

ОБ УМЕНЬШЕНИИ РАЗМЕРОВ ОДНОВОЗРАСТНЫХ ВОЛКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ В XXI СТОЛЕТИИ

© 2023 г. В. А. Лобков*

Одесский национальный университет им. И.И. Мечникова, Украина 65058 Одесса, ул. Дворянская, 2

*e-mail: zootuz2017@gmail.com

Поступила в редакцию 27.06.2022 г.

После доработки 01.08.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Сравнивали 4 краниологических параметра в двух группах прибылых волков, рожденных в период депрессии численности и выхода из нее (1950–1984 гг.) и рожденных на фазах ее пика и снижения (2000–2018 гг.). Установлено, что средние значения кондилобазальной длины и скуловой ширины самцов и самок первой группы оказались больше, чем у волков второй группы. Межглазничная ширина и заглазничная ширина существенно не изменились. Причиной временного увеличения некоторых параметров черепа могут быть проявления соматического гетерозиса, обусловленного перегруппировками населения и спариванием неродственных родителей на фазе депрессии численности.

Ключевые слова: волк, хронографические изменения размеров черепа, фазы численности, типы спариваний

DOI: 10.31857/S0367059723010079, **EDN:** GZMVRR

В настоящее время накопилось немало материалов по так называемой хронографической изменчивости млекопитающих. Одним из первых обратил на нее внимание С.С. Шварц, определив как "...комплекс изменений, которые претерпевают морфофизиологические особенности популяции во времени" [1, с. 421]. Различия морфологических признаков у особей, принадлежащих к разным последовательно появляющимся поколениям, были установлены у насекомоядных [2], грызунов [3–6], хищных [7–15] и человека [16]. Они соответствуют разным фазам динамики численности, вследствие чего их изучение способствует выяснению механизмов популяционной регуляции. Причины хронографической изменчивости окончательно не выяснены, поэтому ее исследования остаются актуальными.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение хронографических изменений черепа прибылых волков за последние 70 лет и объяснение вероятной причины этих изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы 31 череп прибылых самцов и 21 череп прибылых самок волка, добытых охотниками в Северо-Западном Причерноморье на территории Одесской области (Украина) и прилегающих районов Молдавии. Площадь сбора материала составила около 40000 км². С.Е. Ра-

менский с соавт. [8] считают, что до 9-месячного возраста различия в индивидуальных скоростях роста волков еще преобладают над эффектом года рождения, и поэтому промеры черепа в этом возрасте малопригодны для сравнений. Мы тоже использовали черепа самцов и самок в возрасте 9–12 мес., когда они почти достигают размеров взрослых особей.

В Северо-Западном Причерноморье рождение волчат обычно приходится на вторую половину марта–первую половину апреля [17]. Поэтому из исследования исключили черепа прибылых волков, добытых до конца декабря. Возраст волков определяли по методике И.Г. Гурского [18]. Черепа волков, рожденных в 1950–1984 гг., объединили в группу 1, а рожденных там же в 2002–2018 гг. – в группу 2. Ввиду малочисленности особей, добытых в один год, сравнивали средние групповые показатели самцов и самок, рожденных в указанные выше периоды. Измеряли только черепа от волков с известным полом, датой и местом добычи. Использовали 4 стандартных параметра: кондилобазальную длину черепа (КБД) и его ширину – скуловую (СШ), межглазничную (МШ) и заглазничную (ЗШ) [19]. Измерения проведены штангенциркулем с точностью до 0.1 мм лично автором. Статистическая обработка материалов включала процедуру проверки результатов измерений на соответствие закону нормального распределения с помощью критерия Шапиро-Уилки и методы

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

Группы самцов по годам рождения	Промеры, мм			
	КБД	СШ	МШ	ЗШ
Самцы 1950–1984 гг.	236.5 ± 0.99	135.1 ± 1.59	43.3 ± 0.85	41.6 ± 0.51
Исследовано черепов	16	18	17	18
Самцы 2002–2014 гг.	222.1 ± 2.0	124.9 ± 1.62	41.9 ± 0.74	41.2 ± 0.44
Исследовано черепов	12	13	13	13
Критерий достоверности <i>t</i>	6.43	5.22	1.31	1.0

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

Группы самок по годам рождения	Промеры, мм			
	КБД	СШ	МШ	ЗШ
Самки 1955–1969 гг.	224.6 ± 2.12	127.47 ± 1.65	41.2 ± 0.77	41.2 ± 0.53
Исследовано черепов	11	10	11	12
Самки 2003–2018 гг.	209.7 ± 2.22	117.9 ± 1.74	40.4 ± 0.97	39.6 ± 0.88
Исследовано черепов	9	9	9	9
Критерий достоверности <i>t</i>	4.85	3.99	0.61	1.60

одномерной статистики [20]. Для проведения статистических расчетов использован пакет прикладных программ Stadia 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате измерения черепов волка (*Canis lupus* L.) из музейных коллекций С.Е. Раменский, В.С. Смирнов, И.Г. Гурский, М.П. Павлов [8] установили явление увеличения размеров одновозрастных волков в XX столетии. Показано, что кондиллобазальная длина черепа прибылых волков Украины и Молдавии старше 9 мес. с 1920 г. по 1976 г. увеличивалась в среднем на 0.31 мм в год. Выводы основывались на исследовании 102 черепов волков, рожденных в Украине и Молдавии, из которых 26 черепов прибылых особей, рожденных в 1950–1976 гг., хранятся в Зоологическом музее Одесского национального университета им. И.И. Мечникова. За последующие 4 десятилетия коллекция музея пополнилась десятками черепов волков Северо-Западного Причерноморья (в основном из Одесской области Украины). Это предоставило возможность продолжить наблюдения за изменениями черепов волков в регионе в конце XX и начале XXI столетий.

Численность волка в степной Украине была высокой в 1940-х гг., а с начала 1950-х гг. сменилась депрессией [21]. Большинство зверей первой группы (1950–1984 гг.) рождены в условиях низкой численности на фазе депрессии и начала выхода из нее. Косвенно об этом свидетельствует присутствие в сборах в этот период черепов, обозначенных как волко-собачьи гибриды. Извест-

но, что скрещивание волков с собаками происходит в периоды минимальной численности вида [22–24]. Все гибридные особи идентифицированы по внешним признакам (окрас, зонарность волос) и строению черепа к.б.н. И.Г. Гурским, к.б.н. С.Е. Раменским в 1950–1980-х гг. и д.б.н. А.М. Волохом в 2018 г., что отмечалось надписью на черепах. Все прибылые гибридные особи добыты в осенний период. Их черепа нами не изучались.

С 1970-х гг. численность волка в регионе начала возрастать. По данным ЦСУ УССР и ГКС Украины “2ТП-Охота”, максимальная численность волков в Одесской области (177 особей) пришлось на 2000 г. Звери из второй группы рождены на фазах пика и спада численности. Сравнение средних значений использованных нами промеров показывает, что кондиллобазальная длина черепа и скуловая ширина особей, рожденных на фазе депрессии численности и начала выхода из нее (1950–1984 гг.), больше соответствующих средних значений промеров черепа волков, рожденных в 2002–2018 гг., как в группе самцов, так и в группе самок (табл. 1, 2; рис. 1, 2).

Различия средних значений кондиллобазальной длины и скуловой ширины между первой и второй группами существенны и у самцов ($p \leq 0.001$), и у самок ($p \leq 0.002$). Значения межглазничной и заглазничной ширины как в группах самцов, так и самок в сравниваемых временных интервалах существенно не различаются ($p \geq 0.05$).

Ранее, используя два разных методических подхода, авторы работы [8] выяснили, что с 1920 г. по

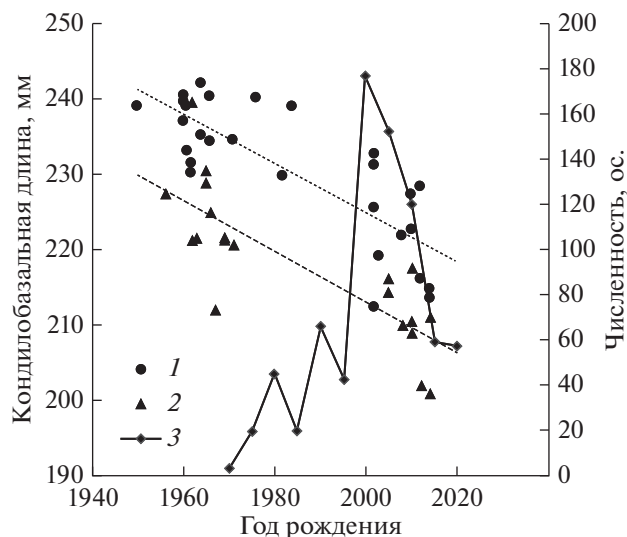


Рис. 1. Изменения кондильобазальной длины самцов и самок волка, тренды их изменений (1 – самцы, 2 – самки) и динамика его численности (3) в Одесской области (по данным ЦСУ УССР и ГКС Украины “2ТП-Охота”).

1976 г. кондильобазальная длина прибылых волков Украины и Молдавии увеличивалась на 0.334 и 0.286 мм/год соответственно. Если умножить эти числа на 56 лет, прошедших с 1920 г., то увеличение кондильобазальной длины должно составить, согласно нашим расчетам, 18.7 и 16.0 мм соответственно. Разницы средних значений кондильобазальной длины прибылых волков, рожденных с 1950 г. по 1984 г., и средних значений этого промера волков, рожденных после 2000 г., составили 14.4 мм у самцов и 14.9 мм у самок. Они сходны по величине со значениями, рассчитанными С.Е. Раменским с соавт. [8]. Только в XX столетии у самцов и самок на такие величины кондильобазальная длина увеличилась, а в начале XXI столетия она уменьшилась.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В степной зоне Украины с конца 1950-х гг. до начала 1970-х гг. наблюдалась депрессия численности волка [17], предшествовавшая последующему увеличению ее до пиковых значений, которые в Одесской области отмечены в 2000 г. [21] (см. рис. 1, 2). Прибылые волки первой группы в основном родились в 1960-е гг. незадолго до начала увеличения численности. Большие размеры рожденных в это время волков могут отражать явление, известное для мелких млекопитающих как эффект Читти [25]: на фазе роста численности особи крупнее, чем на фазе ее пика и спада. На фазу снижения численности пришлось рождение волков второй группы (см. рис. 1, 2). Размеры

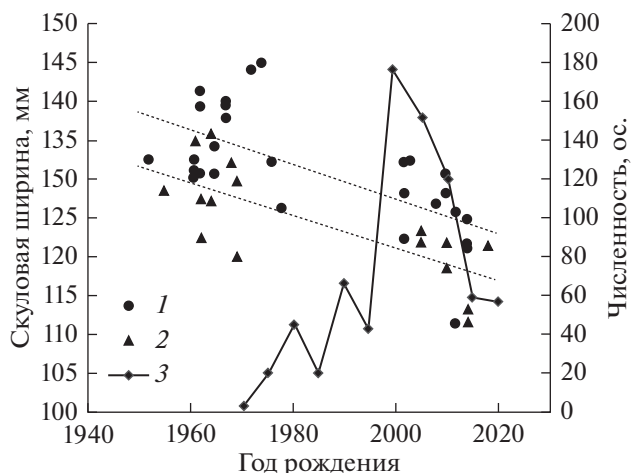


Рис. 2. Изменения скуловой ширины самцов и самок волка, тренды их изменений (1 – самцы, 2 – самки) и динамика его численности (3) в Одесской области (по данным ЦСУ УССР и ГКС Украины “2ТП-Охота”).

кондильобазальной длины черепа и его скуловой ширины у них оказались достоверно меньшими.

Так как размеры черепа, как правило, отражают размеры тела особи, то можно считать, что прибылые волки во второй половине прошлого столетия стали крупнее, чем в его первой половине, а в начале XXI столетия снова уменьшились приблизительно на ту же величину, т.е. с первой половины XX столетия по настоящее время произошло циклическое изменение их размеров, которое сопровождало соответствующие изменения численности волков в этот период. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX столетии наблюдалось во второй половине депрессии и в начале выхода из нее при сравнении с размерами волков, рожденных ранее в период высокой численности и ее снижения в 1930–1940 гг. Аналогичное увеличение размеров прибылых волков рождения 1948–1977 гг. происходило и в Кировской области [8], начиная с фазы снижения численности (1948–1960 гг.) и на протяжении периода ее выхода из депрессии и последующего начала подъема, отмеченного в СССР в 1960–1970 гг. [26].

Установлено, что размеры черепа и тела в середине и во второй половине XX столетия увеличивались у американской куницы (*Martes americana* Turtor) на Аляске [27], лисицы (*Vulpes vulpes* L.) и барсука (*Meles meles* L.) в Дании [13], лисицы на северо-востоке Европы [10], выдры (*Lutra lutra* L.) в Норвегии [14], японской мыши (*Apodemus spe-ciosus* Temm.) и полевки Пратта (*Eothenomys smithii* = *E. kageus*) в Японии [28], а у рыси (*Lynx lynx* L.) на Аляске [15] и оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus* Wagner) в Северной Америке [29] они одновременно снижались. У волков и лисиц в центре Европейской России хронографиче-

ская изменчивость в конце XX—начале XXI столетий носила флуктуирующий характер [30, 31].

Существуют различные мнения о причинах хронографической изменчивости млекопитающих [32]. Объем настоящей статьи не позволяет описать их подробно, поэтому рассмотрим основные. Иногда хронографическую изменчивость объясняют колебаниями доступности и качества кормов. Скорость роста и масса тела молодых животных коррелируют с количеством пищи в период раннего онтогенеза. Некоторые авторы связывают увеличение размеров хищников с улучшением питания в последние десятилетия, обусловленным появлением свалок пищевых отходов и развитием растениеводства в Израиле [12, 33], увеличением количества трупов животных, погибших на автомагистралях, и численности дичи в Европе [13]. Повышенные минимальные температуры окружающей среды способствовали доступности пищи и экономии энергии для японской мыши, а также потребовали изменения рациона у полевки Пратта [28]. Глобальное потепление климата может влиять опосредованно, повышая продуктивность биоценозов или снижая глубину и сроки залегания снегового покрова, что делает более успешной охоту хищных зверей [15].

Питание волков в Северо-Западном Причерноморье в 1950–1960-х гг. было хуже, чем в последующий период. В те годы сельское хозяйство еще восстанавливалось после войны, недостаточно было развито животноводство. Дикий кабан (*Sus scrofa* L.) в степной зоне Причерноморья появился только в 1957 г., а косуля (*Capreolus capreolus* L.) в 1960-х гг. была еще малочисленной [21]. С середины 1970-х гг. косуля и дикий кабан стали обычными, увеличилась численность зайца-русака (*Lepus europaeus* Pall.). Стали быстро развиваться животноводство и промышленное бройлерное птицеводство, для которого был характерен массовый падеж птиц. Трупы утилизировали на многочисленных открытых свалках, доступных для хищников. И.Г. Гурский считает, что “Волки на юге Украины и в Молдавии живут в основном за счет домашних животных. Во многих случаях они достаются им в виде падали на скотомогильниках, которые они с большим постоянством посещают” [34, с. 491]. При этом истощенных волков не встречали [34].

Повсеместно с 1990-х гг. промышленное животноводство пришло в упадок, но появились частные предприниматели, скупавшие скот у населения для продажи мяса. Отходы выбрасывали за пределами населенных пунктов, и они служили доступным кормом для лисиц и волков. Нами свыше 12 лет отслеживается ситуация на такой свалке, возле которой круглогодично обитают и кормятся около десятка волков. Вероятно, это се-

мейная группировка, так как ежегодно из нее добывается несколько прибылых особей, что свидетельствует о регулярном размножении. Косвенно о достаточной обеспеченности волков пищей свидетельствует незначительное количество падений на домашних животных при многочисленности волков в начале текущего столетия. Следовательно, в XXI столетии обеспеченность волков кормами в рассматриваемом регионе была хорошей и не могла ухудшать развитие прибылых особей. Однако их размеры оказались меньшими по сравнению с одновозрастными волками рождения 1950–1960-х гг., обитавшими в худших условиях. Избирательность добычи охотниками или крупных, или мелких особей исключается, так как волки в рассматриваемые периоды добывались одними и теми же неселективными способами в ходе облавных охот и случайной встрече при охоте на других животных.

На наш взгляд, хронографическая изменчивость размеров волка, как и некоторых других видов млекопитающих, в данном случае является проявлением соматического гетерозиса [35]. Установлено, что в Причерноморье стаи-семьи волка используют участки обитания площадью 300–600 км² и состоят из пары родителей, прибылых и нескольких переярков (молодых рождения прошлого года). Половое созревание происходит одновременно у самцов и самок в возрасте 22–23 мес., о чем свидетельствуют данные, полученные из зоопарков [17]. Эта особенность предполагает возможность спаривания сибсов. Кроме того, не исключаются спаривания детей с родителями: “Самцы переярки настойчиво преследуют взрослую самку (свою мать) в течке, несмотря на то, что отец их отгоняет. В семьях, где матерой погиб, один из переярков, спарившись, заменяет его” [17, с. 33]. Таким способом со временем формируются группы инбредных особей в разных участках пространственных группировок волка в Северо-Западном Причерноморье.

На фазе снижения численности волка в 1940–1950-х гг. происходила фрагментация его ареала. Группировки волков оказывались в пространственной изоляции друг от друга, что увеличивало вероятность спаривания родственных особей. Близкородственное размножение формирует группы инбредных особей, в животноводстве называемые генетическими инбредными линиями. Впоследствии, когда численность сократилась настолько, что из этих групп инбредных особей остались одиночные волки, должны были участиться их дальние перемещения в поисках особей противоположного пола. Известно, что спаривания домашних животных из разных генетических инбредных линий приводят к появлению гетерозиготных потомков с проявлениями соматического гетерозиса, выражающегося в увеличении размеров тела [36]. Поэтому волки, рожден-

ные в 1950–1960-х гг. на фазах глубокой депрессии численности и начала ее подъема от родителей, происходивших из разных групп инбредных особей, благодаря проявлению соматического гетерозиса оказались крупнее одновозрастных волков, но рожденных на фазах пика и снижения численности в 1930–1940-х гг. и на фазе следующего снижения численности в 2000–2018 гг.

Особенностью проявления гетерозиса является то, что увеличиваются размеры только у потомков первого поколения, рожденных родителями, происходящими из разных групп инбредных особей, а у особей следующих поколений он затухает [36]. При улучшении питания рост размеров частей тела должен происходить пропорционально. Однако у изученных нами черепов волка достоверно увеличились кондиллобазальная длина черепа и скуловая ширина, а межглазничная и заглазничная ширина существенно не изменились, что может свидетельствовать в пользу генетической обусловленности такого роста. Циклические, обратимые в чередующихся поколениях изменения кондиллобазальной длины и скуловой ширины при относительной неизменности других параметров наблюдали у лисиц [11] и крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld.) [3, 37].

Соматический гетерозис обычно сопровождается проявлениями репродуктивного гетерозиса [36]. На фазе пика и последующего снижения численности волка, наблюдаемых в СССР в 1940–1950-е гг. [26], в Центральном Черноземье плодовитость волчиц составляла 4.8 ± 0.39 волчат [38], а в период депрессии численности с конца 1950-х гг. в том же регионе она увеличилась до 6.93 ± 0.17 щенков [39]. Предполагаем, что и в Северо-Западном Причерноморье в эти годы она была повышенной и сочеталась с крупными размерами рожденных особей. Высокая плодовитость, вероятно, обеспечила следующий подъем численности волка в конце прошлого столетия (см. рис. 1, 2). Увеличение размеров черепа в сочетании с повышением плодовитости может дополнительно свидетельствовать в пользу гетерозиса.

Циклические изменения размеров волка, вероятно, отражают последствия чередования преобладающих типов спариваний (родственных и неродственных), обусловленных колебаниями численности, и являются обратимыми. Выводы некоторых авторов по изменениям размеров других видов млекопитающих иногда основываются на материале, подобранном не всегда корректно: использовали музейные коллекции, состоящие из черепов, собранных в разное время, из популяций, которые могли находиться на разных фазах динамики численности. Мы не отвергаем все предложенные объяснения хронографической

изменчивости морфологических признаков у некоторых видов, внешние условия в период онтогенеза непосредственно могут влиять на размеры взрослых особей. Но в случае с изменениями размеров прибылых волков Северо-Западного Причерноморья они не могут считаться главными. Обратимость изменений морфологических признаков у особей разных поколений, происходящих в ходе циклических изменений численности, при постоянстве условий обитания свидетельствует больше в пользу генетической природы этого явления.

Как природные, так и антропогенные внешние факторы могут влиять и опосредованно, изменяя частоту разных типов спаривания волков (родственных и неродственных), приводя в некоторых случаях к массовому проявлению эффекта гетерозиса. Благоприятные условия обитания, связанные с обилием и доступностью корма, снижают смертность, способствуют повышению плотности населения и обуславливают преимущественно оседлый образ жизни. В этот период учащаются родственные спаривания. Значительные сокращения численности после эпизоотий, многоснежных зим, интенсивного истребления и прочих факторов приводят к дальним перемещениям выживших волков. Родительские пары формируются особями, происходящими из разных инбредных групп. Поэтому в конце фазы глубокой депрессии численности и начале ее подъема рождаются крупные аутбредные индивиды с проявлениями соматического гетерозиса, а в последующих нескольких поколениях у волков, рождающихся на фазах пика и снижения численности, эффект гетерозиса уже не проявляется: их размеры уменьшаются, возвращаясь к изначальным. Увеличенные размеры особей, рожденных в период выхода из депрессии, являются временными, обусловленными гетерозисом, а относительно мелкие размеры волков, рожденных на остальных фазах численности, обусловлены как затуханием его проявления у аутбредных особей следующих поколений, так и началом проявлений инбредной депрессии у инбредных особей.

Исследование проведено на средства и в порядке личной инициативы автора. Автор благодарит канд. биол. наук, доцента 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 волков.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

При проведении исследований соблюдены этические стандарты, не использованы живые

животные. Обработывался только музейный кра-ниологический материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 3. С. 417–433.
2. Сергеев В.Е., Онищенко С.С., Пермитин Д.В. Взаимосвязь популяционной динамики и хронографической изменчивости конкурирующих видов в зоне симпатрии // V съезд Всесоюз. териол. общ-ва АН СССР. М., 1990. Т. 2. С. 65–66.
3. Лобков В.А. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоол. журн. 1978. Т. 57. № 12. С. 1897–1899.
4. Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В. Изменение размеров взрослых ондатр во время акклиматизации на Приобском Севере // Рационализация хозяйственного использования биологических ресурсов Западной Сибири. Тюмень, 1988. С. 75–77.
5. Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В. Скорости однонаправленных изменений размеров ондатры и бобра при их акклиматизации на Севере // Грызуны: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 1. С. 43–44.
6. Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В. Хронографическая изменчивость размеров тела и черепа ондатры // Ондатра: Морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. С. 47–56.
7. Раменский (Рыбцов) С.Е. Экологические закономерности хронографической изменчивости *Capidae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 22 с.
8. Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г., Павлов М.П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX столетии // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 261–266.
9. Госьков А.М., Кoryтин Н.С. Изменение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX в. на Среднем Урале и прилегающей территории // Экология. 2016. № 6. С. 468–471.
<https://doi.org/10.7868/S0367059716060068>
10. Кoryтин Н.С. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы во второй половине XX века на северо-востоке Европы // Экология. 2018. № 1. С. 60–65.
<https://doi.org/10.7868/50367059718010070>
11. Лобков В.А. О природе хронографической изменчивости морфологических признаков у млекопитающих // Экология и эволюция: новые горизонты: Мат-лы междунар. симпозиума, посвященного 100-летию академика С.С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. С. 170–172.
12. Yom-Tov Y. Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years // Functional Ecology. 2003. V. 17. P. 323–327.
13. Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagoe H. 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. 2003. V. 5. P. 1037–1048.
14. Yom-Tov Y., Heggberget T.M., Wiig O., Yom-Tov S. Body size changes among otters, *Lutra lutra*, in Norway: The possible effects of food availability and global warming // Oecologia. 2006. V. 150(1). P. 155–160.
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0499-8>
15. Yom-Tov Y., Yom-Tov S., MacDonald D., Yom-Tov E. Population cycles and changes in body size of the lynx in Alaska // Oecologia. 2007. V. 152. P. 239–244.
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0653-3>
16. Волкова Т.В. Акцелерация населения СССР. М.: Изд-во МГУ, 1988. 72 с.
17. Гурский И.Г. Волк в Северо-Западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83(3). С. 29–37.
18. Гурский И.Г. Определение возраста волка (*Canis lupus L.*) по черепу // Вестник зоологии. 1973. № 3. С. 55–59.
19. Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определение млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1985. 382 с.
20. Лакин Г.Ф. Биометрия. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
21. Волох А.М. Охотничьи звери Степной Украины. Херсон: Гринь Д.С., 2016. 571 с.
22. Рябов Л.С. Волко-собачьи гибриды Воронежской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 6. С. 25–38.
23. Гурский И.Г. Гибридизация волка с собакой в природе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 1. С. 131–136.
24. Рябов Л.С. Новые данные о волках и их гибридах с собаками в Воронежской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 3. С. 39–45.
25. Boonstra R., Krebs C.J. Variability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations // Ecology. 1979. V. 60. № 3. P. 567–573.
26. Смирнов В.С. Принципы анализа возрастной структуры популяций по выборочным данным // Экология. 1983. № 1. С. 69–76.
27. Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Jarrell G. Recent increase in body size of the american marten *Martes americana* in Alaska // Biol. J. of the Linnean Soc. 2008. V. 93. P. 701–707.
28. Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Climatic change and body size in two species of Japanese rodents // Biol. J. of the Linnean Soc. 2004. V. 82. P. 263–267.
29. Guralnick R., Hantak M.M., Daijiang Li I., Bryan S. McLean. Body size trends in response to climate and urbanization in the widespread North American deer mouse, *Peromyscus maniculatus* // Scientific Reports. 2020. V. 10:8882.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-65755-x>
30. Корablёв Н.П., Корablёв М.П., Корablёв А.П. и др. Факторы полиморфизма краниометрических признаков лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*, Car-

- nivora, Canidae) в центре европейской части России // Зоол. журн. 2018. Т. 97. Вып. 9. С. 1–14. <https://doi.org/10.1134/S0044513418090064>
31. *Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв А.П* и др. Изменчивость краниометрических признаков *Canis lupus*, Carnivora, Canidae в центре Европейской России // Заповедная наука. 2021. Т. 6 (1). <https://doi.org/10.24189/ncr.2021.008>
32. *Yom-Tov Y., Geffen E.* Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls // *Biological Reviews*. 2011. V. 86. P. 531–541. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x>
33. *Yom-Tov Y., Yom-Tov S.* Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zool. Anzeiger*. 2012. V. 251. P. 331–334.
34. *Гурский И.Г.* Численность и образ жизни по регионам. Украина и Молдавия // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 487–493.
35. *Лобков В.А.* Внутрипопуляционная регуляция численности млекопитающих. Одесса: ОНУ, 2016. 237 с.
36. *Иванова О.А., Кравченко Н.А.* Генетика. М.: Изд-во “Колос”, 1967. 415 с.
37. *Лобков В.А.* Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт, 1999. 272 с.
38. *Мертц П.А.* Волк в Воронежской области (экология хищника, организация борьбы) // Преобразование фауны позвоночных нашей страны (Биотехнические мероприятия). М.: МОИП, 1953. С. 117–135.
39. *Рябов Л.С.* Особенности размножения волков (*Canis lupus* L.) в Центральном Черноземье // Экология. 1988. № 6. С. 42–48.