

УДК: 599.742.75:591.9+592/599

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВНУТРИВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА ОБЫКНОВЕННОЙ РЫСИ, *LYNX LYNX*

Л. С. Шевченко¹, В. Н. Песков²

¹Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина

²Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина

Морфологическая изменчивость и внутривидовая систематика обыкновенной рыси, *Lynx lynx*. Шевченко Л. С., Песков В. Н. — В работе обобщены собственные и литературные данные по изменчивости окраски, экстерьерных и краниальных признаков обыкновенной рыси из европейской части видовой ареала. Показано, что по массе тела, его линейным размерам и размерам черепа самцы достоверно крупнее самок, однако по пропорциям черепа половой диморфизм выражен незначительно. Возрастная изменчивость пропорций черепа выражена очень четко, особенно по соразмерности лицевого и мозгового отделов. Установлено, что карпатская популяция рыси по всем исследованным показателям на достаточно высоком уровне дифференцирована от других географических популяций из европейской части видовой ареала. Поэтому выделение рысей карпатской популяции в самостоятельный подвид *L. lynx carpathica* Heptner, 1972 (= *F. (L.) carpathica* Kratochw. et Stollm., 1963) вполне обосновано. По всему комплексу морфологических признаков карпатская рысь относится к группе северных, а не южных рысей, как считалось ранее.

Ключевые слова: обыкновенная рысь, морфологическая изменчивость, внутривидовая систематика, подвид, экстерьерные признаки, краниометрия, окраска.

Morphological Variability and Intraspecies Systematics of European Lynx, *Lynx lynx*. Shevchenko L. S., Peskov V. N. — The article summarizes own and literature data for variability of coloration, exterior and cranial features of *L. lynx* in the European part of the species areal. It is demonstrated that male body weight, body and skull linear dimensions are reliably bigger than in females, but by the skulls proportions the sexual dimorphism is defined slightly. The skull age variability is very definite, and in particular with regards to facial and cerebral pars proportionality. It is found that the Carpathian population of the lynx is clearly differentiated from the other geographic populations of its European range. Therefore, the subspecies of the Carpathian lynxes to the separate subspecies *L. lynx carpathica* Heptner, 1972 (= *F. (L.) carpathica* Kratochw. et Stollm., 1963) is sufficiently grounded. For all the set of morphological features *L. l. carpathica* is related to the North group but not South lynx group as it was assumed in the past.

Key words: European lynx, morphological variability, intraspecies systematics, subspecies, exterior features, craniometry, coloration.

Введение

Изучению морфологической изменчивости и внутривидовой систематики обыкновенной рыси, *Lynx lynx* Linnaeus, 1758 посвящено большое число работ (Симашко, 1851; Динник, 1901, 1915; Сатунин, 1915; Смирнов, 1922; Огнев, 1935; Бобринский и др., 1944; Новиков, 1956; Строганов, 1962; Громов и др., 1963; Sladek et al., 1963; Stollmann, 1963; Гептнер, Слудский., 1972; Hell, Sladek, 1980 и др.). Однако до сих пор система данного вида является неустоявшейся и во многих отношениях спорной. К числу наиболее дискуссионных относится вопрос о таксономическом статусе карпатской рыси.

До начала 60-х гг. XX ст. большинство исследователей относили рысей карпатской популяции к номинативному подвиду *L. l. lynx*. На морфологическую уникальность карпатской рыси одними из первых обратили внимание словацкие исследователи (Sladek et al., 1963), по мнению которых, в Карпатском регионе живет самостоятельная форма рыси. Более детально этот вопрос был

рассмотрен А. Штольманом (Stollmann, 1963). На основании сравнительного анализа собственных данных по краниометрии рысей Западных Карпат с литературными данными из различных регионов СССР с учетом особенностей их окраски автор выделил карпатскую рысь в отдельную расу кавказского подвида и описал ее как новую форму — *L. l. orientalis* natio n. Kratochvil et Stollmann, 1963. При этом А. Штольман отмечает, что карпатская популяция должна рассматриваться в качестве северо-западной ветви азиатской группы рысей¹. Значительно позже П. Гелл и И. Сладек (Hell, Sladek, 1980) на основании сравнительного изучения краниологических показателей рыси из Восточных Карпат и Финляндии подтвердили этот статус карпатской рыси.

В. Г. Гептнер и А. А. Слудский (1972), учитывая морфологические особенности карпатской рыси, описанные А. Штольманом (Stollmann, 1963), выделяют ее в самостоятельный подвид — *F. (L.) l. carpathica* Kratochw et Stollmann, 1963. По мнению этих ученых, карпатская рысь — одна из наиболее определенных форм Евразии, которая по своей окраске относится к типу «южных» рысей (подвидам группы *L. pardina*), распространенных в Южной Европе и Передней Азии, на восток — до Кавказа и, может быть, до Копетдага. Карпаты же являются самой северной частью области обитания этой группы. В то же время, они признают, что по размерам тела и черепа карпатская рысь ближе к беловежской, а, возможно, и к более крупным европейским формам, чем к кавказской рыси, а по окраске меха она занимает промежуточное положение между «южными» и «северными» рысями.

Л. С. Шевченко и П. Гелл (1983) на основании результатов собственных исследований тоже пришли к выводу о подвидовой самостоятельности карпатской рыси, но отнесли ее к группе северных, а не южных рысей. Между тем в монографической сводке по фауне и систематике млекопитающих России и сопредельных стран в ареал кавказского подвида наряду с Кавказом, Турцией и Северным Ираном включены и Карпаты (Аристов, Барышников, 2001). Тем самым авторы этой работы вновь возвращаются к точке зрения о близости кавказской и карпатской рысей, рассматривая их в структуре единого подвида *L. l. orientalis*. При этом они не приводят сколько-нибудь убедительных доказательств для обоснования своего вывода.

На основании вышеизложенного можно заключить, что морфологическая изменчивость *L. lynx* в европейской части ареала вида изучена крайне недостаточно. Данное обстоятельство не позволяет сделать окончательный вывод о таксономическом статусе карпатской рыси и определить ее отношения с представителями соседних географических популяций. Располагая достаточно обширным материалом по морфологии этого вида с европейской части ареала, мы решили более детально изучить различные аспекты внутривидовой изменчивости обыкновенной рыси, чтобы взвешенно подойти к решению вопроса о положении карпатской популяции в системе вида *L. lynx*.

Материал и методы

В работе использованы данные, полученные в результате обработки коллекционных материалов (черепа и шкуры *L. lynx*) из различных фондохранилищ Украины и зарубежных стран. С территории Восточных (Украинских) Карпат — Зоомузей ННПМ НАН Украины, Зоомузей Киевского национального университета им. Тараса Шевченко, Львовский природоведческий музей НАН Украины, Львовский лесотехнический институт, Ужгородский госуниверситет. Кроме этого, были обработаны коллекции бывших государственных охотничьих хозяйств «Майдан», «Осмолода», «Радяньскі Карпати», частные коллекции К. А. Татаринова и охотников Львовской, Закарпатской и Ивано-Франковской областей, две шкуры были описаны на Киевской пушно-меховой базе. С территории Западных (Словацких) Карпат — музейные коллекции в г. Братислава, Зволен и Кошица. С северо-западных и центральных областей России, Беларуси (Беловежская Пуща) и Кавказа — Зоологический институт РАН, Зоомузей МГУ (О. Л. Россолимо, И. Я. Павлинов), Государственный музей Грузии в г. Тбилиси (А. М. Гегечкори). Черепа, данные о массе и промерах тела, а также по окраске рысей из Швеции (типовая территория) были получены из Стокгольмского естественно-исторического музея через доктора Б. Штольца (В. О. Stolt). П. К. Козло (Беларусь) и С. Груодис (Вильнюс) любезно предоставили нам неопубликованные материалы по массе, размерам тела и окраске рысей из Беловежской Пуши и Литвы. Авторы весьма признательны всем указанным коллегам за помощь в выполнении данного исследования.

Объем и характеристика изученного материала представлены в таблице 1. В общей сложности обработано 152 черепа и проанализировано 158 шкур евразийской рыси. В работе также учтены данные литературы по признакам экстерьера и окраски.

Каждый череп измеряли с использованием штангенциркуля с точностью до 0,1 мм по следующим краниальным признакам: 1) СbL — кондиллобазальная; 2) LCr — общая и 3) LCr_{bas} — основная длина черепа; 4) Fac — длина лицевого и 5) NCr — мозгового отдела; 6) Nas — длина носовых костей (по шву между ними); 7) Pal — длина твердого неба; 8) BR — ширина роstrума; 9) BC_{r4} — ширина черепа в области P⁴; 10) Zyg — скуловая ширина черепа; 11) Io — межглазничная и 12) Po — заглазничная ширина черепа; 13) BC_{MAST} — мастоидная ширина черепа; 14) BNCr — ширина черепа в области мозговых капсул; 15) LMand — длина нижней челюсти; 16) HMAND —

¹ Однако, если Кавказ считать Азией, то в одну группу с карпатской необходимо включать и туркестанскую рысь, *L. l. isabellina* Blyth, 1847.

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	
		Череп	Шкуры
1	Швеция	9 f, 10 m	83
2	Северо-Запад России, Литва	21 f, 21 m	29
3	Центральные области России	4 f, 5 m	-
4	Беловежская Пуша	7 f, 6 m	24
5	Западные Карпаты	7 f, 7 m	-
6	Восточные Карпаты	6 f, 13 m, 17 б/п	23
7	Кавказ	16 f, 25 m, 2 б/п	26

Примечание: б/п — пол не определен.

высота нижней челюсти; 17) I^1-M^1 — длина верхнего зубного ряда; 18) C^1-M^1 — то же от клыка; 19) I_1-M_1 — длина нижнего зубного ряда; 20) LP^4 — длина верхнего хищнического зуба; 21) BC^1 — ширина клыка (продольная); 22) BC_{BULL} — ширина черепа по слуховым капсулам; 23) BCh — ширина хоан; 24) $LBull$ — длина и 25) $VBull$ — ширина слуховых капсул; 26) HC_{BULL} — высота черепа в области слуховых капсул; 27) $BC_{PR.POR}$ — ширина черепа в надглазничных отростках; 28) $DFor.infr.$ — расстояние между foramen infraorbitale.

Наряду с абсолютными значениями краниальных признаков изучали значения признаков, приведенные к средней для совокупной выборки величине кондилобазальной длины черепа — 131 мм. Методика расчета относительных (приведенных) значений подробно изложена нами ранее (Песков, 1993; Шевченко, Песков, 2005).

Большая часть всей совокупности изученного материала составляли черепа молодых рысей и экземпляры без указания пола. Черепа наиболее молодых особей (первая зима жизни) надежно определяются по внешним одонтологическим (смена молочных зубов на постоянные) и краниологическим (незаросшие черепные швы, яремный и мастоидный отростки развиты слабо, сагиттальный и затылочный гребни практически не выражены, общий ювенильный облик черепа) признакам. Звери в возрасте 1,5 лет (вторая зима жизни) отличаются от взрослых общим инфантильным обликом черепа (прежде всего более развитым мозговым отделом черепа и относительно коротким лицевым), слабым развитием сагиттального и затылочного гребней, в то время как, по общим размерам черепа они часто не уступают взрослым особям. Как будет показано ниже, эта группа молодых рысей наиболее надежно дифференцируется от взрослых животных по пропорциям черепа с использованием факторного анализа.

Половой диморфизм по краниальным признакам у обыкновенной рыси проявляется в том, что самцы имеют в среднем более крупный череп, чем самки, однако крайние значения практически всех краниальных признаков в той или иной степени перекрываются. Еще меньше самцы и самки обыкновенной рыси различаются по пропорциям черепа, поэтому надежная диагностика пола у рыси невозможна как по линейным размерам черепа, так и по его пропорциям. Исходя из этого, а также, учитывая относительно небольшой объем материала, мы сочли возможным рассматривать самцов, самок и особей, пол которых не определен, вместе при изучении возрастной и географической изменчивости рыси.

Для удобства изложения полученных результатов популяционным выборкам даны следующие условные наименования: шведская (Швеция), северо-западная (Архангельская, Новгородская, Ленинградская, Вологодская, Московская, Тверская, Смоленская, Калужская и Владимирская обл.), беловежская (з-к «Беловежская Пуша»); карпатская (Зволин, Кошица, Закарпатская, Львовская и Ивано-Франковская области) и кавказская (Северный Кавказ и Закавказье).

Внутри- и межпопуляционную изменчивость и морфологическую дифференциацию обыкновенной рыси изучали с использованием факторного (метод главных компонент), дискриминантного (в качестве меры обобщенных различий рассчитывалась метрика Махаланобиса — MD) и однофакторного дисперсионного (для оценки достоверности различий использовали LSD-тест) анализом как по абсолютным, так и по относительным (приведенным) значениям краниальных признаков. Различия по массе тела и четырем экстерьерным признакам оценивали по величине t-критерия Стьюдента. Все вычисления проведены с использованием статистического пакета «STATISTICA», версия 5,5 (StatSoft, Inc., 2001, США).

Результаты

Изменчивость экстерьерных признаков изучали с использованием стандартных методов вариационной статистики (Лакин, 1980). Результаты анализа представлены в таблице 2.

Таблица 2. Варьирование экстерьерных признаков у *L. lutz*
Table. 2. *L. lutz* exterior features variability

Статистические показатели	Обобщенная выборка		Швеция		Беловежская Пуща		Западные Карпаты		Кавказ	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Масса тела, кг										
n	67	61	22	15	22	16	20	25	3	5
min	12,0	12,2	12,0	15,0	13,0	16,6	13,8	13,1	14,8	12,2
max	33,0	38,0	16,3	25,5	33,0	38,0	29,0	38,0	24,2	22,0
M	17,4	22,0	14,2	19,8	18,1	21,1	19,1	24,7	18,8	16,7
m	0,603	0,788	0,305	0,695	1,205	1,163	0,906	1,330	2,281	1,579
Длина тела, см										
n	47	40	8	5	19	13	15	17	5	5
min	660	805	995	1110	825	920	800	920	660	805
max	1180	1210	1090	1165	1180	1210	1050	1140	920	1040
M	947,0	1037,7	1037,5	1133,0	952,3	1045,4	932,3	1043,5	837,0	915,0
m	16,073	15,645	14,333	8,439	22,657	24,387	19,703	15,071	41,318	38,670
Длина ступни, см										
n	42	44	8	5	16	10	14	25	4	4
min	190	186	230	250	200	210	190	186	220	225
max	250	260	250	255	250	260	240	260	240	240
M	224,8	232,1	235,5	251,8	224,6	234,0	218,7	228,0	227,5	232,5
m	2,414	2,765	2,047	0,868	3,905	4,889	3,365	3,496	4,145	2,795
Длина хвоста, см										
n	47	42	8	5	20	12	15	20	4	5
min	145	120	170	210	160	170	145	120	160	145
max	235	240	220	220	235	240	210	210	190	210
M	189,1	189,1	197,5	218,0	193,1	199,7	183,9	179,8	171,3	176,0
m	3,204	4,191	5,229	1,789	5,286	4,711	3,935	5,297	6,220	9,942
Длина уха, см										
n	40	38	8	5	14	10	14	19	4	4
min	66	60	85	95	70	70	66	60	80	80
max	100	100	100	95	100	95	92	100	90	90
M	86,6	84,3	90,0	95	87,0	83,3	85,0	82,2	86,3	85,8
m	1,290	1,962	1,768	0,00	2,368	2,422	1,879	3,198	2,075	1,885

Длина тела у самок обыкновенной рыси в европейской части видового ареала варьирует от 660 до 1180 см ($CV = 11,6\%$), составляя в среднем 947 см. При этом самыми мелкими являются самки с территории Кавказа ($M = 837$ см), самыми крупными — из Швеции ($M = 1037,5$ см). Различия между ними статистически высоко достоверны ($t = 4,6$; $P < 0,001$). У самцов объединенной выборки изменчивость длины тела несколько меньше ($CV = 9,5\%$). Однако крайние и средние значения длины тела у самцов больше как в каждой из четырех изученных нами популяциях, так и в обобщенной выборке ($M = 1037,7$ см; $t = 4,0$ при $P < 0,001$). Среди самцов, как и среди самок, самыми мелкими особями являются рыси кавказской популяции ($M = 915$ см), самыми крупными — шведской ($M = 1133$ см). Различия между ними также статистически высоко достоверны ($t = 5,5$; $P < 0,001$). Из результатов проведенного сравнения вполне очевидно, что в европейской части видового ареала длина тела самцов и самок *L. lutz* увеличивается в северо-западном направлении (от Кавказа до Швеции). Во всех 4 изученных географических популяциях самцы крупнее самок.

Карпатские рыси по длине тела значительно превосходят кавказских, но несколько уступают более крупным рысям из Швеции и почти одинаковы с рысями из Беловежской Пуши (табл. 2).

Масса тела у самок *L. lynx* варьирует в достаточно широких пределах (от 12 до 33 кг; CV = 28,4%). Самыми мелкими по этому показателю являются самки из Швеции (M = 14,2 кг), а самыми крупными — из Западных Карпат (M = 19,1 кг); различия статистически высоко достоверны ($t = 5,1$; $P < 0,001$). У самцов размах изменчивости практически такой же (от 12,2 до 38,0 кг; CV = 27,9%), как и у самок. Среди самцов самыми крупными по этому показателю оказались особи из Карпатского региона (M = 24,7 кг), а самыми мелкими — с территории Кавказа (M = 16,7 кг). Однако малочисленность кавказской выборки (3 ♀ и 5 ♂) и, как следствие этого, слишком грубое определение выборочной средней по массе тела (для ♀ $C_s = 12,1\%$; для ♂ $C_s = 9,5\%$), не позволяют нам оперировать этими данными в сравнительном анализе. Поэтому будем сравнивать самцов из карпатской выборки с самцами из Швеции, которые характеризуются сравнительно небольшой массой тела (M = 19,8 кг), и убедимся, что первые достоверно крупнее вторых по данному показателю ($t = 3,3$; $P < 0,01$). Такое несоответствие между длиной и массой тела у рыси шведской популяции, возможно, объясняется более суровыми условиями среды обитания, особенно в зимний период, когда глубокий снег затрудняет передвижение, а низкая температура воздуха требует больших затрат энергии на поддержание температуры тела.

Самцы обыкновенной рыси значительно массивнее самок (табл. 2). Различия по массе тела между ними, рассчитанные для совокупной выборки, статистически высоко достоверны ($t = 3,3$; $P < 0,01$). По массе тела самцы и самки обыкновенной рыси с территории Западных Карпат ближе к номинативной форме, чем к кавказской.

Длина ступни в обобщенной выборке самок варьирует от 190 до 250 мм (CV = 6,70%), у самцов от 186 до 260 мм (CV = 7,90%). В среднем самцы имеют большие размеры ступни по сравнению с самками как в каждой из 4 изученных популяций, так и в обобщенной выборке (табл. 2). Вместе с тем в последнем случае различия между самцами и самками по длине ступни статистически не достоверны ($t = 1,99$; $P > 0,05$). Наибольшую длину ступни имеют рыси из шведской популяции, наименьшую — из западнокарпатской ($t_{\sigma\sigma} = 6,61$ при $P < 0,001$; $t_{\varphi} = 4,30$ при $P < 0,001$). Несмотря на столь существенные различия в абсолютных размерах ступни, рыси этих двух популяций не различаются по индексу ступни ($I_{PI} = 0,22-0,23$).

Длина хвоста. В обобщенной выборке обыкновенной рыси размах варьирования длины хвоста несколько больше у самцов (120—240 мм; CV = 14,36%), чем у самок (145—235 мм; CV = 11,62%). Между тем по средним размерам хвоста самцы и самки совершенно не различимы (табл. 2). Самый длинный хвост имеют рыси из Швеции, самый короткий — из кавказской популяции, к последним по этому признаку близки карпатские рыси. Интересно отметить, что в Швеции, в Беловежской Пуще и на Кавказе самцы более длиннохвосты по сравнению с самками, в то время как, в Западных Карпатах, напротив, самки имеют более длинный хвост по сравнению с самцами.

Длина уха более вариабельна у самцов рыси (CV = 14,35%), чем у самок (CV = 9,42%). Половой диморфизм по высоте уха отсутствует ($t = 0,98$; $P > 0,05$). Самые длинные уши характерны для самцов и самок шведской популяции, самые короткие — для западнокарпатских рысей (табл. 2).

Окраска и рисунок меха. Диапазон индивидуальной изменчивости окраски меха у рыси чрезвычайно велик от песочно-палевой до темно-серой. Не менее изменчив и характер рисунка — от крупной яркой пятнистости по всему телу до полного ее отсутствия. Именно этот признак в окраске, наряду с другими морфологическими признаками, используется в таксономии при дифференциация-

ции различных географических популяций рыси. На рисунке 1 дана упрощенная схема основных типов рисунка в окраске меха рыси, а в таблице 3 приведена частота их встречаемости в различных популяциях. Между указанными типами рисунка существуют переходные формы. Из таблицы следует, что наиболее пятнистые рыси (крупнопятнистые и мелкопятнистые) отмечены в кавказской популяции — около 65%. Реже всего этот тип окраски встречается у рысей с территории Швеции, для которых характерна однотонная окраска без пятен или со слабо выраженной пятнистостью. Рыси остальных изученных нами популяций по этому признаку занимают как бы промежуточное положение. В Западных Карпатах встречаемость пятнистых рысей несколько выше, чем в Восточных. По данным А. Штольмана (Stollmann, 1963) и Л. Кунка (Kunc, 1971), только 10% рысей Западных Карпат не имеют пятен в окраске меха, то есть однотонно окрашены. По нашим данным (табл. 3), в Восточных Карпатах число рысей с однотонной окраской меха в два раза больше.

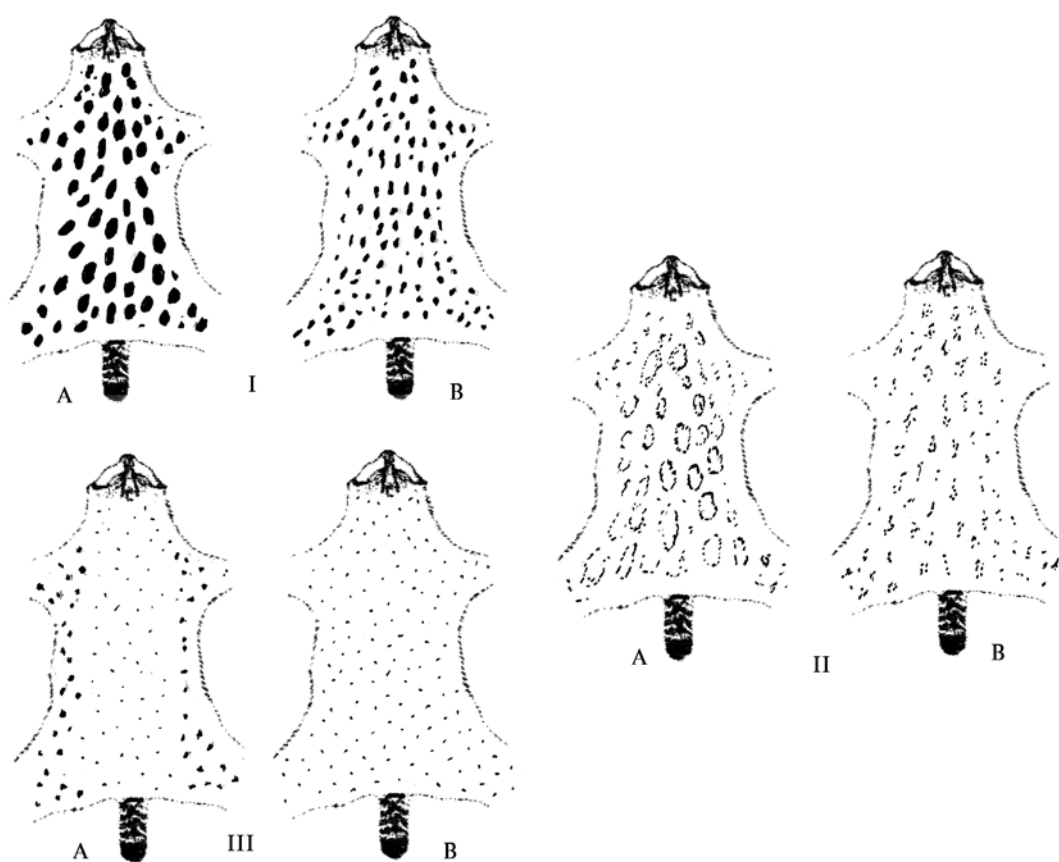


Рис. 1. Варианты рисунка в окраске обыкновенной рыси.

I — четко выраженная пятнистость:

А — пятна крупные (2—3 см) или средние (1—2 см);

В — пятна мелкие (менее 1 см).

II — размытая и нечетко выраженная пятнистость:

А — пятна крупные и средние;

В — пятна мелкие.

III — пятнистость не выражена:

А — пятна присутствуют только на бедрах и конечностях (часто в виде крапа);

В — пятнистость отсутствует полностью, окраска однотонная.

Fig. 1. Coloration pattern options for *L. lynx*.

Таблица 3. Частота встречаемости основных типов рисунка в окраске рыси из различных частей ареала, %

Table 3. *L. lynx* coloration pattern occurrence frequency in different parts of the habitat, %

Выборка и автор данных	Всего экз.	Морфа I			Морфа II			Морфа III		
		A	B	A+B	A	B	A+B	A	B	A+B
Западные Карпаты (Stollmann, 1963)	—			90,0						10,0
Западные Карпаты (Кунс, 1971)	31			67,7			22			9,7
Восточные Карпаты (наши данные)	23	17,4	43,5	60,9	8,7	4,3	13	8,7	13,0	21,7
Швеция (В. О. Stolt, письм. сообщ.)	83			16,8			8,5			74,7
Северо-Запад России, Беловежская Пуша и Литва (наши данные)	29	6,9	20,7	27,6	10,3	10,3	20,7	13,8	37,9	51,7
Беловежская Пуша (Матюшкин, 1979)	—									40-60
Кавказ (Матюшкин, 1979)	22			63,6			22,6			9,7
Кавказ (наши данные)	26	46,2	11,5	57,7		7,7	7,7	11,5	23,0	34,8
Беловежская Пуша (данные П. Г. Козло)	16									60,0

Следует отметить, что сам характер пятнистости также варьирует, как и основной фон окраски. Помимо размеров (крупные, мелкие, крапчатость) и окраски (насыщенно черные, темно-коричневые, темно-бурые и др.) пятен изменчива и их форма — от правильно округлой до овальной и даже сильно вытянутой. Круглые пятна характерны для боковых частей тела, бедер и лап. Овальные и сильно вытянутые пятна — для спинной части тела. Дополнительной деталью в окраске меха многих рысей являются темно-бурые или почти черные сплошные или прерывистые полосы, тянущиеся от затылка вдоль всего хребта. Они бывают в виде 3—4 тонких полос или одной более широкой полосы. Наиболее характерны эти полосы для рысей кавказской популяции — 73,1% встречаемости, для восточно-карпатских — 26,1%, для шведских — 13,8%.

Внутри- и межпопуляционную изменчивость общих размеров и пропорций черепа изучали как по абсолютным (CbL), так и по относительным (приведенным) значениям 27 краниальных признаков с использованием метода главных компонент, дискриминантного и однофакторного дисперсионного анализов.

Внутрипопуляционная изменчивость краниальных признаков изучалась на примере карпатской выборки как наиболее репрезентативной ($n = 52$).

Результаты факторного анализа изменчивости 28 краниальных признаков в карпатской популяции евразийской рыси отражены в таблице 4 и на рисунке 2. Как видно из таблицы, суммарная дисперсия, приходящаяся на первые три главные компоненты, в карпатской популяции составляет 75,5%, что свидетельствует о достаточно высоком уровне согласованности в изменчивости краниальных признаков в этой популяции рыси.

Первый фактор, на долю которого приходится 61,97% общей дисперсии, характеризует изменчивость в основном линейных размеров черепа и лишь отчасти его пропорций. Наибольшие положительные вклады в ГК 1 в обеих выборках дают такие признаки как CbL, LCr, LCr_{BAS}, Pal, Zyg, VCr_{MAST}, LMand, I¹—M¹, I₁—M₁ и DFor. infr. Данный факт говорит о том, что по мере увеличения общих размеров черепа эти признаки увеличиваются в большей степени, чем все остальные, а заглазничная ширина черепа (Po), вклад которой в ГК 1 отрицателен, напротив, уменьшается.

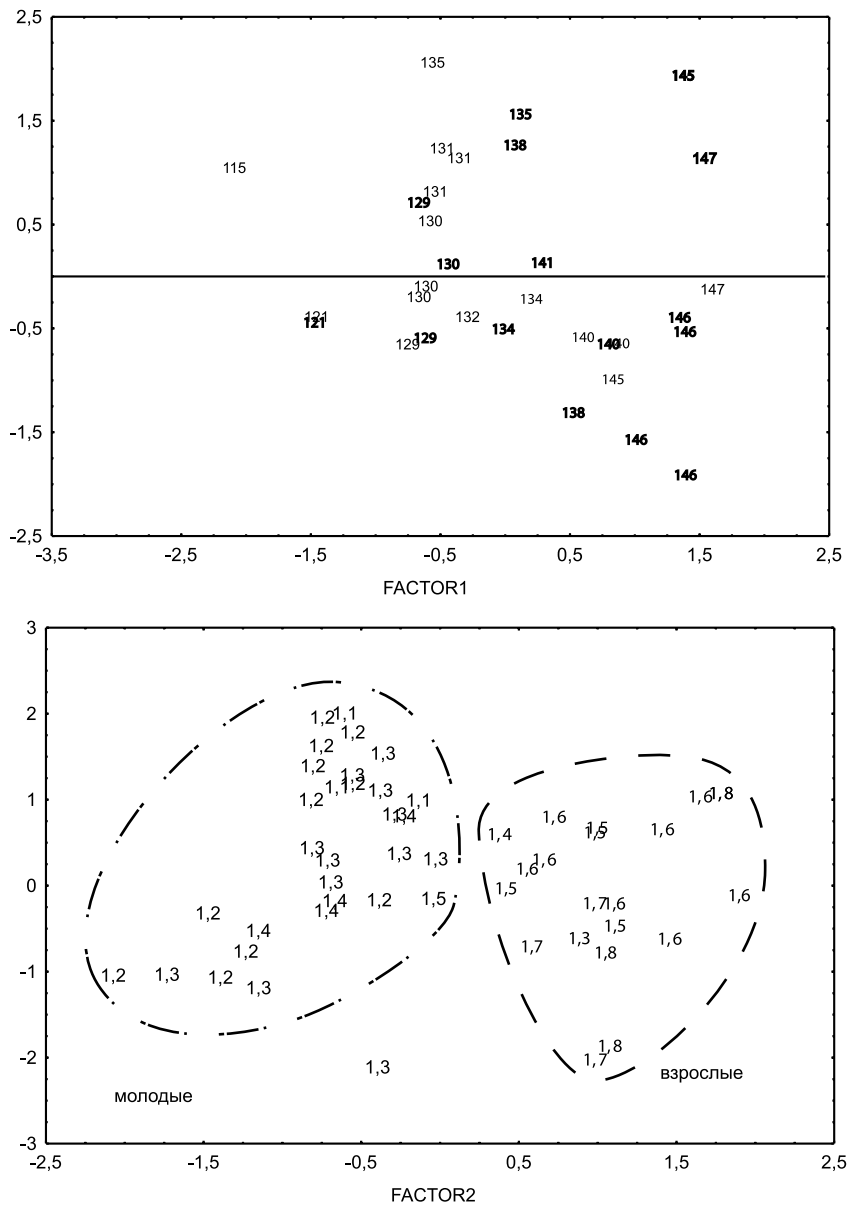


Рис. 2. Распределение самцов и самок рыси карпатской популяции в пространстве значений 1–3-го факторов (А — цифры отражают величину CbL: ММ — обычный шрифт; FF — полужирный; В — цифры отражают величину индекса ЛЛ/М : молодые — обычный шрифт; взрослые — полужирный).

Fig. 2. Distribution carpathian *L. lynx* males and females of the space of values for the first three factors (A — digits present value CbL: σ — regular font; φ — bold font; B — digits present value of the age index: young — regular font; adult — bold font).

Анализ распределения особей вдоль первой главной компоненты (рис. 2А) свидетельствует о том, что среди особей с мелким черепом (в границах значений F 1 от $-3,5$ до $0,0$) численно преобладают самки (40,7%) над самцами (22,2%). В правой части распределения вдоль ГК 1 сосредоточены особи с крупным черепом, среди которых самцы составляют 56%, самки — 8%.

Второй фактор охватывает 7,41% общей дисперсии 28 краниальных признаков. Вдоль значений ГК 2 рыси дифференцированы по пропорциям черепа. Как видно из таблицы 4, увеличение значений ГК 2 в карпатской

Таблица 4. Факторные нагрузки трех первых главных компонент, рассчитанные для карпатской популяции *L. lynx*Table 4. Factor loads of the first three main components, calculated for Carpathian *L. lynx* population

№	Признак	F I	F II	F III
1	Кондилобазальная длина черепа	0,98	0,02	—0,06
2	Общая длина черепа	0,94	0,02	0,09
3	Основная длина черепа	0,95	—0,12	0,03
4	Длина лицевого отдела	0,79	0,54	—0,17
5	Длина мозгового отдела	0,42	—0,78	0,27
6	Длина носовых костей (по шву между ними)	0,74	0,08	—0,13
7	Длина твердого неба	0,92	0,03	0,09
8	Ширина рострума	0,88	—0,32	0,04
9	Ширина черепа в области P ⁴	0,87	0,09	—0,15
10	Скуловая ширина черепа	0,92	—0,08	—0,02
11	Межглазничная ширина черепа	0,86	0,01	—0,21
12	Заглазничная ширина черепа	—0,34	—0,24	—0,70
13	Мастоидная ширина черепа	0,91	0,07	0,17
14	Ширина черепа в области мозговых капсул	0,34	—0,51	0,10
15	Длина нижней челюсти	0,96	—0,02	—0,01
16	Высота нижней челюсти	0,89	—0,03	0,07
17	Длина верхнего зубного ряда	0,93	0,18	—0,05
18	То же от клыка	0,86	0,13	—0,05
19	Длина нижнего зубного ряда	0,92	0,11	—0,03
20	Длина верхнего хищнического зуба	0,54	0,00	0,61
21	Ширина клыка (продольная)	0,36	—0,43	—0,53
22	Расстояние между слуховыми отверстиями	0,48	0,61	—0,05
23	Ширина хоан	0,74	0,14	—0,12
24	Длина слуховых капсул	0,69	—0,09	—0,32
25	Ширина слуховых капсул	0,66	—0,06	0,21
26	Высота черепа в области слуховых капсул	0,66	—0,08	0,27
27	Ширина черепа в надглазничных отростках	0,79	—0,22	—0,25
28	Расстояние между foramen infraorbitale	0,94	—0,05	—0,02
	Вклад факторов в общую дисперсию, в %	61,97	7,41	6,09

популяции (от -3 до $+3$) сопряжено с увеличением F_{ac} , BCr_{BULL} и с незначительным увеличением BCh , I^1-M^1 , C^1-M^1 , I_1-M_1 . Вместе с тем в этом же направлении уменьшаются значения NCr , $BNCr$, BC^1 и ряда других краниальных признаков, имеющих несколько меньшую величину факторных нагрузок. Вполне очевидно, что такие пропорции черепа характерны для взрослых животных. Молодые рыси, напротив, имеют относительно укороченный лицевой и более развитый мозговой отделы черепа, а также ряд других особенностей в пропорциях черепа, которые противоположны описанным выше для черепа взрослых рысей. Прямая линия, проходящая через значение $F 2 = 0$ параллельно оси «Factor 1», достаточно четко делит карпатскую выборку на две субвыборки или внутривидовые группы — взрослые (распределены выше «нулевой» линии) и молодые (распределены ниже этой линии) (рис. 2А).

Третий фактор охватывает 6,09% общей дисперсии. В карпатской выборке наибольший положительный вклад в эту компоненту дают такие признаки, как LP^4 , NCr , BCr_{MAST} , $VBull$, HCr_{BULL} , отрицательный — Io , PO , BC^1 , $LBull$, F_{ac} , N_{as} , $BCr_{PR. POR.}$. Дифференциация рысей карпатской популяции вдоль ГК 3 определяется одновременно как полом, так и возрастом животных. Максимальные значения по третьему фактору характерны для молодых самок и части молодых самцов, которые имеют наибольшие размеры всех краниальных признаков с положительным вкладом в этот фактор и наименьшие — с отрицательным. Минимальные значения ГК 3 отмечаются у части молодых

самцов и части взрослых самок, череп которых характеризуется соответственно минимальными размерами признаков с положительными нагрузками и максимальной величиной признаков с отрицательными нагрузками на третий фактор. Взрослые самцы и часть молодых занимают промежуточное положение в распределении вдоль значений третьего фактора и характеризуются соответствующими пропорциями черепа.

Исходя из того, что молодые и взрослые рыси в карпатской выборке высоко достоверно различаются по соразмерности лицевого и мозгового отделов черепа, мы решили изучить возрастную изменчивость индекса, отражающего отношения длины лицевого к длине мозгового отдела черепа ($I_{л/м}$) в карпатской и кавказской выборках (табл. 5).

Как видно из таблицы 5, у самцов и самок обеих популяций возрастная изменчивость величины индекса, характеризующего соразмерность (пропорциональность развития) лицевого и мозгового отделов черепа ($I_{л/м}$), выражена очень четко. Максимальные различия по величине индекса отмечены между молодыми и взрослыми самцами карпатской популяции ($t = 7,57$; $P < 0,001$). При этом границы варьирования величины $I_{л/м}$ в этих группах совершенно не перекрываются. У самцов кавказской популяции различия также статистически высоко достоверны ($t = 6,85$; $P < 0,001$), однако пределы варьирования $I_{л/м}$ заметно перекрываются. Различия между молодыми и взрослыми самками карпатской популяции ($t = 5,71$; $P < 0,001$) несколько больше, чем между самками кавказской популяции ($t = 4,34$; $P < 0,001$), хотя границы варьирования у молодых и взрослых самок обеих популяций перекрываются очень незначительно (табл. 5). Согласно этим результатам, индекс отношения длины лицевого и мозгового отделов черепа можно использовать в качестве одного из основных критериев при определении возраста рысей. О справедливости данного утверждения можно судить на основании данных рисунка 2 В. Как видно из рисунка, молодые и взрослые рыси карпатской популяции, дифференцировавшиеся по пропорциям черепа (значения 1-й и 2-й ГК), достаточно хорошо маркируются величиной $I_{л/м}$.

Половой диморфизм у обыкновенной рыси, как уже отмечалось выше, прежде всего, проявляется в более крупных размерах черепа у самцов по сравнению с самками. В этом плане наши данные полностью совпадают с данными других авторов (Гептнер, Слудский, 1972; Матюшкин, 1979; Stollmann, 1973 и др.).

Так, в кавказской популяции кондилобазальная длина черепа у самцов (130,4 мм) по сравнению с самками (123,5 мм) достоверно больше ($P < 0,01$). Относительная длина мозгового отдела черепа достоверно больше ($P < 0,05$) у самок (69,1), чем у самцов (65,9). У самок также достоверно больше ($P < 0,05$) относительная ширина черепа (60,8) по сравнению с самцами (58,5). Относительная высота нижней челюсти, напротив, больше ($P < 0,05$) у самцов

Таблица 5. Возрастная изменчивость отношения длины лицевого к длине мозгового отделов черепа у рыси

Table 5. *L. lynx* age variability in facial to cranial skull sections ratio

Статистические характеристики	Карпаты				Кавказ			
	F_{juv}	F_{ad}	M_{juv}	M_{ad}	F_{juv}	F_{ad}	M_{juv}	M_{ad}
Min	1,17	1,31	1,13	1,47	1,22	1,33	1,24	1,39
Max	1,33	1,77	1,39	1,77	1,34	1,70	1,49	1,72
M	1,25	1,59	1,26	1,63	1,27	1,48	1,35	1,58
m	0,029	0,052	0,019	0,045	0,015	0,046	0,020	0,027

(44,2) по сравнению с самками (42,9). В северо-западной популяции у самцов череп также достоверно крупнее ($P < 0,001$), чем у самок. Относительная ширина черепа в заглазничной области достоверно больше ($P < 0,01$) у самок (42,3) по сравнению с самцами (39,9). Самки имеют также достоверно большую ($P < 0,05$) относительную ширину черепа в области мозговых капсул (60,9), чем самцы (58,5). Различия между самцами и самками в общих размерах и пропорциях черепа сходным образом проявляются и в других популяциях обыкновенной рыси. Общей тенденцией для животных всех изученных нами популяций является то, что половые различия в пропорциях черепа у этого вида семейства кошачьих выражены в значительно меньшей степени по сравнению с возрастными.

Географическая изменчивость общих размеров черепа изучалась по варьированию кондилобазальной длины черепа, его пропорций — по относительным значениям 27 краниальных признаков, величина которых приведена к $CbL = 131,0$ мм. Средние значения кондилобазальной длины черепа и 27 приведенных признаков отражены в таблице 6. Изменчивость этих признаков в европейской части ареала вида достаточно полно описывается первыми двумя

Таблица 6. Средние значения кондилобазальной длины черепа (CbL, мм) и 27 краниальных признаков *L. lynx*, величина которых приведена к КДЧ = 131 мм

Table 6. *L. lynx* average values for condylobasal skull length (CbL, mm) and 27 cranial features values reduced to CbL = 131 mm

№	Признак	Выборки			
		Швеция	Северо-Запад	Карпаты	Кавказ
1	CbL	136,2	131,4	136,8	124,7
2	LCr	144,8	144,1	144,8	145,4
3	LCr _{BAS}	120,8	118,5	118,2	120,4
4	Fac	93,3	98,1	101,3	92,6
5	Ncr	67,9	66,4	62,6	71,4
6	Nas	32,9	32,7	31,6	32,5
7	Pal	53,9	54,8	53,6	54,4
8	BR	37,7	38,1	37,2	38,4
9	BCr _{P4}	54,6	56,7	58,8	59,6
10	Zyg	99,0	99,9	100,3	100,7
11	Io	31,0	32,5	31,6	30,5
12	Po	37,2	40,5	39,1	42,4
13	BCr _{MAST}	61,4	62,0	62,1	62,4
14	BNcr	57,3	58,7	57,1	61,4
15	LMand	98,7	97,7	96,8	97,0
16	HMand	43,2	42,7	43,4	43,4
17	I ¹ —M ¹	57,3	59,5	58,1	59,2
18	C ¹ —M ¹	46,6	48,2	46,4	48,0
19	I ₁ —M ₁	56,2	57,5	56,3	57,4
20	LP ⁴	11,0	11,8	10,7	11,3
21	BC ¹	10,4	10,7	9,1	10,6
22	BCr _{BULL}	44,7	45,4	53,6	45,3
23	BCh	16,2	18,4	17,6	17,6
24	LBull	24,3	24,6	23,6	24,4
25	BBull	14,4	14,2	14,7	14,5
26	HCr _{BULL}	58,3	58,1	57,9	60,2
27	BCr _{PR. POR.}	65,6	64,4	66,0	66,8
28	DFor. infr.	41,3	42,9	42,7	42,8

Таблица 7. Факторные нагрузки краниальных признаков на канонические оси у *L. lynx*
 Table 7. *L. lynx* factor loads of cranial features on canonic axis

№	Признак	Факторы		
		F _I	F _{II}	F _{III}
1	Кондилобазальная длина черепа	0,118	—0,189	—0,280
2	Общая длина черепа	—0,011	—0,038	0,105
3	Основная длина черепа	—0,088	—0,127	0,050
4	Длина лицевого отдела	0,325	0,216	—0,204
5	Длина мозгового отдела	—0,274	0,007	0,276
6	Длина носовых костей (по шву между ними)	—0,064	—0,015	—0,084
7	Длина твердого неба	—0,049	0,119	—0,040
8	Ширина рострума	—0,082	0,090	0,054
9	Ширина черепа в области P ⁴	0,064	0,219	0,525
10	Скуловая ширина черепа	0,011	0,070	0,123
11	Межглазничная ширина черепа	0,043	0,118	—0,215
12	Заглазничная ширина черепа	—0,049	0,255	0,278
13	Мастоидная ширина черепа	0,005	0,096	0,139
14	Ширина черепа в области мозговых капсул	—0,111	0,160	0,292
15	Длина нижней челюсти	—0,047	—0,106	—0,200
16	Высота нижней челюсти	0,007	—0,036	0,071
17	Длина верхнего зубного ряда	—0,042	0,358	0,090
18	То же от клыка	—0,081	0,212	0,028
19	Длина нижнего зубного ряда	—0,041	0,149	0,043
20	Длина верхнего хищнического зуба	—0,056	0,156	—0,089
21	Ширина клыка (продольная)	—0,266	0,136	—0,171
22	Расстояние между слуховыми отверстиями	0,343	—0,017	0,228
23	Ширина хоан	0,039	0,337	0,050
24	Длина слуховых капсул	—0,073	0,052	—0,064
25	Ширина слуховых капсул	0,042	—0,053	0,128
26	Высота черепа в области слуховых капсул	—0,057	0,020	0,173
27	Ширина черепа в надглазничных отростках	—0,005	—0,044	0,156
28	Расстояние между foramen infraorbitale	0,035	0,257	0,141
	Вклад факторов в общую дисперсию, %	72,49	17,68	9,83

каноническими переменными, суммарная дисперсия которых составляет 90,2% (табл. 7). Это свидетельствует о высоком уровне согласованности в географической изменчивости 28 краниальных признаков, что косвенно характеризует череп обыкновенной рыси как высоко интегрированную морфофункциональную структуру, эволюирующую как единое целое.

Первая каноническая переменная охватывает 72,49% общей дисперсии изученного комплекса краниальных признаков и, согласно величине и знаку нагрузок большинства признаков на эту переменную, характеризует изменчивость величины абсолютных значений кондильнобазальной длины черепа и приведенных (относительных) значений 27 краниальных признаков (табл. 7). Рыси карпатской популяции по значениям этой переменной существенным образом дифференцированы от рысей остальных трех популяций и, особенно, от животных кавказской популяции (рис. 3). Они характеризуются не только самым крупным черепом, но еще в большей степени наибольшим значением относительной длины лицевого и наименьшим — мозгового отделов черепа. У карпатской рыси также относительно самый узкий клык (признак 21), но самый широкий череп в области слуховых отверстий (табл. 6). Эти четыре краниальных признака в наибольшей степени маркируют рысей карпатской популяции. Мозговой отдел черепа карпатской рыси не только относительно самый короткий, но и самый узкий (признак 14).

1	Кондилобазальная длина черепа		0,118	-0,189	-
2	Общая длина черепа	0,280	-0,011	-0,038	
3	Основная длина черепа	0,105	-0,088	-0,127	
4	Длина лицевого отдела	0,050	0,325	0,216	-
5	Длина мозгового отдела	0,204	-0,274	0,007	
6	Длина носовых костей (по шву между ними)	0,276	-0,064	-0,015	-
7	Длина твердого неба	0,084	-0,049	0,119	-
8	Ширина роострума	0,040	-0,082	0,090	
9	Ширина черепа в области P ²	0,054	0,064	0,219	
10	Скуловая ширина черепа	0,525	0,011	0,070	
11	Межглазничная ширина черепа	0,123	0,043	0,118	-
		0,215			

Таблица 8. Результаты сравнения географических выборок *L. lynx* по краниальным признакам с использованием LSD-теста и метрики Махаланобиса (MD)

Table 8. Comparison results for *L. lynx* geographic samples by cranial features applying LSD test and Mahalanobis metric (MD)

№	Признак	Номера сравниваемых выборок					
		I—II	I—III	I—IV	II—III	II—IV	III—IV
1	CbL	+	—	++++	+	++	++++
2	LCr	—	—	—	—	—	—
3	LCr _{BAS}	++	+++	—	—	+	++
4	Fac	++++	++++	—	+++	++++	++++
5	Ncr	—	++++	+++	++++	++++	++++
6	Nas	—	+	—	—	—	—
7	Pal	—	—	—	++	—	—
8	BR	—	—	—	+	—	++
9	BCr _{P4}	++	++++	++++	++	++++	—
10	Zyg	—	—	—	—	—	—
11	Io	++	—	—	—	+++	+
12	Po	+++	+	++++	—	+	+++
13	BCr _{MAST}	—	—	+	—	—	—
14	BNcr	—	—	++++	—	++	++++
15	LMand	—	++	++	—	—	—
16	HMand	—	—	—	—	—	—
17	I ¹ —M ¹	++++	+	++++	+++	—	++
18	C ¹ —M ¹	++	—	++	+++	—	+++
19	I ₁ —M ₁	+	—	+	+	—	+
20	LP ⁴	++	—	—	+++	—	—
21	BC ¹	—	++++	—	++++	—	++++
22	BCr _{BULL}	—	++++	—	++++	—	++++
23	BCh	++++	++++	++++	+	—	—
24	LBull	—	—	—	++	—	+
25	BBull	—	—	—	+	—	—
26	HCr _{BULL}	—	—	+	—	+	++
27	BCr _{PR. POR.}	—	—	—	—	+	—
28	DFor. infr.	++++	+++	++++	—	—	—
	MD	38,69	94,60	26,70	74,69	29,59	113,66

Примечание: (—) — P > 0,05; (+) — P < 0,05; (++) — P < 0,01; (++++) — P < 0,001; (++++) — P << 0,001.

Рыси кавказской популяции в отличие от карпатских, а также рысей других популяций европейской части ареала вида имеют самый мелкий череп ($CbL = 124,7$), который характеризуется относительно коротким лицевым, но более длинным мозговым отделом. Кроме этого, череп кавказской рыси относительно заужен в межглазничной области (Io), но расширен в заглазничной (Po) и в области мозговых капсул ($BNCr$). Он также относительно самый высокий в области слуховых капсул (HCr_{BULL}).

Существенные различия в размерах и пропорциях черепа, отмеченные между карпатской и кавказской рысями, отражены также и в величине обобщенных различий между ними ($MD = 113,7$). Несколько меньше карпатская рысь отличаются от особей шведской ($MD = 94,6$) и еще меньше — северо-западной популяции ($MD = 74,7$). В целом, как следует из данных таблицы 8, это самая дифференцированная форма рыси в европейской части ареала вида, которая статистически достоверно отличается от рысей шведской популяции по 12 краниальным признакам, от рысей северо-западной популяции — по 15 и кавказской — по 15 признакам.

Вторая каноническая переменная (17,68% суммарной дисперсии), как и первая, описывает изменчивость величины CbL и пропорций черепа. Исходя из величины и знака нагрузок на эту переменную (табл. 7), животные с абсолютно и относительно более мелким черепом характеризуются относительно удлиненным лицевым отделом (Fac), более развитой зубной системой (признаки 17–21), широкими хоанами (BCh), расширенными межглазничным (Io) и заглазничным (Po) отделами и некоторыми другими особенностями. Такие характеристики черепа присущи рысям северо-западной популяции, которые по значениям этой переменной в наибольшей степени отличаются от рысей из

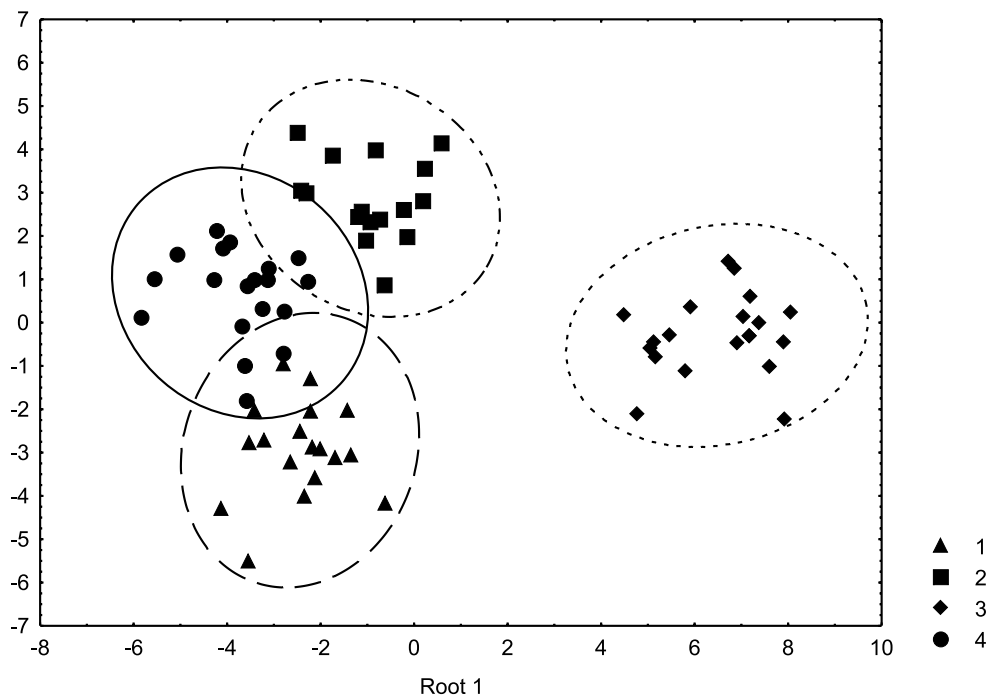


Рис. 3. Распределение самцов и самок *L. lynx* в пространстве значений 1-й и 2-й канонических осей (1 — шведская; 2 — северо-западная; 3 — карпатская; 4 — кавказская).

Fig. 3. Distribution *L. lynx* males and females in the space of values of 1-st and 2-d canonical axis (1 — Swedish; 2 — North-West; 3 — Carpathian; 4 — Caucasus populations).

Швеции (рис. 3), череп которых не только крупнее, но и иной по своим пропорциям. Статистически достоверные различия между животными этих популяций отмечены для 12 признаков, величина обобщенных различий между ними тоже достаточно существенна ($MD = 38,69$). Промежуточное положение по значениям второй канонической переменной занимают рыси кавказской и карпатской популяций (рис. 3).

Третья каноническая переменная, на долю которой приходится 9,83% суммарной дисперсии, согласно величине и знаку нагрузок большинства краниальных признаков, как и первые две, характеризует изменчивость общих размеров и пропорций черепа. По значениям этой переменной в наибольшей степени различаются рыси шведской и северо-западной популяций, с одной стороны, и кавказской, — с другой. Череп рысей кавказской популяции по сравнению с черепом рысей шведской и северо-западной популяций достоверно мельче, его лицевой отдел относительно более удлинен, а мозговой укорочен. Кроме этого, он расширен на уровне P^4 и в области мозговых капсул, но заужен в районе заглазничного перехвата (P_0) и относительно выше в области слуховых капсул. Отмечены также и другие особенности в пропорциях черепа *L. lynx* с территории Кавказа, по которым она отличается от рысей шведской и северо-западной популяций (табл. 6 и 8). Статистически достоверные различия между рысями Кавказа и Швеции установлены по 13 признакам, между животными кавказской и северо-западной популяций — по 10 краниальным признакам. Величина обобщенных различий между рысями сравниваемых популяций почти одинакова ($MD = 26,70$ и $MD = 25,59$ соответственно) и является минимальной по сравнению с величиной MD во всех остальных случаях попарных сравнений (табл. 8).

Обсуждение

Изменчивость окраски и рисунка меха. Выше уже отмечался чрезвычайно высокий уровень индивидуальной вариабельности окраски и рисунка меха у рыси. Однако, несмотря на это, определенная закономерность в изменчивости этих признаков все же очевидна. Согласно оригинальным и литературным (Строганов, 1962; Кишинский, 1967; Гептнер, Слудский, 1972 и др.) данным, частота встречаемости ярко окрашенных пятнистых рысей возрастает в направлении с севера на юг и с востока на запад. Для северных широт характерны серо-бурые тона, нередко с серебристой «вуалью» по кроющим волосам, слабо выраженная пятнистость или ее полное отсутствие. Для Кавказа — ярко-рыжая, иногда светло-рыжая окраска, с крупными ярко выраженными пятнами, реже однотонная песочная. В Карпатах, кроме различной насыщенности каштанового и рыжего цвета, часто встречается и серо-бурый, «заячий», а, по выражению некоторых словацких авторов, «волчий» тип окраски (Sladek et al., 1963). Несмотря на выраженный внутривидовой полиморфизм окраски рысей, его крайние вариации в географически удаленных друг от друга популяциях, вероятно, не смешиваются. Так, отмеченный на Кавказе характерный «каракаличий» окрас — песочно-палевый, совершенно без пятен (инв. № 459, окр. Боржоми, Гос. музей Грузии) в выборках из других частей ареала нами не обнаружен. И, наоборот, — необычайно красивая, с густым пышным мехом, темно-серая шкура рыси (наподобие окраски серого кролика), с голубоватой подпушью и белоснежным животом и паховой областью из Карпат (Закарпатская обл., Раховский р-н, кол. К. А. Татаринова) ни в одной из кавказских выборок нами не отмечена. Существенные различия между рысями этих регионов имеют место и в отношении такого признака как густота и пышность меха. Согласно товароведческому ГОСТу,

шкур рысей (а также волков и лисиц) с территории Карпат относятся к «северному» кряжу, более ценному по сравнению с «южным», для которого указывается яркая рыже-каштановая окраска с четко выраженной пятнистостью, сравнительно короткий и грубый мех. По всем этим показателям карпатские рыси существенно отличаются от кавказских. Единственный признак, в какой-то мере сближающий эти две популяции, — наличие пятен в окраске меха. Следует отметить, что в действительности доля пятнистых рысей в карпатской популяции может быть ниже, чем указано в таблице 3. Используемые нами и Л. Кунком выборки относительно небольшие, а данные А. Штольмана о 90%-ной встречаемости пятнистых рысей сложно оценить, поскольку в его работе вообще не указывается количество просмотренных шкур. По мнению К. А. Татаринова (1965), в украинских Карпатах однотонно окрашенные рыси встречаются нередко.

На анализе окраски рысей мы останавливаемся подробно по той причине, что этот признак послужил основным критерием для отнесения карпатской рыси к кавказскому подвиду (Stollmann, 1963) или в одну группу с ним (Гептнер, Слудский, 1972). Пятнистость в окраске, вводившую в заблуждение не одного систематика, следует считать реликтовым признаком, исходя из истории образования вида (Передняя Азия) и становления его ареала. В процессе эволюции и проникновения рыси в северные широты пятнистость в окраске стала постепенно исчезать. Но до настоящего времени в Скандинавии и Восточной Сибири присутствие пятнистых рысей в популяции не является большой редкостью (Строганов, 1962; Кишинский, 1967). Согласно данным таблицы 3, пятнистость нередко (до 17%) встречается и на территории Швеции. Следовательно, причислять карпатских рысей к южным формам только на основании большей частоты встречаемости этого фенотипа по сравнению с рысями северных популяций оснований нет. К тому же, географическая изоляция карпатской и кавказской популяций еще с плейстоцена исключает их генетическое родство. Опровергнуты и родственные связи между популяциями Карпат и Пиренеев (Vasiliu et al., 1964; Miric, 1974; Матюшкин, 1979 и др.), где обитает типичная «южная» форма — крупнопятнистая парделевая рысь — *L. pardinus*, Temminck, 1824.

Изменчивость экстерьерных признаков в европейской части ареала вида, по всей видимости, также подчиняется определенной географической закономерности, которая выражается в увеличении общих размеров тела обыкновенной рыси с юга (Кавказ) на север (Швеция). Карпатская рысь по длине тела значительно превосходит кавказскую, несколько уступая лишь рыси из Швеции, однако по массе тела животные карпатской популяции значительно превосходят даже особей шведской популяции. По размаху варьирования и по средним значениям массы тела карпатская рысь наиболее близка к обыкновенной рыси Беловежской Пуши. Максимальная масса взрослых самцов (38 кг) отмечена в обеих этих популяциях (табл. 2).

Несмотря на достаточно крупные размеры тела, самцы и самки карпатской рыси характеризуются минимальными средними размерами ступни и уха. По длине хвоста самки карпатской популяции превосходят самцов, хотя в трех остальных популяциях более длиннохвосты самцы. Все эти особенности экстерьера карпатской рыси мы отмечаем лишь как определенную тенденцию, поскольку проверить достоверность этих различий не представляется возможным из-за малочисленности анализируемых выборок.

Половой диморфизм у обыкновенной рыси выражен только по длине и массе тела — самцы достоверно крупнее самок (табл. 2).

Внутрипопуляционная изменчивость общих размеров и формы черепа у обыкновенной рыси проявляется в виде возрастной изменчивости и полового диморфизма. Как показали результаты проведенного исследования, молодые и взрослые рыси достаточно отчетливо дифференцируются по пропорциям черепа и прежде всего по соразмерности его лицевого и мозгового отделов. Индекс, рассчитываемый как отношение длины лицевого отдела черепа к длине его мозгового отдела ($I_{л/м}$), можно использовать для определения возраста рыси наряду с другими одонтологическими и краниальными признаками.

Взрослые самцы обыкновенной рыси по сравнению с самками характеризуются более крупным черепом с хорошо развитыми сагиттальным и затылочным гребнями; он в большей степени скульптурирован по сравнению с черепом самок. Самки пропорциями черепа несколько напоминают молодых особей. Череп самок отличается более слабым развитием сагиттального и затылочного гребней и в этом отношении имеют как бы инфантильные черты в облике черепа.

Межпопуляционные различия в линейных размерах и форме черепа максимальны между рысями карпатской и кавказской популяций ($MD = 113,7$). Животные этих двух популяций высоко достоверно ($P \ll 0,001$) различаются по кондилобазальной длине черепа и относительным значениям 5 краниальных признаков. В общей сложности достоверные различия между особями этих популяций отмечены по 15 краниальным признакам (табл. 8).

Как видно из таблицы 6, карпатская рысь по сравнению с кавказской имеет достоверно более крупный череп (SbL) с относительно более длинным лицевым, но коротким и узким мозговым отделами. Кроме этого, череп карпатской рыси относительно больше заужен в области рострума (BR) и в заглазничной области (Ro), но расширен в межглазничной (Io) и в области слуховых капсул (BCr_{BULL}). Верхний и нижний зубные ряды относительно длиннее, а клык относительно шире у кавказской рыси, чем у карпатской. Эти и другие различия в общих размерах и пропорциях черепа между карпатской и кавказской формами обыкновенной рыси подобны различиям, обычно отмечаемым между южными и северными формами большинства видов крупных млекопитающих (Огнев, 1935; Громов и др., 1963; Гептнер, Слудский, 1972).

Несколько меньше величина обобщенных различий между рысью Карпат и Швеции ($MD = 94,6$), еще меньше различаются рыси карпатской и северо-западной популяций ($MD = 74,7$). В целом, как видно из таблицы 8, карпатская рысь самая дифференцированная форма на большей территории европейской части ареала этого вида. Подробный анализ межпопуляционных различий в размерах и пропорциях черепа приводится нами выше в результатах исследования.

Заключение

Подводя итог всему изложенному выше, необходимо отметить, что по большинству экстерьерных и краниальных признаков рыси из Швеции являются самыми крупными, а рыси кавказской популяции — самыми мелкими в европейской части ареала вида. Животные всех остальных популяций, в том числе и карпатской, занимают промежуточное положение, за исключением массы тела, которая максимальна у самцов и самок с территории Карпат. Во всех популяциях самцы крупнее самок. По окраске и рисунку обыкновенная рысь крайне полиморфна, при этом индивидуальная изменчивость перекрывает географическую. Вместе с тем отмечена определенная закономерность в изменчивости этого признака. В направлении с севера на юг и с востока на запад наблюдается увеличение насыщенности яркими тонами общего фона окраски и четко выраженной пятнистости в рисунке. Карпатская рысь по общему фону

окраски, характеру рисунка и качеству меха стоит ближе к северным рысям, чем к южным, в частности, кавказским. Череп рыси крупнее у самцов по сравнению с самками, по пропорциям черепа половой диморфизм выражен незначительно. По общим размерам и пропорциям черепа максимально дифференцированы рыси Карпат от рысей всех исследованных нами популяций (Швеция, северо-запад и центр России, Беловежье, Кавказ). При этом они в наибольшей степени удалены от рысей Кавказа. Эти данные опровергают наиболее распространенную точку зрения о том, что карпатские и кавказские рыси относятся к одному подвиду — *L. l. dinnik* (= *orientalis*) (Аристов, Барышников, 2001). На основании проведенного исследования мы пришли к заключению, что рыси с территории Западных и Восточных Карпат относятся к самостоятельному подвиду. Впервые карпатская форма как самостоятельный подвид была выделена В. Г. Гептнером (Гептнер, Слудский, 1972), который обозначил ее как *F. (L.) l. carpathica* Kratochw. et Stollm., 1963. Руководствуясь статьей 10.2 Международного кодекса зоологической номенклатуры (2000), считаем необходимым авторство данного подвида изменить и назвать карпатский подвид рыси как *L. l. carpathica* Heptner, 1972.

- Аристов А. А., Барышников Г. Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. — СПб., 2001. — 560 с.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. — М.: Сов. наука, 1944. — 440 с.
- Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа: История формирования фауны. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — 700 с.
- Гептнер В. Г., Слудский А. А. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2: Хищные (Гиены и кошки). — М., 1972. — 550 с.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А и др. Млекопитающие фауны СССР. — Л., 1963, Ч. 2. — 2002 с.
- Динник Н. Я. Звери Кавказа, Ч. 2 // Зап. Кавк. отд. рус. географ. об-ва. — Тифлис, 1915. — Вып. 27. — С. 247—536.
- Динник Н. Я. Млекопитающие горной полосы Кубанской обл. // Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи. Отд. Зоологический. — 1901. — Вып. 5. — 31 с.
- Кищинский А. А. О распространении и внутривидовой изменчивости волка, росомахи и рыси на Калымском Нагорье // Экология млекопитающих и птиц. — М.: Наука, 1967. — С. 10—16.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1980. — 293 с.
- Матюшкин Е. Н. Рыси Голарктики // Млекопитающие (Исследования по фауне Советского Союза; Т. 18). — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. — С. 76—162.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. — СПб., 2000. — 222 с.
- Никитенко М. Ф., Козло П. Г. Эколого-морфологическая характеристика рыси, обитающей в Беловежской Пуще // Экология позвоночных животных Белоруссии. — М.: Наука и техника, 1965. — С. 56—63.
- Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 295 с.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. — М.: Биомедгиз, 1935. — Т. 3. — 750 с.
- Песков В. Н. Количественная оценка степени развития признаков у животных разного возраста и размера // Вестн. зоологии. — 1993. — № 1. — С. 82—85.
- Сатунин К. А. Млекопитающие Кавказского края. — Тифлис, 1915. — Т. 1. — 410 с.
- Симашко Ю. Русская фауна. Млекопитающие. — СПб, 1851. — 1161 с.
- Смирнов Н. Felidae (Mammalia) Кавказа и сопредельных стран по коллекциям Кавказского музея. — Баку: Изд-во Азерб. ун-та, 1922. — Вып. 2. — С. 22—42.
- Строганов С. У. Звери Сибири. — Т. 2: Хищные. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 458 с.
- Татаринев К. А. Звірі західних областей України: матеріали до вивчення фауни Української РСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1956. — 188 с.
- Шевченко Л. С. Краниометрические показатели лисиц европейской части ареала // Вестн. зоологии. — 1987. — № 3. — С. 63—71.
- Шевченко Л. С., Гелл П. О таксономическом статусе карпатской рыси // XVI International Congress of Game Biologists. Abstracts of papers. (Vysoke Tatry—Strbske Pleso. Czechoslovakia, 25 sept. — 2 okt. 1983). — Zvolen, 1983. — P. 64.
- Шевченко Л. С., Песков В. Н. Географическая изменчивость и морфологическая дифференциация зайца-русака (*Lepus euroaeus* Pallas, 1778) на территории Украины // 36. праць Зоол. музею. — 2005. — № 37. — С. 121—133.

- Hell P., Sladek J.* Ergebnisse der Luchsforschung in der ČSSR. II Teil — Über die Variabilität der Schädel und Körpermaße des Luchses (*Felis lynx* L., 1758) in der Westkarpaten // Beiträge zur Jagd- und Wilfforschung. — 1980. — **11**. — S. 260—275.
- Kunc L.* Individualni variabilita zbarveni rysa ostrovida (*Lynx lynx*) Karpatske oblasti // Lynx (Praha). N. s. — 1971. — **12**. — P. 60—65.
- Miric D.* Zur systematischen Stellung des Balkanluchses, *Lynx lynx* (Linne, 1758) // Säugetierk. Mitt. — 1974. — **22**, N 4. — S. 239—244.
- Vasiliiu G. D., Decei P.* Über den Luchs (*Lynx lynx*) der rumanischen Karpaten // Säugetierk. Mitt. — 1964. — **12**, N 4. — S. 155—183.
- Sladek J., Mosansky A., Weisz T.* Predbeznasprava o vyskume rysa — *Lynx lynx* (Linne, 1758) na Slovenscu. Biologiaa. — Bratislava, 1963. — **18**, N 6. — P. 464—469.
- Stollmann A.* Prispievok k poznaniu risa ostrovida, *Lynx lynx* (L.) v Československých Karpatach // Zool. Listy, 1963. — **12**, — N 4. — P. 301—316.