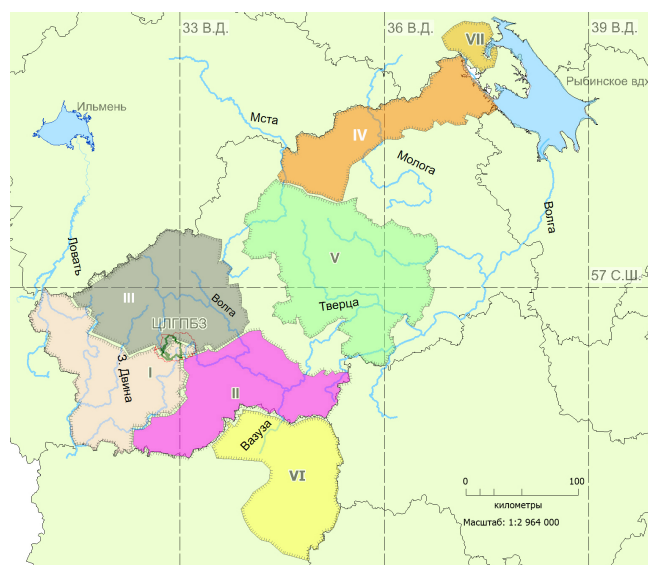


Рис. 1. Карта районов сбора материала (локалитетов), очерченных следующим образом: I – Юго-западный; II – Южный; III – Северо-западный; IV – Северо-восточный; V – Восточный-юго-восточный; VI – Северо-восток Смоленской области; VII – Юго-запад Вологодской области, северо-запад Ярославской области. Характеристика районов приведена в табл. 1.

Fig. 1. Map of the studied localities, which are outlined as follows: I – Southwestern locality; II – Southern locality; III – Northwestern locality; IV – Northeastern locality; V – Eastern-southeastern locality; VI – Southeast of the Smolensk region; VII – Southwest of the Vologda region, and northwest of the Yaroslavl region. The data collection areas are characterised in Table 1.

Таблица 1. Характеристика исследованных черепов *Canis lupus*

Table 1. Characteristics of the studied *Canis lupus* skull samples

Локалитет	Административное положение	Количество	Период сбора
I – Юго-западный	Нелидовский район Тверской области	48	1983–2016
	Западнодвинский и Жарковский районы Тверской области		
	Торопецкий район Тверской области		
II – Южный	Оленинский и Бельский районы Тверской области	90	1985–2001
	Ржевский и Зубцовский районы Тверской области		
III – Северо-западный	Андреапольский и Пеновский районы Тверской области	37	1984–2008
	Селижаровский и Осташковский районы Тверской области		
IV – Северо-восточный	Удомельский и Весьегонский районы Тверской области	10	1993–2014
V – Восточный-юго-восточный	Вышневолоцкий, Калининский, Рамешковский, Лихославльский районы Тверской области	23	1983–2010
VI – Северо-восток Смоленской области	Сычевский и Вяземский районы Смоленской области	78	1984–2000
VII – Юго-запад Вологодской области, северо-запад Ярославской области	Череповецкий район Вологодской области и Брейтовский район Ярославской области	37	1950–1984

Примечание: все образцы хранятся в краниологической лаборатории Центрально-Лесного заповедника за исключением черепов локалитета V, которые находятся на кафедре биологии Тверского государственного университета.

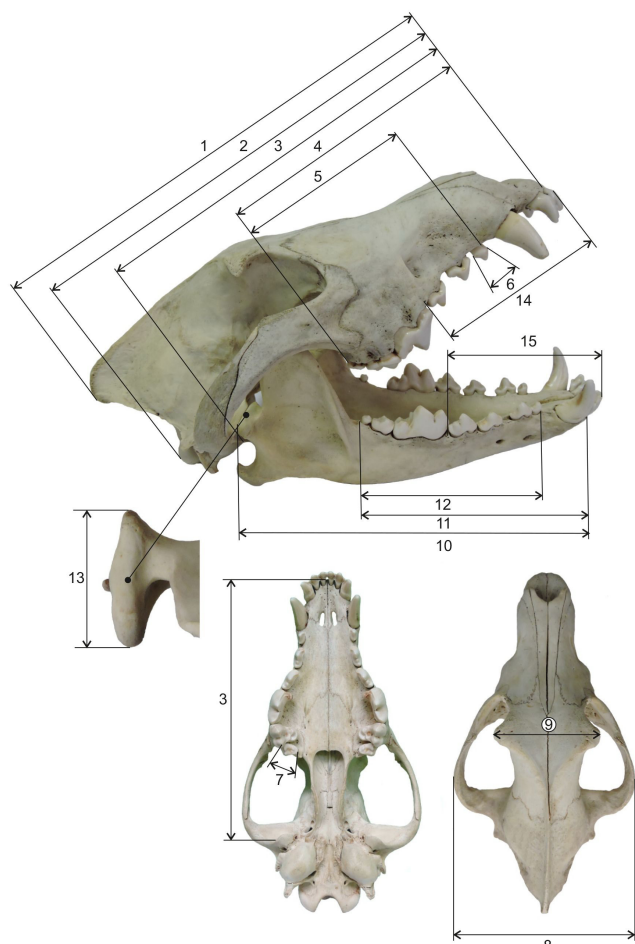


Рис. 2. Схема измерений черепа серого волка (*Canis lupus*). Обозначения: 1 – максимальная длина черепа, 2 – кондилобазальная длина черепа, 3 – длина верхней челюсти, 4 – общая длина зубного ряда верхней челюсти, 5 – альвеолярная длина коренных зубов верхней челюсти, 6 – максимальная длина коронки P1 верхней челюсти, 7 – максимальная длина коронки M2 верхней челюсти, 8 – скуловая ширина, 9 – ширина заглазничных отростков, 10 – длина нижней челюсти, 11 – общая длина зубного ряда нижней челюсти, 12 – альвеолярная длина ряда коренных зубов нижней челюсти, 13 – ширина головки суставного отростка нижней челюсти, 14 – длина от переднего края альвеолы резца до P3 верхней челюсти, 15 – длина от переднего края альвеолы резца до P4 нижней челюсти.

Fig. 2. Scheme of the grey wolf (*Canis lupus*) skull measurements. Designations: 1 – the maximal length of the skull, 2 – condylobasal length of the skull, 3 – length of the upper jaw, 4 – the total length of the dentition of the upper jaw, 5 – the alveolar length of the molars of the upper jaw, 6 – the maximum length of the crown P1 of the upper jaw, 7 – the maximum length of the crown M2 of the upper jaw, 8 – zygomatic width, 9 – width of the postorbital processes, 10 – length of the lower jaw, 11 – the total length of the dentition of the lower jaw, 12 – the alveolar length of molars row of the lower jaw, 13 – the width of the head mandible joint, 14 – length from the front edge of incisor to P3 upper jaw 15 – the length from the front edge of incisor to P4 alveoli of mandible.

Одной из задач статистического анализа было получение небольшого числа максимально ортогональных осей (макропеременных), которые достаточно полно воспроизводили изменчивость краниометрических признаков и коррелировали с предикторами, используемыми в исследовании. Для этих целей применен анализ главных компонент, в котором мерой расстояния между элементами системы (особями) выступила дистанция Евклида. Ординацию выполнили в двух первых главных компонентах (PC), основываясь на собственном значении матрицы ($\text{Eigenvalue} \geq 1$). Для PC-1 значение Eigenvalue составило 9.27 и для PC-2 – 1.28. Доля объясненной краниометрической изменчивости PC-1 = 62%, PC-2 = 9% (всего: 71%). Анализ главных компонент выполнен в среде статистического программирования R (R Core Team, 2018), пакет *vegan* (Oksanen et al., 2019).

Онтогенетическую аллометрию исследовали с помощью нелинейного моделирования. Для описания возрастной изменчивости, обобщенной макропеременной (PC-1), применяли формулу Берталанфи (Bertalanffy, 1938):

$$y = L_{\infty} \times (1 - \exp(-k \times (x + b_0))),$$

где y – значения оси (первой главной компоненты), L_{∞} – асимптотический размер переменной, k – коэффициент роста, x – возраст каждой особи, b_0 – начальный размер переменной (усредненные значения возрастной группы 1).

Возрастную изменчивость отдельных краниометрических признаков изучали с помощью двухмерной формулы аллометрической изменчивости (Huxley, 1932):

$$y = b_0 \times x^{b_1},$$

где y – размерный признак, b_1 – коэффициент роста, является показателем интенсивности роста и мерой увеличения признака.

Ранее аналогичный методический подход использован для изучения онтогенетической внутривидовой аллометрии *Castor fiber* Linnaeus, 1758 (Кораблев, Савельев, 2016).

Индекс полового диморфизма рассчитывали по формуле:

$$\text{ИПД} = \frac{100 \times (X_{\text{♂}} - X_{\text{♀}})}{X_{\text{♀}}},$$

где ИПД – индекс полового диморфизма (в %), $X_{\text{♂}}$ и $X_{\text{♀}}$ – средние величины признаков для самцов и самок.

Достоверность различий между выборками оценивали с использованием непараметрической процедуры перестановок с анализом множественного отклика (MRPP), 999 итераций (McCune & Grace, 2002). Для определения признаков, вносящих наибольший вклад в изменчивость, и оценки характера пространственно-временной динамики применяли возможности одномерного дисперсионного анализа (ANOVA, post-hoc Bonferroni correction), общую модель дискриминантного анализа (GDA), версии регрессионного анализа поверхности отклика (Response Surface Regression) из набора обобщенных линейных моделей (GLM). Для оценки влияния изоляции расстоянием (как возможный фактор формирования пространственной внутрипопуляционной структурированности) на морфологическую изменчивость черепов животных применяли тест Мантеля (1000 итераций). Использовали натуральные и логарифмированные значения географических расстояний между локалитетами и морфологическими дистанциями, оцениваемыми как квадрат дистанций Махаланобиса (D^2), рассчитанный для самцов и самок из каждого локалитета с помощью GDA. Расчеты выполнены в программах IBD 2.08.2, Statistica 12.0 (StatSoft, Inc., 2015), PC-ORD 6.08, MS Excel 2016. Картографический материал, географические координаты локалитетов и расстояние между ними получены с использованием системы настольной картографии MapInfo 15.0 (Pitney Bowes, Connecticut, USA).

Результаты

Описание используемых макропеременных

Оценка биологической обусловленности PC-1 и PC-2 зависимыми краниометрическими признаками произведена с помощью коэффициента корреляции Пирсона (табл. 2). Проведенный анализ показывает, что PC-1 характеризуется достоверной корреляционной связью со всеми размерами черепа серого волка. В большей мере ось обусловлена изменчивостью максимальной и кондилобазальной длины черепа, длиной нижней челюсти и многими краниометрическими признаками. Для PC-2 определяются максимальные корреляции с двумя одонтологическими признаками (максимальная длина коронки P1 и M2 верхней челюсти).

Обусловленность варьирования главных компонент предикторами оценена с помощью

регрессионного анализа. Регрессионная модель с учетом полового и возрастного факторов оценивает их значимый вклад в варьирование PC-1 (скорректированный $R^2 = 0.48$, критерий Фишера $F = 100.9$, $p < 0.001$). Пространственно-временная краниометрическая изменчивость волка достоверно описывается PC-2 ($R^2 = 0.30$, $F = 13.8$, $p < 0.001$). Таким образом, две главных компоненты определяют преимущественно возрастную и гендерную изменчивость признаков животных, в меньшей степени – пространственно-временную.

Морфометрическая характеристика, размерный половой диморфизм

Результаты морфометрической обработки общей выборки черепов приведены в табл. 3. Из приведенных данных следует, что среднее значение ИПД составило 3.55%. По всем используемым в исследовании краниометрическим признакам размеры самцов превосходят самок. Максимальные проявления полового диморфизма найдены для ширины головки суставного отростка нижней челюсти (признак 13). Высокие значения индекса также характерны для скуловой ширины (признак 8) и ширины заглазничных отростков (признак 9). Минимальные межполовые различия типичны для признаков зубной системы.

В группе неполовозрелых животных размерный половой диморфизм был существенно ниже (ИПД = 2.88%), и структура его проявления несколько отличается. Если максимальные значения индекса ширины головки суставного отростка нижней челюсти (признак 13) в группе молодых животных исключительно высоки, то ширина заглазничных отростков (признак 9) взрослых самцов и самок различается крайне незначительно. Таким образом, возрастная динамика проявлений полового диморфизма связана преимущественно с переменными, характеризующими ширину черепа и отчасти его длину.

В группе взрослых самцов и самок средние значения коэффициента вариации составили 5.09 ± 0.49 и 4.93 ± 0.54 . Достоверные различия между ними отсутствуют (критерий Вилкоксона: $T = 32$, $z = 1.59$, $p = 0.11$). В группе молодых животных значения коэффициента вариации были несколько выше (самцы: 5.98 ± 0.59 ; самки: 6.12 ± 0.42). Различия между ними также были недостоверны (критерий Вилкоксона: $T = 47$, $z = 0.74$, $p = 0.46$).

Таблица 2. Значения коэффициента корреляции Пирсона главных компонент с зависимыми переменными – размерами черепа**Table 2.** The values of the Pearson correlation coefficient of PC axes with dependent variables, i.e. skull morphometric traits

Признак	PC-1	PC-2
Максимальная длина черепа	0.86	–
Кондилобазальная длина черепа	0.73	-0.34
Длина верхней челюсти	0.76	–
Общая длина зубного ряда верхней челюсти	0.79	–
Альвеолярная длина коренных зубов верхней челюсти	0.76	0.17
Максимальная длина коронки P1 верхней челюсти	0.16	0.72
Максимальная длина коронки M2 верхней челюсти	0.23	0.76
Скуловая ширина	0.79	-0.18
Ширина заглазничных отростков	0.69	-0.17
Длина нижней челюсти	0.84	–
Общая длина зубного ряда нижней челюсти	0.85	–
Альвеолярная длина ряда коренных зубов нижней челюсти	0.79	–
Ширина головки суставного отростка нижней челюсти	0.74	–
Длина от переднего края альвеолы резца до P3 верхней челюсти	0.72	–
Длина от переднего края альвеолы резца до P4 нижней челюсти	0.71	–

Примечание: показаны только статистически значимые зависимости ($p \leq 0.05$). Прочерк означает отсутствие статистической значимости.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика черепов взрослых самцов и взрослых самок серого волка (*Canis lupus*)**Table 3.** Morphometric characteristics of skulls for adult males and females of the grey wolf (*Canis lupus*)

Признак	M ± m	min–max	CV	ИПД, %
Максимальная длина черепа	260.99 ± 0.87	233.47–280.62	3.51	4.10
	250.72 ± 1.26	227.05–267.05	3.47	
Кондилобазальная длина черепа	236.49 ± 1.03	205.07–256.63	4.55	4.04
	227.31 ± 1.33	209.35–242.22	4.04	
Длина верхней челюсти	187.85 ± 1.05	125.00–226.63	5.87	3.87
	180.84 ± 0.80	167.09–192.91	3.08	
Общая длина зубного ряда верхней челюсти	127.88 ± 0.36	116.20–141.06	2.98	3.15
	123.98 ± 0.64	112.60–130.83	3.56	
Альвеолярная длина коренных зубов верхней челюсти	86.35 ± 0.29	74.79–94.06	3.54	2.27
	84.43 ± 0.43	75.62–88.66	3.50	
Максимальная длина коронки P1 верхней челюсти	7.91 ± 0.07	6.92–10.13	8.79	0.36
	7.88 ± 0.09	6.39–9.31	8.01	
Максимальная длина коронки M2 верхней челюсти	14.20 ± 0.12	11.65–17.69	8.60	2.19
	13.90 ± 0.12	12.26–15.79	6.17	
Скуловая ширина	142.34 ± 0.67	124.83–162.77	4.93	5.23
	135.26 ± 0.89	122.94–149.06	4.56	
Ширина заглазничных отростков	66.45 ± 0.47	55.41–80.25	7.44	5.51
	62.98 ± 0.66	52.23–71.71	7.30	
Длина нижней челюсти	186.81 ± 0.82	125.67–204.56	4.60	4.06
	179.53 ± 0.86	166.62–192.71	3.31	
Общая длина зубного ряда нижней челюсти	127.82 ± 0.40	116.71–140.81	3.25	2.96
	124.14 ± 0.62	114.76–134.42	3.45	
Альвеолярная длина ряда коренных зубов нижней челюсти	97.33 ± 0.33	88.05–105.38	3.58	2.10
	95.33 ± 0.50	87.93–100.92	3.67	
Ширина головки суставного отростка нижней челюсти	33.81 ± 0.20	29.50–39.14	6.22	8.09
	31.28 ± 0.27	27.01–35.16	5.98	
Длина от переднего края альвеолы резца до P3 верхней челюсти	83.57 ± 0.40	66.13–96.01	4.99	3.37
	80.85 ± 0.46	71.74–86.30	3.90	
Длина от переднего края альвеолы резца до P4 нижней челюсти	83.69 ± 0.28	74.91–92.66	3.54	1.96
	82.08 ± 1.18	73.78–134.00	9.92	

Примечание: для каждого признака в верхней строке указаны значения для самцов ($n = 110$), в нижней строке – для самок ($n = 48$). Обозначения: M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение признака, max – максимальное значение признака, CV – коэффициент вариации, ИПД – индекс полового диморфизма.

Данные дискриминантного анализа указывают на прогрессирующие проявления размерного полового диморфизма в онтогенезе волка. В группе молодых животных качество распознавания самцов – 66.2%, самок – 85.6% (в среднем – 77.7%; дистанция Махаланобиса: $D^2 = 1.37$, $p < 0.0001$). Пол взрослых особей волка корректно распознается в среднем в 81.0% случаев. Самцы более «узнаваемы» (91.8%), чем самки (56.3%). Морфологическая дистанция между полами взрослых животных выше ($D^2 = 2.37$, $p < 0.0001$). Для особей всех возрастов, включенных в исследование, значимой дискриминирующей пол переменной служит лишь один признак – ширина головки суставного отростка нижней челюсти (признак 13) ($W-\lambda = 0.709-0.833$, $F = 9.91-17.87$, $p < 0.001$).

Референсный метод, непараметрическая процедура перестановок с анализом множественного отклика (MRPP), позволяет с высокой степенью достоверности классифицировать животных по их половой принадлежности. Значения показателей: индекс внутригрупповой однородности $A = 0.08$; Т-статистика Вилкоксона = -44.28, $p < 0.00001$. Последующий статистический анализ осуществлен с учетом половой принадлежности животных.

Возрастная изменчивость

Онтогенетическая аллометрия черепа серого волка обобщена с использованием РС-1, проявившей наибольшую зависимость от возрастного фактора. Значения членов формулы Бергаланфи составили $L_{\infty} = 0.334 \pm 0.043$, $k = -1.782 \pm 0.387$, $b_0 = -1.10 \pm 0.06$. Все они статистически значимы ($p \leq 0.05$). Модель достаточно полно описывает возрастную изменчивость животных, поскольку коэффициент детерминации $R^2 = 0.74$ (рис. 3).

Фаза прогрессивного роста черепа серого волка охватывает первые 1.5 года жизни животных. В возрасте старше 1.5 лет наступает фаза стабильности. На протяжении всего репродуктивного периода выраженная аллометрическая изменчивость практически отсутствует. Как следует из фактических значений размеров черепа и литературных данных (Юдин, 1992), высокий полиморфизм вида определяет флуктуацию размеров черепа взрослых особей. Однако статистически значимая тенденция стабильности размеров черепа свидетельствует об относительно невысоком вкладе этого компонента в онтогенетическую аллометрию. Оцениваемые по мощности влияния на размерную изменчивость черепа факторы показали преобладание возрастной составляющей (68.5%) над половым диморфизмом (31.5%).

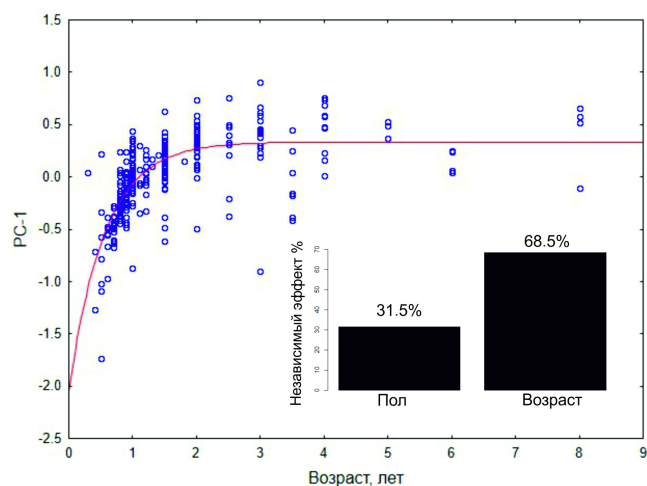


Рис. 3. Возрастная изменчивость черепа серого волка (*Canis lupus*). Обозначения: точки – особи, линия – тренд роста черепа особей. На гистограмме показана сила влияния факторов на размерную изменчивость черепа.

Fig. 3. Age-related variation of the grey wolf (*Canis lupus*) skull. The points designate the studied individuals. The curve indicates the growth trend of the skull. The histogram demonstrates the strength of the factor influence on the skull variation.

Для самцов и самок серого волка характерны несколько различные онтогенетические траектории, оцениваемые с помощью формулы аллометрической изменчивости Гексли. Значения коэффициента b_0 самцов превышают аналогичный показатель самок на 2.5% ($p = 0.007$). Значения коэффициента b_1 самцов составили в среднем 0.057 ± 0.005 , самок – 0.054 ± 0.004 . Различия между ними были близки к порогу достоверности ($p = 0.05$). Таким образом, самцы имеют лишь немногим более крупные начальные размеры черепа, чем самки, в то время как скорость роста животных обоих полов близка.

Доля объясненной изменчивости, выраженная через коэффициент детерминации (R^2), характеризует зависимость отдельных краниометрических признаков от возраста особей. Величина этого показателя позволяет сделать вывод о том, что в наибольшей мере аллометрическая возрастная изменчивость затрагивает общие размеры черепа, его длину ($R^2 = 0.78$) и ширину ($R^2 = 0.72$). В то же время, одонтологические признаки, при наличии дефинитивной зубной системы, в меньшей мере подвержены возрастной изменчивости ($R^2 = 0.07-0.19$).

Пространственная изменчивость

В качестве обобщенной характеристики пространственной изменчивости черепа серого волка служит регрессионный анализ РС-2. Поскольку данная макропеременная практически лишена влияния половой и возрастной

изменчивости, она дает корректную оценку пространственной изменчивости генеральной совокупности особей (рис. 4).

Коррелируя с краниометрическими признаками, характеризующими длину и ширину черепа, ширину головки суставного отростка нижней челюсти, и одонтологическими признаками PC-1 дает представление о пространственной изменчивости наиболее информативных в отношении этого фактора признаков.

Процедура перестановок с анализом множественного отклика MRPP локалитетов по всему набору краниометрических признаков показывает статистически значимые различия самцов волка. Индекс внутрigrупповой однородности $A = 0.06$ при $p < 0.0001$, Т-статистика Вилкоксона составила -6.5 . Результаты анализа выборок самок близки к таковым самцов (Т-статистика Вилкоксона = -6.16 , $A = 0.06$, $p < 0.0001$). Результаты парного апостериорного сравнительного анализа локалитетов представлены в табл. 4.

Результаты дискриминантного и одномерного дисперсионного анализа выборок самцов и самок показаны в табл. 5. Несмотря на вариабельность одноименных краниометрических признаков, пространственная изменчивость самцов и самок серого волка имеет различный характер. В некоторых случаях она асинхронна.

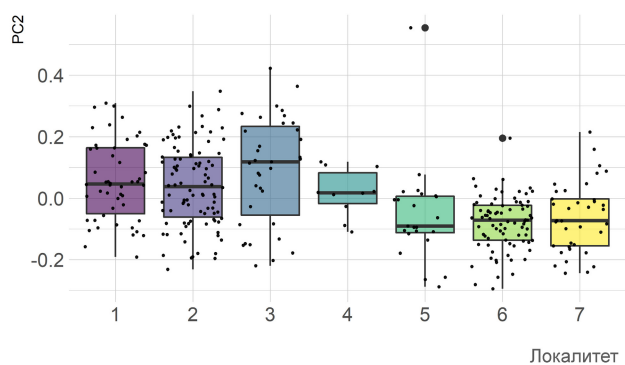


Рис. 4. Пространственная изменчивость серого волка (*Canis lupus*), обобщенная через макропеременную PC-2. Коробчатый график (boxplot) с индивидуальными наблюдениями. Обозначения: средняя линия – медиана, прямоугольники – межквартильный размах, вертикальные линии – 1.5 межквартильных размаха, крупные точки – выбросы (outliers), мелкие точки – наблюдения; номера локалитетов приведены, согласно рис. 1.

Fig. 4. The spatial variability of the grey wolf (*Canis lupus*), generalised through the PC-2. Boxplots are based on the individual data points. Designations: the middle line of the box is the median; the boxes represent the interquartile range of values; the vertical lines indicate 1.5 interquartile ranges; the large dots are outliers; the small dots are individual data; localities are numerated according to Fig. 1.

Самцы из локалитета V (243.28 ± 1.89 мм) отличаются более крупными размерами кондиллобазальной длины черепа, в то время как самые мелкие по этому признаку особи серого волка происходят из локалитета III (227.40 ± 3.21 мм) (различия достигают 6.5%). Величина кондиллобазальной длины самок выше в локалитетах VI (228.40 ± 0.97 мм) и VII (237.09 ± 2.32 мм), а минимальная – в локалитете II (223.09 ± 2.83 мм) (различия составляют 5.9%). Достоверно большими значениями длины верхней челюсти отличаются самцы из локалитета V (196.81 ± 1.53 мм). Особи с минимальными значениями этого признака выявлены в локалитете II (186.49 ± 1.42 мм) (различия достигают 5.2%). Контрастные значения коронарной длины первого премоляра позволяют выделить особей с максимальным значением признаков из локалитетов I (8.34 ± 0.18 мм) и III (8.51 ± 0.26 мм). Минимальные значения признаки отмечены в локалитете VI (7.47 ± 0.07 мм) (различия достигают 12.7%). Максимальные значения длины коронки второго коренного зуба характерны для самцов из локалитетов I (14.19 ± 0.36 мм) и III (15.68 ± 0.35 мм). Минимальное значение признака выявлено в локалитете VI (13.69 ± 0.13 мм) (масштаб изменчивости также высок: 12.2%). Коронарная длина второго моляра у самок больше в локалитете II (14.32 ± 0.25 мм). Минимальные значения наблюдаются в локалитетах VI (13.58 ± 0.15 мм) и VII (13.81 ± 0.42 мм) (различия составляют 5.2%). С точки зрения наибольшего морфологического своеобразия самцов и самок серого волка, можно выделить локалитет VI. Наименьшие различия отмечены в локалитете II. Эти локалитеты характеризуются наименьшей географической удаленностью друг от друга.

Чтобы оценить влияние фактора географической изоляции на размерную изменчивость особей серого волка обоих полов, мы провели корреляционный анализ матриц дистанций Махаланобиса и прямого географического расстояния между центроидами выборок с помощью теста Мантеля. Результаты статистики теста Мантеля составили $Z = 31.8-31708.6$, $r = -0.1-0.03$, $p = 0.38-0.60$ для самцов и $Z = 32.8-26782.7$, $r = -0.29-0.11$, $p = 0.11-0.89$ для самок. Полученные показатели позволяют отвергнуть гипотезу влияния данного фактора на размерную морфологическую изменчивость черепа серого волка для рассматриваемой географической территории.

Таблица 4. Пространственная изменчивость краниометрических признаков серого волка (*Canis lupus*)
Table 4. Spatial variability of craniometric features of the grey wolf (*Canis lupus*)

Признак	Дискриминантный анализ				ANOVA		
	W-λ	F	p	Доля (%) корректной классификации локалитетов	F	p	Различающиеся пары локалитетов (соответствуют рис. 1)
Самцы							
Кондилобазальная длина черепа	0.85	4.76	< 0.0001	I – 27.6; II – 69.1; III – 50.0; IV – 20.0; V – 60.0; VI – 78.6; VII – 25.0 Всего: 54.8	5.24	< 0.001	II – V, II – VI, III – V, III – VI
Длина верхней челюсти	0.89	3.29	< 0.01		3.89	0.001	II – V, IV – V, V – VI, V – VII
Общая длина зубного ряда верхней челюсти	0.86	4.14	< 0.001		–	–	–
Максимальная длина коронки P1 верхней челюсти	0.90	2.99	< 0.01		4.7	< 0.0001	I – VI, III – VI
Максимальная длина коронки M2 верхней челюсти	–	–	–		6.22	< 0.0001	I – VI, II – III, III – V, III – VI, III – VII
Общая длина зубного ряда нижней челюсти	0.88	3.65	< 0.01		–	–	–
Альвеолярная длина ряда коренных зубов нижней челюсти	0.88	3.57	< 0.01		–	–	–
Самки							
Кондилобазальная длина черепа	–	–	–	I – 4.8; II – 84.6; III – 18.2; IV – 60.0; V – 75.0; VI – 81.1; VII – 23.53 Всего: 59.6	4.99	0.0002	II – VI, II – VII;
Длина верхней челюсти	0.65	11.56	< 0.0001		–	–	–
Альвеолярная длина коренных зубов верхней челюсти	0.90	2.17	< 0.05		–	–	–
Максимальная длина коронки M2 верхней челюсти	0.87	3.22	< 0.01		4.84	0.0002	II – VI, II – VII
Длина нижней челюсти	0.87	3.34	< 0.01		–	–	–
Общая длина зубного ряда нижней челюсти	0.88	2.96	< 0.01		–	–	–
Альвеолярная длина ряда коренных зубов нижней челюсти	0.90	2.45	< 0.02		–	–	–

Примечание: статистические показатели дискриминантного анализа: W-λ – Вилкоксон-лямбда, F критерий Фишера, p – уровень статистической значимости.

Таблица 5. Результаты апостериорного парного сравнения локалитетов (уровень достоверности различий)
Table 5. Results of a post-hoc pairwise comparison of localities (value of statistical differences)

	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	–	–	–	–	0.003	0.04	0.05
II	–	–	–	–	0.0001	0.002	0.007
III	–	0.02	–	–	0.001	0.001	0.03
IV	–	–	–	–	0.004	–	–
V	–	–	0.04	–	–	0.009	0.02
VI	0.01	0.0001	–	0.03	0.002	–	–
VII	–	0.004	–	–	0.03	–	–

Примечание: Выше диагонали – самцы, ниже диагонали – самки; прочерк – отсутствие значимости различий; номера локалитетов приведены, согласно рис. 1.

Хронографическая изменчивость

Хронографическая изменчивость черепа серого волка представлена на рис. 5. РС-2 содержит в себе лишь небольшую долю хронографической изменчивости морфологических признаков серого волка. Поэтому графический анализ временной динамики зависимых признаков не позволяет определить тенденций изменчивости. Она носит характер флуктуации размеров. Отчасти это объясняется влиянием пространственного положения выборки на изменчивость размеров черепа серого волка.

На первом этапе анализа в результате оценки масштаба хронографической изменчивости определены шесть краниометрических признаков, проявивших зависимость от временного фактора. Нами были сформированы выборки за четыре временных этапа, характеризующихся выраженной динамикой размеров. Дальнейший анализ с использованием критерия Краскела-Уоллеса показал достоверную изменчивость ($p \leq 0.03$) пяти признаков (табл. 6).

Выявлена тенденция увеличения длины черепа и челюстей и уменьшение размеров первого предкоренного и второго коренного зубов серого волка во временном аспекте. Анализ корреляционных связей указанных признаков обнаружил большую степень взаимосвязи краниометрических признаков (максимальные значения коэффициента корреляции Пирсона $r = 0.85$) между длиной черепа и нижней челюсти. Несколько ниже корреляция длины черепа с длиной верхней челюсти ($r = 0.81$). Длина верхней и нижней челюстей коррелируют на уровне $r = 0.78$. Одонтологические признаки характеризуются заметно более слабыми корреляционными связями ($r = 0.32$) между первым премоляром и вторым моляром. Самая низкая корреляция между одонтологическими и краниологическими признаками варьирует от $r = 0.13$ (первый премоляр и длина верхней челюсти) до $r = 0.23$ (второй премоляр и длина верхней челюсти). Таким образом, указанные переменные можно считать независимо варьирующими подсистемами в структуре черепа серого волка.

Таблица 6. Хронографическая изменчивость размерных признаков черепа и зубной системы серого волка (*Canis lupus*)
Table 6. Chronographic metric variability of the grey wolf (*Canis lupus*) skull and tooth system

Признак	Период сбора, годы; значения признака, мм			
	1950–1970 (n = 15)	1971–1983 (n = 22)	1984–1996 (n = 192)	1997–2015 (n = 98)
Максимальная длина черепа	245.40 ± 0.70			251.00 ± 1.40
Длина верхней челюсти	178.70 ± 0.60			183.10 ± 1.00
Максимальная длина коронки P1 верхней челюсти	8.36 ± 0.57		7.92 ± 0.90	7.63±
Максимальная длина коронки M2 верхней челюсти	15.29 ± 0.19		13.98 ± 0.10	13.50±
Длина нижней челюсти	177.10 ± 0.60			181.14 ± 1.00

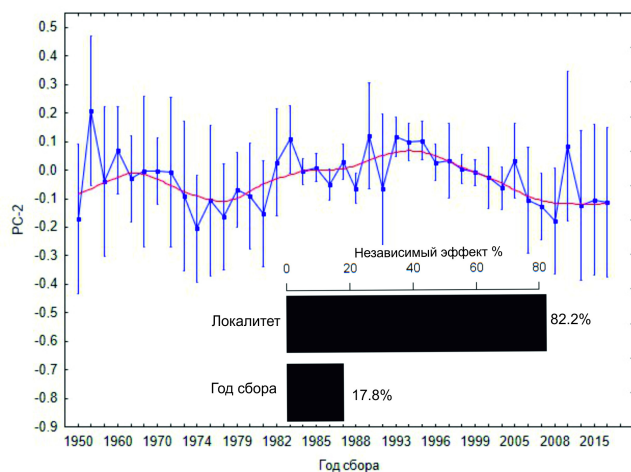


Рис. 5. Динамика хронографической изменчивости черепа серого волка (*Canis lupus*), описанная макропеременной PC-2. Обозначения: вертикальные линии – 95% доверительный интервал; гистограмма показывает силу влияния факторов на размерную изменчивость черепа.

Fig. 5. Chronographic skull dynamics of the grey wolf (*Canis lupus*) variability described by the macro-variable PC-2. Designations: vertical lines denote 95% confidence interval; the histogram demonstrates strength of the factor influence on the skull variation.

Обсуждение

Размерный половой диморфизм

Значения размерного полового диморфизма краниометрических признаков у изученных особей серого волка невысоки по сравнению с отмечаемыми ранее для *Canis lupus*. Данные, характеризующие изменчивость черепа волка из 12 географических областей, позволяют отметить наибольший диморфизм у животных из района Памира (12%), и минимальный из окрестностей Красноярска (2.5%) (Россолимо, Долгов, 1965). Близкие к нашим результатам значения размерного полового диморфизма получены для особей серого волка, населяющих Беловежскую Пущу (3.9%), Воронежскую и Саратовскую области (3.0%) (Россолимо, Долгов, 1965). По данным изучения динамики размерного полового диморфизма серого волка из 11 локалитетов Юдин (1992) отметил наименьшие средние значения этого показателя у животных юго-востока Приморья (1%), а максимальные

– в Северо-Восточном Приморье (7.8%). Близкими к нашим результатам оказались половые различия у особей серого волка на севере Камчатки (3.4%) и северо-востоке Якутии (3.8%) (Юдин, 1992). Сходные значения размерного полового диморфизма краниометрических признаков (3.77%) найдены у *Canis lupus*, населяющих центральную часть Канады, провинцию Манитоба (Stronen et al., 2010). В изученных популяциях серого волка Северной Америки средние значения полового диморфизма черепа варьировали в пределах 4–7% (Jolicoeur, 1959). Изменчивость краниометрических признаков, обобщенная коэффициентом вариации, у самцов и самок, используемых в настоящем исследовании, в целом равнозначна. Это также отличает характеристику межполовых различий от полученных ранее (Россолимо, Долгов, 1965; Okarma & Buchalczyk, 1993), согласно которым, самки превосходят этим показателем самцов в 1.5–2.0 раза. В этом отношении данные, характеризующие серых волков Латвии (Andersons & Ozoliņš, 2000), оказались ближе к результатам, полученным нами (различия между средними значениями коэффициента вариации у самцов (CV = 7.98) и самок (CV = 7.58) отсутствовали). Возрастная динамика размерного полового диморфизма изученных особей согласуется с данными, которые показали прогрессирующие с возрастом различия кондиллобазальной длины самцов и самок от 2.8% у прибылых до 6.3% у взрослых особей (Смирнов, Гарбузов, 1983). Полученные онтогенетические траектории черепа серого волка подтверждаются Юдиным (1992), подчеркивающим, что формирование основных размеров заканчивается на втором году жизни животных. Наибольшей индивидуальной изменчивости подвержены молодые особи. Это согласуется с аналогичными данными для других популяций вида (Юдин, 1992, 2013) и во многом определяется географической изменчивостью и трофической обстановкой, сопровождающей рост особей серого волка.

По нашим данным, средний вес туш особей *Canis lupus*, добытых в 1998–1999 гг. в Тверской и Смоленской областях, без шкуры составил 25.7 ± 1.7 кг (lim: 20.0–34.5 кг, CV = 20.1) для самцов в возрасте до года ($n = 11$), и 33.3 ± 1.5 кг (lim: 24.5–48.5 кг, CV = 18.5) для взрослых особей ($n = 18$). Самки до года ($n = 18$) в среднем весили 23.3 ± 0.8 кг (lim: 18.0–30.5 кг, CV = 14.4), взрослые особи ($n = 12$) – 28.6 ± 1.7 кг (lim: 18.0–37.5 кг, CV = 20.6). Различия по весу между самцами и самками высоко достоверны (критерий Манна-Уитни $U = 243.0$, $Z = 2.9$, $p = 0.003$).

Таким образом, половые различия особей серого волка по весу тела были ожидаемо выше, чем на основании краниометрических признаков. У прибылых особей они составили 10.3%, у взрослых – 16.4%. Значительный масштаб проявлений этого феномена и разброс значений по весу от 4.8% до 16.4% отмечены Юдиным (1992) для особей серого волка Дальнего Востока. Вес тела особей подвержен высокой индивидуальной изменчивости (Смирнов, Гарбузов, 1983). Это отразилось на значениях коэффициента вариации, которые превысили аналогичные показатели изменчивости черепа более чем в пять раз.

Общие линейные размеры, преобладающие у самцов, связаны с половым отбором и поддерживаются строгой социальной иерархией, присущей серому волку. Если абстрагироваться от очевидных визуальных признаков, то привлекают внимание инструментально диагностируемые различия в размерах клыков, хищнических зубов и отдельных функционально важных, с точки зрения работы челюстного аппарата, анатомических областей, определяемых преимущественно не размерами, а формой. К таковым можно отнести топографию скуловых дуг, форму мандибулы, характеризующие мастикаторные особенности разнополых особей серого волка (Milenković et al., 2010). Характерный результат настоящего исследования заключается в том, что различия в размерах суставной головки нижней челюсти являются наиболее ценным диагностическим признаком для определения пола серого волка. Это подтверждает тот факт, что виды со сходной социальной организацией, лишенные максимально выраженного полового диморфизма, различаются важными функциональными признаками, задействованными в артикуляции челюстного аппарата. Исследования ряда представителей

отряда Carnivora свидетельствуют, что размер клыков хищных млекопитающих зависит от полигамной и моногамной стратегии размножения. В то же время изменчивость коренных хищнических зубов определяется различиями в питании (Gittleman & Van Valkenburgh, 1997). Таким образом, биологическое объяснение различий в работе челюстного аппарата серого волка лежит в области трофической экологии и связано с большей силой сжатия челюстей самцов. На это обстоятельство указывали также Россолимо и Долгов (1965), отмечая по совокупности анатомических особенностей большую мощность жевательного аппарата самцов. По-видимому, подобные морфо-анатомические особенности призваны снизить внутривидовую конкуренцию за счет возрастания тенденции к специализации самцов на потреблении более твердой пищи. Эти результаты подтверждают вывод о том, что половой диморфизм у серого волка развивался в основном в направлении стратегии поиска и добычи пищи, благодаря разделению «труда» между полами. Так, самцы специализируются на крупной добыче, в то время как самки на репродуктивной «воспитательной» функции (Hillis & Mallory, 1996). Пространственно-временная динамика размерного полового диморфизма серого волка определяется сложным сочетанием внутривидовых и средовых факторов и отражает адаптацию самцов и самок как составляющей сложной популяционной системы вида.

Географическая изменчивость

Характеристика общих размеров черепа серого волка изученных локалитетов приведена в контексте аналогичных данных по другим популяциям вида. Так, кондиллобазальная длина самцов (236.5 мм) указывает на значительное сходство с животными Латвии (237 мм) (Andersone & Ozoliņš, 2000) и существенно меньше приведенных ранее для областей центра Европейской России (Калужская, Рязанская, Ивановская, Московская, Тульская области – 244.7 мм) и Вологодской области (248.5 мм) (Россолимо, Долгов, 1965). Сравнительный анализ этого признака позволяет отметить его высокую пространственную изменчивость в межпопуляционных сравнениях. Скуловая ширина – признак более стабильный, по которому особи серого волка изученной части ареала (142.3 мм) близки к популяциям вида Латвии (143 мм) (Andersone & Ozoliņš, 2000), Бело-

вежской Пущи (140.4–142.6 мм), Карпат (142.6 мм), Воронежской области (139.3 мм) (Росолимо, Долгов, 1965; Okarma & Buchalczyk, 1993). Те же признаки самок несколько отличаются в характере проявления географической изменчивости. Кондилобазальная длина изученных особей (227.3 мм) несколько превосходит значения, полученные в Латвии (225 мм) и близка к значениям для популяций серого волка в Карпатах (226.1 мм). Но полученные значения существенно уступают таковым в центре Европейской России (233.3 мм) и Вологодской области (235.7 мм). Напротив, скуловая ширина (135.3 мм) больше, чем у особей серого волка Латвии (132 мм), Карпат (131.3 мм) и близка к значениям, полученным в Беловежской Пуще (135.0 мм) и Воронежской области (134.8 мм).

Проводя изучение краниометрической изменчивости серого волка на большом и ограниченном пространстве, многие авторы отмечают относительно высокую изменчивость не столько краниометрических, сколько одонтологических признаков (Росолимо, Долгов, 1965; Юдин, 1992, 2013; Milenković et al., 2010). Полученные нами данные подтверждают отмеченные черты географической изменчивости вида и позволяют связать ее, с учетом функциональной обусловленности признаков, с кормодобывающей деятельностью серого волка. В частности, это касается изменчивости размеров второго коренного зуба (M2). Вариабельность первого предкоренного зуба (P1) трактовать несколько сложнее из-за существенно меньшей роли этого элемента в функционировании зубной системы. В частности, Юдин (1992) указывает на значительное количество одонтологических аномалий, связанных с отсутствием P1. Поэтому, сравнивая изменчивость их размеров можно отметить большую амплитуду вариабельности P1, по сравнению с M2, и ее асинхронный характер у самцов и самок.

Отсутствие упорядоченной географической изменчивости краниометрических признаков по принципу «изоляция расстоянием» в изученной выборке популяции серого волка объясняется схожестью основных экологических факторов и спектра питания на изучаемой территории и, как следствие этого, отсутствием адаптивной изменчивости. Проявление морфологической изменчивости в локалитетах, разделенных минимальной географической дистанцией, с учетом однородных природных условий и отсутствия ландшафтно-экологических пре-

град, является наиболее дискуссионным результатом исследований и требует отдельного изучения этологических особенностей вида в рассматриваемой части ареала.

Заметим, что социальная организация серого волка способствует проявлению эффекта Валунда (Wahlund, 1928), когда в результате нарушения панмиксии в мелких не равночисленных семейных группах происходит близкородственное скрещивание, и формируются временные инбредные линии, характеризующиеся морфологическим своеобразием. В частности, дефицит гетерозигот, объясняемый влиянием этого эффекта, обнаруживали в популяциях волка Скандинавии (Seddon & Ellegren, 2004), Болгарии (Mouga et al., 2014) и на обширных пространствах Восточной Европы (Pilot et al., 2006). Также проявление эффекта Валунда учитывали в геномных исследованиях представителей Canidae Северной Америки (Sinding et al., 2018). Однако постоянный охотничий пресс, нарушающий родственные связи и стимулирующий иммиграцию и эмиграцию, не позволяет выявленным фенотипическим различиям принять дальнейший дивергентный характер.

Хронографическая изменчивость

В монографии Бибикова (1985) была показана тенденция увеличения размеров длины черепа и нижней челюсти у особей серого волка, населяющих Украину, Молдавию и Кировскую область, добытых с 1920-х по 1970-е гг. Количественные показатели хронографической изменчивости указанных признаков составляли от 0.33 мм/год до 0.72 мм/год. Временная изменчивость размеров животных объясняется, исходя из природно-климатического контекста, часто как влияние глобальных климатических процессов. Вторая группа факторов – это разнообразные биотические взаимодействия, которые складываются в природных сообществах с участием обсуждаемых видов (Yom-Tov & Geffen, 2011). Альтернативное объяснение наблюдаемому феномену – фундаментальное правило Копа-Депере, определяющее укрупнение размеров организмов в ходе филогенеза (Бибиков, 1985). Однако эту закономерность следует анализировать на достаточно больших временных периодах филогенетического масштаба, как это выполнено, например, в сравнительном аспекте рецентных и плейстоценовых волков Алтая (Бондарев, 2013).

Рассматриваемый участок ареала серого волка характеризуется приращением темпера-

туры +2.08°C с 1962 по 2010 гг. и значительным сокращением сельского населения (Пузаченко, 2012). Тем не менее, в течение последних десятилетий разнообразие природных сообществ изменяется в связи с усилением лесопользования и уменьшением площади сельскохозяйственных угодий, т.е. переходом их во вторичные лесопокрываемые территории, образуемые хвойно-мелколиственными сообществами. Эти факторы отражаются на численности крупных млекопитающих, лося (здесь и далее – *Alces alces* Linnaeus, 1758) и кабана (здесь и далее – *Sus scrofa* Linnaeus, 1758), которые доминируют в рационе серого волка на территории исследования (Кораблев, Кораблев, 2008). Согласно Филонову (1983), на территории Дарвинского заповедника (локалитет VII) доля лося в добыче волка в период с 1948 по 1979 гг. достигала 99.8%. В Окском заповеднике, расположенном в лесной зоне Европейской России, доля кабана и лося в рационе хищника составляла до 82.6% (Лавровский, 1990). Согласно Кочеткову (2014), дикие копытные доминируют в питании серого волка в районе Центрально-Лесного заповедника (локалитеты I, II III).

Ряд исследований показал, что размеры хищников коррелируют с размером жертвы. В частности, это отмечено в связи с регулярной охотой волка на лося (Mech & Paul, 2008; Stronen et al., 2010). Кроме того, вес и линейные размеры тела хищников связаны положительной корреляцией с обилием и доступностью основной потребляемой пищи и (или) доминирующей в рационе жертвой. Это подтверждается совместным анализом динамики численности *Lepus timidus* Linnaeus, 1758 и размерами *Lynx canadensis* Kerr, 1792 на Аляске, а также симметричной реакцией укрупнения *Lynx lynx* Linnaeus, 1758 при увеличении в ее добыче доли *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758 на территории стран Скандинавии, увеличением размеров североамериканского *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 и степенью доступности основного потребляемого ресурса – лососевых рыб (Yom-Tov & Geffen, 2011). Поэтому слабый временной тренд увеличения длины черепа и нижней челюсти на фоне выраженной динамики отдельных одонтологических признаков серого волка на рассматриваемом пространственно-временном интервале мы склонны объяснять биотическими причинами межвидового взаимодействия. Они формируются в системе хищник – жертва при систематической охоте

на лося и кабана с учетом устойчивой тенденции увеличения плотности популяции жертвы. Реалистичность выдвигаемой гипотезы подтверждает коррелирующая динамика численности видов волк – кабан (Желтухин, Пузаченко, 2012), волк – лось (Korablev et al., 2019) на территории исследования.

На рис. 5 хорошо заметно, что флуктуирующий характер хронографической изменчивости в последний период принял тенденцию устойчивого повышения размеров черепа. Этот период характеризуется депопуляцией сельского населения на территории исследования, резким уменьшением поголовья сельскохозяйственных животных и возрастанием численности крупных копытных, что неизбежно должно повлечь за собой увеличение их доли в питании серого волка.

Вместе с тем, нельзя исключать влияние глобальных факторов на хронографическую изменчивость размеров млекопитающих. Так, на обширной части ареала наблюдается сходный процесс увеличения размеров черепа *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758 (Korytin, 2018), а одной из наиболее вероятных причин аугментации можно рассматривать изменения климата.

Заключение

Фиксируемая пространственно-временная изменчивость животных на территории исследования может быть вызвана комплементарным действием ряда факторов. Характер изменчивости размеров черепа серого волка позволяет связать ее с динамичными параметрами трофической экологии вида, зависящей от популяционно-демографических показателей основных жертв волка (лося и кабана) на рассматриваемой территории. Не исключено влияние на временную изменчивость и стохастических факторов, вызванных интенсивной элиминацией серого волка в результате суммарной гибели, активной эмиграции и иммиграции в результате антропогенного пресса. Внутривидовая изменчивость *Canis lupus* на микрогеографической шкале характеризуется общими чертами с представителями семейств Canidae (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758, *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834) и Mustelidae (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1761, *Neovison vison* Schreber, 1777, *Mustela putorius* Linnaeus, 1758, *Martes martes* Linnaeus, 1758). Этим видам, несмотря на существенные различия их биологических особенностей (прежде всего, социальной орга-

низации), присущ внутривидовой полиморфизм и отчетливо выраженная структурированность популяций.

При этом причинная обусловленность внутривидового полиморфизма иная, чем факторы, формирующие внутривидовую изменчивость. В последнем случае абиотические факторы в различном сочетании создают предпосылки к адаптивной изменчивости, которая проявляется в виде диверсификации функционально значимых одонтологических структур, и обнаруживается на макрогеографической шкале (Korablev et al., 2017). Внутривидовая изменчивость носит флуктуирующий характер, а ее важными факторами являются зоосоциальное доминирование, в большей степени присущее полигамным видам, и территориальный консерватизм моногамных видов. Морфологическая неоднородность популяций, способствуя увеличению внутривидового полиморфизма, повышает их адаптивные возможности, что в конечном итоге благоприятствует выживанию видов.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Тверской области в рамках научных проектов 14-04-97510 р_центр_а и 18-44-690001 р_а. Мы признательны коллегам, кто принимал активное участие в сборе материала, и, особенно В.В. Бологову (Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Россия) и А. Casulli (Istituto Superiore di Sanità Rome, Italy). Авторы благодарны рецензентам, работа которых существенно улучшила статью.

Литература

Бибиков Д.И. (ред.). 1985. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. 606 с.

Бондарев А.Я. 2013. Волки Западной Сибири: численность, распределение и загрязненность. М.: Центрохотконтроль. 248 с.

Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г. 2012. Очерки динамики численности крупных млекопитающих // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 6. С. 184–200.

Калецкая М.Л. 1973. Волк и его роль как хищника в Дарвинском заповеднике // Труды Дарвинского государственного заповедника. Вып. 11. С. 41–58.

Клевезаль Г.А. 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.

Кorablev Н.П., Савельев А.П. 2016. Онтогенетическая внутривидовая аллометрия автохтонных и реинтродуцированных популяций евразийского бобра

Castor fiber // Известия РАН. Серия Биологическая. №5. С. 499–510.

Кorablev Н.П., Кorablev М.П. 2008. Хищническая деятельность волка (*Canis lupus*) – корректирующий фактор состояния популяции лося (*Alces alces*) // Заповедное дело. Вып. 13. С. 5–19.

Кочетков В.В. 2014. Особенности питания семей волка (*Canis lupus* L.) в Центрально-Лесном заповеднике // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий. Великие Луки. С. 92–98.

Кудактин А.Н. 1978. Об избирательности охоты волка на копытных в Кавказском заповеднике // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 83(3). С. 19–28.

Лавровский В.В. 1990. Питание волка и его значение на территории Окского заповедника // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника. М.: ЦНИИЛ. С. 53–109.

Литвинов В.П., Литвинов В.Ф., Тиханский А.Д. 1981. Питание волка в Березинском и Припятском заповедниках // Заповедники Белоруссии. Вып. 5. Минск: Ураджай. С. 98–102.

Мельник К.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинова Е.М., Чистополова М.Д., Огурцов С.В., Поярков А.Д. 2007. Биотопическая избирательность и характер передвижения волка *Canis lupus* (Mammalia, Canidae) в пределах его семейного участка в заповеднике Калужские Засеки // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 112(6). С. 3–14.

Николаев А.Г. 1997. Волки Воронежского заповедника и размеры их хищничества в стаде копытных // Труды Воронежского биосферного государственного заповедника. Вып. 23. С. 99–106.

Пузаченко Ю.Г. 2012. Вековые изменения климата в районе заповедника // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 6. С. 6–32.

Россолимо О.Л., Долгов В.А. 1965. Закономерности изменчивости черепа волка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) на территории СССР // Acta Theriologica. Vol. 10(12). P. 195–207.

Смирнов В.С. 1960. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников // Труды Института биологии УФАИ СССР. Т. 14. С. 97–112.

Смирнов В.С., Гарбузов В.К. 1983. Различия в размерах волков из разных регионов страны и в зависимости от пола и возраста особей // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 103–111.

Суворов А.П. 2009. Внутривидовой полиморфизм волка (*Canis lupus*) Приенисейской Сибири: автореф. дис. д-ра биол. наук. Красноярск. 31 с.

Филонов К.П. 1983. Лось. М.: Лесная промышленность. 246 с.

Эрнандес-Бланко Х.А., Поярков А.Д., Крутова В.И. 2005. Организация семейной группы волков (*Canis*

- lupus lupus*) в Воронежском биосферном заповеднике // Зоологический журнал. Т. 84(1). С. 80–93.
- Юдин В.Г. 1992. Волк Дальнего Востока России. Благовещенск: ДВО РАН. 311 с.
- Юдин В.Г. 2013. Волк Дальнего Востока России. 2-е изд. Владивосток: Дальнаука. 412 с.
- Andersons Ž., Ozoliņš J. 2000. Craniometrical characteristics and dental anomalies in wolves *Canis lupus* from Latvia // Acta Theriologica. Vol. 45(4). P. 549–558. DOI: 10.4098/AT.arch.00-53
- Bertalanffy K.L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II) // Human Biology. Vol. 10(2). P. 181–213.
- Gittleman J.L., Van Valkenburgh B. 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioural ecology // Journal of Zoology. Vol. 242(1). P. 97–117. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb02932.x
- Hillis T.L., Mallory F.F. 1996. Sexual dimorphism in wolves (*Canis lupus*) of the Keewatin District, Northwest Territories, Canada // Canadian Journal of Zoology. Vol. 74(4). P. 721–725. DOI: 10.1139/z96-081
- Huxley J.S. 1932. Problems of relative growth. London: Methuen, Co. Ltd. 276 p.
- Janssens L., Perri F., Crombé S., Van Dongen S., Lawler D. 2019. An evaluation of classical morphologic and morphometric parameters reported to distinguish wolves and dogs // Journal of Archaeological Science: Reports. Vol. 23. P. 501–533. DOI: 10.1016/j.jasrep.2018.10.012
- Jolicoeur P. 1959. Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L. // Evolution. Vol. 13(3). P. 283–299. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1959.tb03016.x
- Korablev N.P., Szuma E., Korablev P.N., Zinoviev A.V. 2017. Dental polymorphism of the raccoon dog in indigenous and invasive populations: internal and external causation // Mammal Research. Vol. 62(2). P. 163–177. DOI: 10.1007/s13364-016-0293-x
- Korablev N.P., Korablev M.P., Korablev A.P., Korablev P.N., Zinoviev A.V., Zhagarayte V.A., Tumanov I.L. 2019. Factors of Polymorphism of Craniometric Characters in the Red Fox (*Vulpes vulpes*, Carnivora, Canidae) from the Center of European Russia // Biology Bulletin. Vol. 46(8). P. 946–959. DOI: 10.1134/S1062359019080053
- Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N. 2020. Genetic diversity and population structure of the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) and evidence of wolf × dog hybridisation in the centre of European Russia // Mammalian Biology. DOI: 10.1007/s42991-020-00074-2
- Korytin N.S. 2018. Increase in Skull Size of Red Fox (*Vulpes vulpes*) in the Second Half of the XX Century in Northeastern Europe // Russian Journal of Ecology. Vol. 49(1). P. 75–79. DOI: 10.1134/S1067413618010095
- McCune B., Grace J.B. 2002. Analysis of Ecological Communities. Oregon, Glenden Beach: MjM Software Design. 300 p.
- Mech L.D., Paul W.J. 2008. Wolf body mass cline across Minnesota related to taxonomy? // Canadian Journal of Zoology. Vol. 86(8). P. 933–936. DOI: 10.1139/Z08-068
- Milenković M., Šipetić V.J., Blagojević J., Tatović S., Vujošević M. 2010. Skull variation in Dinaric-Balkan and Carpathian gray wolf populations revealed by geometric morphometric approaches // Journal of Mammalogy. Vol. 91(2). P. 376–386. DOI: 10.1644/09-MAMM-A-265.1
- Moura A.E., Tsingarska E., Dąbrowski M.J., Czarnomska S.D., Jędrzejewska B., Pilot M. 2014. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: The cautionary case of Bulgarian wolves // Conservation Genetics. Vol. 15(2). P. 405–417. DOI: 10.1007/s10592-013-0547-y
- Okarma H., Buchalczyk T. 1993. Craniometrical characteristics of wolves *Canis lupus* from Poland // Acta Theriologica. Vol. 38(3). P. 253–262. DOI: 10.4098/AT.arch.93-21
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGinn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. 2019. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-4. Available from <https://cran.r-project.org>
- Pilot M., Edrzejewski W., Branicki W., Sidorovich V.E., Edrzejewska B., Stachura K., Funk S.M. 2006. Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves // Molecular Ecology. Vol. 15(14). P. 4533–4553. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.03110.x
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Sastre N., Vilà C., Salinas M., Bologov V.V., Urios V., Sánchez A., Francino O., Ramírez O. 2011. Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations // Conservation Genetics. Vol. 12(3). P. 701–712. DOI: 10.1007/s10592-010-0177-6
- Seddon J.M., Ellegren H. 2004. A temporal analysis shows major histocompatibility complex loci in the Scandinavian wolf population are consistent with neutral evolution // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 271(1554). P. 2283–2291. DOI: 10.1098/rspb.2004.2869
- Sinding M.H.S., Gopalakrishnan S., Vieira F.G., Samaniego Castruita J.A., Raundrup K., Heide Jørgensen M.P., Meldgaard M., Petersen B., Sicheritz-Ponten T., Mikkelsen J.B., Marquard-Petersen U., Dietz R., Sonne C., Dalén L., Bachmann L., Wiig Ø., Hansen A.J., Gilbert M.T.P. 2018. Population genomics of grey wolves and wolf-like canids in North America //

- PLOS Genetics Vol. 14(11). Article: e1007745. DOI: 10.1371/journal.pgen.1007745
- Stronen A.V., Forbes G.J., Sallows T., Goulet G., Musiani M., Paquet P.C. 2010. Wolf body mass, skull morphology, and mitochondrial DNA haplotypes in the Riding Mountain National Park region of Manitoba, Canada // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 88(5). P. 496–507. DOI: 10.1139/Z10-021
- Stubbe M. 1981. Der Wolf *Canis lupus* L. In: H. Stubbe (Ed.): *Buch der Hege*. Vol. 1: Haarwild. Berlin: Veb Deutscher Landwirtschaftsverlag. P. 269–285.
- Wahlund S.G.W. 1928. Composition of populations from the perspective of the theory of heredity // *Hereditas*. Vol. 11. P. 65–105.
- Yom-Tov Y., Geffen E. 2011. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls // *Biological Reviews*. Vol. 86(2). P. 531–541. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x
- ### References
- Andersone Ž., Ozoliņš J. 2000. Craniometrical characteristics and dental anomalies in wolves *Canis lupus* from Latvia. *Acta Theriologica* 45(4): 549–558. DOI: 10.4098/AT.arch.00-53
- Bertalanffy K.L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10(2): 181–213.
- Bibikov D.I. (Ed.). 1985. *Wolf. Origin, systematics, morphology, ecology*. Moscow: Nauka. 606 p. [In Russian]
- Bondarev A.Ya. 2013. *Wolves of Western Siberia: abundance, distribution, and pollution*. Moscow: Tsentrkhontrol. 248 p. [In Russian]
- Filonov K.P. 1983. *Elk*. Moscow: Lesnaya promyshlennost. 246 p. [In Russian]
- Gittleman J.L., Van Valkenburgh B. 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioural ecology. *Journal of Zoology* 242(1): 97–117. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb02932.x
- Hernandez-Blanco J.A., Poyarkov A.D., Krutova V.I. 2005. Wolf (*Canis lupus lupus*) pack organization at the Voronezh Biosphere Reserve // *Zoologicheskii Zhurnal* 84(1): 80–93. [In Russian]
- Hillis T.L., Mallery F.F. 1996. Sexual dimorphism in wolves (*Canis lupus*) of the Keewatin District, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 74(4): 721–725. DOI: 10.1139/z96-081
- Huxley J.S. 1932. *Problems of relative growth*. London: Methuen, Co. Ltd. 276 p.
- Janssens L., Perri F., Crombé S., Van Dongen S., Lawler D. 2019. An evaluation of classical morphologic and morphometric parameters reported to distinguish wolves and dogs. *Journal of Archaeological Science: Reports* 23: 501–533. DOI: 10.1016/j.jasrep.2018.10.012
- Jolicœur P. 1959. Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L. *Evolution* 13(3): 283–299. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1959.tb03016.x
- Kaletskaya M.L. 1973. The wolf and its role as a predator in the Darwin Reserve. *Proceedings of the Darwin State Nature Reserve* 11: 41–58. [In Russian]
- Klevezal G.A. 2007. *Principles and methods of age determining in mammals*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 283. p. [In Russian]
- Kochetkov V.V. 2014. Nutritional features of the wolf families (*Canis lupus* L.) in the Central Forest State Nature Reserve. In: *Modern trends in the development of Protected Areas*. Great Luke. Velikie Luki. P. 92–98. [In Russian]
- Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N. 2020. Genetic diversity and population structure of the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) and evidence of wolf × dog hybridisation in the centre of European Russia. *Mammalian Biology*. DOI: 10.1007/s42991-020-00074-2
- Korablev N.P., Saveljev A.P. 2016. Ontogenetic intraspecific allometry of autochthonous and reintroduced Eurasian beaver *Castor fiber* populations. *Biology Bulletin* 43(5): 426–436. DOI: 10.1134/S1062359016050034
- Korablev N.P., Szuma E., Korablev P.N., Zinoviev A.V. 2017. Dental polymorphism of the raccoon dog in indigenous and invasive populations: internal and external causation. *Mammal Research* 62(2): 163–177. DOI: 10.1007/s13364-016-0293-x
- Korablev N.P., Korablev M.P., Korablev A.P., Korablev P.N., Zinoviev A.V., Zhagarayte V.A., Tumanov I.L. 2019. Factors of Polymorphism of Craniometric Characters in the Red Fox (*Vulpes vulpes*, Carnivora, Canidae) from the Center of European Russia. *Biology Bulletin* 46(8): 946–959. DOI: 10.1134/S1062359019080053
- Korablev P.N., Korablev M.P. 2008. Predatory activity of the wolf (*Canis lupus*) is a correcting factor for the status of the elk population (*Alces alces*). *Reserve Management and Studies* 13: 5–19. [In Russian]
- Korytin N.S. 2018. Increase in Skull Size of Red Fox (*Vulpes vulpes*) in the Second Half of the XX Century in Northeastern Europe. *Russian Journal of Ecology* 49(1): 75–79. DOI: 10.1134/S1067413618010095
- Kudaktin A.N. 1978. About the selectivity of the wolf hunting on ungulates in the Caucasian State Nature Reserve. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 83(3): 19–28. [In Russian]
- Lavrovskiy V.V. 1990. Nutrition of the wolf and its significance in the Oksky State Nature Reserve. In: *Long-term dynamics of the natural objects of the Oksky State Nature Reserve*. Moscow. P. 53–109. [In Russian]
- Litvinov V.P., Litvinov V.F., Tikhansky A.D. 1981. The wolf nutrition in the Berezinsky Reserve and Pripyatsky Reserve. *Nature Reserves of Belarus* 5: 98–102. [In Russian]

- McCune B., Grace J.B. 2002 Analysis of Ecological Communities. Oregon, Glenden Beach: MjM Software Design. 300 p.
- Mech L.D., Paul W.J. 2008. Wolf body mass cline across Minnesota related to taxonomy? *Canadian Journal of Zoology* 86(8): 933–936. DOI: 10.1139/Z08-068
- Melnik K.S., Hernandez-Blanco J.A., Litvinova E.M., Chistopolova M.D., Ogurtsov S.V., Poyarkov A.D. 2007. Biotopic selectivity and movement features of wolf *Canis lupus* (Mammalia, Canidae) within the family home range in Kaluzhskie Zaseki Reserve. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 112(6): 3–14. [In Russian]
- Milenković M., Šipetić V.J., Blagojević J., Tatović S., Vujošević M. 2010. Skull variation in Dinaric-Balkan and Carpathian gray wolf populations revealed by geometric morphometric approaches. *Journal of Mammalogy* 91(2): 376–386. DOI: 10.1644/09-MAMM-A-265.1
- Moura A.E., Tsingarska E., Dąbrowski M.J., Czarnomska S.D., Jędrzejewska B., Pilot M. 2014. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: The cautionary case of Bulgarian wolves. *Conservation Genetics* 15(2): 405–417. DOI: 10.1007/s10592-013-0547-y
- Nikolaev A.G. 1997. Wolves of the Voronezh State Nature Reserve and the size of their predation in a herd of ungulates. *Proceedings of the Voronezh State Nature Biosphere Reserve* 23: 99–106. [In Russian]
- Okarma H., Buchalczyk T. 1993. Craniometrical characteristics of wolves *Canis lupus* from Poland. *Acta Theriologica* 38(3): 253–262. DOI: 10.4098/AT.arch.93-21
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. 2019. *Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-4*. Available from <https://cran.r-project.org>
- Pilot M., Edrzejewski W., Branicki W., Sidorovich V.E., Edrzejewska B., Stachura K., Funk S.M. 2006. Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves. *Molecular Ecology* 15(14): 4533–4553. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.03110.x
- Puzachenko Yu.G. 2012. Century-old climate change in the area of the Reserve. *Proceedings of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve* 6: 6–32. [In Russian]
- R Core Team. 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Rossolimo O.L., Dolgov V.A. 1965. Variability of the skull in *Canis lupus* Linnaeus, 1758 from the USSR. *Acta Theriologica* 10(12): 195–207. [In Russian]
- Sastre N., Vilà C., Salinas M., Bologov V.V., Urios V., Sánchez A., Francino O., Ramírez O. 2011. Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations. *Conservation Genetics* 12(3): 701–712. DOI: 10.1007/s10592-010-0177-6
- Seddon J.M., Ellegren H. 2004. A temporal analysis shows major histocompatibility complex loci in the Scandinavian wolf population are consistent with neutral evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271(1554): 2283–2291. DOI: 10.1098/rspb.2004.2869
- Sinding M.H.S., Gopalakrishan S., Vieira F.G., Samaniego Castruita J.A., Raundrup K., Heide Jørgensen M.P., Meldgaard M., Petersen B., Sicheritz-Ponten T., Mikkelsen J.B., Marquard-Petersen U., Dietz R., Sonne C., Dalén L., Bachmann L., Wiig Ø., Hansen A.J., Gilbert M.T.P. 2018. Population genomics of grey wolves and wolf-like canids in North America. *PLOS Genetics* 14(11): e1007745. DOI: 10.1371/journal.pgen.1007745
- Smirnov V.S. 1960. Determination of age and age ratios in mammals using the example of squirrels, muskrats and five species of predators. *Proceedings of the Biology Institute, Ural Branch AS USSR* 14: 97–112. [In Russian]
- Smirnov V.S., Garbuzov V.K. 1983. Differences in the size of wolves from different regions of the country and depending on the sex and age of individuals. In: *Quantitative method in the vertebrate ecology*. Sverdlovsk: Publisher of Ural Branch of AS USSR. P. 103–111. [In Russian]
- Stronen A.V., Forbes G.J., Sallows T., Goulet G., Musiani M., Paquet P.C. 2010. Wolf body mass, skull morphology, and mitochondrial DNA haplotypes in the Riding Mountain National Park region of Manitoba, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 88(5): 496–507. DOI: 10.1139/Z10-021
- Stubbe M. 1981. Der Wolf *Canis lupus* L. In: H. Stubbe (Ed.): *Buch der Hege*. Vol. 1: Haarwild. Berlin: Veb Deutscher Landwirtschaftsverlag. P. 269–285.
- Suvorov A.P. 2009. *Intraspecific polymorphism of the wolf (Canis lupus) of Trans-Yenisei Siberia*. Dr.Sc. Thesis Abstract. Krasnoyarsk. 31 p. [In Russian]
- Wahlund S.G.W. 1928. Composition of populations from the perspective of the theory of heredity. *Hereditas* 11: 65–105.
- Yom-Tov Y., Geffen E. 2011. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biological Reviews* 86(2): 531–541. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x
- Yudin V.G. 1992. *Wolf of the Russian Far East*. Blagoveshchensk: Far East Branch of RAS. 311 p. [In Russian]
- Yudin V.G. 2013. *Wolf of the Russian Far East. 2nd edition*. Vladivostok: Dalnauka. 412 p. [In Russian]
- Zheltukhin A.S., Puzachenko Yu.G. 2012. Essays on the abundance dynamics of large mammals. *Proceedings of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve* 6: 184–200. [In Russian]

CRANIOMETRIC VARIABILITY OF *CANIS LUPUS*, CARNIVORA, CANIDAE IN THE CENTRE OF EUROPEAN RUSSIA

Nikolay P. Korablev^{1,2,*}, Pavel N. Korablev³, Miroslav P. Korablev^{4,3} ,
Anton P. Korablev⁵ , Natalia A. Sedova⁶, Andrei V. Zinoviev⁷ 

¹Polistovsky State Nature Reserve, Russia

²Velikie Luki State Agricultural Academy, Russia

*e-mail: cranlab@gmail.com

³Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Russia

⁴A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Russia

⁵Komarov Botanical Institute of RAS, Russia

⁶Saint Petersburg City Palace of Youth Creativity, Russia

⁷Tver State University, Russia

The history of the co-existence of human-grey wolf (*Canis lupus*) is an example of competition, close interaction during domestication, persecution and extermination. The amazing plasticity and adaptations of the grey wolf ensured the sustainable survival of its populations. Being at the top of the food pyramid, *Canis lupus* is a consumer of the highest order. It actively regulates the abundance of its main prey, i.e. large ungulates, through their selective predation. These circumstances highlight the interest to study this carnivore species inhabiting the centre of European Russia. Using craniometric methods, we studied 326 wolf skulls obtained in Tver region, Smolensk region, Yaroslavl, and Vologda region. We revealed a high intraspecific size polymorphism, based on the analysis of the spatial and temporal dynamics of the craniometric characters of the grey wolf collected in the centre of European Russia. These data are originated from an area of 350 × 450 km over a 65-year period. The spatial and temporal dynamics was demonstrated for measurements characterising the length of the skull, the length of the upper and lower jaw, and odontological features characterising the size of the crown of the first premolar and second molar teeth. The sexual variation of the grey wolf skull is characterised by a generally smaller size of female skulls (3.6% in average). A feature related to the functioning of the jaw apparatus, the width of the articular head of the mandible, showed the highest sexual variation (8.1%-difference between males and females). In order of increasing influence, the polymorphism factors are arranged as follows: chronographic, spatial, sex-related, and age-related. Besides the fundamental reasons caused by the sexual selection, the sexual dimorphism in size is determined by exogenous factors associated with a certain degree of segregation in trophic niches of males and females, their different social role, determined by the species life strategy. The geographic variability of the grey wolf skull has a complex and disordered nature. It is primarily caused by social organisation and strong territoriality of the grey wolf, limiting the panmixia, as well as by the stochastic intrapopulation processes due to a generally high elimination of individuals in populations. In the study area, the obtained spatial and temporal grey wolf variability could be caused by the complementary influence of a number of factors. The nature of the variability in the size of the grey wolf skull makes it possible to associate it with the dynamic parameters of the trophic ecology of the studied species, depending on the population-demographic characters of the main prey of the grey wolf, *Alces alces* and *Sus scrofa*, in the study area. In addition, it is not excluded that the temporal variability is affected by stochastic factors caused by the intensive grey wolf elimination as a result of sum death, active emigration and immigration of animals caused by anthropogenic load. By contributing to an intrapopulation polymorphism increase, the morphological heterogeneity of the grey wolf population increases the adaptive population ability, which ultimately favours the survival of this carnivore species.

Key words: Central Forest State Nature Biosphere Reserve, cranium variability, European part of the range, grey wolf, Protected Area