

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА ПЕСЦОВ *ALOPEX LAGOPUS* L. (CARNIVORA, CANIDAE) В РОССИЙСКОЙ И АМЕРИКАНСКОЙ ЧАСТЯХ АРЕАЛА

А.Ю. Пузаченко*, С.В. Загребельный**

*Институт географии РАН, Москва

**Государственный природный биосферный заповедник «Командорский», с. Никольское,
Алеутский р-н, Камчатская обл.

*Variability of the skulls of Arctic foxes *Alopex lagopus* L. (Carnivora, Canidae) on Russian
and American part of distribution*

A.J. Puzathenko*, S.V. Zagrebelniy**

*Institute of the Geography RAS, Moscow

**State National Biosphere Reservate “Komandorskiy”, Nikolskoe, Aleutian distr., Kamchatka

Песец распространен циркумполярно, способен совершать значительные перемещения в пространстве (кочевки) и на большей части ареала у животных из разных популяций имеется потенциальная возможность свободного скрещивания между собой. По мнению систематиков, песец евразийских тундр и полярных островов (за исключением островов Шпицберген и Земли Франца-Иосифа) образует один подвид – *A. l. lagopus* L., 1758, подверженный весьма слабой географической изменчивости краниологических признаков (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Гептнер и др., 1967; Чернявский, 1984). С одной стороны, существует представление о песце как о «моноклитной популяции» (Огнев, 1931). С другой стороны, несмотря на возможность свободного генетического обмена, существуют вполне четкие различия между отдельными популяциями (кряжами), которые можно объяснить географической изоляцией и историей их формирования (Шиляева, 1974).

Основная цель работы состояла в проверке гипотез об отсутствии географической изменчивости морфометрических параметров черепа материковых песцов Евразии, и принадлежности их к одному подвиду *A. l. lagopus*. Последняя гипотеза базируется на данных более ранних морфологических исследований (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Гептнер и др., 1967; Чернявский, 1984) и на современных результатах анализа изменчивости митохондриальной ДНК (Dalén, et al., 2002; 2005; Dalén, 2005). Вторая цель работы заключалась в оценке морфологического разнообразия черепа песцов на разных иерархических уровнях организации вида. Также мы проверили гипотезу о возможном влиянии островного разведения на морфологический облик современных песцов, обитающих на о. Медный. Использовался многомерный анализ (неметрическое многомерное шкалирование) и стандартные статистические методы.

Материалом для работы послужили 419 черепов взрослых материковых песцов (223 самца, 196 самок) с Командорских островов (о-ва Беринга и Медный; сборы 1915, 1918, 1928-30, 1991-2000 гг.;), Чукотки (сборы 1972-73 гг.), о-ва Врангеля (сборы 1964 г.), о-вов Новой Земли (сборы 1931-37 гг.), Карской губы (сборы 1961-62 гг.), п-ова Диксон (сборы 1938, 1940 гг.), п-ова Таймыр (сборы 1933-34 гг.), северного Ямала (сборы 1937-39г.), дельты Лены (сборы 1926-27 гг.), окрестностей Ливерпуланда («Liverpoolland», сборы 1928 г., предположительно северо-запад Канады). Основная масса черепов принадлежала животным, добытым в ноябре-январе.

Штангенциркулем с точностью 0,1 мм на черепе песцов были взяты 30 стандартных промеров (Ansorg, 1994; Рис.1а). Возраст животных с Командорских островов определен по слоистым структурам зубов одним из авторов по методике Г.А. Клевезаль (1989) и с ее помощью; для чукотской популяции возраст по этой же методике был ранее определен Б.Н. Новиковым.

В ходе многомерного анализа изменчивости черепа песцов применялись методические подходы, апробированные ранее, в том числе одним из авторов

(Куприянова и др., 2003; Пузаченко, 2000; 2001; 2003; 2006; Потапова и др., 1997; Боесков и др., 2001; Раутиан и др., 2003; Baryshnikov et al., 2003).

Используя корреляционный анализ (ранговая корреляция Спирмена), непараметрический тест Краскелла-Уоллиса (непараметрический аналог одномерного дисперсионного анализа) и обобщенную модель дисперсионного анализа (LGM) проводили содержательную биологическую интерпретацию формальных переменных. На следующем этапе проводили иерархическую классификацию (метод UPGMA, дистанция Евклида) взрослых и полувзрослых особей, где оси МШ выступали в качестве переменных. Затем методом перекрестных таблиц сопоставляли результат классификации с «априорными» схемами разделения исходной выборки на группы (пол, географическое положение).

Методом пошагового дискриминантного анализа рассчитывали параметры классификационных функций для определения пола животных по промерам черепа в целом, по промерам осевого черепа и промерам челюсти. Для этого из выборок беринговских и чукотский песцов случайным образом отбирались «обучающие выборки» по 58 и 64 (около 60-70%) экземпляров, для которых строили соответствующие функции. Результативность их применения оценивали на оставшейся части исходных выборок (тестовые выборки). Для небольшой по объему выборки медновских песцов классификационная функция рассчитывалась для всех взрослых особей, без выделения обучающей выборки.

В результате исследования изменчивости краниологических признаков установлено, что для материкового подвида песца Евразии можно выделить две морфологические формы, предположительно отличающихся по времени достижения половозрелости и продолжительности онтогенеза. При этом в локальных выборках доля относительно мелкой «скороспелой» формы возрастает с запада на восток. Условная «граница», где происходит смена доминирования по численности одной из форм, территориально локализована в районе, расположенном между Обью и Енисеем.

Учитывая результаты генетических исследований и качественное совпадение ареалов доминирования двух форм песцов с границами климатических поясов северной Евразии, наиболее вероятно, что описанная нами географическая изменчивость относится к категории модификационной и не связана с генетической дифференциацией восточных и западных популяций песца. Таким образом, наши результаты укрепляют представление о принадлежности всех континентальных песцов Евразии (включая острова с замерзающими акваториями) к одному подвиду.

Наше исследование показало, что по краниологическим показателям мелкий североамериканский подвид *A. l. ungava* более близок к восточносибирским и дальневосточным популяциям песцов (форме 1), в то время как форма 2 ближе к наиболее крупным островным подвидам песца с Командорских островов. Скорее всего, описанные отношения не связаны с филогенией отдельных форм песцов, а отражают сходство/различие протекания онтогенеза и экологические условия обитания.

Достаточно размытые границы между двумя морфологическими формами материкового песца, присутствие в локальных выборках обеих форм можно объяснить тем, что основная масса рассмотренных черепов принадлежала животным, добытым в осенне-зимний промысловый сезон, когда идет их массовая миграция в широтном и в меридиональном направлении (характерна в основном для равнинных песцов южно-арктического варианта экотипа). При таких протяженных миграциях значительная часть местной популяции в зимний период пополняется мигрантами из других районов с иными экологическими условиями. Однако некоторые исследователи считают, что направление и интенсивность миграций – наследственно закрепленная особенность, а обильный приток мигрантов не предполагает обязательного скрещивания с местными песцами ввиду возникающего физиологического барьера между нами из-за снижения половой активности мигрантов (Шиляева, 1974). И хотя только незначительная часть из этих мигрантов

оседает на новых территориях, а сами мигранты – это в основном взрослые самцы и молодняк (Бойцов, 1937; Шиляева, 1967), все же промысловые выборки не всегда могут точно выявить истинную дифференциацию популяций.

Мы не исключаем вероятности того, что две морфологические формы, описанные в нашей работе, соотносятся к «континентальной» («тундровой», «лемминговой») и «прибрежной» экологический формам (Dalen, Fuglei et al., 2005). Последние отличаются друг от друга, прежде всего, по спектру основных кормовых объектов. Однако этот аспект проблемы требует дальнейших исследований.

Литература

Боескоров Г.Г., Пузаченко А.Ю. 2001. Географическая изменчивость черепа и рогов лосей (*Alces*, *Arthiodactyla*) Голарктики // Зоол. журн. Т.80. Вып.1. 2001. С.1-14.

Бойцов Л.В. 1937. Разведение песцов // Тр. Арктического ин-та. Т.65. С.7-144.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. 1967. Млекопитающие Советского Союза. Т.2. Ч.2. М.: Высшая школа. С.194-265.

Клевезаль Г.А. 1989. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука. 285 с.

Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. Т.82. №7. С.839-851.

Огнев С.И. 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М.-Л.: Главнаука. Т.2. 776 с.

Потапова Е.Г., Пузаченко А.Ю., Бибиков Д.И. 1997. Морфологическая дифференциация серого сурка (*Marmota baibacina*) и тарбагана (*M. sibirica*) в южной Монголии // Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия: Тез. III Межд. конф. по суркам (Чебоксары, 25-29 августа 1997). М.: АБФ. С.80-81.

Пузаченко А.Ю. 2000. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных (сборник статей). М. С.137-140.

Пузаченко А.Ю. 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоол. журн. Т. 80, № 3. С. 1-15.

Пузаченко А.Ю. 2003. Структура изменчивости черепа слепышей рода *Nannospalax* (Rodentia, Spalacidae): дивергенция как редукция разнообразия // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих (Сборник статей под ред. А.О. Аверьянова и Н.И. Абрамсон). СПб. С.197-200.

Пузаченко А.Ю. 2006. Изменчивость черепа у малых (средиземноморских) слепышей, *Nannospalax* Palmer, 1903 (Rodentia) // Зоол. журн. Т.85. №2. С. 235-253.

Раутиан Г.С., Немцев А.С., Пузаченко А.Ю. 2003. Краниологическая характеристика зубров // Зубр на Кавказе. Под общ. ред. Г.С. Раутиан. М.-Майкоп: Качество. С.51-76.

Шиляева Л.М. 1967. К проблеме изучения миграции песца // Пробл. Севера. Вып.11. С.91-98.

Шиляева Л.М. 1974. К вопросу о популяционной структуре материкового песца // Экология. №1. С.54-61.

Чернявский Ф.Б. 1984. Млекопитающие Крайнего Северо-Востока Сибири. М.: Наука. С.157-170.

Цалкин В.И. 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. Т 23. Вып.4. С.156-169.

Ansorg H. 1994. Intrapopular skull variability in the red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia, Carnivora, Canidae) // Zool. Abhand. 6 (48). P.103-123.

Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu., Abramov A.V. 2003. New analysis of variability of check teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, Meles) // Russ. J. Theriol. Vol.1. №2. P.133-149.

Dalén L. 2005. Distribution and abundance of genetic variation in the arctic fox. Stockholm: Jannes Snabbtryck Kuvertproffset HB. 32 p.

Dalén L., Götherström A., Tannerfeldt M., Angerbjörn A. 2002. Is the endangered Fennoscandian arctic fox (*Alopex lagopus*) population genetically isolated? // Biol. Cons. Vol.105. P.171–178

Dalén L., Fuglei E., Hersteinsson P., Kapel C., Roth J., Samelius G., Tannerfeldt M., Angerbjörn A. 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox // Biol. J. of Linn.Soc. Vol.84. P.79-89.