

УДК 599.735.3;591.152

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА КАБАРГИ *Moschus moschiferus* L. В РАЗНЫХ ФАЗАХ ПОПУЛЯЦИОННОГО ЦИКЛА

© 2020 г. В. И. Приходько®

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

®E-mail: pvi-1949@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.2018 г.

После доработки 20.01.2019 г.

Принята к публикации 20.01.2019 г.

Исследована краниальная изменчивость четырех (трех краниометрических и одного неметрического – дополнительные косточки) признаков 105 черепов кабарги из предгорий Восточного Саяна в разных фазах (депрессии и роста численности) популяционного цикла вида. Отмечена продолжительность цикла 50 лет, что соответствует времени 10 поколений животных. Выявлена разнонаправленная связь линейных размеров черепа у особей разного пола с фазами численности популяции. Установлено, что изменчивость неметрического признака черепа характеризуется наибольшей частотой проявления и максимальным числом косточек в фазе депрессии у животных обоего пола, постепенным убыванием их числа в фазе роста, затем полной утратой косточек по мере нарастания численности популяции. Обнаружено, что черепные фены ключевые в краниальной изменчивости и могут быть использованы как критерии для мониторинга природных популяций редких и исчезающих подвидов кабарги.

DOI: 10.31857/S0002332920040104

Важнейшее проявление внутривидовой изменчивости – морфологическая неоднородность природных популяций при преобразованиях их структур (Одум, 1975; Шварц, 1977, 1980). В большинстве случаев морфологическая изменчивость обусловлена периодическими флуктуациями численности, изменениями пространственно-этологической структуры географических популяций в разных фазах популяционных циклов (Шварц, 1977, 1980; Шилов, 1977).

Изменчивость популяций мелких млекопитающих в процессе динамики численности связывается с влиянием абиотических факторов среды или сезонной доступностью кормов в определенные периоды роста животных (Krebs, 1964; Krebs, Myers, 1974; Mihok, Fuller, 1981; Lidicker, Ostfeld, 1991; Wolff, 1993; Васильев и др., 2004). В ходе циклических колебаний численности выживают и отбираются генетически разнокачественные особи, адаптированные к высоким или низким значениям плотности населения (Krebs, 1978; Шилов, 1991).

Одна из проблем, с которой сталкиваются исследователи, – трудности выявления корреляции между динамикой численности и изменчивостью морфологических признаков для сопоставимых фаз популяционного цикла копытных. Флуктуации численности у диких копытных доказаны, как и их причины, связанные с комплексом средовых условий (Ломанов, 1995; Шилов, 1997) и

антропогенными (Данилкин, 2009) факторами. Динамика населения диких копытных влияет на экологическую структуру и на фенотипическую изменчивость популяций. Для сайгака *Saiga tatarica* L. на основе статистического анализа признаков экстерьера животных показано наличие фенотипической специфичности у разных поколений в изолированной популяции в ходе изменения ее численности (Проняев, Аксенов, 1988).

Опубликованные ранее данные свидетельствуют о быстром снижении численности природных популяций кабарги в северной части ареала в конце XIX в. (Туркин, Сатунин, 1902; Шербаков, 1959; Приходько, 2008), когда вид был на грани вымирания. Причиной катастрофического сокращения населения вида было истребление животных человеком. Депрессия численности, длившаяся на протяжении десятилетий, по-видимому, повлияла не только на пространственно-этологическую структуру, но и на параметры морфологических признаков популяций в границах всего ареала вида.

Цель работы – исследование изменчивости краниологических признаков в разных фазах популяционного цикла кабарги, населявшей в Восточном Саяне одни и те же местообитания в условиях воздействия антропогенного фактора на структуру популяций.

Таблица 1. Средние значения основных промеров черепа кабарги и частоты встречаемости дополнительных черепных косточек

Признак	Выборка черепов 1893 г. (депрессия численности)		Выборка черепов 1950 г. (подъем численности)	
	самцы (<i>n</i> = 39)	самки (<i>n</i> = 14)	самцы (<i>n</i> = 33)	самки (<i>n</i> = 19)
МД	154.21 ± 0.58	158.26 ± 0.85	155.65 ± 0.67	156.43 ± 0.86
ДЛО	76.7 ± 0.43	78.07 ± 0.72	76.8 ± 0.49	77.07 ± 0.48
ШМК	46.13 ± 0.17	46.15 ± 0.25	46.17 ± 0.19	45.74 ± 0.19
ЧДК	0.18	0.07	0.087	0

Примечание. *n* – число промеренных черепов, МД – максимальная длина, ДЛО – орбитальная длина лицевого отдела, ШМК – ширина мозговой капсулы, ЧДК – частота встречаемости дополнительных косточек.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы музейные коллекции (Зоологического музея МГУ, Москва, серия “S”; Зоологического института РАН, Санкт-Петербург) черепов кабарги из популяции бассейна р. Манна Восточного Саяна. Всего обработано 105 черепов разнополых особей, возраст которых превышал 1 год. Возраст определяли по стадии развития зубной системы (Приходько, 2004). К выборке, характеризующей депрессивную фазу численности популяции, отнесены черепа животных, добытых с 1885 по 1894 г. (сборы М.Е. Киборта, 53 экз.). Вторая выборка черепов (сборы А.Н. Щербакова и других исследователей, 52 экз.) отнесена к середине фазы роста численности той же географической популяции, а период сбора образцов 1950–1953 гг. При анализе выборок в табл. 1 используются датировки 1893 и 1950 гг. Временной период между выборками одного популяционного цикла составляет 50 лет, что соответствует времени 10 поколений кабарги.

Три абсолютных измерения и один неметрический признак черепа использовали в качестве переменных для статистических исследований. При анализе морфологической изменчивости использовали общепринятые наиболее важные признаки черепа кабарги: максимальную длину (МД) – от наиболее выступающих назад точек на затылочных мышечках до краевого конца верхнечелюстных костей; орбитальную длину лицевого отдела (ДЛО) – от переднего края глазницы до краевого конца верхнечелюстной кости; ширину мозговой капсулы (ШМК) – между внешними боковыми краями мозговой капсулы; частоту встречаемости дополнительных косточек (ЧДК), расположенных на границах срастания лобных и теменной костей (рис. 1). Фенотипический (фен) черепной признак характеризуется наличием на крыше мозговой капсулы двух дополнительных косточек, одной косточки и отсутствием косточек.

Мы анализируем лишь частоту их встречаемости в выборках. Промеры проводили с точностью до 0.1 мм.

Для метрических признаков рассчитывали средние значения и оценивали достоверность различий по *t*-критерию. Результаты половых различий в исследуемых выборках черепов кабарги приведены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость краниометрических признаков. По средним значениям длины черепа самки превосходят самцов в выборках 50-летнего популяционного цикла. Наблюдаемая закономерность особенно проявляется между самцами и самками в фазе депрессии численности. От фазы спада к фазе подъема численности прослеживается незначительное увеличение максимальной длины черепа самцов. По мере нарастания численности размеры черепа самок существенно уменьшаются. Одновременно у самок наблюдается также направленное к фазе роста уменьшение средних размеров мозговой капсулы. Вместе с тем статистический анализ средних значений черепа не выявил достоверных различий между однополыми особями из разных фаз цикла.

Особенности краниометрической изменчивости в разных фазах численности свидетельствуют о специфичности популяционного цикла кабарги, длившегося с конца XIX до конца XX в. Наличие противоположно направленного изменения размеров черепа у полов в зависимости от численности согласуется с данными автора, полученными в полевых условиях по избирательной добыче человеком животных среди половозрелых групп (Приходько, 2018). Обычно снижению численности вида предшествует изъятие из популяции взрослых самцов и частично молодых самок с пониженной реакцией на опасность, что приводит

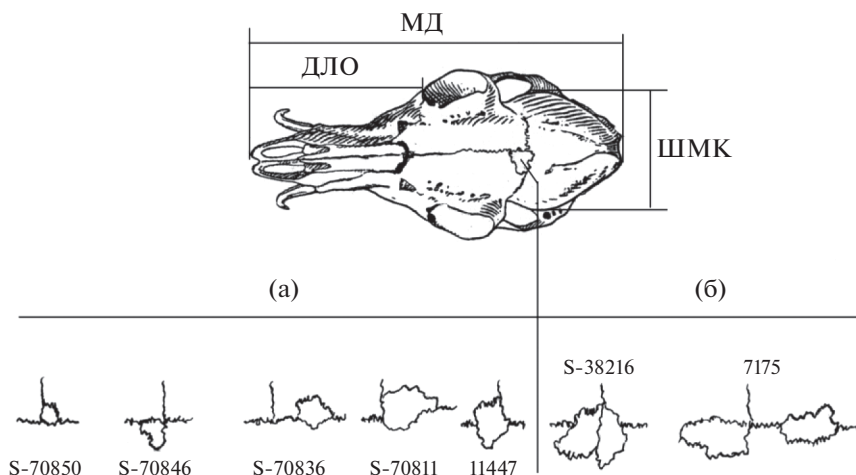


Рис. 1. Основные промеры и полиморфность неметрического признака черепа кабарги. МД – максимальная длина, ДЛО – орбитальная длина лицевого отдела, ШМК – ширина мозговой капсулы. Цифрами обозначены музейные номера черепов – с одной (а) и с двумя (б) косточками.

к нарушению соотношения полов в пользу старых самок, раннему участию молодых самцов в размножении и, возможно, проявлению инбредной депрессии на протяжении всей фазы спада. В фазе подъема численности по мере восстановления пространственно-этологической структуры популяции в размножение вступают в основном средневозрастные особи, что обеспечивает нивелировку размеров черепов у разнополых особей. Выявленный же половой диморфизм в размерах черепов объясняется развитием у самцов длинных клыков; их рост оказывает влияние на укорочение межчелюстных и верхнечелюстных костей в онтогенезе.

Изменчивость неметрического признака. Неметрические признаки часто сопряжены с общей морфологической изменчивостью, зависящей от колебаний численности и связанной с ней плотностью населения, как показано на грызунах (Васильев и др., 2004). Наличие на крыше мозговой капсулы кабарги одной или двух косточек рассматривается не как аномалия в строении черепа, а как проявление морфологического разнообразия в условиях флуктуирующей численности.

Анализ частоты встречаемости неметрического признака показал его преобладание в выборках самцов и самок в фазе депрессии численности. Более того, у самцов в фазе спада чаще, чем у самок, проявляется наличие пары косточек. Частота встречаемости черепного фена при низкой численности снижается с 18% у самцов до 7% у самок. Сходное смещение частот фена отмечено также для разнополых особей в фазе подъема численности, причем самки в этот период характеризуются отсутствием неметрического черепного признака.

Практически равные частоты проявления этого признака обнаруживаются у самок в период депрессии и у самцов в фазе подъема численности. Отмеченное смещение фена в разных фазах популяционного цикла кабарги свидетельствует о его неустойчивом состоянии, обусловленном, по-видимому, уровнем генетических различий среди животных при существенных колебаниях численности.

Выделенный полиморфный признак проявляется у животных разного возраста, имеющих как широкую, так и узкую мозговую капсулу. Следовательно, черепной фен может иметь несколько пороговых состояний (две дополнительные косточки > 0), которые соответствуют убывающим нормам генетического разнообразия популяции по мере роста численности населения. Можно предположить, что популяции с нарушенной человеком структурой стремятся перейти от полиморфности морфологических структур (признаков) к устойчивой фенотипической мономорфности. Развитие нескольких косточек на своде черепа обуславливает все фенотипические варианты, проявляющиеся при локальной депопуляции на основе одной и той же нормы реакции при разной плотности населения. Таким образом, фаза депопуляции – поставщик обширного разнообразия морфологических признаков кабарги для естественного отбора в ходе микроэволюции вида.

Ранее на большой выборке черепов (349 экз.) кабарги было показано возрастание проявления рассматриваемого фена у животных в направлении от центра видообразования (Внутренняя Монголия) к северной части ареала вида (Приходько, 2017; Prikhod'ko, 2017). Выявленная наи-

большая внутривидовая изменчивость фенотипа черепа приурочена к центру современного ареала (Забайкалье, Саяны), где в прошлом происходили значительные изъятия ресурсов животных этого вида человеком. По этой причине наблюдались периодические флуктуации как локальной численности, так и экологической плотности населения в природных популяциях.

Таким образом, географическое положение популяции и циклы ее численности влияют на проявление фенотипичных признаков черепа кабарги, которые могут быть специфичными для каждого цикла. Вероятность реализации той или иной морфогенетической схемы определяется естественным отбором и действиями генов, контролирующими морфологические модификации. Естественный отбор, как свидетельствуют наши данные, повышает частоту встречаемости аллелей “дополнительные косточки черепа” (ДКЧ) у кабарги от 7 до 18% в зависимости от пола за относительно короткий временной период (50 лет). Генетические варианты аллелей ДКЧ постепенно утрачиваются в фазе подъема, а на пике численности животные могут передавать исходные гены фенотипической мономорфности без ДКЧ следующим поколениям. В этой связи можно предположить, что процесс формирования и утраты черепных фенотипов — периодическое явление в природных флуктуирующих популяциях кабарги.

Выявленные неметрические черепные фены — ключевые в комплексе признаков фенотипической изменчивости в фазах популяционного цикла — могут быть морфологическими критериями для мониторинга состояния природных популяций редких и находящихся под угрозой исчезновения подвидов кабарги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Епифанцева Л.Ю., Поздняков А.А., Дунал Т.А., Абрамов С.А. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд., испр. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 232 с.
- Данилкин А.А. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: КМК, 2009. 310 с.
- Ломанов И.К. Закономерности динамики численности и размещения населения лося в Европейской части России. М.: Изд-во ЦНИЛ Охотдепартамента МСХиП РФ, 1995. 60 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Приходько В.И. Закономерности роста и развития кабарги, *Moschus moschiferus* (Artiodactyla) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 2. С. 252–260.
- Приходько В.И. Разведение кабарги. Научно-практические рекомендации. М.: КМК, 2008. 142 с.
- Приходько В.И. Изменчивость неметрических признаков черепа кабарги *Moschus moschiferus* L. (Moschidae, Cetartiodactyla) // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 2. С. 142–148.
- Приходько В.И. Динамика численности кабарги (*Moschus moschiferus* L.) в России // Вестн. охотоведения. 2018. Т. 15. № 1. С. 26–32.
- Проняев А.В., Аксенов С.В. Фенотипическая изменчивость изолированной популяции сайгака в ходе изменения численности // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1988. С. 143–151.
- Туркин Н.В., Сатунин К.А. Звери России. М.: Изд-во Н.В. Туркина, 1902. 506 с.
- Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы // Успехи соврем. териологии. М.: Наука, 1977. С. 279–290.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
- Шилов И.А. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у мелких млекопитающих. М.: Наука, 1991. С. 151–172.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 1997. 512 с.
- Щербаков А.Н. Кабарга и ее мускус // Уч. зап. Хабаров. пед. ин-та, 1959. Т. 4. С. 79–87.
- Krebs C.J. Cyclic variation in skull-body regression of lemmings // Can. J. Zool. 1964. V. 42. P. 631–643.
- Krebs C.J. A review of the Chitty hypothesis of population regulation // Can. J. Zool. 1978. V. 56. P. 2463–2480.
- Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267–399.
- Lidicker W.Z., Ostfeld R.S. Extralarge body size in California voles: causes and fitness consequences // Oikos. 1991. V. 61. № 1. P. 108–121.
- Mihok S., Fuller W. Morphometric variation in *Clethrionomys gapperi*; are all voles created equal // Can. J. Zool. 1981. V. 59. P. 2275–2283.
- Prikhod'ko V.I. Variability of nonmetric traits of musk deer *Moschus moschiferus* L. (Moschidae, Cetartiodactyla) cranium // Biol. Bull. 2017. V. 44. № 2. P. 172–178.
- Wolff J.O. Does the “Chitty effect” occur in *Peromyscus*? // J. Mammal. 1993. V. 74. № 4. P. 846–851.

Variation in Features of the Cranium of the Musk Deer *Moschus moschiferus* L. in Different Phases of Population Cycle

V. I. Prikhod'ko[#]

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia

[#]*e-mail: pvi-1949@mail.ru*

Variation in four (three craniometrical and one non-metric – supplemental boneletes) characters was investigated in 105 craniums of musk deer in different phases (a depression and growth) of the population cycle from Vostochny Sayan mountains. Duration of a cycle makes 50 years that corresponds to 10 generations of animals. Results obtained show the multidirectional relation of skull sizes (craniometric variation) with population number phases in animals of different sexes. Variability of not-metric sign of a skull is characterized by the greatest frequency of manifestation and the maximum quantity of additional boneletes on a depression phase in animals of both sexes, gradual decrease of their quantity on a growth phase, then full loss of supplemental boneletes in process of increase of number of population. The revealed phenes of skull are character in cranial variation and may be used as criteria for monitoring of natural populations of rare and disappearing subspecies of the musk deer.