

УДК 599.325: 591.4 (477)

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЗАЙЦА- РУСАКА (*LEPUS EUROPEUS*) НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

Л. С. Шевченко¹, В. Н. Песков²

¹Национальний научно-природведческий музей НАН Украины.

ул. Б. Хмельницького, 15, Киев, 01030 Украина

²Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

ул. Б. Хмельницького, 15, Киев, 01601 Украина

Географическая изменчивость и морфологическая дифференциация зайца-русака на территории Украины. Шевченко Л. С., Песков В. Н. — Изучена географическая изменчивость и морфологическая дифференциация зайца-русака на территории Украины. Установлены факты клинальной изменчивости в проявлении полового диморфизма, в изменении общих размеров тела, черепа и окраски меха. Обсуждаются вопросы географической изменчивости пропорций черепа и внутривидовой систематики *Lepus europaeus*.

Ключевые слова: заяц-русак, пропорции черепа, географическая изменчивость, морфологическая дифференциация, цветовые морфы.

The Geographical Variability and Morphological Differentiation of the European Hare on the Territory of Ukraine. Shevchenko L. S., Peskov V. N. — The geographical variability and morphological differentiation of the European brown hare on territory of Ukraine is investigated. The facts of the cline variability in manifestation of the sexual dimorphism, in a modification of common sizes of a skew field, skull and colouring of fur are established. The question of a geographical variability of proportions of a skull and intraspecies systematization *Lepus europaeus* are discussed.

Key words: European hare, proportion of a skull, geographical variability, morphological differentiation, colour morphs.

Введение

Географическая изменчивость вида является неизбежным следствием разнообразия условий среды его обитания и как явление отражает приспособительный характер эволюционного процесса (Майр, 1974). Адаптация вида к местным условиям внешней среды под действием естественного отбора приводит к генетической и фенетической дифференциации его географических популяций (Шмальгаузен, 1983). Поэтому виды с широким ареалом, населяющие различные природные зоны, чаще всего характеризуются высоким уровнем внутривидовой изменчивости и морфологической дифференциации, особенно выраженной у особей из географически удаленных друг от друга популяций. Среди крупных млекопитающих Восточной Европы к числу таких видов относится заяц-русак (*Lepus europaeus* Pallas (1778)), широко распространенный и достаточно многочисленный во всех природно-географических зонах ареала, в том числе и на Украине.

У русака описано более 20 подвидов, из них в пределах исследуемого региона — три: *L. e. hybridus* Pallas, 1811; *L. e. tesquorum* Ognev, 1923; *L. e. transylvanicus* Matschie, 1901. Отмечая особенности того или иного подвида, все авторы ссылаются исключительно на первоописания, в которых в качестве диагностических признаков в основном указываются размеры тела и окраска меха животных (Огнев, 1940; Громов, Ембаева, 1995 и др.). Эти же критерии были использованы и большинством зоологов при описании внутривидовой систематики зайца-русака на территории Украины (Мигулин, 1938; Огнев, 1940; Корнеев, 1960). Между тем хорошо известно, что и окраска меха, и размеры тела животных имеют высокий уровень индивидуальной изменчивости и поэтому не могут использоваться в качестве основных, а часто и единственных признаков при изучении внутривидовой изменчивости и систематики млекопитающих. Удовлетворительное решение этих вопросов можно получить только на основе детального анализа изменчивости всего комплекса морфологических признаков, проведенного с использованием современных подходов и методов (Шевченко, Борисов, 1988, 1990). Исходя из всего вышесказанного, изучение географической изменчивости и морфологической дифференциации зайца-русака на территории Украины, на наш взгляд, вполне своевременно и актуально.

Материал и методы

В основу настоящего исследования положены данные, полученные в результате обработки коллекций черепов и шкурок зайца-русака из фондохранилищ зоологических музеев Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и Киевского национального университета имени Тараса Шевченко, а также в результате полевых исследований предыдущих лет (1966–1988). Объем и характеристика изученного материала представлены в табл. 1. В общей сложности обработано 336 черепов и проанализировано 106 шкур русака.

Каждый череп измеряли с использованием штангенциркуля с точностью до 0,1 мм по следующим краниальным признакам: 1) общая и 2) кондилобазальная длина черепа; 3) длина верхней диастемы; 4) длина и 5) ширина небной кости; 6) скуловая и 7) заглазничная ширина черепа; 8) ширина мозговой капсулы; 9) затылочная ширина черепа; 10) ширина в области слуховых капсул; 11) длина носовых костей; 12) длина второго верхнего предкоренного (P^2) и 13) третьего верхнего коренного (M^3) зубов; 14) длина нижней челюсти; 15) высота нижней челюсти в области M_3 ; 16) длина нижней диастемы; 17) косая ширина углового отростка; 18) длина нижнего зубного ряда; 19) длина и 20) ширина третьего нижнего предкоренного зуба (P_3); 21) основная длина черепа.

Известно, что размеры большинства признаков черепа находятся в линейной зависимости от его общих размеров. Поэтому, если необходимо анализировать не только линейные размеры, но и пропорции черепа, достаточно привести общие размеры всей совокупности изучаемых черепов к единому (стандартному) значению. Тогда на фоне одинаковых общих размеров черепов будут отчетливо видны различия животных по их пропорциям.

В качестве такого стандартного значения логично брать среднюю арифметическую величину краниального промера, характеризующего общие размеры черепа. Затем, следует рассчитать поправочный коэффициент (k_i) по формуле:

$$k_i = \frac{L_{st}}{L_i},$$

где: L_{st} и L_i — стандартное и i -е — значение длины черепа; k_i — поправочный коэффициент, на величину которого необходимо домножить первичные значения всех анализируемых признаков i -го черепа, чтобы не изменить исходные отношения между признаками. После такого преобразования мы получаем значения краниальных признаков, приведенные («подтянутые») к некоторому стандартному (чаще среднему) значению общего размера черепа. Их можно рассматривать как относительные значения. Важно, что при этом мы не выходим за пределы исходной размерности признаков (подробнее см. Песков, 1993).

Под пропорциями любого целостного объекта обычно понимают соразмерность различных его частей и элементов. Следовательно, для изучения пропорций и пропорциональности развития черепа все его промеры (признаки) лучше привести к единому масштабу. С этой целью мы использовали метод категориальных вычислений, предложенный М. Г. Абдушелишвили (1979). Кратко суть метода состоит в следующем. Десять выборок самцов и самок русака, представленные средними значениями 20 относительных краниальных признаков, были объединены в одну общую выборку, для которой по всем признакам рассчитывали среднее арифметическое (M) и среднее квадратическое отклонение (σ). Используя эти показатели, каждый вариационный ряд разбивали на пять равных отрезков по следующей схеме: значения признака до $M - 0,84 \sigma$ относили к минимальным и присваивали 1-й ранг (1 P); от $M - 0,25 \sigma$ до $M + 0,25 \sigma$ — к средним (3 P); от $M + 0,84 \sigma$ — к максимальным (5 P) и т. д.

Географическая изменчивость и морфологическая дифференциация зайца-русака изучались с использованием дискриминантного и кластерного анализов как по абсолютным, так и по относительным значениям краниальных признаков. Различия по массе тела, четырем экстерьерным признакам, общим размерам и пропорциям черепа оценивали по величине t -критерия Стьюдента (Лакин, 1980). Все вычисления проведены с использованием статистического пакета “STATISTICA”, версия 5,5 (StatSoft, Inc., 2001, США).

Таблица 1. Выборки, взятые для биометрического анализа; m = самец, f = самка

Table 1. Populations sampled for biometrical analysis; m = males, f = females

Выборка	Количество обработанных экземпляров, n		
	Экстерьер	Череп	Шкурки
Полесье	31 f, 33 m	53 f, 54 m	38*
Лесостепь	70 f, 79 m	42 f, 70 m	34
Степь	241 f, 233 m	31 f, 49 m	21
Карпаты	3 f, 1 m	10 f, 16 m	4
Крым (+ Молдова)	4 f, 4 m	6 f, 5 m	9

* Половой диморфизм по окраске отсутствует.

Результаты

Результаты первичной статистической обработки полученных данных представлены в табл. 2–3. Они послужили основой для изучения полового диморфизма и географической изменчивости размеров тела и черепных признаков зайца-русака на территории Украины.

Общие морфометрические признаки анализировались с целью изучения полового диморфизма (табл. 4) и географической изменчивости (табл. 5). К сожалению, из-за недостатка материала пришлось ограничиться сравнением выборок только из трех природных зон Украины.

Половой диморфизм по массе тела, общей длине черепа и четырем признакам экстерьера практически не выражен в степной популяции зайца-русака, поскольку различия между самками и самцами по пяти признакам не достигают здесь статистически достоверного уровня, а по длине тела и вовсе отсутствуют. В Полесье самки значительно крупнее самцов ($L_f = 61,7 \text{ см} > L_m 58,9 \text{ см}$; $t = 3,46$ при $P < 0,01$), по остальным признакам различия либо отсутствуют совсем (длина стопы, $t = 0$), либо статистически недостоверны. В лесостепной выборке статистически достоверные различия между полами отмечены по трем признакам (табл. 4). Здесь самки имеют большую массу тела, но в то же время более короткохвосты и короткоухи (табл. 2).

Таким образом, проявление полового диморфизма по общим морфометрическим признакам у русаков из равнинной части Украины имеет четко выраженные географические особенности как по величине различий между полами, так и по характеру их проявления (набору признаков и направленности различий, что обозначается знаком «+» или «-» перед значением t-критерия Стьюдента).

Таблица 2. Варьирование массы тела и экстерьерных признаков в пяти популяциях зайца-русака с территории Украины

Table 2. Variation of the weight of the body and exterior features in five populations of the European hare on territory of Ukraine

Признак	Пол	M ± m (min–max)				
		Полесье 31 ♀; 33 ♂	Лесостепь 70 ♀; 79 ♂	Степь 241 ♀; 233 ♂	Карпаты 3 ♀; 1 ♂	Крым 4 ♀; 4 ♂
Масса тела, кг	♀	4,2 ± 0,23 (2,6–5,5)	4,5 ± 0,22 (2,1–6,5)	4,2 ± 0,13 (2,2–6,0)	–	3,5 (3,5–3,6)
	♂	3,8 ± 0,21 (2,3–5,0)	4,2 ± 0,11 (2,2–5,8)	3,9 ± 0,08 (2,0–4,9)	–	3,5 (3,3–3,7)
Длина тела, см	♀	61,7 ± 1,64 (53,5–75,0)	57,9 ± 1,20 (45,4–70,0)	55,6 ± 0,81 (47,0–67,0)	56,5; 60,5; 62,5	53,5 (49,0–57,0)
	♂	58,9 ± 1,71 (49,0–72,5)	59,3 ± 0,95 (48,0–70,0)	55,6 ± 0,69 (44,5–67,5)	59,0	52,4 (51,0–55,0)
Длина хвоста, см	♀	10,0 ± 0,29 (8,0–11,0)	9,3 ± 0,24 (7,0–11,0)	9,7 ± 0,24 (6,0–15,5)	9,0; 10,3; 12,5	8,6 (6,0–10,0)
	♂	10,1 ± 0,28 (7,0–11,5)	9,3 ± 0,22 (6,0–11,5)	9,3 ± 0,21 (5,5–13,5)	10,0	8,4 (7,5–10,0)
Длина стопы, см	♀	15,7 ± 0,20 (14,5–17,0)	15,2 ± 0,43 (10,0–18,5)	14,8 ± 0,17 (11,7–17,2)	13,5; 17,0; 16,5	14,5 (13,5–15,0)
	♂	15,7 ± 0,19 (14,5–17,0)	15,4 ± 0,19 (11,0–17,0)	15,1 ± 0,14 (11,5–18,0)	15,5	14,6 (14,0–15,0)
Длина уха, см	♀	10,6 ± 0,20 (9,5–12,0)	10,1 ± 0,28 (6,3–11,5)	10,3 ± 0,20 (6,9–14,0)	10,5; 12,5; 11,2	9,9 (9,5–10,0)
	♂	11,0 ± 0,31 (9,3–14,5)	10,8 ± 0,23 (8,7–15,7)	10,4 ± 0,15 (7,0–14,5)	11,0	10,0 (9,5–10,3)
Общая длина черепа, мм	♀	102,0 ± 0,51 (91,0–108,0)	101,4 ± 0,42 (96,5–108,5)	97,4 ± 0,77 (84,0–103,5)	98,2 ± 1,52 (92,0–108,0)	97,1 ± 1,21 (93,0–101,0)
	♂	100,6 ± 0,66 (81,0–108,5)	101,4 ± 0,40 (94,0–109,0)	97,1 ± 0,64 (82,0–102,0)	98,5 ± 1,34 (84,5–107,0)	95,9 ± 1,65 (92,0–100,0)

Таблица 3. Средние значения (М) и ранги (Р) относительных значений краниальных признаков зайца-русака

Table 3. Medial values (M) and ranks (R) of relative values of cranial characters of the European hare

№ при- зна- ка	Полесье				Лесостепь				Степь				Карпаты				Крым			
	Самки (n=53)		Самцы (n=54)		Самки (n=42)		Самцы (n=70)		Самки (n=31)		Самцы (n=49)		Самки (n=10)		Самцы (16)		Самки (n=6)		Самцы (n=5)	
	М	Р	М	Р	М	Р	М	Р	М	Р	М	Р	М	Р	М	Р	М	Р	М	Р
1	99,00		99,00		99,00		99,00		99,00		99,00		99,00		99,00		99,00		99,00	
3*	30,51	4	30,17	2	30,16	2	30,45	4	30,17	2	30,16	2	29,69	1	30,30	3	30,32	3	31,18	5
4	6,38	3	6,53	5	6,26	2	6,14	1	6,42	4	6,53	5	6,20	1	6,31	2	6,45	4	6,56	5
5	10,31	4	10,52	5	10,27	3	10,29	4	10,16	2	10,05	1	10,31	4	10,42	5	10,16	2	10,01	1
6	46,46	3	46,68	4	46,60	3	46,65	3	46,37	3	47,19	5	46,02	1	47,25	5	46,63	3	45,25	1
7	13,55	1**	13,82	2	13,81	2	13,85	2	13,82	2	14,21	4	14,32	5	14,08	3	14,52	5	14,30	5
8	32,99	1	33,27	3	33,24	2	33,40	3	33,62	5	33,86	5	32,84	1	33,67	5	33,13	2	33,33	3
11	44,50	3	43,81	2	44,74	4	44,75	4	45,16	4	45,31	5	43,20	1	43,34	1	45,95	5	43,85	2
12	3,77	2	3,97	4	3,98	4	3,83	3	3,76	2	3,67	1	3,98	4	3,68	1	4,16	5	3,82	2
13	1,76	5	1,73	4	1,73	4	1,65	3	1,74	4	1,76	5	1,44	1	1,59	2	1,73	4	1,30	1
14	70,92	5	70,44	3	70,11	2	70,67	4	70,48	3	70,69	4	70,30	3	69,78	1	70,92	5	69,54	1
15	10,78	3	10,94	4	10,86	3	10,96	4	11,16	5	11,40	5	10,47	1	10,21	1	10,78	3	10,94	4
16	23,47	5	23,01	3	22,89	2	23,22	4	23,04	3	22,84	2	22,83	2	22,70	1	22,85	2	23,53	5
18	19,00	4	18,82	3	19,09	4	19,13	4	19,14	4	18,71	3	18,05	1	17,97	1	19,54	5	18,37	2
19	5,66	4	5,46	2	5,72	4	5,63	4	5,40	2	5,18	1	5,54	3	5,43	2	5,94	5	5,68	4
20	3,59	4	3,58	4	3,66	4	3,51	3	3,72	5	3,44	2	3,33	2	3,26	1	3,82	5	3,10	1

* Номера признаков соответствуют таковым в разделе «Материал и методы»;

** Полу жирным шрифтом выделены ранги, характеризующие минимальные (1) и максимальные (5) значения соответствующих признаков.

Таблица 4. Сравнение самок и самцов *L. europaeus* по средним значениям морфометрических признаков с использованием t-критерия СтьюдентаTable 4. Comparison of *L. europaeus* females and males on average values of morphometrical features with use of Student t-criteria

Признак	Полесье (f > m)*	Лесостепь (f > m)	Степь (f > m)
Масса тела	1,28	2,30	1,97
Длина тела	3,46**	-0,48	0,00
Длина хвоста	-0,25	-2,17	1,25
Длина стопы	0,00	-1,06	-1,36
Длина уха	-1,08	-2,15	-0,40
Общая длина черепа	1,68	1,02	0,30

* Здесь и далее стрелкой (>) указано направление сравнений.

** Полу жирным шрифтом выделены статистически достоверные различия.

Географическая изменчивость русаков в наименьшей степени проявляется при сравнении полесской и лесостепной выборок (табл. 5). Самки Полесья значительно крупнее самок Лесостепи ($L = 61,7 \text{ см} > L = 57,9 \text{ см}$; $t = 4,53$ при $P < 0,01$), полесские самцы имеют большую длину хвоста по сравнению с самцами Лесостепи ($t = 2,25$ при $P < 0,05$). Аналогичные различия обнаружены при сравнении полесской и степной выборок (см. табл. 5). Кроме этого, самки и самцы полесской зоны характеризуются большими размерами стопы и черепа по сравнению со степными русаками. Лесостепные зайцы также крупнее и массивнее степных, однако эти различия статистически достоверны только для самцов. Как самцы, так и самки Лесостепи имеют более крупный череп по сравнению со степными, причем, в обоих случаях различия статистически высоко достоверны ($P < 0,001$).

Таблица 5. Сравнение трех выборок *L. europaeus* по средним значениям морфометрических признаков с использованием t-критерия Стьюдента

Table 5. Comparison of three samples of *L. europaeus* on average values of morphometrical features with use of Student t-criteria

Признак	Пол	Полесье > Лесостепь	Полесье > Степь	Лесостепь > Степь
Масса тела	f	0,94	0,00	1,17
	m	-1,69	-0,44	2,21
Длина тела	f	4,53	6,29	1,59
	m	-0,20	1,79	3,15
Длина хвоста	f	1,86	0,80	-1,18
	m	2,25	2,29	0,00
Длина стопы	f	1,05	3,43	0,87
	m	1,12	2,54	1,27
Длина уха	f	1,45	1,06	-0,58
	m	0,52	1,74	1,46
Общая длина черепа	f	0,91	4,98	4,56
	m	-1,04	3,81	5,70

Таблица 6. Величина дистанций Евклида (ED), рассчитанных по относительным значениям морфометрических признаков различных популяций *L. europaeus*

Table 6. Values of the Euclidean Distances (ED), estimated from the relative values of morphometric characters in different populations of *L. europaeus*

Выборки	Самцы				
	Полесье	Лесостепь	Степь	Карпаты	Крым
Полесье	1,35*	1,45	2,35	1,74	2,39
Лесостепь	1,26	0,82	1,70	2,63	2,62
Самки	1,44	1,08	1,44	3,04	3,49
Карпаты	2,48	2,42	2,94	1,84	2,78
Крым	2,41	2,27	2,25	3,97	3,65

* Полу жирным шрифтом выделены значения DE, отражающие половой диморфизм.

В целом можно отметить, что самые крупные животные обитают на территории Полесья и Лесостепи, самые мелкие в степной зоне и в Крыму. Карпатские зайцы по большинству признаков занимают промежуточное положение (см. также Корнеев, 1960). Наибольшую длину стопы у зайцев лесной зоны можно рассматривать как адаптацию к обитанию в условиях снежных зим.

Краниометрия. Согласно результатам дискриминантного анализа, первые три фактора охватывают 94,5% общей дисперсии 21 краниального признака, что говорит о высоком уровне их сопряженной изменчивости в совокупной выборке зайца-русака с территории Украины. Характер распределения зайцев в пространстве значений 1-й и 2-й канонических осей (рис. 1) свидетельствует о том, что индивидуальная изменчивость практически полностью перекрывает межпопуляционную. Аналогичные результаты получены отдельно для самцов и самок. На первый взгляд, создается впечатление о высокой степени мономорфности зайца-русака на территории Украины, однако из результатов сравнения как по обобщенным показателям (табл. 6), так и по средним приведенным (относительным) значениям краниальных признаков видно, что это далеко не так (см. рис. 2, табл. 7).

Половой диморфизм по пропорциям черепа в наименьшей степени выражен в лесостепной популяции русака (ED = 0,82), а в наибольшей — в Крыму (ED = 3,65). В остальных трех выборках различия между самцами и сам-

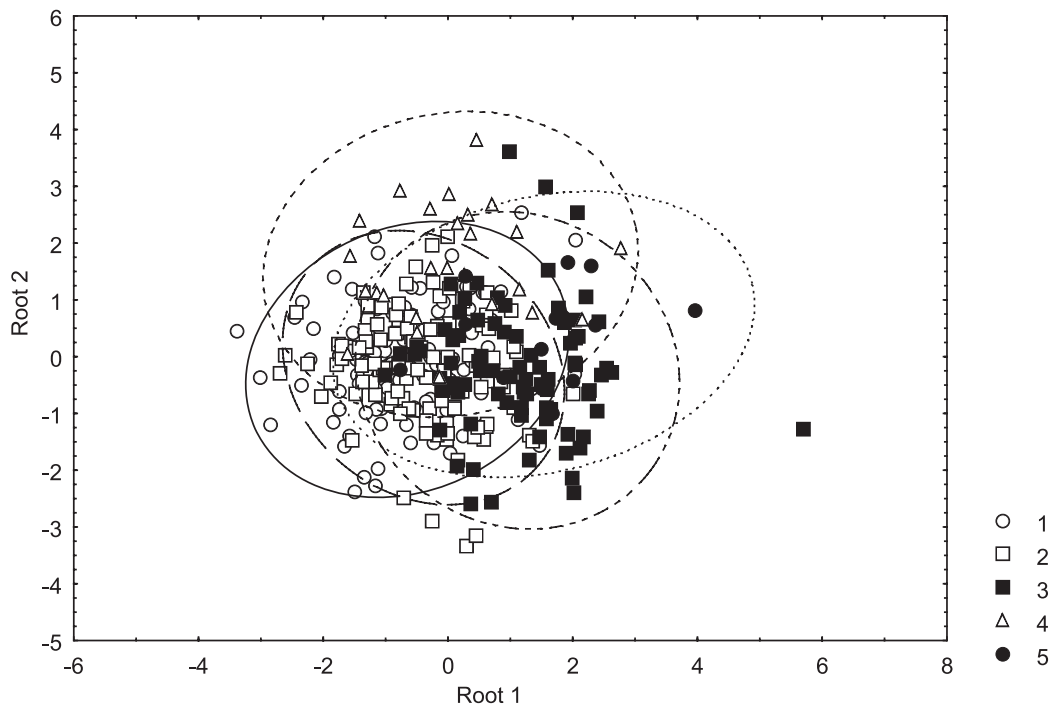


Рис. 1. Распределение зайцев-русаков в пространстве первой и второй канонических осей, рассчитанных по абсолютным значениям 21-го краниального признака (1 — Полесье, 2 — Лесостепь, 3 — Степь, 4 — Карпаты, 5 — Крым)

Fig. 1. European brown's hare distribution in space of significances of the first and second canonical roots designed on the absolute values of the 21-st cranial characters (1 — Marshywoodlands; 2 — Forest — steppe; 3 — Steppe; 4 — Carpathians; 5 — Crimea)

ками имеют почти одинаковый средний уровень (табл. 6). По средним значениям относительных краниальных признаков половые различия отсутствуют в полесесской и лесостепной популяциях вида. В Карпатах при одинаковой общей длине черепа самцы зайца-русака более широкоскулы по сравнению с самками ($t = 2,6$; $P < 0,05$). Самцы степного региона не только более широкоскулы ($t = 2,3$; $P < 0,05$), чем самки, но, кроме этого, имеют меньшую длину нижнего зубного ряда ($t = 2,1$; $P < 0,05$) и ширину P_3 ($t = 2,6$; $P < 0,05$). В Крыму половой диморфизм выражен по пяти признакам. Здесь самки относительно более широкоскулы, чем самцы ($t = 2,0$; $P < 0,05$), у них более длинные носовые кости ($t = 2,5$; $P < 0,05$), длиннее M^3 ($t = 2,7$; $P < 0,05$) и шире P_3 ($t = 3,6$; $P < 0,01$), а также значительно больше длина нижнего зубного ряда ($t = 3,9$; $P < 0,01$). В целом как по отдельным краниальным признакам (табл. 3), так и по обобщенным показателям (табл. 6) половые различия в южных (Степь и, особенно, Крым) и карпатской популяциях выражены несколько больше, чем в северных (Полесье и Лесостепь).

Географическая изменчивость зайца-русака изучалась посредством сравнения географических выборок по пропорциям черепа с использованием метрики Евклида (ED), которая рассчитывалась как показатель обобщенных различий сравниваемых выборок по относительным значениям 20 краниальных признаков (табл. 6, рис. 2). Структуру различий и характерные особенности пропорций черепа животных каждой популяции анализировали по средним значениям 15 относительных промеров черепа, величина которых оценивалась в рангах по пятибальной шкале (табл. 3).

Как видно из табл. 6 и рис. 2, зайцы Полесья, Лесостепи и Степи образуют достаточно однородную группу, от которой заметно обособлены крымские и

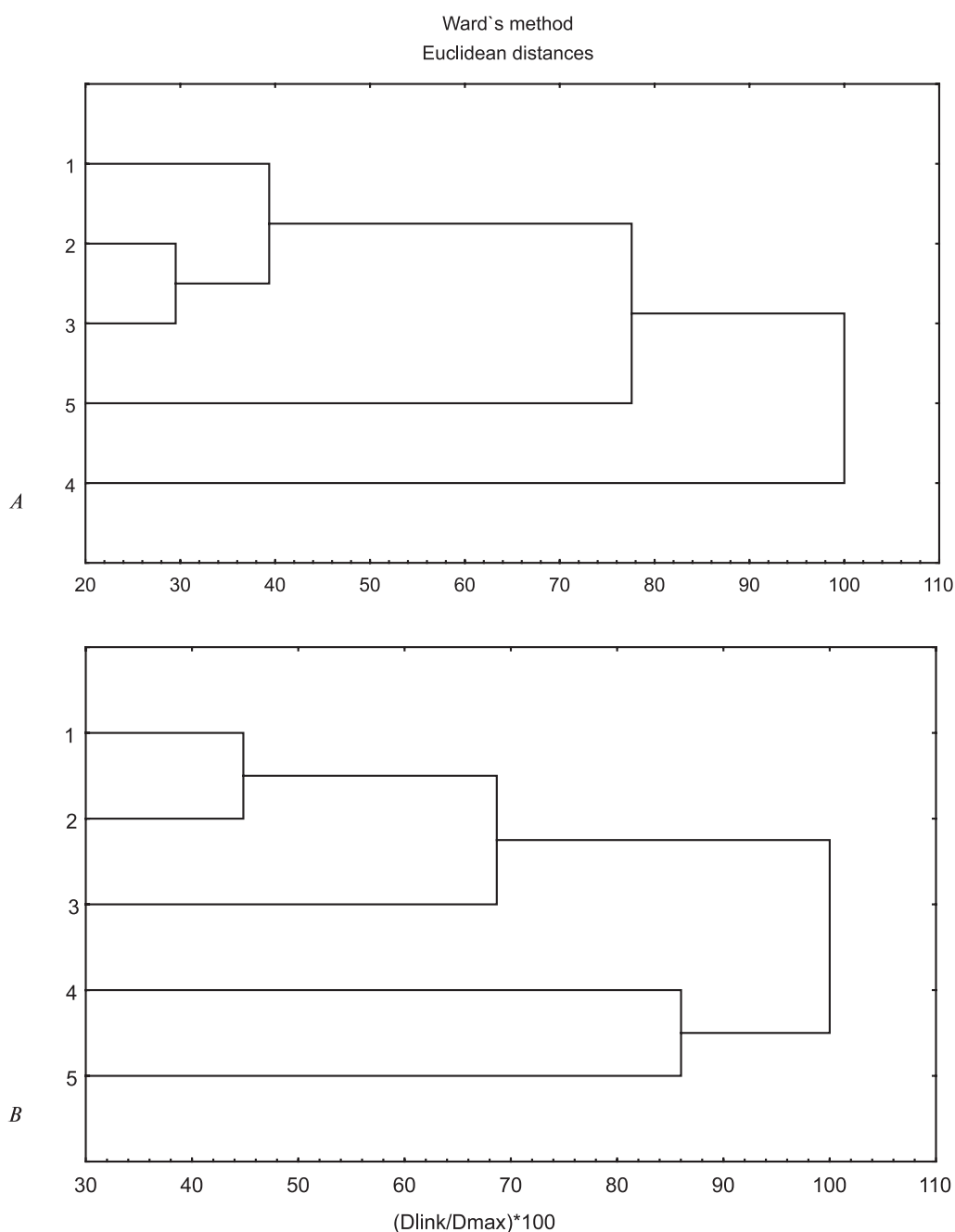


Рис. 2. Дендрограмма сходства самок (А) и самцов (В) *L. europeus* по пропорциям черепа (1 — Полесье, 2 — Лесостепь, 3 — Степь, 4 — Карпаты, 5 — Крым).

Fig. 2. Dendrogram of similarity of females (A) and males (B) of *L. europeus* on skull proportions (1 — Marshywoodlands; 2 — Forest-steppe; 3 — Steppe; 4 — Carpathians; 5 — Crimea).

карпатские русаки. В этой группе особенно близки по пропорциям черепа самки лесостепной и степной выборок ($ED = 1,08$) и несколько особняком от них расположены полесские самки. Характерной особенностью последних является четко выраженная диспропорциональность в развитии черепа (табл. 3). При минимальных относительных размерах заглазничной ширины (1 P) и ширины мозговой капсулы (1 P), максимальной длины достигают М³ (5 P), нижняя

челюсть (5 P) и нижняя диастема (5 P). У степных самок диспропорциональность в развитии черепа выражена несколько меньше, поскольку на фоне максимальных относительных размеров ширины мозговой капсулы (5 P), высоты нижней челюсти в области M_2 (5 P) и ширины P_3 (5 P) отсутствуют признаки с минимальными относительными размерами. Наиболее пропорционально развит череп самок из лесостепной зоны, в его структуре отсутствуют признаки как с максимальными, так и с минимальными относительными размерами.

Самцы полесской, лесостепной и степной популяций отличаются от самок как большей степенью морфологической дифференциации, так и структурой межпопуляционного сходства. Здесь, наоборот, наиболее близки по пропорциям черепа самцы Полесья и Лесостепи ($ED = 1,45$), в то время как степные самцы больше отличаются от лесостепных ($ED = 1,70$) и, особенно, от полесских самцов ($ED = 2,35$). Интересно, что, как и у самок, наиболее пропорционально развит череп самцов лесостепной зоны, у которых лишь длина небной кости имеет минимальное значение (1 P) по сравнению со средними (3 P) и близкими к ним (2 P и 4 P) значениями всех остальных промеров черепа (табл. 3). Самцы полесской популяции выделяются максимальными относительными значениями (5 P) длины и ширины небной кости. По сравнению с ними и с самцами лесостепных русаков череп степных самцов развит более диспропорционально. Диспропорциональность выражается в наличии длинной (5 P), но узкой (ширина — 1 P) небной кости, в максимальных относительных значениях скуловой ширины (5 P), ширины мозговой капсулы (5 P), длины носовых костей (5 P), длины M^3 (5 P) и высоты нижней челюсти в области M_3 (5 P) наряду с минимальными размерами P^2 (1 P) и P_3 (1 P).

Карпатские русаки, как самцы так и самки, более близки по пропорциям черепа к лесным (полесским и лесостепным) русакам ($ED=1,74$ ч $2,63$), чем к степным и крымским ($ED = 2,78$ ч $3,97$). Для черепа самцов и самок карпатского русака характерны относительно короткая (1P и 2 P), но широкая (5 P и 4 P) небная кость, короткие носовые кости (1 P), минимальные значения относительной длины M^3 (1 P и 2 P), нижней челюсти (2 P и 1 P) и нижнего зубного ряда (1 P), а также высоты нижней челюсти (1 P) и ширины P_3 (2 P и 1 P). Кроме этого, для черепа карпатских самок характерны минимальные значения длины верхней диастемы (1 P), скуловой ширины (1 P) и ширины мозговой капсулы (1 P) наряду с максимальным значением заглазничной ширины (5 P). Для черепа карпатских самцов — максимальные значения скуловой ширины (5 P) и ширины мозговой капсулы (5 P) наряду с минимальными длиной нижней челюсти (1 P) и длиной P^2 (1 P). В целом пропорции черепа карпатского русака, особенно самок, несут в себе черты ювенильности и явной диспропорциональности в развитии различных его частей, особенно у самцов.

Русаки Крыма дифференцированы от всех остальных популяций примерно в той же степени, что и карпатские зайцы (табл. 6, рис. 2). При этом, самки крымской популяции по пропорциям черепа в наибольшей степени отличаются от карпатских самок ($ED = 3,97$) и больше похожи на самок степной ($ED = 2,25$) и лесостепной ($ED = 2,27$) природных зон. Самцы, напротив, в наименьшей степени похожи на степных русаков ($ED = 3,49$) и ближе всего стоят к самцам полесской выборки ($ED = 2,39$). Столь кардинальные различия в структуре сходства самцов и самок Крыма объясняются очень высоким уровнем полового диморфизма в этой популяции ($ED = 3,65$). Половые различия у крымских русаков проявляются также в том, что диспропорциональность развития черепа у самцов заметно больше по сравнению с самками (табл. 3). Для черепа самок характерны максимальные (5 P) значения межглазничной ширины, длины носовых костей, нижней челюсти и нижнего зубного ряда, а также длины P^2 ,

длины и ширины P_3 . В черепе самцов Крыма максимальных значений (5 P) достигают длина верхней и нижней диастем, длина небной кости и заглазничная ширина при минимальных (1 P) ширине небной кости и скуловой ширине черепа, а также минимальных длине M^3 и нижней челюсти и ширине P_3 .

В порядке убывания уровня морфологической дифференциации и степени специфичности пропорций черепа пять изученных популяций зайца-русака можно расположить в следующей последовательности — крымская и карпатская, степная, полесская, лесостепная. Следует также отметить, что по относительным значениям затылочной ширины черепа, ширины в области слуховых капсул и кривой ширины углового отростка статистически достоверные различия отсутствуют как у самок, так и у самцов. Поэтому эти три признака, а также кондиллобазальная и основная длина черепа, коррелятивно связанные с общей длиной черепа, не включены в итоговую сравнительную таблицу и в работе не анализируются.

Окраска. В результате изучения серийного шкуркового материала установлено, что окраска волосяного покрова зайцев подвержена не только сезонной, но и значительной индивидуальной и географической изменчивости. Причем, зачастую индивидуальная изменчивость перекрывает географическую. Наибольший полиморфизм в окраске наблюдается у зайцев лесной и лесостепной зон. Подобрать две шкурки, абсолютно одинаковых по окраске и рисунку, практически невозможно. Зайцы степной зоны Украины, Молдовы и Северного Кавказа относительно однородны по окраске. Если проследить всю гамму окраски зимнего меха с севера на юг, то отчетливо просматривается плавный переход от рыже-бурой окраски верхней части тела, бело-серых или светло-серых боков и огузка до сравнительно однотонной рыже-охристой окраски, включая бока и огузок. Нижняя часть туловища у «северных» популяций в большинстве своем чисто белых тонов, у «южных» кремовых или светло-палевых вплоть до рыжих. Географическая изменчивость летнего меха не имеет четких различий в общем фоне окраски. Только у лесных и лесостепных зайцев и в этот период огузок, а иногда и бока, сохраняют серую, но более темную, чем зимой, окраску. Просматривается некоторая изменчивость и в рисунке. В зимнем наряде северных зайцев рыжая или рыже-черная пестрина мелкая, сравнительно однородная, кроющие остевые волосы плотным ровным (опрятным) пластом покрывают мех. У южных форм подпушь относительно короткая и редкая, а ость более длинная и волнистая (слегка волнистая). Черно-рыжая пестрина в рисунке (из-за темно-бурой, почти черной, подпуши) более крупная и выразительная. Сезонный диморфизм окраски у южных форм выражен слабо. Лишь у части зайцев огузок или бедра приобретают зимой серые тона. Процентное соотношение основных цветовых морф в летний и зимний периоды у зайцев лесной, лесостепной, степной и крымской популяций приведено на рис. 3. Эта схема отчетливо демонстрирует клинальную закономерность в географической изменчивости окраски. Волосяной покров с севера на юг не только приобретает более темную окраску, но и грубую структуру (меняется соотношение пуховых и остевых волос). Из-за недостатка материала из карпатского региона, последний на рисунке не представлен. Имевшиеся в нашем распоряжении две летние и две зимние шкурки из Сколевских Бескид по общему фону окраски больше соответствовали лесным зайцам. Причем, по окраске зимние шкурки были очень неоднородны. У одной общий фон окраски серовато-рыжеватый с крупной черной пестриной на спине и светло-серым огузком; на животе чисто-белое поле простирается до грудной области. У другой — общий фон рыжий с охристым оттенком и мелкой черной пестриной, окраска на боках и огузке сливается с окраской спины. На животе белое пятно небольшое и плавно переходит в

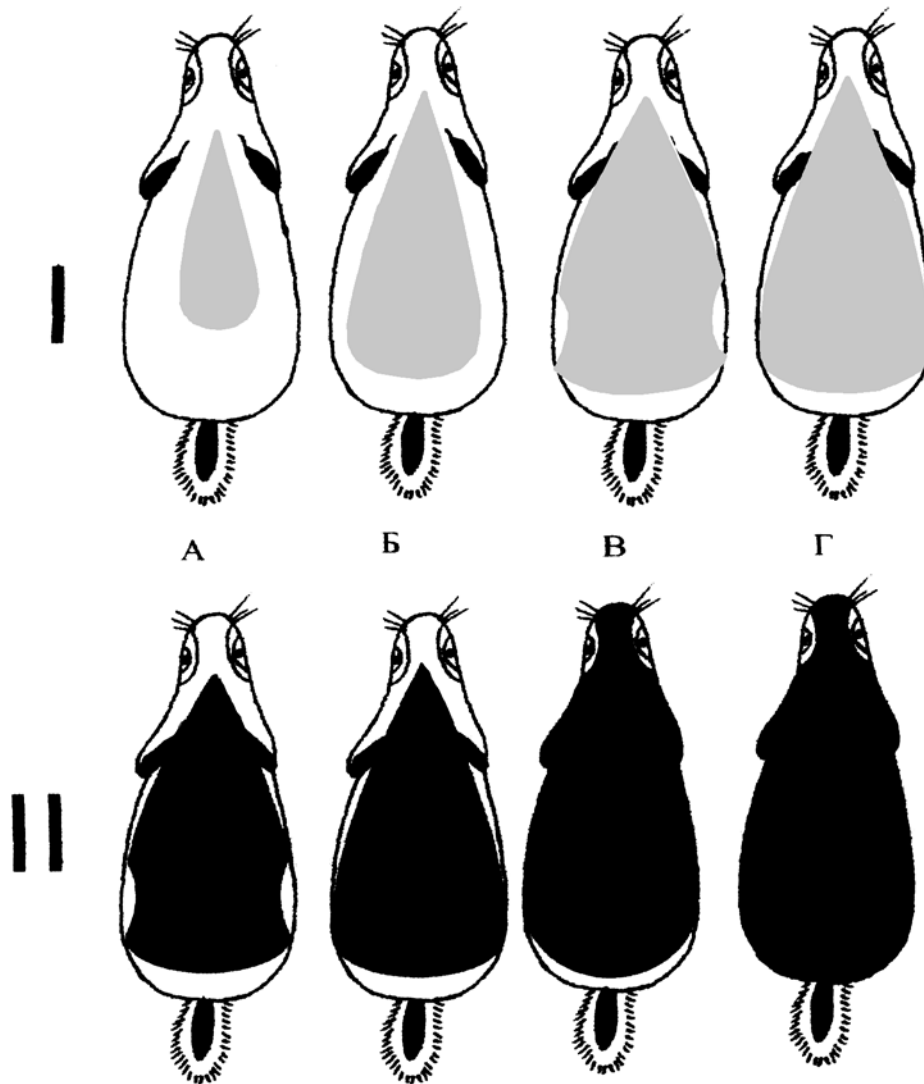


Рис. 3. Варианты окраски зайца-русака.

Fig. 3. Variants of colouration of the European brown.

Распределение вариантов окраски по территории Украины — %
Distribution of variants of colouration on the territory of Ukraine, per cent

		I — Зимний наряд			
Полесье	n = 27	A-66,7	Б-33,3		
Лесостепь	n = 21	A-47,6	Б-28,6	В-23,8	
Степь	n = 13			В-61,5	Г-38,5
Крым	n = 5				Г-100
Карпаты	n = 2	A-50	Б-50		
		II — Летний наряд			
Полесье	n = 11	A-54,5	Б-36,4	В-9,1	
Лесостепь	n = 13	A-23,1	Б-53,8	В-23,1	
Степь	n = 8		Б-75	В-25	
Крым	n = 4				Г-100
Карпаты	n = 2		Б-100		

палево-рыжий цвет. Насколько эти цветовые вариации характерны для карпатских зайцев, сказать пока невозможно. Летние шкурки по своей окраске очень напоминали лесных и лесостепных.

Обсуждение

Первая попытка проанализировать географическую изменчивость зайца-русака на территории Украины, а также уточнить ареалы ранее описанных подвидов (Огнев, 1940) была предпринята А. П. Корнеевым (1960), подтвердившим встречаемость на территории Украины трех подвидов зайца-русака. При этом он внес некоторые уточнения в границы их ареалов. В частности, по его мнению, румынский подвид в пределах Украины встречается не только в Крыму, но и на территории Северного Причерноморья. На западе его ареал доходит до Прикарпатья и Буковины. Зайцев с территории Карпат (в фауне бывшего СССР этот регион не рассматривается) он выделил в отдельную географическую расу румынского подвида (*L. e. transilvanicus natio carpatorum*). Между тем в работе практически отсутствуют какие-либо данные, подтверждающие выводы автора.

Результаты проведенного нами исследования свидетельствуют о том, что пять изученных популяций зайца-русака по степени их морфологического сходства можно условно разделить на три крупные географические популяции. К первой мы относим зайцев равнинной материковой части Украины (полеская, лесостепная и степная популяции), которые образуют достаточно однородную, хотя и не лишенную некоторых межпопуляционных различий группу. В пределах этой группы крайние положения занимают полесские и степные русаки, которые значительно различаются по всем трем группам морфологических признаков (экстерьер, пропорции черепа и окраска). Переходной формой между ними являются лесостепные русаки, которые по общим размерам тела и черепа, окраске летнего и зимнего меха в большей степени похожи на полесских, в то время как по пропорциям черепа они занимают промежуточное положение.

Вторую географическую популяцию составляют карпатские русаки, размеры тела и черепа, а также пропорции черепа и окраска меха в большей степени сближают их с полесскими и лесостепными зайцами, чем со степными и крымскими (табл. 6, рис. 3). Череп карпатских зайцев имеет достаточно специфические пропорции, и по этому признаку они наиболее дифференцированы от всех остальных популяций, особенно самки (табл. 6). Однако небольшой объем изученного материала с территории Карпат пока не позволяет сделать окончательный вывод о таксономическом статусе карпатского русака.

К третьей мы относим крымских зайцев, которые по комплексу исследованных признаков значительно дистанцированы от всех остальных (табл. 6, рис. 2). По общим размерам тела и черепа и по окраске летнего и зимнего меха они близки к степному русаку (табл. 2, рис. 3). Между тем для них характерна наиболее яркая рыже-охристая окраска как летнего, так и зимнего меха, т. е. отсутствие выраженного сезонного диморфизма в окраске. Рисунок на спине имеет вид однородной мелкой рыжей пестрины. Волнистость и крупная черная пестрина, столь характерные для степных зайцев, на шкурках из Крыма отсутствовали. По пропорциям черепа наиболее обособлены от зайцев других популяций самцы крымского русака (табл. 6). Так, например, по сравнению со степными они имеют большие размеры верхней и нижней диастем и P_3 . Однако скуловая ширина, длина носовых костей, длина нижней челюсти, а также длина M^3 и ширина P_3 у них меньше. Самки крымской популяции по краниометрическим параметрам менее дифференцированы, чем самцы, т. е. в этом отношении они оказались более консервативными (табл. 3 и 6). К сожалению, и в этом случае объем изученного материала тоже не позволяет сделать окончательные выводы о таксономическом статусе крымского русака.

Степень морфологической дифференциации пяти изученных популяций (Полесье, Лесостепь, Степь, Крым и Карпаты) четко коррелирует с их географической удаленностью друг от друга. Прослеживается увеличение общих размеров тела и черепа с юга на север, т. е. имеет место клинальная изменчивость. Степень выраженности полового диморфизма по пропорциям черепа увеличивается в направлении с севера на юг.

Заключение

В результате изучения географической изменчивости и морфологической дифференциации зайца-русака на территории Украины установлен факт клинальной изменчивости общих размеров тела и черепа — их увеличение с юга на север. Клинальный характер носит и географическая изменчивость окраски волосяного покрова. Особенно это отчетливо проявляется в зимнем наряде зайцев.

Результаты проведенного исследования позволяют сделать некоторые выводы о внутривидовой систематике зайца-русака на территории Украины, которые носят предварительный характер из-за малочисленности изученного материала с территории Крыма и Карпат и его отсутствия с прилегающих территорий. На наш взгляд, уровень морфологических отличий крымского русака от всех остальных изученных популяций позволяет сохранить за ним статус отдельного подвида — *L. e. transylvanicus* Matschie, 1901. Вероятно, был прав Гильцгеймер, выделив карпатского русака в самостоятельный подвид *L. e. carpatorum* (Hilzheimer, 1908 — цит. по Корнееву, 1960). Что же касается подвидов *L. e. hybridus* и *L. e. tesquorum*, то, по всей вероятности, это синонимы одного подвида, однако, установить, какого именно без наличия материала с типовой территории и прилегающих к Украине северо-восточных регионов, пока невозможно. Без этого нельзя решить и вопрос о месте степной украинской популяции в таксономической структуре вида. С определенностью можно сделать вывод о том, что степень морфологической дифференциации пяти изученных популяций зайца-русака четко коррелирует с их географической удаленностью друг от друга.

Авторы искренне благодарны зав. зоомузеем Киевского национального университета имени Тараса Шевченко Ж. В. Разоре за помощь в работе с фондовыми коллекциями черепов и шкурок зайца-русака.

- Абдушелишвили М. Г. Метод категориальных вычислений для внутри- и межгруппового анализа множественных наблюдений // Вопросы антропологии. — 1979. — Вып. 62. — С. 14–24.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — СПб, 1995. — 522 с.
- Корнеев О. П. Заець-русак на Україні. — К.: Вид-во Київ. ун-ту, 1960. — 106 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1980. — 293 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.
- Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). — Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. — 426 с.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран., М.: Л., 1940, Т. IV. — 615 с.
- Песков В. Н. Количественная оценка степени развития признаков у животных разного возраста и размера // Вестн. зоологии, 1993. — № 1. — С. 82–85.
- Шевченко Л. С., Борисовец Б. Э. Внутривидовая структура хищных млекопитающих Европейской части СССР (с использованием многомерного анализа). Сообщение 1. Волк // Вестн. зоологии. — 1988. — № 6. — С. 32–43.
- Шевченко Л. С., Борисовец Б. Э. Внутривидовая структура хищных млекопитающих Европейской части СССР (с использованием многомерного анализа). Сообщение 2. Лисица обыкновенная // Вестн. зоологии — 1990. — № 4. — С. 46–57.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. — М.: Наука, 1983. — 360 с.