

УДК 599.742.17-147.14(470.5)

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ И ПРИЧИНЕ ХРОНОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ОТРЯДЫ RODENTIA И CARNIVORA

© 2023 г. В. А. Лобков*

Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова,
Одесса, 65058 Украина

*e-mail: zoomuz2017@gmail.com

Поступила в редакцию 02.02.2022 г.

После доработки 07.07.2023 г.

Принята к публикации 27.07.2023 г.

Установлены хронографические изменения некоторых краниологических промеров у крапчатого суслика, лисицы и волка в середине XX—начале XXI столетий. Эти изменения представляют собой их временные отклонения от средних размеров в сторону увеличения. Через несколько поколений происходит возврат к исходным значениям. Размеры черепа крапчатого суслика и лисицы увеличиваются “скачкообразно” у особей одного поколения, а их возврат к исходным значениям происходит постепенно у особей нескольких следующих поколений. Хронографические изменения размеров черепа крапчатого суслика и лисицы коррелируют с изменениями показателей размножения и численности. Размеры черепа соответствуют определенным фазам численности. Увеличенные размеры черепа лисицы и волка наблюдаются на фазах выхода численности из депрессии и начала ее роста. Вероятной причиной хронографических изменений является соматический гетерозис, обусловленный в естественных условиях обитания чередованием преобладающих типов спаривания (аутбридинг и инбридинг). Они являются результатом массовых перегруппировок особей при глубоких сокращениях численности от природных или антропогенных воздействий.

Ключевые слова: хронографические изменения краниометрических признаков, *Spermophilus suslicus* Guld., *Vulpes vulpes* L., *Canis lupus* L., соматический гетерозис

DOI: 10.31857/S0044513423100069, EDN: QWVPOE

Под хронографической изменчивостью понимают изменения морфофизиологических особенностей популяции во времени. Различия морфологических признаков у особей, принадлежащих к разным последовательно появляющимся поколениям, были установлены у насекомоядных (Шарова, 1983; Сергеев и др., 1990), грызунов (Лобков, 1978; Раменский и др., 1988; Раменский и др., 1993), хищных (Раменский, 1983; Раменский и др., 1985; Госьков, Кoryтин, 2016; Кoryтин, 2018; Yom-Tov, 2003; Yom-Tov et al., 2003, 2007) и человека (Волкова, 1988). Такая изменчивость в ряду поколений может быть обусловлена колебаниями условий онтогенеза молодых особей, неодинаковой обеспеченностью их ресурсами в разные годы, влиянием климатических изменений и др. Однако большинство исследований выполнены только на музейных коллекциях без учета экологических условий существования популяций в разные временные периоды, что не всегда достаточно для обоснованных выводов. Некоторые авторы (Госьков, Кoryтин, 2016; Кoryтин, 2018; Yom-Tov et al., 2003) считают, что необходимы

дополнительные исследования, которыми могут быть продолжительные полевые наблюдения за изменениями среды обитания, структуры пространственных группировок и их влиянием на постнатальное развитие особей.

Цель настоящего исследования — сравнительное изучение хронографических изменений размеров черепа трех видов млекопитающих в последние десятилетия XX и в начале XXI столетий в Северо-Западном Причерноморье, выявление закономерностей этого явления и обоснование его вероятной причины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами изучения являются: крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Guld.), лисица (*Vulpes vulpes* L.) и волк (*Canis lupus* L.). Использовали сборы и материалы полевых исследований экологии крапчатого суслика, собранные автором в 1970–2010 гг. в Северо-Западном Причерноморье (Овидиопольский и Коминтерновский районы

Одесской обл., Украина), и краниологические коллекции Зоологического музея Одесского национального университета имени И.И. Мечникова. Черепа лисиц и волков добыты охотниками на территориях Одесской обл. (33314 км²), смежного с ней с востока Вознесенского района Николаевской обл. (6181 км²) Украины и примыкающей с запада Приднестровской Молдавской Республики (4163 км²) в 1950–2019 гг.

Исследованные поселения сусликов находились, в основном, в фазе формирования и последующего развития, заканчивавшегося пиком численности. Они располагались на посевах многолетней кормовой культуры люцерны (*Medicago sativa* L.). Период ее культивации на одном месте обычно составлял 3–5 лет, после чего поле распахивалось под другие культуры, а неподалеку закладывался новый посев. Размеры полей, заселенных сусликами, колебались от 20 до 100 га. Современное земледелие не создает условия для длительного существования сусликов на других посевных культурах, в т.ч. на полях зерновых и пропашных культур. Лишь посевы многолетних бобовых трав обеспечивают многолетнее обитание сусликов на одном месте и образование колониальных поселений путем размножения небольшого количества иммигрантов. В результате размножения их и их потомков за несколько лет плотность населения достигала двух–трех сотен особей, зимующих на 1 гектаре в наиболее заселенных участках поля.

Изученные виды размножаются один раз в течение года весной в сжатые сроки. Период рождения молодых занимает 1–1.5 месяца. Поэтому возрастные различия между поколениями хорошо выражены, что позволяет различать возрастные группы молодых (0+) и взрослых (1+ и более) особей с большой достоверностью. Возраст крапчатого суслика определяли по степени стертости предкоренных и коренных зубов верхней челюсти (Петровский, 1961; Лобков, 1999). Молодых лисиц (0+) от лисиц старшего возраста (1+ и более) отличали по отсутствию обнажений дентина на М¹ и по дополнительным критериям: стиранию резцов и зарастанию швов на черепе (Клевезаль, 2007). Возраст волков определяли по методу Гурского (1973).

Чтобы исключить влияние возрастной структуры населения на средние показатели, измеряли черепа только молодых особей (0+). Ранее установлено, что до 9-месячного возраста различия в индивидуальных скоростях роста волков еще преобладают над эффектом года рождения и поэтому черепа прибывших до этого времени мало пригодны для сравнений (Раменский и др., 1985). У всех исследованных видов период размножения в регионе приходится на март–начало апреля. Молодые суслики пробуждаются от зимней спяч-

ки в возрасте 10–11 месяцев, а прибывшие лисицы и волки, добываемые в декабре–марте, оказываются старше 9 месяцев. К этому времени завершается интенсивный рост, индивидуальные различия, связанные со сроками рождения нивелируются, и размеры черепа уже отражают морфологические особенности поколения. Поэтому для исследования измеряли черепа молодых особей в возрасте 9–12 месяцев. В связи с тем, что для сусликов, лисиц и волков характерен половой диморфизм в размерах, все измерения проводили для самцов и самок отдельно.

Использовали общепринятые краниологические промеры: кондилобазальную длину, скуловую ширину, межглазничную ширину и заглазничную ширину (Бобринский и др., 1965). Измерения всех черепов проводены лично автором с точностью до 0.1 мм с использованием одного и того же штангенциркуля, что исключает возможные технические ошибки и неточности, связанные с индивидуальными особенностями измерений разными исследователями. Измерены черепа 645 самцов и 450 самок крапчатого суслика в возрасте 11–12 месяцев, 1084 самцов и 937 самок лисиц (0+), 31 самца и 20 самок волка (0+). Для того, чтобы иметь возможность сравнивать изменения краниологических показателей в ряду поколений у разных видов млекопитающих разность между максимальными и минимальными средними значениями кондилобазальной длины черепа, выражали в процентах от максимального значения.

Различия в скорости роста молодых сусликов изучали по изменениям длины тела, измеренной от кончика носа до основания хвоста (см) в разные промежутки времени в течение июня–июля в разных поселениях. Плотность населения сусликов устанавливали подсчетом зимовочных нор “веснянок”, открывающихся на учетных площадках, площадью 0.5–1 га, расположенных в наиболее заселенных местах поселений, в течение всего периода весеннего пробуждения от зимней спячки. Данные о численности лисицы и волка в Одесской области взяты из отчетов Государственного комитета статистики Украины. Плодовитость самок крапчатого суслика оценивали по количеству эмбрионов у одной самки, для чего осмотрели 237 беременных самок. Коэффициент упитанности сусликов выражали отношением веса тела в граммах к его длине в сантиметрах (г/см). Названия поселений сусликов даны по названиям населенных пунктов, расположенных поблизости.

Статистическая обработка материалов включала процедуру проверки результатов измерений на соответствие закону нормального распределения с помощью критерия Шапиро-Уилка, и использование методов одномерной статистики (Лакин, 1990). Для проведения статистических

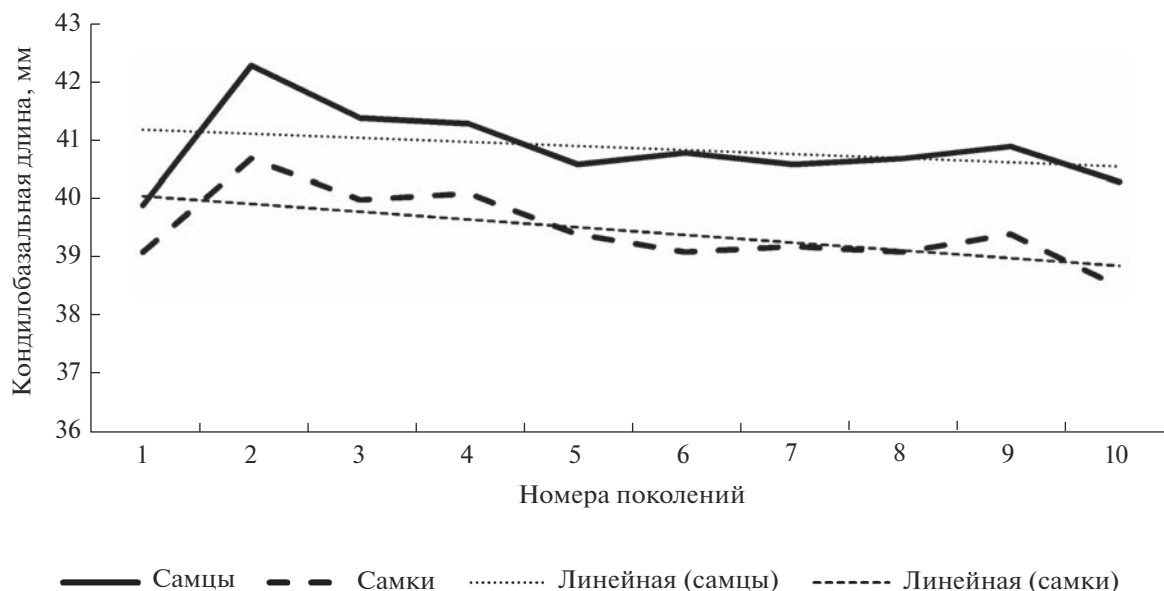


Рис. 1. Изменения средней кондильобазальной длины черепа самцов и самок крапчатого суслика в череде последовательно рождающихся поколений годовалых особей и тренды изменений в ходе формирования поселения на посевах люцерны.

расчетов использован пакет прикладных программ Stadia 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Крапчатый суслик

Наиболее показательным промером, отражающим хронографические изменения черепа крапчатого суслика, является его кондильобазальная длина (Лобков, 1978). Так как размеры черепа, как правило, отражают размеры тела, то по кондильобазальной длине и другим промерам черепа можно судить и о величине особей. Первые родившиеся на новом месте суслики отличаются от своих родителей особенно крупными размерами. Особи последующих поколений постепенно мельчают. Это явление отмечалось нами на протяжении 40 лет исследований в более чем 30 поселениях на посевах люцерны, где мы собирали материал (Лобков, 1978, 1999). Многолетние непрерывные наблюдения в каждом из них не всегда удавались в результате преждевременной распахки посевов и по др. причинам. Поэтому для иллюстрации хронографических изменений размеров черепа в ходе развития поселения крапчатого суслика мы выбрали те поселения, которые ежегодно облавливались нами в течение 5 лет их существования, из которых имелись большие выборки, достаточные для достоверных оценок морфологической специфики поколений, и сформировали из них некое сводное поселение. Для этого объединили промеры кондильобазальной длины, скуловой, межглазничной и заглазничной ширины черепа

особей первых, а также всех последующих, рожденных в этих поселениях поколений, и вычислили средние значения для самцов и самок каждого поколения. Первое поколение представляли вселившиеся мелкие особи-основатели поселения. Второе поколение самых крупных особей составляли их прямые потомки. Следующие поколения (3, 4 и 5) появлялись с интервалом в один год до распахки посева и выселения сусликов. Два поля после 5 лет культивации люцерны были отведены для коттеджного строительства и выведены из севооборота. Люцерну прекратили скашивать, но застройка поля не проводилась. Это дало возможность наблюдать за размерами особей следующих 6–10 поколений дополнительно еще 5 лет. Изменения средних показателей кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа в череде поколений в ходе развития поселения крапчатого суслика представлены на рис. 1, 2.

На графиках видно, что суслики-основатели поселения (1 поколение) представлены мелкими особями. Их потомки отличаются наибольшим значениями кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа. Особи последующих поколений постепенно мельчают, приближаясь по величине к сусликам-основателям поселения. Такой характер временных изменений размеров черепа сходен для самцов и самок, что свидетельствует о закономерности этих изменений для всего населения. Различия между максимальными и минимальными значениями наиболее крупных родителей 2-го поколения и их потомков 5-го поколения достоверны у самцов и самок для кондильобазаль-

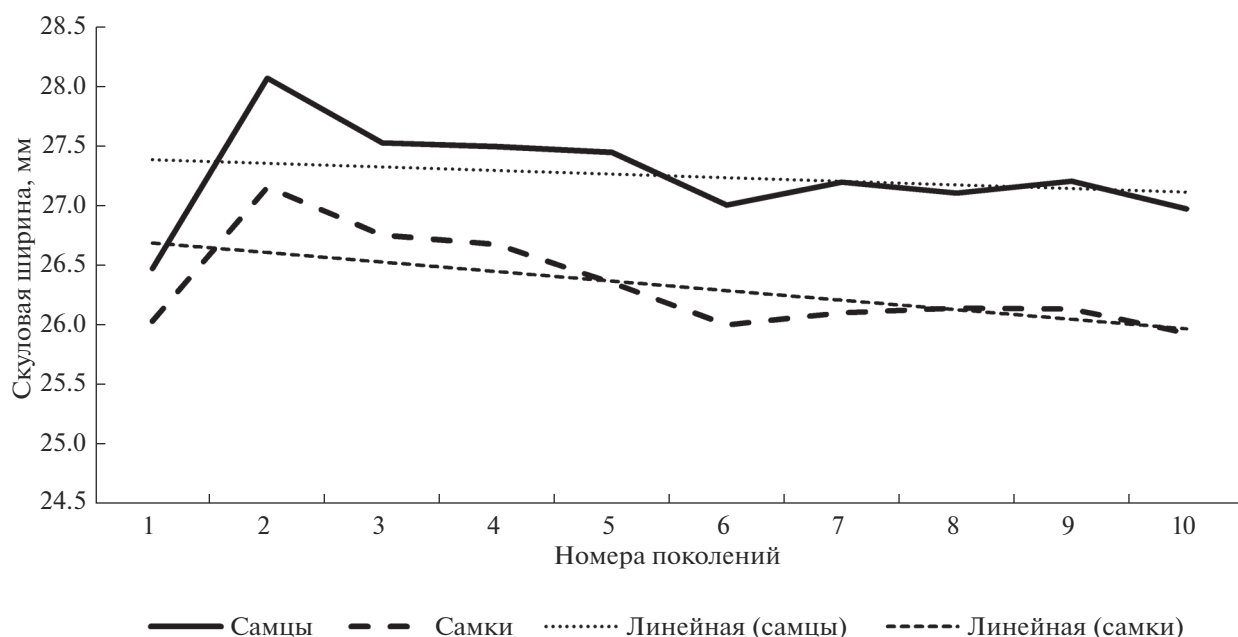


Рис. 2. Изменения средней скуловой ширины черепа самцов и самок крапчатого суслика в череде последовательно рождающихся поколений годовалых особей и тренды изменений в ходе формирования поселения на посевах люцерны.

ной длины черепа ($p \leq 0.001$) и для скуловой ширины, но при меньшем уровне значимости ($p \leq 0.01$). Аналогично, но недостоверно изменяется величина других промеров — межглазничной и заглазничной ширины (Лобков, 1978).

Лисица

На территории Одесской и сопредельной Николаевской областей, представленных преимущественно полевыми угодьями, лисица обитает повсеместно. Северная часть указанной территории располагается в лесостепной зоне, а остальная часть — в степной. Поскольку условия обитания лисиц могут различаться и по-разному влиять на процессы роста черепа в разных зонах, сравнили изменения краниологических промеров отдельно у лисиц Бессарабии (междуречье р. Дунай и р. Днестр), южной части междуречья р. Днестр и р. Южный Буг и его северной части и обнаружили сходные изменения кондильобазальной длины черепа в ряду последовательно появляющихся поколений с наибольшим пиком во всех случаях у лисиц, рожденных в 1989 г. Поэтому для увеличения выборки объединили все три группы лисиц в одну.

Хронографические изменения кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа лисиц 9–12-месячного возраста за 36-летний период представлены на рис. 3 и 4. Наибольшая величина этих промеров отмечена у самцов и у самок, рожденных в 1989 г. У последующих трех поколений этот показатель снижался. Различия между мак-

симальным в 1989 г. и минимальным в 1993 г. значениями кондильобазальной длины черепа достоверны для самцов ($p \leq 0.001$) и самок ($p \leq 0.05$). Менее значимо изменились средние значения скуловой ширины у самцов ($p \leq 0.01$) и у самок ($p \leq 0.05$). Межглазничная ширина и заглазничная ширина изменялись недостоверно (табл. 1, 2). У всех остальных поколений средние значения кондильобазальной длины и скуловой ширины колебались менее значительно, и различия между ними не были достоверными.

Волк

Ввиду небольшого количества черепов средние значения промеров черепа для каждого поколения будут малодостоверными. Поэтому использовали сравнение групповых показателей промеров черепа особей, рожденных во второй половине XX столетия с промерами особей, рожденных в начале XXI столетия (табл. 3, 4).

Различия средних значений кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа самцов между первой и второй группами существенны ($p \leq 0.001$).

Различия средних значений кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа самок между первой и второй группами тоже существенны ($p \leq 0.002$).

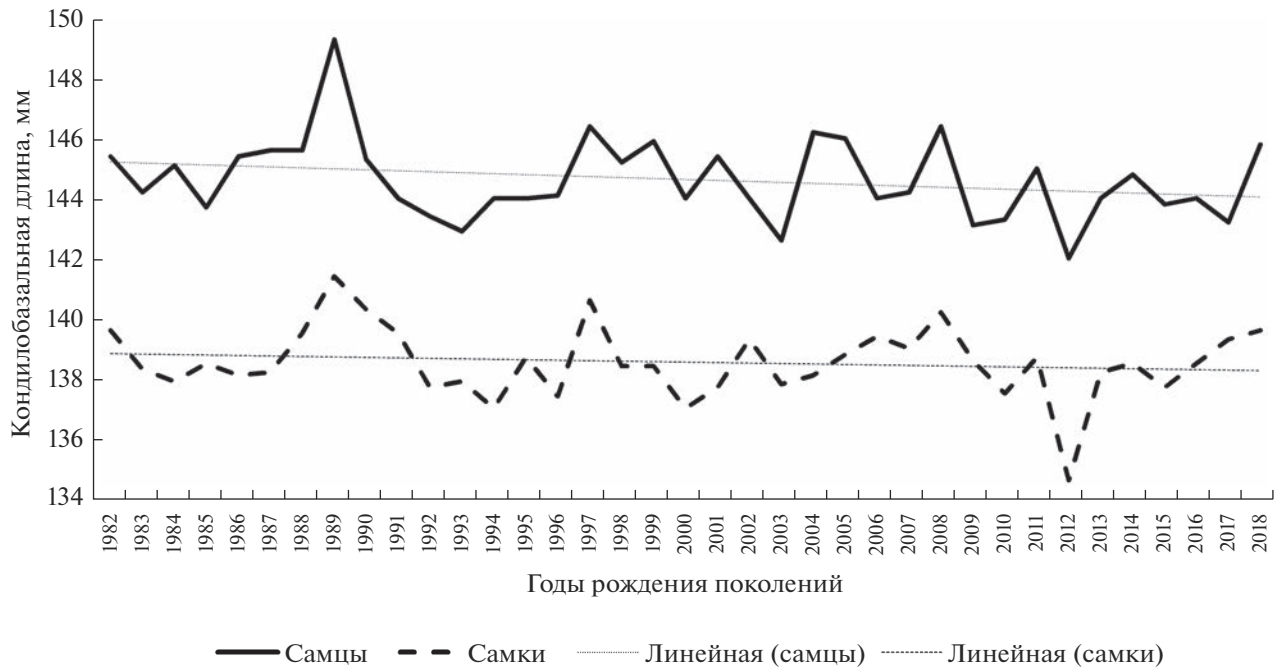


Рис. 3. Изменения средней кондильобазальной длины черепа одновозрастных (0+) молодых самцов и самок лисы в череде последовательно рождающихся поколений и тренды изменений на территории Одесской и Николаевской областей.

Влияние некоторых факторов на изменения величины особей

Крупные размеры взрослых особей могут формироваться в ходе их постнатального развития воздействием разных факторов. Ранее рассмотрены влияние качества, доступности и обилия кормов на рост молодых животных, прямое и опосредованное воздействие глобального потепления, плотности населения и др. (Мина, Клевезаль, 1976; Meiri et al., 2009; McNab, 2010; Yom Tov, Gefen, 2011). Для выявления возможных причин, которые могли обуславливать изменения размеров особей изученных видов, мы проанализировали основные факторы, оказывающие влияние на рост организма и способные вызывать соответствующие увеличения или уменьшения размеров взрослых животных.

Трофический фактор

Влияние трофического фактора на изменения величины особей у крапчатого суслика, вероятно, следует исключить. На протяжении всего срока культивации люцерны обеспеченность сусликов одинаковым по качеству зеленым кормом избыточна. С полей в летний сезон 2–3 раза скашивается несколько тонн зеленой массы с гектара.

Увеличения размеров хищников некоторые авторы связывают с улучшением питания в последние десятилетия, обусловленного появлением свалок пищевых отходов и развитием растениеводства в Израиле (Yom-Tov, 2003; Yom-Tov Y., Yom-Tov S., 2012), с увеличением количества трупов животных, погибших на автомагистралях и повышением численности дичи в Европе (Yom-Tov, 2003). У лисиц влияние обеспеченности кор-

Таблица 1. Промеры черепа прибылых самцов лисы Северо-Западного Причерноморья

Группы самцов по годам рождения, показатель	Кондильобазальная длина		Скуловая ширина		Межглазничная ширина		Заглазничная ширина	
	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм
1989	28	149.3 ± 0.6	23	80.3 ± 0.36	35	29.4 ± 0.24	36	22.4 ± 0.22
1993	12	142.9 ± 1.2	12	78.6 ± 0.35	12	28.7 ± 0.45	12	21.6 ± 0.28
<i>t</i>		4.75		3.50		1.36		2.05

n — количество промеренных черепов.

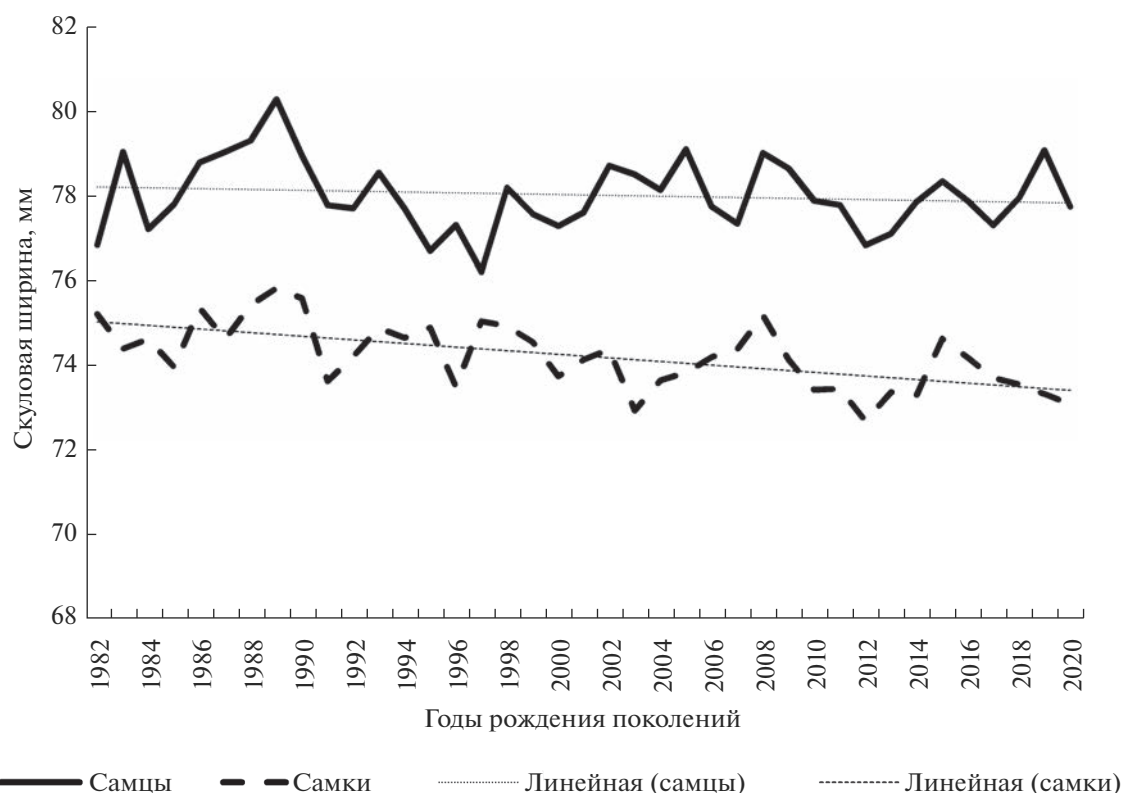


Рис. 4. Изменения средней скуловой ширины черепа одновозрастных (0+) молодых самцов и самок лисицы в череде последовательно рождающихся поколений и тренды изменений на территории Одесской и Николаевской областей.

мом в период роста лисят, вероятно, может оказывать некоторое влияние на размеры взрослых особей. В 1989, 1999 и в 2004 гг. в Одесской обл. отмечены случаи массового размножения мышевидных грызунов (Русев, 2013; наши данные). Однако, если в 1989 г. кондилобазальная длина черепа рожденных в этот год лисиц оказалась наибольшей у обоих полов, то у самцов, рожденных в 1999 и 2004 гг., она была тоже повышенной, но ее величина у самок, в отличие от самцов, оказалась относительно небольшой. В Северо-Западном Причерноморье лисята в период интенсивного роста не имеют ограничений в корме, т.к. в их рацион, кроме мелких млекопитающих входят многочисленные ящерицы, насекомые и раститель-

ные корма. Экскременты лисиц иногда полностью состоят из хитина жуков, остатков плодов шелковицы (*Morus nigra* L.), вишни магалебки (*Prunus mahaleb* L.), а позднее из косточек алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.) и терна (*Prunus spinosa* L.). У двух, добытых в сентябре молодых лисиц, желудки были наполнены исключительно сверчками (*Gryllus campestris* L.). Поэтому различия в размерах лисиц колебаниями обеспеченности кормами в регионе однозначно объяснить нельзя.

Кормовая база волков в Северо-Западном Причерноморье в 1950–1960-х гг. была хуже, чем в последующий период. В те годы сельское хозяйство еще восстанавливалось после войны, недо-

Таблица 2. Промеры черепа прибылых самок лисицы Северо-Западного Причерноморья

Группы самок по годам рождения, показатель	Кондилобазальная длина		Скуловая ширина		Межглазничная ширина		Заглазничная ширина	
	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм
1989	17	141.4 ± 1.13	17	75.9 ± 0.48	16	28.0 ± 0.43	17	22.7 ± 0.30
1993	11	137.9 ± 0.89	11	73.7 ± 0.67	11	27.4 ± 0.50	11	22.4 ± 0.40
<i>t</i>	2.55		2.59		0.91		0.67	

n – количество промеренных черепов.

Таблица 3. Промеры черепа прибылых самцов волка Северо-Западного Причерноморья

Группы самцов по годам рождения, показатель	Кондилобазальная длина		Скуловая ширина		Межглазничная ширина		Заглазничная ширина	
	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм
1950–1984	16	236.5 ± 0.99	18	135.1 ± 1.59	17	43.3 ± 0.85	18	41.6 ± 0.51
2002–2014	12	222.1 ± 2.0	13	124.9 ± 1.62	13	41.9 ± 0.74	13	41.2 ± 0.44
<i>t</i>	6.43		5.22		1.31		1.0	

n — количество промеренных черепов.

Таблица 4. Промеры черепа прибылых самок волка Северо-Западного Причерноморья

Группы самок по годам рождения, показатель	Кондилобазальная длина		Скуловая ширина		Межглазничная ширина		Заглазничная ширина	
	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм
1955–1969	11	224.6 ± 2.12	10	127.5 ± 1.65	11	41.2 ± 0.77	12	41.2 ± 0.53
2003–2018	9	209.7 ± 2.22	9	117.9 ± 1.74	9	40.4 ± 0.97	9	39.6 ± 0.88
<i>t</i>	4.85		3.99		0.61		1.60	

n — количество промеренных черепов.

статочно было развито животноводство, а дикие копытные (кабан и косуля) начали заселять регион только в 1960-е гг. С 1990-х гг. промышленное животноводство пришло в упадок, но появились частные предприниматели, скупавшие скот у населения для продажи на мясо. Отходы выбрасывали за пределами населенных пунктов, и они служили доступным кормом для лисиц и волков. Поэтому в XXI столетии обеспеченность волков кормами в рассматриваемом регионе была достаточной и не могла ухудшать развитие прибылых особей. Однако средние значения некоторых промеров их черепа оказались меньшими, по сравнению со значениями тех же промеров одновозрастных волков рождения 1950–1960-х гг., обитавших не в лучших условиях. Поэтому влияние трофического фактора нельзя считать решающим в определении размеров и прибылых волков.

Влияние климатических факторов на постнатальное развитие особей

Установлено, что размеры черепа и тела в середине и во второй половине XX столетия увеличивались на фоне глобального потепления климата у американской куницы (*Martes americana* Turtor) на Аляске (Yom-Tov et al., 2008) лисицы и барсука (*Meles meles* L.) в Дании (Yom-Tov et al., 2003), лисицы на северо-востоке Европы (Корытин, 2018), выдры (*Lutra lutra* L.) в Норвегии (Yom-Tov et al., 2006), японской мыши (*Apodemus speciosus* Temm.) и полевки Пратта (*Eothenomys smithii* = *E. kageus*) в Японии (Yom-Tov, Yom-Tov, 2004). Но у рыси

(*Lynx lynx* L.) на Аляске (Yom-Tov et al., 2006) и оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus* Wagner) в Северной Америке (Guralnick et al., 2020) эти показатели в этот же период снижались. Поэтому однозначно оценивать влияние глобального потепления на изменения размеров особей нельзя. Считают, что это влияние может проявляться косвенно, улучшая доступность и качество кормов для растущих индивидов. Повышенные минимальные температуры окружающей среды увеличили доступность пищи и экономии энергии для мышей, а также потребовали изменения рациона у полевок (Yom-Tov, Yom-Tov, 2004). Глобальное потепление климата может увеличивать продуктивность биоценозов или, снижая глубину и сроки залегания снежного покрова, делать более успешной охоту хищных зверей (Yom-Tov et al., 2007).

У крапчатого суслика непосредственное влияние погодных факторов на рост молодых в постнатальном онтогенезе исключается, о чем свидетельствуют результаты наблюдений за соседними поселениями на посевах люцерны, расположенными поблизости и испытывающими одинаковое воздействие погодных условий. Поселения на полях люцерны у с. Таирово располагались на расстоянии 200 м друг от друга на ровной горизонтальной поверхности, однако средние показатели кондилобазальной длины особей в этих поселениях различались при $p \leq 0.001$ (табл. 5). Различия размеров сусликов в одни и те же годы, испытывающих одинаковое воздействие метеоусловий, свидетельствуют о других, более значимых фак-

Таблица 5. Различия кондилобазальной длины черепа у годовалых самцов и самок крапчатого суслика, обитающих в соседних поселениях, в 2007 г.

Пол	Поселения	Кондилобазальная длина, мм	Количество особей	<i>t</i>
Самцы	Таирово	42.4 ± 0.17	28	4.9
	Таирово 1	40.5 ± 0.34	9	
Самки	Таирово	40.9 ± 0.13	29	4.6
	Таирово 1	40.0 ± 0.14	28	

торах влияния на постнатальное развитие особей крапчатого суслика, чем температурные и другие погодные факторы. Поэтому потепление климата не может вызывать однонаправленное изменение морфологических признаков во всех поселениях сусликов.

Влияние паразитов и заболеваний на онтогенез особей

У крапчатого суслика соседней Молдавии зараженность гельминтами весной более чем в 3 раза выше, по сравнению с летом, когда происходит интенсивный рост молодых. Наибольшая интенсивность инвазирования диких животных гельминтами отмечена на не возделываемых неудобьях (Андрейко, 1973). Высокая зараженность скребнями *Moniliformis moniliformis* отмечалась и нами у сусликов, обитающих в естественных биотопах. Но сельскохозяйственные угодья имеют обедненную фауну паразитов, т.к. ежегодная вспашка постоянно нарушает циклы развития гельминтов и членистоногих. На новых посевах люцерны, которые заселяют суслики, отсутствуют старые норы, где обычно сохраняются гнездовая фауна паразитов и связанные с ней возбудители трансмиссивных заболеваний. Они могут формироваться со временем из тех немногих экземпляров, которые переносятся мигрирующими особями. 4–5 лет существования поселения на поле люцерны недостаточно для образования значительных очагов трансмиссивных инфекций, которые могут вызывать массовые заражения особей. Поэтому суслики, обитающие в полевых угодьях, отличаются от особей, постоянно живущих в естественных биотопах, низкой зараженностью экто- и эндопаразитами и переносимыми ими инфекционными заболеваниями. Причиной замедления роста молодых особей третьего и последующих поколений, рожденных на посевах люцерны, инвазии и инфекции быть не могут.

Для лисиц региона в 1990–2015 гг. не отмечено массовых заболеваний зудневой чесоткой, незначительные вспышки которой наблюдались в середине 1980-х гг. (Греков и др., 2005), и в конце второго десятилетия текущего столетия (наши данные). У туш волков, поступавших в зоологический музей, признаков кожных заболеваний, а

также истощения не отмечали. Зараженность паразитами в период исследований не могла приводить к замедлению развития молодых особей указанных видов.

Влияние изменений плотности населения и численности в ходе популяционных циклов и заселения новых территорий

Плотность населения играет важную роль в процессах популяционной динамики, регулируя кормовые и другие ресурсы, вызывая стрессовые состояния, которые могут влиять на рост и развитие молодых. У крапчатого суслика в первые годы после заселения поля, засеянного люцерной, плотность населения низкая (2–5 особей/га), а размеры особей первых поколений наиболее велики. Увеличенные размеры кондилобазальной длины черепа самцов и самок отмечены у особей первых (2–3) поколений, рожденных в начале формирования поселения, при еще низкой плотности населения. Но при вторичном ее снижении, обусловленном уменьшением рождаемости, значения кондилобазальной длины черепа у последующих поколений сусликов не увеличиваются (рис. 5).

Плотности населения лисиц и волков в период постнатального онтогенеза молодых не достигают таких величин, при которых особи вынуждены тесно контактировать друг с другом или конкурировать между собой за ресурсы. Выводковые норы лисиц даже в период высокой плотности 1990-х гг. располагались на удалении 2–3 км одна от другой (наши данные), а логова волков были разделены значительными расстояниями (Гурский, 1978). Отсутствие контактов между молодыми особями в период раннего онтогенеза не создает таких стрессовых ситуаций или конкурентных отношений, которые могли бы угнетающе влиять на физиологические процессы роста и развития щенков. Однако колебания численности у них тоже сопровождаются соответствующими изменениями кондилобазальной длины черепа (рис. 6, 7).

Увеличения размеров наблюдаются у первых поколений мелких млекопитающих, рождающихся на фазе подъема численности. На фазе ее пика и снижения особи последующих поколений мельчают, в результате т.н. эффекта Читти (Boonstra,

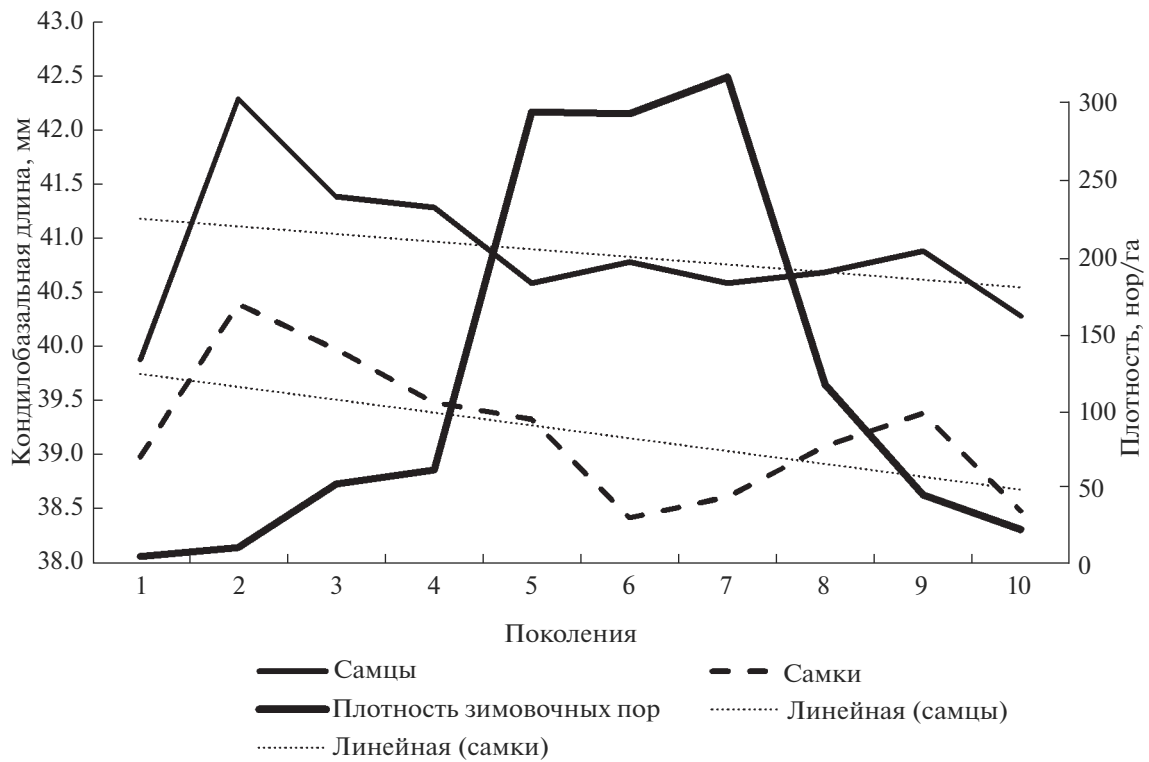


Рис. 5. Изменения кондилобазальной длины черепа самцов и самок крапчатого суслика, тренды изменений и динамика плотности зимовочных нор в ходе формирования поселения.

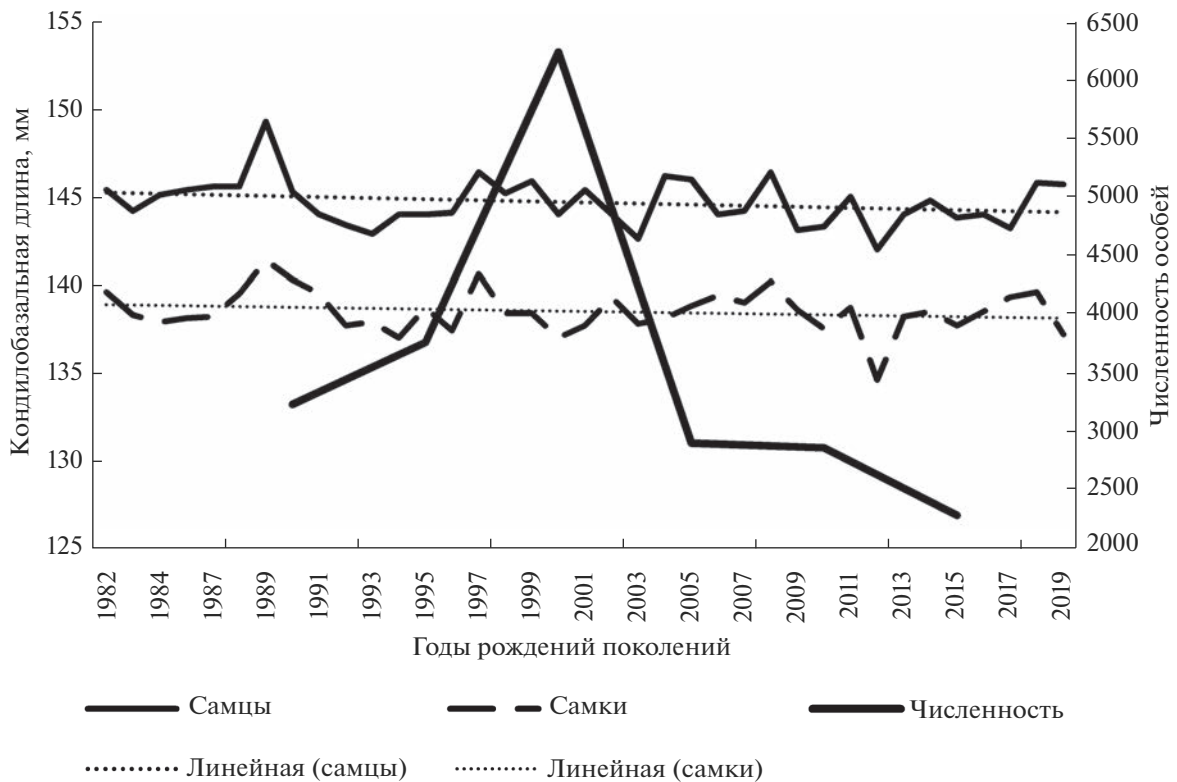


Рис. 6. Изменения кондилобазальной длины черепа самцов и самок лисицы в череде последовательно рождающихся поколений на фоне колебаний ее численности (по данным ГКС Украины "2ТП-Охота") в Одесской обл., Украина.

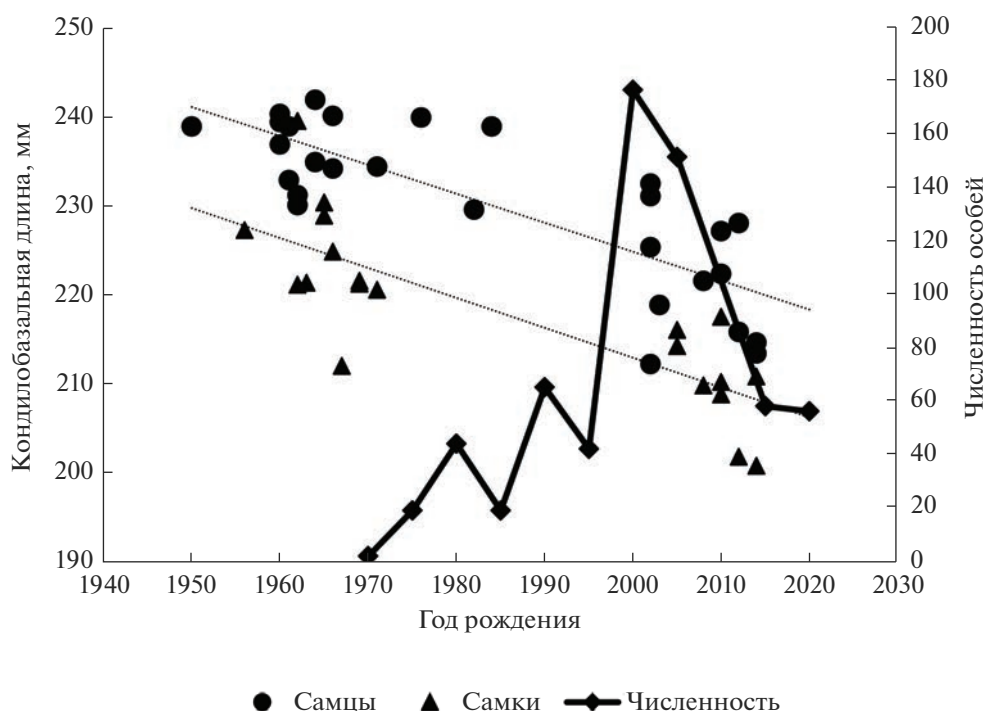


Рис. 7. Изменения кондилобазальной длины черепа самцов и самок волка и тренды этих изменений на фоне колебаний его численности (по данным ГКС Украины “2ТП-Охота”) в Одесской обл., Украина.

Krebs, 1979). На синхронизацию хронографических изменений морфологических признаков с фазами цикла численности у песца (*Alopex lagopus* L.), белки (*Sciurus vulgaris* L.), рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) и канадской рыси указывают Шиляева (1974), Раменский (1983), Михеева (1985), Чепраков (2019), Yom-Tov с соавторами (2007). Численность волка в СССР увеличивалась в 1930-е—1940-е гг., а потом перешла в глубокую депрессию, продолжавшуюся в Северо-Западном Причерноморье до начала 1970-х гг. (Смирнов, 1983; Волох, 2016). Наиболее крупные особи в указанном регионе рождались на фазе глубокой депрессии и в начале выхода из нее во второй половине прошлого столетия. На следующих фазах пика и спада численности в первые десятилетия XXI столетия рождались более мелкие особи (см. рис. 7).

С начальной фазой популяционного цикла многих млекопитающих, который всегда начинается с небольшого количества особей, заселение животными новых территорий происходит сходно. Увеличения размеров особей в новых местобитаниях известны у ондатры (*Ondatra zibeticus* L.), бобра (*Castor fiber* L.), соболя (*Martes zibbelina* L.) (Раменский и др., 1988; Монахов, 1984) в начале акклиматизационного “взрыва”. Причиной этого на фазе нарастания численности может являться не сформированность биоценотических отношений с местной паразитофауной, болезнями, вра-

гами, конкурентами за ресурсы и др. (Чесноков, 1989), которые впоследствии ограничивают не только дальнейшее увеличение численности, но и оказывают угнетающее влияние на постнатальный рост молодых особей. Поэтому формирование биоценотических связей может приводить и к уменьшению размеров тела взрослых особей. Но у крапчатого суслика достоверное уменьшение промеров черепа происходит уже спустя несколько лет после заселения посева люцерны, где биоценотические отношения изначально отсутствуют в связи с предшествующими ежегодными вспашками почвы и сменой полевых культур. Эти отношения вряд ли успевают сложиться за первые годы существования поселения и вряд ли оказывать влияние на постнатальное развитие сусликов.

Влияние гетерозиса на изменения размеров особей

Временное увеличение размеров особей и плодовитости свойственно такому явлению, как гетерозис (соматический и репродуктивный). Он проявляется у потомков первого поколения от родителей, происходящих из разных т.н. инбредных линий или групп особей, которые образуются в результате родственных скрещиваний в нескольких поколениях (Иванова, Кравченко, 1967). У сусликов и других видов млекопитающих образованию инбредных групп особей в разных частях

Таблица 6. Различия в длине тела между молодыми крапчатыми сусликами, отловленными в расположенных неподалеку поселенных “Дальник” и “Новая Долина” в период выхода из выводковых нор и после окончания расселения в 1973 г.

Пол	“Дальник”			“Новая Долина”			<i>t</i>
	Сроки отлова	Всего, особей	Длина тела, мм	Сроки отлова	Всего, особей	Длина тела, мм	
Самцы	29–31.05	28	142.5 ± 2.01	2–3.06	38	181.3 ± 2.54	11.9
Самки		24	144.0 ± 2.46		27	175.6 ± 2.9	7.9
Самцы	8–9.07	39	187.1 ± 1.72	11–12.07	18	210.6 ± 1.56	9.92
Самки		27	179.8 ± 1.23		19	200.8 ± 2.47	7.61

пространственных группировок способствует оседлое обитание. Скрещивание особей из разных инбредных групп происходит при увеличении подвижности и перегруппировках населения, вызванных разрушением местообитаний или после глубокого снижения численности в результате природных или антропогенных воздействий. Такие перегруппировки установлены у серых сурков (*Marmota baibacina*) (Бибики, 1967), многих видов мелких грызунов (Шилова, 1993) и одичавших лошадей (*Equus ferus caballus* L.) (Спаская и др., 2016). Родительские пары образуются из особей, ранее проживавших далеко друг от друга и относящихся к разным инбредным группам. В результате размножения таких неродственных родителей появляется аутбредное потомство с проявлениями соматического и репродуктивного гетерозиса. Известно, что гетерозис проявляется только в первом поколении, причем только в благоприятных условиях обитания, а в последующих поколениях затухает (Иванова, Кравченко, 1967).

В пользу гипотезы о влиянии на рост молодых гетерозиса, которое начинается уже на ранних стадиях развития (Иванова, Кравченко, 1967), свидетельствуют различия в величине молодых особей крапчатого суслика уже в период выхода из выводковой норы. В формирующихся поселенных на посевах люцерны молодые крапчатые суслики в месячном возрасте крупнее своих сверстников, обитающих неподалеку в давно сформированных поселенных на пастбище. Питательность растений люцерны и степных пастбищных трав в кормовых единицах почти не различается, поэтому кормовая база не могла влиять на рост и развитие сеголеток. Но различия в длине тела сохраняются и в середине лета после завершения интенсивного роста (табл. 6). Они обуславливают различия в промерах черепа годовалых сусликов следующей весной.

В первой половине июля 1973 г. коэффициенты упитанности сеголеток в этих поселенных тоже различались. У самцов в поселении “Дальник” этот показатель составил 9.2 ± 0.6 г/см, $n = 39$, в поселении “Новая Долина” — 12.8 ± 0.4 г/см, $n = 18$, а у самок соответственно — 8.8 ± 0.01 г/см,

$n = 27$ и 12.6 ± 0.03 г/см, $n = 19$. Скорость жиронакопления у половозрелых особей первых поколений, рожденных в формирующихся поселенных на посевах люцерны выше, чем у последующих поколений (Лобков, 1999), что может свидетельствовать о физиологической специфике этих поколений, обусловленной гетерозисом.

В пользу гипотезы о влиянии гетерозиса свидетельствует и то, что изменения размеров происходят одновременно и однонаправленно с изменениями воспроизводства в череде поколений. Плодовитость самок крапчатого суслика наибольшая у наиболее крупных особей, рожденных в фазу увеличения численности, а у особей последующих поколений этот показатель снижается (рис. 8). Так же в ряду поколений снижается выживаемость молодых особей и увеличивается эмбриональная смертность (Лобков, 1999), а показатели плодовитости положительно коррелируют с показателями кондильобазальной длины черепа самцов и самок (коэффициенты корреляции соответственно 0.82 и 0.69).

Установлено, что подъем численности лисиц начинается при увеличении среднего числа эмбрионов, повышении доли участвующих в размножении самок, увеличении выживаемости во всех возрастных группах, в том числе и у сеголеток (Корытин, 2019). Увеличение численности лисиц в Одесской области происходило с середины 1980-х гг. до конца XX столетия. Можно предположить, что и в Одесской обл. наибольшее увеличение кондильобазальной длины черепа у самцов и самок, рожденных в 1989 г. на фазе подъема численности, сопровождалось повышением рождаемости и выживаемости приплода. У суслика положительная связь плодовитости с кондильобазальной длиной черепа более очевидна, но и у лисиц она, вероятно, тоже существует. Это дополнительно свидетельствует в пользу генетической обусловленности хронографической изменчивости, при которой соматический гетерозис обычно сочетается с репродуктивным. Практика селекции домашних животных убедительно доказала роль гетерозиса в увеличении некоторых полезных признаков аутбредных особей. Поэтому есть

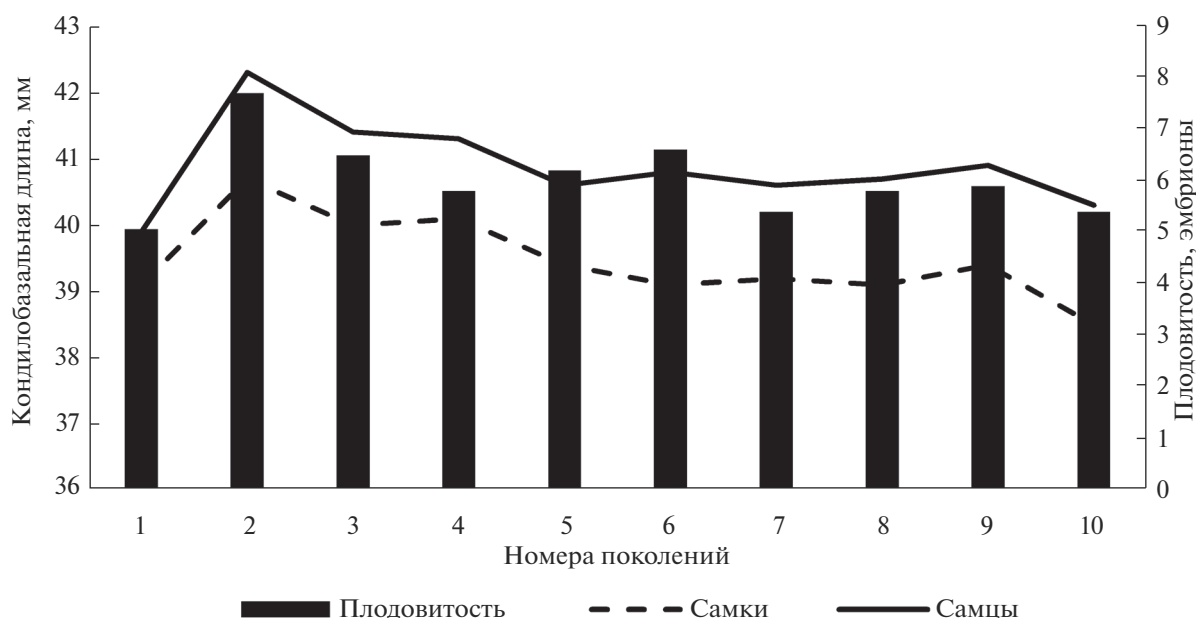


Рис. 8. Изменения средней плодовитости годовалых самок и кондилобазальной длины черепа в череде последовательно рождающихся поколений крапчатого суслика в ходе формирования поселения на люцерне.

все основания предполагать, согласно принципу аналогии, что и среди диких млекопитающих изменения краниологических промеров могут быть обусловлены этим явлением.

На рис. 9 сравнили относительные показатели изменений кондилобазальной длины черепа у годовалых самцов и самок крапчатого суслика и лисицы у нескольких последовательно рождающихся поколений. Кривые на графике очень сходные, что может свидетельствовать о сходных закономерностях и причинах этого явления. И у сусликов, и у лисиц наибольшее увеличение размеров происходит у самцов и самок только одного поколения, рожденных от мелких родителей исходного поколения. Особи каждого из трех последующих поколений уменьшаются в размерах, и со временем приближаются к размерам прародителей.

Хронографические изменения размеров черепа и тела наблюдаются у особей, принадлежащих к разным систематическим группам млекопитающих (насекомоядным, грызунам, хищным). Об общности процессов, происходящих в их популяциях, косвенно свидетельствуют сходные величины изменения кондилобазальной длины черепа от минимальных до максимальных значений в ходе временных изменений. Для сравнения использовали относительные показатели различий, выраженные в процентах от максимальных значений (табл. 7).

О влиянии внутрипопуляционных факторов на хронографическую изменчивость особей свидетельствуют результаты наблюдения за различиями кондилобазальной длины черепа у годовалых

сусликов, одновременно обитающих в разных поселениях на посевах люцерны. Расстояния между поселениями по прямой составляли от 0.2 до 40 км. А в широтном направлении все они располагались в 20 км полосе с юга на север. Кормовые и погодные условия были примерно одинаковые. Различались только стадии развития поселений, зависящие от сроков посева люцерны. Наиболее крупные особи обитали в молодых, только начинающих формироваться поселениях Сухой лиман, Мизикевича и Таирово (табл. 8).

Различия между значениями кондилобазальной длины черепа самцов одного года рождения достоверны при $p \leq 0.001$. Соответственно различались и размеры черепов самок из рассмотренных поселений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Новое поселение сусликов на посевах люцерны образуется немногими иммигрантами из разных частей материнского поселения, где смена нескольких поколений сформировала многочисленные инбредные группы особей. Родительские пары на вновь заселяемой территории образуются преимущественно самцами и самками, происходящими из разных инбредных групп. Поэтому проявление гетерозиса у их потомков ожидаемо. Увеличение размеров лисиц, рожденных в 1989 г., произошло после глубокой депрессии численности в середине 1980-х гг. и в начале ее подъема. То же относится и к волку. Наиболее крупные размеры особей отмечены в период выхода из глу-

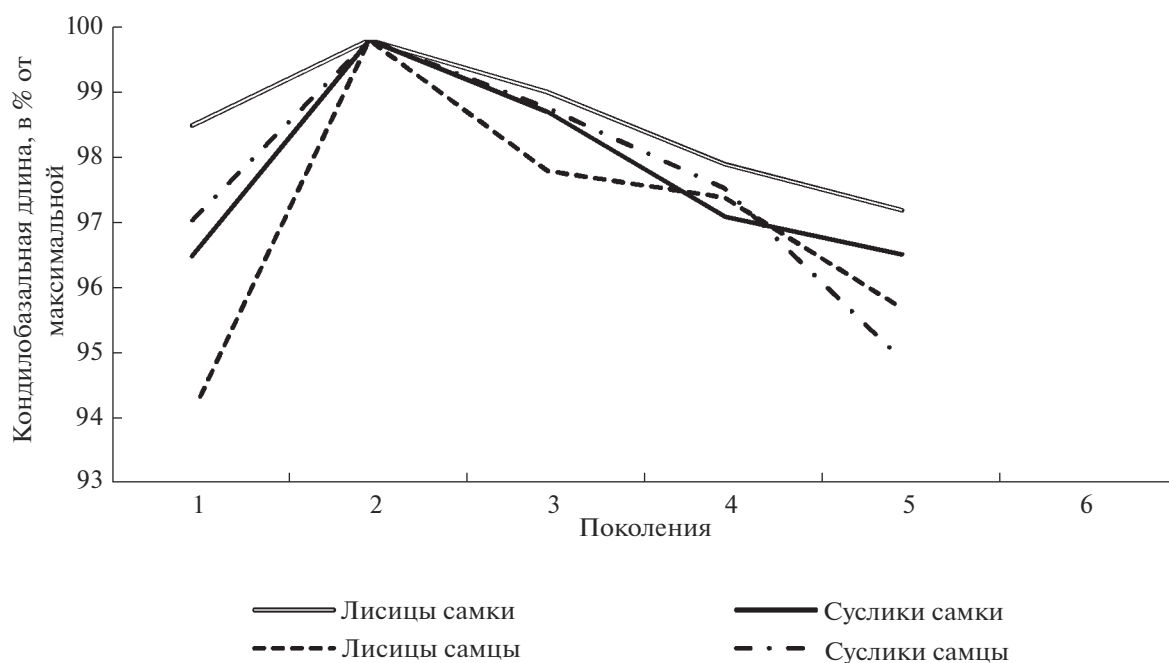


Рис. 9. Изменения кондильо базальной длины черепа (в % от максимальных значений) в череде последовательно рождающихся поколений лисицы и крапчатого суслика.

бокой депрессии численности, для которой характерны перегруппировки населения и рождение аутбредных потомков. Изменения системы спариваний отражаются на росте и размерах взрослых особей. Возможно, наблюдаемая связь хронографических изменений морфологических признаков с изменениями воспроизводства и скорости роста молодых сусликов при отсутствии влияния на этот процесс иных факторов обусловлена гетерозисом.

Несомненно, существуют и другие причины временного увеличения размеров особей, предложенные разными исследователями (см. выше). Но у рассмотренных видов в Северо-Западном Причерноморье в XX и XXI столетиях они очевидно связаны со сменами преобладающих типов спаривания, при которых повышение частоты аутбредных спариваний, приводит к появлению многочисленных потомков с проявлениями соматического гетерозиса. Влияние глобального потепления, изменений кормовой базы и другие факторы могут действовать опосредованно, вызывая или, наоборот снижая миграционную активность, что влияет на структуру спариваний и влечет проявления гетерозиса, в той или иной степени. Масштабные лесные пожары и летние засухи вынуждают животных к массовым перемещениям в поисках корма и пригодных мест обитания. В результате увеличиваются гетерозиготность потомков и вероятность проявления гетерозиса у некоторых из них. А улучшение условий

обитания, наоборот, ведет к повышению оседлости. Вероятность аутбредных спариваний уменьшается, а с ней и вероятность проявлений гетерозиса.

Количество потомков с проявлениями гетерозиса зависит от частоты аутбредных спариваний в популяции. Особенно многочисленными в составе населения они становятся после глубоких депрессий численности (как у лисицы и волка) или массовых вынужденных перемещений особей (как у сусликов), когда большинство родительских пар производят крупных аутбредных потомков с проявлениями гетерозиса. Соответственно их доле в годовом приросте увеличиваются и средние показатели размеров особей одного поколения. При небольшом количестве крупных особей увеличение средних значений признаков малозаметно, а различия между поколениями могут быть недостоверными.

Исследования хронографической изменчивости нередко основываются на коллекционных материалах, собранных в разные фазы популяционных циклов. Поэтому тренды морфологических изменений иногда оказываются разнонаправленными. Раменский и соавторы (1985), изучавшие изменения кондильо базальной длины черепа одновозрастных волков Украины и Молдавии, сравнивали выборки волков, добытых на фазе пика и спада численности в 1930–1950 гг. (мелкие особи), с выборками волков, добытых, в основном, в 1960-е гг. на фазе депрессии численности и выхода из нее (крупные особи). Есте-

Таблица 7. Различия между минимальными и максимальными средними значениями кондилобазальной длины черепа (в % от максимального значения) у некоторых видов млекопитающих

Пол	Различия средних значений, %	Источник данных
Суслик крапчатый		
Самцы	5.7	Наши данные
Самки	5.9	
Ондатра		
Самцы	6.3	Раменский и др., 1993*
Самки	5.3	
Бобр		
Пол не указан	4.6	Язан, 64*
Лисица		
Самцы	5.0	Наши данные
Самки	4.8	
Самцы	3.7	Yom-Tov et al., 2013
Самки	3.9	
Песец		
Самцы	4.2	Раменский, 1983*
Самки	2.0	
Волк		
Самцы	5.8	Наши данные
Самки	6.7	
Пол не указан	6.7	Раменский, 1982*

* Наши расчетные данные по материалам статей указанных авторов.

Таблица 8. Различия между средними значениями кондилобазальной длины черепа годовалых самцов крапчатого суслика одного года рождения в поселениях на посевах люцерны, находящихся на разных стадиях формирования

Годы рождения поколений	Поселение	Кондилобазальная длина, мм	Количество особей
1982	Сухой лиман	42.4 ± 0.29	12
	Сычавка 1	40.9 ± 0.12	47
	Сычавка 2	40.0 ± 0.14	32
1986	Мизикевича	42.05 ± 0.13	43
	Дальник	40.8 ± 0.12	59
	Григорьевка	40.6 ± 0.11	87
2007	Таирово	42.4 ± 0.17	28
	Таирово 1	40.5 ± 0.34	9

ственно, что тренд изменений промеров черепа на этом промежутке времени оказался положительным, что дало им основание говорить об увеличении размеров одновозрастных волков в XX столетии. Но следующий цикл численности, начавшийся в Одесской обл. в 1970-е гг. и заканчивающийся в настоящее время, обусловил умень-

шение размеров волков, рожденных на фазе пика и последующего снижения численности, сравнительно с волками, рожденными в период депрессии и начала нового цикла численности. Поэтому тренд изменений кондилобазальной длины черепа у самцов и самок на данном отрезке времени оказался отрицательным (см. рис. 7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хронографические изменения морфологических признаков у изученных видов млекопитающих, обычно представляют временное отклонение от их средних размеров в сторону увеличения, которое через несколько поколений сменяется возвратом к исходным значениям. К общим закономерностям хронографических изменений размеров черепа следует отнести синхронность проявления у самцов и самок. Изменения наиболее выражены в значениях кондилобазальной длины и скуловой ширины черепа, которые могут выступать индикаторами этих изменений. Увеличения размеров черепа происходят “скачкообразно” у особей преимущественно одного поколения, а их возврат к исходным значениям происходит постепенно у особей нескольких следующих поколений. Увеличение размеров тела начинается уже на ранних стадиях постнатального онтогенеза и сказывается на величине взрослых особей. Хронографические изменения не постоянны и обратимы, увеличения значений морфологических признаков у особей одних поколений сменяются их уменьшением у особей следующих поколений. Они синхронизированы с фазами популяционных циклов.

Причиной хронографических изменений морфологических признаков у млекопитающих может выступать соматический гетерозис. В естественных условиях обитания гетерозис обусловлен сменой преобладающих типов спаривания, вызванной массовыми перегруппировками особей в результате глубоких сокращений численности от природных и антропогенных воздействий. Гетерозис, как эффект аутбредных спариваний, относится к проявлениям генетических процессов, происходящих в популяциях разных видов млекопитающих. У многих из них глубокое снижение численности проявляется сходно, приводя к разрушению сложившейся пространственно-этологической структуры, обуславливающей формирование инбредных групп особей, и вынуждая сохранившихся одиночных самцов и самок перемещаться далеко за пределы мест постоянного обитания в поисках партнеров для размножения. Если впоследствии численность восстанавливается, то это происходит в результате размножения, как правило, неродственных родителей. Их потомки первого поколения развиваются в специфических условиях избыточного обеспечения ресурсами и отсутствия внутривидовых взаимоотношений, что необходимо для проявления гетерозиса. Поэтому и у других, не рассмотренных выше видов млекопитающих, сходные хронографические изменения морфологических признаков могут быть обусловлены этим явлением.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Ю.Н. Олейника за помощь в математической обработке результатов и обсуждение отдельных положений статьи, а также всех сотрудников Зоологического музея Одесского национального университета, принимавших участие в сборе и коллекционной обработке черепов рассмотренных видов млекопитающих.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При проведении исследований не использованы живые животные. Обработывался только музейный краниологический материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрейко О.Ф., 1983. Паразиты млекопитающих Молдавии. Кишинев: Издательство “Штиинца”. 187 с.
- Бибилов Д.И., 1967. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука. 199 с.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П., 1965. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. 382 с.
- Волкова Т., 1988. Акцелерация населения СССР. М.: Изд-во МГУ. 72 с.
- Волох А.М., 2016. Охотничьи звери степной Украины. Херсон: Гринь Д.С. 571 с.
- 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. <https://doi.org/10.7868/S367059716060068>
- Греков В.С., Нехороших З.Н., Бощенко Ю.А., Рынгач В.Д., Лобков В.А., Варишева Т.Н., Маликова М.А., 2005. Красная лисица в экосистемах Северо-Западного Причерноморья. Современные проблемы зоологии и экологии. Материалы конф. Одесса: Феникс. С. 59–62.
- Гурский И.Г., 1973. Определение возраста волка (*Canis lupus* L.) по черепу // Вестник зоологии. № 3. С. 55–59.
- Гурский И.Г., 1978. Волк в северо-западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение) // Бюллетень МОИП, отд. биол. Т. 83 (3). С. 29–37.
- Иванова О.А., Кравченко Н.А., 1967. Генетика. М.: Колос. 415 с.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.
- Корытин Н.С., 2018. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы во второй половине XX века на северо-востоке Европы // Экология. № 1. С. 60–65. <https://doi.org/10.7868/50367059718010070>
- Корытин Н.С., 2019. Динамика численности обыкновенной лисицы: внешнее влияние или внутривидовые факторы? // Экология и эволюция: новые горизонты. Материалы Международного

- симпозиума, посвященного 100-летию академика С.С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). Екатеринбург: Гуманитарный университет. С. 56–59.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа. 352 с.
- Лобков В.А., 1978. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоологический журнал. Т. 57. № 12. С. 1897–1899.
- Лобков В.А., 1999. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт. 272 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1976. Рост животных. 291 с.
- Михеева К.В., 1985. Особенности краниометрических признаков белки отдельных районов Среднего Урала // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск. С. 37–48.
- Монахов В.Г., 1984. Морфологические изменения соболей Средней Сибири и Приобья под влиянием интродуцентов из Прибайкалья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 22 с.
- Петровский Ю.Т., 1961. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии // Зоологический журнал. Т. 40. № 5. С. 136–148.
- Раменский (Рыбцов) С.Е., 1982. Экологические закономерности хронографической изменчивости Canidae. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 22 с.
- Раменский С.Е., 1983. Связь общей численности, фазы цикла и размеров прибылых на примере песца // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 112–126.
- Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г., Павлов М.П., 1985. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX столетии // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. С. 261–266.
- Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В., 1988. Скорости однонаправленных изменений размеров ондатры и бобра при их акклиматизации на Севере // Грызуны: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Свердловск. 1. С. 43–44.
- Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В., 1993. Хронографическая изменчивость размеров тела и черепа ондатры // Ондатра: Морфология, систематика, экология. М.: Наука. С. 47–56.
- Русев И.Т., 2013. Екосистеми Північно-Західного Причорномор'я як основа формування небезпечних фауністичних комплексів та їх структурно-функціональна організація. Автореф. дис. ... докт. біол. наук. Дніпропетровськ. 46 с.
- Сергеев В.Е., Онищенко С.С., Пермитин Д.В., 1990. Взаимосвязь популяционной динамики и хронографической изменчивости конкурирующих видов в зоне симпатрии. V съезд Всесоюз. териолог. общества АН СССР. М. Т. 2. С. 65–66.
- Смирнов В.С., 1983. Принципы анализа возрастной структуры популяций по выборочным данным // Экология. 1. С. 69–76.
- Спасская Н.Н., Шербакова Н.В., Ермилина Ю.А., 2016. Состояние популяции свободноживущих (одичавших) лошадей в государственном природном заповеднике “Ростовский” // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещание (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 40.
- Чепраков М.И., 2019. Эффекты популяционной плотности в циклической популяции рыжей полевки // Экология и эволюция: новые горизонты. Материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). Екатеринбург: Гуманитарный университет. С. 124–126.
- Чесноков Н.И., 1989. Дикie животные меняют адреса. М.: Мысль. 219 с.
- Шарова Л.П., 1983. Хронографическая изменчивость краниологических признаков обыкновенной бурозубки // Млекопитающие СССР. III Съезд всесоюз. териологического общества АН СССР. М. Т. 2. С. 9.
- Шилова С.А., 1993. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука. 201 с.
- Шилева Л.М., 1974. Изменчивость некоторых морфологических признаков у разных генераций *Alopex lagopus* L. (Carnivora) // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6–12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ. Т. 2. 342 с.
- Язан Ю.П., 1964. О некоторых морфологических и экологических сдвигах у бобров в связи с их реакклиматизацией в Печоро-Илычском заповеднике // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Вып. 11. С. 75–82.
- Boonstra R., Krebs C.J., 1979. Variability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations // Ecology. V. 60. № 3. P. 567–573.
- Guralnick R., Hantak M.M., Daijiang Li, Bryan S. McLean., 2020. Body size trends in response to climate and urbanization in the widespread North American deer mouse, *Peromyscus maniculatus* // Scientific Reports. 10:8882. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65755-x>
- McNab B.K., 2010. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: A resource rule. Oecologia. 164. P. 13–23. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1621-5>
- Meiri S., Guy D., Dayan T., Simberloff D., 2009. Global change and carnivore body size: data are stasis // Global Ecology and Biogeography. 18. P. 240–247.
- Yom-Tov Y., 2003. Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years // Functional Ecology. 17. P. 323–327.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagoe H., 2003. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the 20th century: an effect of improved diet? // Evol. Ecol. Res. 5. P. 1037–1048.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., 2004. Climatic change and body size in two species of Japanese rodents // Biological Journal of the Linnean Society. 82. P. 263–267. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00357.x>
- Yom-Tov Y., Heggberget T.M., Wiig O., Yom-Tov S., 2006. Body size changes among otters, *Lutra lutra*, in Norway: The possible effects of food availability and global warming // Oecologia. 150(1). P. 155–160. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0499-8>
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., MacDonald D., Yom-Tov E., 2007. Population cycles and changes in body size of the lynx in

- Alaska // *Oecologia*. 152. P. 239–244.
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0653-3>
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Jarrell G., 2008. Recent increase in body size of the american marten *Martes americana* in Alaska // *Biological Journal of the Linnean Society*. 93. 701–707.
- Yom-Tov Y., Geffen E., 2011. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biol. Rev.* 86. P. 531–541.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x>
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., 2012. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zoologischer Anzeiger*. 251. P. 331–334.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Zachos F.E., 2013. Temporal and geographical variation in skull size of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the Eurasian badger (*Meles meles*) in Austria // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 108. № 3. P. 579–585.

ON THE PATTERNS AND CAUSES OF CHRONOGRAPHIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN SOME MAMMALS: THE ORDERS RODENTIA AND CARNIVORA

V. A. Lobkov*

Mechnikov Odessa National University, Odessa, 65058 Ukraine

**e-mail: zoomuz2017@gmail.com*

Chronographic variations in some craniological features in the Spotted ground squirrel, the Red fox and the Wolf in the middle of the 20th to early 21st centuries have been established. They represent their temporary deviations from the average size towards an increase which, after several generations, is replaced by a return to the original values. The influence of trophic and climatic factors, parasites, diseases and population densities during the development of young individuals is considered. Chronographic changes in the condylobasal length and zygomatic width of the skull are established as temporary and reversible, increases in their values being replaced by their decreases. Increases in the size of the skull of the Spotted ground squirrel and the Red fox occur “suddenly” in individuals of one generation, and their return to the initial values occurs gradually in individuals of several subsequent generations. Chronographic variations in the size of the skull of the Spotted ground squirrel and the Red fox correlate with changes in reproduction rates and some other varying factors. They correspond to certain phases of population abundance. Increased sizes of the Red fox and Wolf skulls are observed in the phases of quitting a depression to the beginning of a population growth. The probable causes of chronographic changes lie in somatic heterosis, caused in natural habitats by the alternation of the prevailing mating types (inbreeding or outbreeding), these being due to massive rearrangements of individuals as a result of deep population reductions from natural or anthropogenic impacts.

Keywords: skull, variation, *Spermophilus suslicus* Guld., *Vulpes vulpes* L., *Canis lupus* L., somatic heterosis