

УДК 599.325: [591.4+591.524] (477)

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЗАЙЦА-РУСАКА (*LEPUS EUROPAEUS*) НА ТЕРРИТОРИИ ПОЛЕСЬЯ И ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

В. Н. Песков¹, Л. С. Шевченко²

¹Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина;

²Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина.

Внутрипопуляционная дифференциация зайца-русака (*Lepus europaeus*) на территории Полесья и Лесостепи Украины. Песков В. Н., Шевченко Л. С. — Изучена внутрипопуляционная дифференциация зайца-русака по пропорциям черепа. Установлено, что в популяциях с территории Полесья и Лесостепи Украины русаки представлены тремя основными экотипами. В порядке уменьшения степени развития жевательного аппарата их можно расположить в такой последовательности: лесной, лесостепной и степной экотипы. Детально анализируются степень и характер их морфологической дифференциации. Обсуждаются возможные причины внутрипопуляционной дифференциации зайца-русака на три указанных экотипа.

Ключевые слова: заяц-русак, внутрипопуляционная дифференциация, внутрипопуляционные группы, пропорции черепа, экотипы.

Intrapopulation Differentiation of the European brown hare (*Lepus europaeus*) in Ukrainian Polesye and Lesostep. Peskov V. N. Shevchenko L. S. — Intrapopulation differentiation by skull proportions of *L. europaeus* was studied. It has been proved that there are three major ecotypes in Ukrainian Polesye (Forest nature areas) and Lesostep (Forest-steppe nature areas) populations. In the descending order of masticatory apparatus development these ecotypes could be placed in the following sequence: forest, forest-steppe and steppe. Degree and character of their morphological differentiation are studied in detailed manner. Possible causes of intrapopulation differentiation by three above ecotypes are discussed.

Key words: European brown hare, intrapopulation differentiation, intrapopulation groups, skull proportions, ecotypes.

Введение

Сравнительно-морфологические исследования зайцевых в целом и зайца-русака в частности до недавнего времени были связаны почти исключительно с изучением географической изменчивости, систематики и филогении этой группы животных (Россолимо, 1979; Аверьянов, 1994, 1999; Angermann, 1983; Corbet, 1983 и мн. др.). В последние годы в этой области с успехом используются современные молекулярно-генетические методы (см., например, Hartl et al., 1993), имеющие значительно большие разрешающие возможности и поэтому существенно потеснившие в териологической систематике традиционные сравнительно-морфологические методы исследования. Между тем, как известно, отбор идет по фенотипам и в конечном итоге ведет к созданию помехоустойчивого онтогенеза, реализующего этот фенотип (Шишкин, 1988). В этой связи следует заметить, что результаты любых исследований, выполненных с использованием самых современных методов, буквально «повисают» в воздухе, если они не находят адекватного морфофункционального или эколого-морфологического объяснения в рамках современной теории адаптивной эволюции, поэтому сравнительно-морфологический подход до сих пор продолжает оставаться весьма востребованным. Последнее особенно очевидно в связи с интересными и важными результатами, полученными в области изучения внутрипопуляционного полиморфизма наземных позвоночных (Евсиков и др., 1999; Николаева, 1986; Оленев, 2002; Реализация..., 2003; Smartt, Lemen, 1980). Благодаря этим и ряду других исследований показано, что природные популяции наземных позвоночных состоят из морфологически и экологически дискретных групп особей, которые выполняют иногда диаметрально противоположные функции по поддержанию стабильного существования того или иного биологического вида в структуре соответствующих экосистем. Зайцевые в этом плане до сих пор остаются практически совершенно не изученной группой млекопитающих.

Исходя из сказанного, целью настоящего исследования было изучение внутрипопуляционной дифференциации зайца-русака в полесской и лесостепной природных зонах Украины, где этот вид

населяет в том числе и нехарактерные для него закрытые лесные биотопы. Ставя перед собою такую задачу, мы исходили из того, что «... представление об общих законах изменчивости вида может быть получено лишь на основе изучения всех форм проявлений внутривидовой изменчивости в их единстве» (Шварц, 1977, с. 279). Поэтому настоящую работу следует рассматривать как продолжение ранее начатых нами исследований по изучению внутривидовой изменчивости зайца-русака (Шевченко, Песков, 2005).

Материал и методы

Фенотипическое разнообразие зайца-русака в полесской (42 самки, 70 самцов) и лесостепной (54 самки, 54 самца) природных зонах Украины изучали на основе анализа краниометрического материала, полученного в результате обработки черепов из научных коллекций зоологических музеев Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и Киевского национального университета имени Тараса Шевченко. Выбор именно этих двух географических выборок для изучения внутривидового полиморфизма обусловлен морфологической близостью зайцев-русаков полесского и лесостепного регионов (Шевченко, Песков, 2005). В качестве контроля для сравнительного изучения использовали выборки самцов ($n = 49$) и самок ($n = 31$) зайца-русака из степной популяции. В общей сложности было обработано 300 черепов, каждый из которых измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм по 21 краниальному признаку (табл. 1).

Для перехода от абсолютных линейных промеров черепа к его пропорциям (соразмерности различных его частей и элементов) исходные абсолютные значения краниальных признаков дважды нормировали (Межжерин и др., 1991). Преобразование исходных значений m краниальных признаков в выборке из n особей (матрица $m \times n$) можно пояснить на следующей схеме:

Матрица исходных значений признаков		Матрица значений, нормированных по столбцам (признакам)		Матрица значений, нормированных по строкам (особям)
X11, X12, ... X1i, ... X1m X21, X22, ... X2i, ... X2m Xj1, Xj2, ... Xji, ... Xjm Xn1, Xn2, ... Xni, ... Xnm	(1)	Y11, Y12, ... Y1i, ... Y1m Y21, Y22, ... Y2i, ... Y2m Yj1, Yj2, ... Yji, ... Yjm Yn1, Yn2, ... Yni, ... Ynm	(2)	Z11, Z12, ... Z1i, ... Z1m Z21, Z22, ... Z2i, ... Z2m Zj1, Zj2, ... Zji, ... Zjm Zn1, Zn2, ... Zni, ... Znm

Таблица 1. Промеры черепа и зубов, использованные в данном исследовании

Table 1. Skull and teeth measurements used in the article

Номер признака	Обозначение признака	Признак
1	LCr	общая длина черепа
2	LCb	кондилобазальная длина черепа
3	LCr(Bas)	основная длина черепа
4	Dia	длина диастемы верхней челюсти
5	LPal	длина небной кости
6	VPal	ширина небной кости
7	Zyg	скуловая ширина черепа
8	Io	ширина межглазничного сужения
9	BNcr	ширина мозговой коробки (нейрокраниума)
10	BCr(Ос)	затылочная ширина черепа
11	BCr(Bul)	ширина черепа в области слуховых капсул
12	Nas	длина носовых костей
13	LP ²	длина второго верхнего предкоренного
14	LM ³	длина третьего верхнего коренного
15	Mand	длина нижней челюсти
16	HMand(P ₃)	высота нижней челюсти в области P ₃
17	DiaMand	длина диастемы нижней челюсти
18	LAng	длина угловой кости нижней челюсти
19	L(P ₁ -M ₃)	длина нижнего зубного ряда
20	LP ₃	длина третьего нижнего предкоренного зуба
21	BP ₃	ширина третьего нижнего предкоренного зуба

Первый этап (1) преобразования исходных значений признаков – нормирование по столбцам (признакам) – проводили, используя формулу: $Y_{ij} = X_{ij} / X_{i\text{cp.}}$, где: Y_{ij} – относительное значение i -го признака у j -й особи; X_{ij} – исходное значение i -го признака у j -й особи; $X_{i\text{cp.}}$ – среднее значение i -го признака в данной выборке; количество столбцов (признаков) – $i = 1, m$.

Второй этап (2) преобразования – нормирование по строкам (особям) – осуществляли по формуле: $Z_{ij} = Y_{ij} / Y_{j\text{cp.}}$, где: Z_{ij} – относительное значение i -го признака у j -й особи; Y_{ij} – относительное значение i -го признака у j -й особи; $Y_{j\text{cp.}}$ – среднее арифметическое нормированных признаков j -й особи; количество строк (особей) – $j = 1, n$.

Нормирование индивидуальных значений признаков посредством их деления на соответствующие средневыворочные значения позволяет перейти от несопоставимых друг с другом в структуре единого фенотипа абсолютных значений признаков* к относительным, которые отражают величину i -го признака у j -й особи по отношению к среднему значению этого признака в данной выборке. Относительные значения разных признаков, выраженные в долях соответствующих средневыворочных значений, принятых за единицу, вполне сопоставимы между собой в пределах фенотипа одной и той же особи.

Задача второго шага нормирования – убрать различия в размерах особей данной выборки, поскольку у крупных особей величина нормированных значений если не всех, то большинства признаков будет больше 1, а у мелких, соответственно, меньше 1. Вполне очевидно, что сравнивая таких особей, мы будем оценивать различия не столько по пропорциям, сколько по общим их размерам, что само по себе мало интересно. Поэтому нормированные значения всех признаков каждой особи будем рассматривать как один вариационный ряд, величину всех переменных которого необходимо разделить на величину среднего арифметического этого ряда.

Эти дважды нормированные значения краниальных признаков назовем *соотносительными*, поскольку они представляют собою результат соотнесения в структуре фенотипа каждой конкретной особи величины относительных значений всех анализируемых признаков через среднее арифметическое значение этих признаков. При этом следует подчеркнуть, что эти соотносительные значения краниальных признаков отражают *степень развития* i -го признака у j -й особи относительно всех остальных ее признаков, которые анализируются в данном случае.

Согласованное (сопряженное) изменение признаков оценивали по формуле:

$$SgDE_{im} = \sum_{i=1}^m (Z_{ij} - Z_{im})^2,$$

где: $SgDE_{im}$ – квадратичная дистанция Евклида между i -м и m -м признаками; Z_{ij} – соотносительное значение i -го признака у j -й особи; Z_{im} – тоже m -го признака у n -й особи.

Обобщенные различия между особями по пропорциям черепа рассчитывали по формуле:

$$SgDE_{jn} = \sum_{j=1}^n (Z_{ji} - Z_{jn})^2,$$

где: $SgDE_{jn}$ – квадратичная DE между j -й и n -й особями; Z_{ji} – дважды нормированное (соотносительное) значение i -го признака у j -й особи; Z_{jn} – то же m -го признака у n -й особи.

Полученные матрицы попарных дистанций обрабатывали, используя процедуру кластерного анализа. Иерархическую классификацию признаков и особей проводили методом Уорда с использованием квадратичной дистанции Евклида (Классификация..., 1980; Мандель, 1988; Факторный ..., 1989).

Чисто эмпирическим путем было выяснено, что сравнение зайцев-русаков по пропорциям черепа далеко не всегда дает четкую картину их дифференциации на внутрипопуляционные группы, поэтому животных еще раз сравнивали друг с другом, но уже по структуре их сходства-различия с остальными особями данной выборки, используя в качестве признаков значения $SgDE$. С этой целью матрицу обобщенных различий ($SgDE$), которая отражает сходства-различия между особями данной выборки по пропорциям черепа, обрабатывали в рамках кластерного анализа с использованием метрики $D=1$ – г. Матрица значений D отражает весь спектр внутрипопуляционных различий зайцев-русаков по структуре их сходства-различия друг с другом по пропорциям черепа. По результатам кластеризации этой матрицы выделяли внутрипопуляционные группы зайцев.

Для каждой выделенной внутрипопуляционной группы рассчитывали средние арифметические значения абсолютных и относительных (приведенных) значений краниальных признаков. Сравнительный анализ внутрипопуляционной (межгрупповой) изменчивости абсолютных и приведенных (относительных) значений краниальных признаков проводили посредством организации однофакторных дисперсионных комплексов (Лакин, 1980). Приведенные значения краниальных признаков рассчитывали по отношению к общей длине черепа (LCr), равной 100 мм, которая была взята за стандарт (Песков, 1993; Шевченко, Песков, 2005). Обобщенные различия по пропорциям черепа оценивали с помощью квадратичной дистанции Махаланобиса ($SgMD$), которую рассчитывали по исходным абсолютным значениям краниальных признаков. Все вычисления проведены с использованием статистического пакета “Statistica for Windows”, версия 5.5 (StatSoft, Inc., 1999, США).

* Признаки несопоставимы друг с другом в силу разномасштабности их абсолютных значений.

Результаты

Внутрипопуляционная дифференциация животных по пропорциям черепа выражена достаточно отчетливо во всех четырех изученных выборках (рис. 1). При разрезании кластера выше уровня 20% различий становится очевидным, что выборки самцов и самок из полесской популяции, а также самок из лесостепной популяции отчетливо разделились на три фенотипически дискретные субвыборки, или внутрипопуляционные группы каждая, в то время, как выборка самцов из лесостепной популяции дифференцировалась на четыре внутрипопуляционные группы. Такое разделение выборок полностью подтверждается результатами дискриминантного анализа (рис. 2). При этом следует подчеркнуть, что вероятность правильного отнесения каждой отдельной особи к своей группе в рамках дискриминантного анализа превышает 95%-ный уровень значимости.

По результатам однофакторного дисперсионного анализа статистически достоверные различия между русаками выделившихся внутрипопуляционных групп отмечены по 12 краниальным и одонтологическим признакам и, прежде всего, по пропорциям зубной системы ($L(P_1-M_3)$, LP^2 , LP_3 , BP_3 , LM^3), а также по некоторым другим признакам ($LPal$, Dia , $BCr(Oc)$, $Mand$, $HMand(P_3)$, $DiaMand$, $LAng$), которые функционально связаны с ними в системе жевательного аппарата *Leporidae* (Лебекина, 1957).

Полесье. В выборке самок из полесской популяции зайца-русака максимальная величина обобщенных различий ($SqMD$), которые рассчитывались по

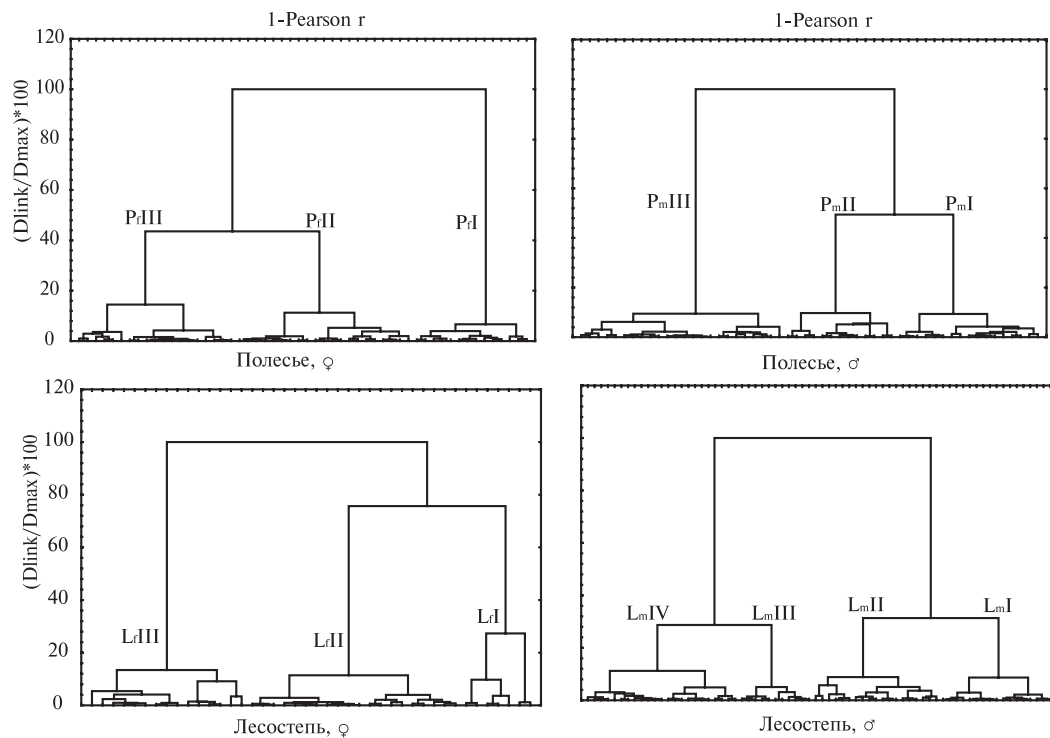


Рис. 1. Фенограммы, отражающие дифференциацию *L. europaeus* из полесской (P) и лесостепной (L) природных зон Украины по пропорциям черепа (f – самки, m – самцы; I–IV – номера внутрипопуляционных групп).

Fig 1. Phenogrammes presenting differentiation by skull proportions of *L. europaeus* specimens from Polesye (P) and Lesostep (L) nature areas of Ukraine (f – females, m – males; I–IV – numbers intrapopulation groups).

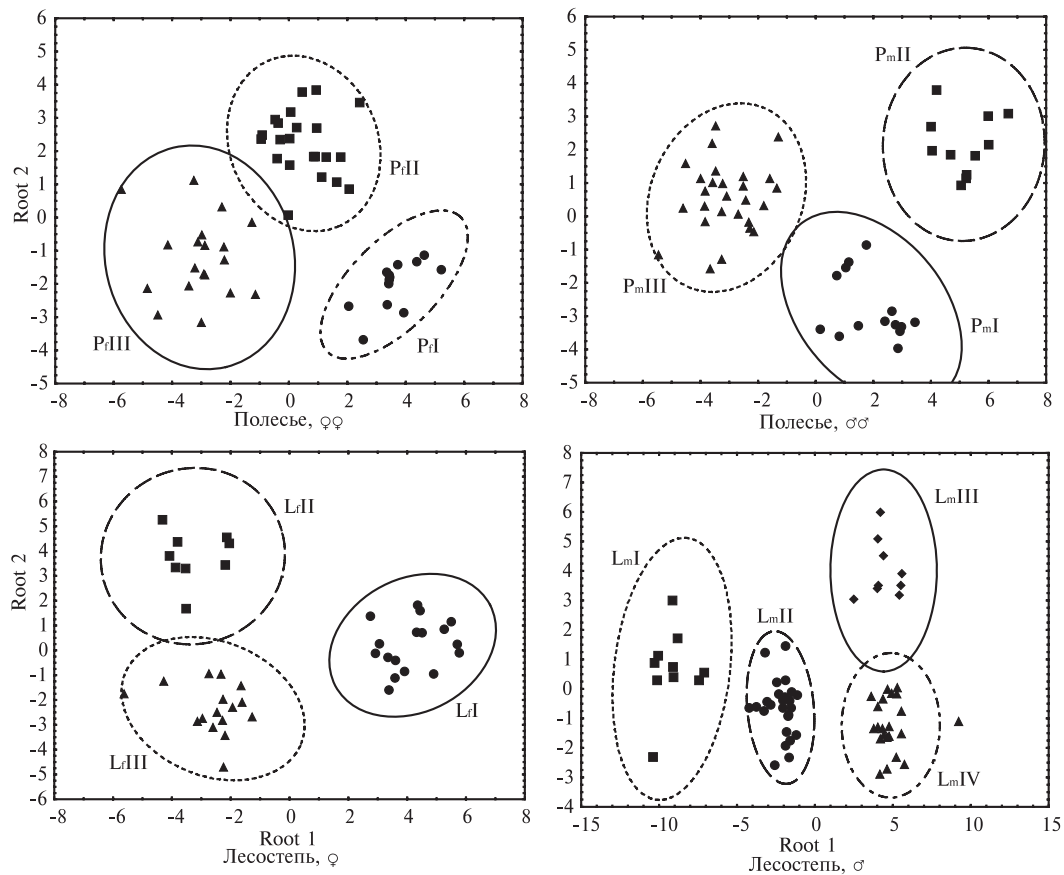


Рис. 2. Распределение особей *L. euroaeus* из полесской (P) и лесостепной (L) природных зон Украины в пространстве значений 1-й и 2-й канонических переменных (f – самки, m – самцы; I–IV – номера внутрипопуляционных групп).

Fig 2. Distribution of *L. euroaeus* specimens from Polesye (P) and Lesostep (L) nature areas of Ukraine in the factor space of 1-st and 2-nd canonic variables (f – females, m – males; I–IV – numbers intrapopulation groups).

исходным абсолютным значениям краниальных признаков, отмечена между животными первой (P_fI) и третьей (P_fIII) групп ($SqMD = 60,55$). Самки второй группы (P_fII) занимают промежуточное положение, будучи несколько ближе к самкам третьей группы ($SqMD = 29,93$), чем к самкам первой ($SqMD = 33,32$) (см. рис. 1). Суть этих различий сводится к тому, что при одинаковой общей длине черепа ($LCr = 100$ мм) самки первой группы статистически достоверно ($0,001 < P < 0,05$) отличаются от самок второй и третьей групп по длине P^2 и M^3 , длине и ширине P_3 , а также по высоте нижней челюсти в области P_3 и длине диастемы нижней челюсти (табл. 2). Кроме этого, самки первой группы имеют меньшее значение затылочной ширины черепа по сравнению с самками первой группы ($P = 0,040$). Между самками второй и третьей внутрипопуляционных групп существуют статистически достоверные различия по относительной длине M^3 ($P < 0,001$) и P_3 ($P = 0,041$). Интересно отметить диспропорциональность в развитии третьего нижнего предкоренного зуба (P_3) у самок первой и третьей групп этой выборки. Как видно из табл. 2, у самок первой группы этот зуб относительно короткий и широкий, в то время, как у самок третьей группы он более длинный и узкий. Заметим, что отмеченные различия в пропорциях P_3 статистически высоко достоверны.

Таблица 2. Средние значения относительных краниальных признаков и результаты их сравнения в трех внутривидовых группах самок *L. europaeus* (P_I, P_{II} и P_{III}) с территории Полесья

Table 2. Mean values of cranial indices and results of their comparison for three female intrapopulation groups of *L. europaeus* (P_I, P_{II} и P_{III}) from Polesye (Forest nature areas)

Признак	Средние значения признаков			Уровень достоверности различий (P)		
	P _I (n = 15)	P _{II} (n = 22)	P _{III} (n = 17)	P _I –P _{II}	P _I –P _{III}	P _{II} –P _{III}
Dia	31,02	30,74	30,77	P = 0,439	P = 0,493	P = 0,938
LPal	6,61	6,31	6,47	P = 0,189	P = 0,553	P = 0,426
BCr(Ос)	29,04	29,67	29,39	P = 0,040*	P = 0,257	P = 0,304
LP ₂	2,78	4,25	4,01	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,193
LM ₃	1,88	2,03	1,42	P = 0,016	P < 0,001	P < 0,001
Mand	71,45	71,50	72,07	P = 0,928	P = 0,298	P = 0,273
HMand(P ₃)	11,90	10,73	10,40	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,156
DiaMand	24,78	23,47	23,24	P = 0,036	P = 0,018	P = 0,678
LAng	25,97	25,97	26,19	P = 0,998	P = 0,674	P = 0,627
L(P _I –M ₃)	18,94	19,50	19,05	P = 0,059	P = 0,712	P = 0,089
LP ₃	5,11	5,73	6,10	P = 0,003	P < 0,001	P = 0,041
BP ₃	3,95	3,61	3,41	P = 0,046	P = 0,002	P = 0,174
Количество признаков, по которым обнаружены статистически достоверные различия				7	6	3
Обобщенные различия (SqMD) между группами				33,32	60,55	23,93

* В табл. 2–6 полужирным шрифтом выделены статистически достоверные различия.

Следует сразу же обратить внимание на то, что здесь (см. табл. 2) и далее (табл. 3–5) результаты сравнения выделенных групп по отдельным признакам (предпоследняя строчка) часто не совпадают с величиной обобщенных различий (последняя строчка). Однако это не артефакт, а результат различной методологии дисперсионного и дискриминантного анализов. Напомним, что в дисперсионном анализе сравниваются (соотносятся) между собой лишь внутри- и межгрупповая дисперсии анализируемых признаков, в то время как квадратичная дистанция Махаланобиса (SqMD) интегрирует в себе всю информацию о существующих различиях между сравниваемыми группами объектов, включая и различия в корреляционных зависимостях между признаками. Поэтому результаты этих сравнений следует воспринимать как взаимодополняющие, но не опровергающие друг друга.

Самцы второй (P_{II}) и третьей (P_{III}) внутривидовых групп, обобщенные различия между которыми максимальны для полесской выборки (SqMD = 99,47), статистически достоверно (0,001 < P < 0,05) различаются по средним приведенным значениям 8 (!) краниальных признаков (табл. 3) и совершенно не различаются (P > 0,05) по абсолютным значениям общей длины черепа. Так, животные третьей группы имеют максимальные относительные значения LP₂, LM₃ и LP₃, средние – высоты мандибулы в области P₃, длины угловой кости нижней челюсти и длины нижнего зубного ряда, а также минимальные относительные значения длины нижней челюсти, длины диастемы верхней и нижней челюсти и ширины P₃. Как и у самок третьей внутривидовых групп (см. табл. 2), у самцов P_{III} группы этот зуб относительно более длинный, но узкий по сравнению с самцами второй и первой внутривидовых групп (табл. 3). У самцов второй группы (P_{II}), напротив, P₃ относительно короткий, но широкий. Кроме этого, они имеют минимальный по длине P₂ и средний M₃. Максимальная относительная длина диастемы нижней челюсти у самцов этой группы сочетается с максимальной длиной и высотой нижней челюсти в целом, а также с минимальной относительной длиной нижнего

Таблица 3. Средние значения относительных краниальных признаков и результаты их сравнения в трех внутрипопуляционных группах самцов *L. europaeus* (P_{mI}, P_{mII} и P_{mIII}) с территории ПолесьяTable 3. Mean values of cranial indices and results of their comparison for three male intrapopulation groups of *L. europaeus* (P_{mI}, P_{mII} и P_{mIII}) from Polesye (Forest nature areas)

Признак	Средние значения признаков			Уровень достоверности различий (P)		
	P _{mI} (n = 15)	P _{mII} (n = 11)	P _{mIII} (n = 28)	P _{mI} –P _{mII}	P _{mI} –P _{mIII}	P _{mII} –P _{mIII}
Dia	30,96	30,94	30,13	P = 0,947	P = 0,012	P = 0,025
LPal	6,42	6,70	6,63	P = 0,362	P = 0,402	P = 0,797
Bcr(Ос)	29,58	29,48	29,79	P = 0,815	P = 0,545	P = 0,413
LP ²	4,19	2,89	4,39	P < 0,001	P = 0,173	P < 0,001
LM ³	1,44	1,59	1,99	P = 0,166	P < 0,001	P < 0,001
Mand	71,08	72,45	70,79	P = 0,039	P = 0,584	P = 0,006
HMand(P ₃)	10,77	11,63	11,02	P = 0,006	P = 0,314	P = 0,025
DiaMand	23,20	24,14	22,91	P = 0,021	P = 0,370	P = 0,001
Lang	26,62	25,08	25,90	P = 0,003	P = 0,079	P = 0,067
L(P ₁ -M ₃)	19,29	18,52	19,07	P = 0,025	P = 0,423	P = 0,069
LP ₃	5,61	4,78	5,77	P = 0,002	P = 0,453	P < 0,001
BP ₃	3,59	3,91	3,49	P = 0,103	P = 0,557	P = 0,020
Количество признаков, по которым обнаружены статистически достоверные различия				7	2	8
Обобщенные различия (SqMD) между группами				41,08	39,86	99,47

зубного ряда и угловой кости. Наконеч, череп самцов русака первой группы (P_{mI}) характеризуется максимальными относительными размерами диастемы верхней челюсти, угловой кости и длины нижнего зубного ряда, а также минимальными значениями LM₃ и HMand (P₃) и средними семи остальных признаков (см. табл. 3).

Лесостепь. В лесостепной популяции русака максимальные различия (SqMD = 44,92) по пропорциям черепа отмечены между самками первой (L_{fI}) и третьей (L_{fIII}), средние (SqMD = 37,60) – между самками второй (L_{fII}) и третьей (L_{fIII}), минимальные (SqMD = 33,12) – между самками первой и второй внутрипопуляционных групп (табл. 4). Согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа, основные отличия сводятся к следующему. При одинаковых общих размерах черепа (LCr = 100 мм) самки первой группы статистически достоверно (0,001 < P < 0,05) отличаются от самок второй и третьей групп по длине небной кости, высоте нижней челюсти в обл. P₃, длине диастемы нижней челюсти, длине P², M³ и ширине P₃. Кроме этого, у самок L_{fIII} группы относительная длина P₃ достоверно (P = 0,035) больше по сравнению с самками L_{fI} группы. У самок первой и третьей внутрипопуляционных групп мы отмечаем аналогичную диспропорциональность в развитии P₃, что и в первых двух случаях (см. табл. 4). Между самками второй и третьей групп статистически достоверные различия отмечены по длине M³ (P < 0,001) и высоте углового отростка нижней челюсти (P = 0,035).

В выборке самцов лесостепной популяции максимальная величина обобщенных различий по совокупности краниальных признаков между животными первой (L_{mI}) и четвертой (L_{mIV}) внутрипопуляционных групп составляет SqMD = 78,93 (табл. 5). Самцы первой группы по общим размерам черепа (LCr = 100,0 мм; LCb = 87,4 мм; LCr(Bas) = 81,1 мм) мельче самцов второй (101,3; 90,2 и 82,4 соответственно), третьей (101,3; 89,0 и 82,9) и четвертой (102,0; 90,6 и 82,5) групп. Однако статистически достоверные различия установлены только по кондилобазальной длине черепа между самцами первой и второй (P = 0,021), а также первой и четвертой (P = 0,008) групп. Как

Таблица 4. Средние значения относительных краниальных признаков и результаты их сравнения в трех внутривидовых группах самок *L. europaeus* (L_rI, L_rII и L_rIII) с территории Лесостепи

Table 4. Mean values of cranial indices and results of their comparison for three female intrapopulation groups of *L. europaeus* (L_rI, L_rII и L_rIII) from Lesostep (Forest-step nature areas)

Признак	Средние значения признаков			Уровень достоверности различий (P)		
	L _r I (n = 6)	L _r II (n = 20)	L _r III (n = 16)	L _r I—L _r II	L _r I—L _r III	L _r II—L _r III
Dia	30,11	30,63	30,44	P = 0,288	P = 0,516	P = 0,593
LPal	5,53	6,55	6,34	P < 0,001	P = 0,002	P = 0,256
BCr(Ос)	29,63	29,72	29,58	P = 0,890	P = 0,942	P = 0,772
LP ²	3,45	4,25	3,94	P = 0,001	P = 0,042	P = 0,062
LM ³	1,74	2,00	1,40	P = 0,017	P = 0,003	P < 0,001
Mand	69,31	70,98	71,29	P = 0,137	P = 0,091	P = 0,704
HMand(P ₃)	12,19	10,95	11,17	P = 0,002	P = 0,011	P = 0,436
DiaMand	21,47	23,55	23,24	P < 0,001	P = 0,003	P = 0,427
LAng	26,10	25,91	26,97	P = 0,778	P = 0,210	P = 0,035
L(P ₁ -M ₃)	18,99	19,25	19,49	P = 0,535	P = 0,263	P = 0,456
LP ₃	5,04	5,66	6,16	P = 0,078	P = 0,035	P = 0,059
BP ₃	4,79	3,59	3,43	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,294
Количество признаков, по которым обнаружены статистически достоверные различия				6	7	2
Обобщенные различия (SqMD) между группами				33,12	44,92	37,60

Таблица 5. Средние значения относительных краниальных признаков и результаты их сравнения в четырех внутривидовых группах самцов *L. europaeus* (L_mI, L_mII, L_mIII и L_mIV) с территории Лесостепи

Table 5. Mean values of cranial indices and results of their comparison for four male intrapopulation groups of *L. europaeus* (L_mI, L_mII, L_mIII и L_mIV) from Lesostep(Forest-step nature areas)

Признак	Средние значения признаков				Уровень достоверности различий (P)					
	L _m I (n=10)	L _m II (n=26)	L _m III (n=10)	L _m IV (n=24)	L _m I—L _m II	L _m I—L _m III	L _m I—L _m IV	L _m II—L _m III	L _m II—L _m IV	L _m III—L _m IV
Dia	31,05	30,61	30,53	30,98	P = 0,285	P = 0,305	P = 0,860	P = 0,849	P = 0,254	P = 0,307
LPal	6,23	6,30	6,06	6,13	P = 0,785	P = 0,559	P = 0,674	P = 0,339	P = 0,367	P = 0,784
BCr(Ос)	30,25	29,58	29,28	29,40	P = 0,072	P = 0,036	P = 0,029	P = 0,437	P = 0,554	P = 0,774
LP ²	3,25	4,01	3,30	4,25	P < 0,001	P = 0,834	P < 0,001	P = 0,002	P = 0,157	P < 0,001
LM ³	1,08	1,48	1,95	1,99	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,432
Mand	71,96	71,54	72,32	71,00	P = 0,579	P = 0,698	P = 0,215	P = 0,321	P = 0,355	P = 0,102
HMand(P ₃)	11,45	10,86	11,92	10,75	P = 0,097	P = 0,282	P = 0,053	P = 0,005	P = 0,665	P = 0,002
DiaMand	22,95	23,37	24,79	23,27	P = 0,389	P = 0,003	P = 0,520	P = 0,006	P = 0,793	P = 0,004
LAng	26,00	26,31	26,72	26,13	P = 0,541	P = 0,252	P = 0,807	P = 0,438	P = 0,643	P = 0,273
L(P ₁ -M ₃)	19,44	19,44	19,34	19,17	P = 0,995	P = 0,809	P = 0,463	P = 0,778	P = 0,338	P = 0,669
LP ₃	5,20	5,84	4,74	6,16	P = 0,006	P = 0,108	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,080	P < 0,001
BP ₃	3,40	3,63	3,40	3,64	P = 0,245	P = 0,996	P = 0,250	P = 0,260	P = 0,984	P = 0,265
Количество признаков, по которым обнаружены статистически достоверные различия					3	3	4	5	1	4
Обобщенные различия (SqMD) между группами					19,51	71,51	78,93	46,03	29,01	25,03

видно из приведенных данных, самцы первой группы имеют самый мелкий череп среди самцов лесостепной популяции. Кроме этого, для них характерны максимальные относительные размеры диастемы верхней челюсти, нижнего зубного ряда и затылочной ширины черепа наряду с минимальными размерами нижней диастемы, P^2 и M^3 . Самцы четвертой группы имеют максимальные относительные размеры P^2 , M^3 и P_3 и минимальные — $LMand$, $HMand(P_3)$ и $L(P_1-M_3)$. Статистически достоверные различия ($0,001 < P < 0,05$) между самцами L_{mI} и L_{mIV} групп отмечены по средним значениям $BCr(Oc)$, LP^2 , LM^3 и LP_3 . Самцы первой (L_{mI}) и третьей (L_{mIII}) групп ($SqMD = 71,51$) статистически достоверно различаются по величине $BCr(Oc)$, M^3 и $DiaMand$. Между самцами первой (L_{mI}) и второй (L_{mII}) групп отмечена минимальная величина обобщенных различий ($SqMD = 19,51$), а статистически достоверные различия существуют по относительным значениям трех признаков (LP^2 , LM^3 и LP_3). Обобщенные различия между самцами L_{mII} и L_{mIV} групп заметно больше ($SqMD = 29,01$), однако статистически достоверные различия установлены лишь по длине M^3 ($P < 0,001$). Самцы L_{mII} и L_{mIII} групп достоверно различаются ($0,0001 < P < 0,01$) по величине средних значений LP^2 , LM^3 , LP_3 , $HMand(P_3)$ и $DiaMand$; обобщенные различия между ними характеризуются средней величиной ($SqMD = 46,03$). Наконец, обобщенные различия между самцами L_{mIII} и L_{mIV} групп близки к минимальным ($SqMD = 25,03$), а статистически достоверные различия ($0,0001 < P < 0,05$) отмечены по относительным значениям четырех краниальных признаков (LP^2 , $HMand(P_3)$, $DiaMand$ и LP_3).

Согласованная изменчивость анализируемых краниальных признаков как у самцов, так и у самок зайца-русака из полесской и лесостепной популяций очень высока (рис. 3). Особенно это очевидно для признаков, характеризующих линейный рост черепа в длину (1, 2, 3, 4, 12, 15) и скорость его развития (7, 9, 10, 11 и 18). Некоторые признаки, характеризующие формирование пропорций черепа и его жевательного аппарата (5, 6, 8, 13, 14, 16, 17, 20, 21), напротив, изменяются в различной степени независимо. Существенных различий в согласованной изменчивости краниальных признаков, детерминированных полом животных и географией изучаемых выборок, не отмечено.

Возрастная изменчивость краниальных признаков *L. europaeus* на территории Украины изучена крайне недостаточно (Архипчук, 1983). Поэтому были сформированы четыре возрастные выборки самцов и самок зайца-русака из полесского и лесостепного регионов: полувзрослые (subadultus) самки (F_s) и самцы (M_s) и взрослые (adultus) самки (F_a) и самцы (M_a). В таблице 6 представлены средние значения лишь тех признаков, для которых обнаружены статистически достоверные различия. Как и следовало ожидать, мелкий череп молодых животных характеризуется относительно более короткой лицевой частью (Dia , Nas , $DiaMand$), широким межглазничным промежутком (Io) и относительно широким мозговым отделом черепа ($BNcr$, $BCr(Oc)$, $BCr(Bul)$). Отмечен половой диморфизм по относительным значениям четырех краниальных признаков у полувзрослых русаков, что, несомненно, обусловлено более быстрым ростом и развитием организма и, соответственно, черепа у молодых самок. Косвенным подтверждением этому может служить то, что по трем из четырех этих признаков ($LPal$, Zyg , Nas) полувзрослые самки не отличаются от взрослых, в то время, как у самцов возрастные различия по этим признакам существенны (см. табл. 6). Исходя из полученных результатов, можно сделать вывод о том, что по одонтологическим и функционально связанным с ними признакам половой диморфизм и возрастные различия отсутствуют. Из этого следует, что статистически достоверные различия, обнаруженные между внутрипопуляционными группами зайца-русака в Полесской и Лесостепной природных зонах Украины по этим признакам, не зависят от пола и возраста животных.

Обсуждение

Во всех четырех изученных выборках зайца-русака большинство краниальных признаков по степени их согласованной изменчивости можно объединить в одну плеяду, если рассматривать объединение признаков ниже 20%-ного уровня различий (см. рис. 3). В состав этой плеяды не входят признаки, характеризующие размеры предкоренных и коренных зубов (13, 14, 20 и 21), а также длину небной кости (5). Кроме этого, у самцов из лесостепной выборки вне плеяды оказались заглазничная ширина черепа (8) и высота нижней челюсти в области P_3 (16) (см. рис. 3).

Отмеченные выше результаты свидетельствуют прежде всего о том, что в процессе морфогенеза черепа в позднем онтогенезе зайца-русака большинство краниальных признаков изменяется весьма согласованно и лишь немногие из них в той или иной степени независимы в своих изменениях. Исходя из этого, можно утверждать, что процесс развития черепа в позднем онтогенезе зайца-русака сильно канализирован, причем в качестве буфера здесь выступает система морфогенетических корреляций (по терминологии Шмальгаузена, 1982) между различными частями черепа. Благодаря этому череп как одна из важнейших морфофункциональных структур организма зайца-русака развивается весьма стабильно, обеспечивая тем самым надежность в выполнении целого ряда жизненно важных функций. Адаптация к изменению режима питания у русака обеспечивается благодаря высокой лабильности признаков зубной системы, что

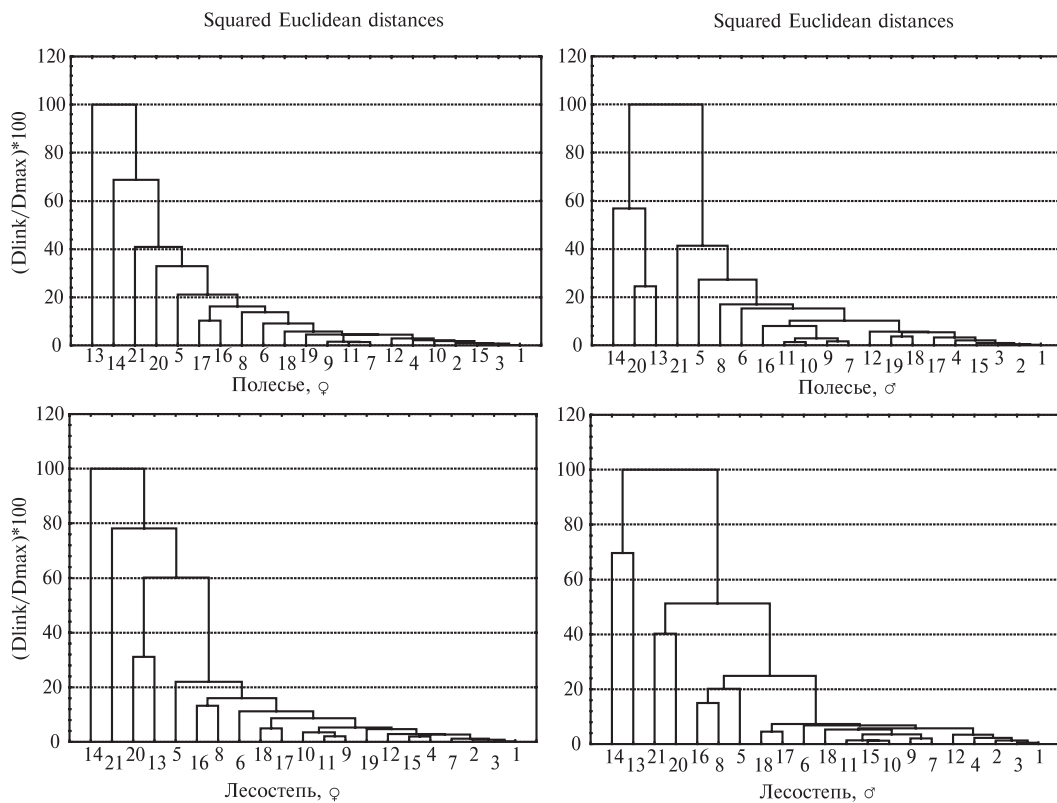


Рис. 3. Фенограммы, отражающие согласованность в изменении 21 краниального признака у *L. europaeus* из полесской и лесостепной природных зон Украины. (Номера признаков соответствуют таковым в табл. 1.)

Fig 3. Phenogrammes presenting measurements consistency for 21 cranial characters for *L. europaeus* from Polesye and Lesostep nature areas of Ukraine.

в свое время было подтверждено специальными экспериментами на зайцеобразных (см. Лебекина, 1957). Высокая лабильность одонтологических признаков определяет независимость их изменчивости по сравнению со всеми остальными признаками черепа и в значительной степени внутрипопуляционную дифференциацию зайца-русака.

Для того, чтобы разобраться в природе 13 выделенных внутрипопуляционных групп, была образована совокупная выборка, куда, кроме этих тринадцати групп, вошли 4 возрастных и 6 географических выборок. Возрастные выборки формировались из полувзрослых (*subadultus*) и взрослых (*adultus*) животных полесской и лесостепной выборок, географические – из русаков полесской, лесостепной и степной природных зон. Самцов и самок во всех случаях рассматривали отдельно. Совокупная выборка, составленная из 23 указанных выше выборок, обрабатывалась в рамках статистического алгоритма, описанного в разделе «Материал и методы». В результате проделанного анализа установлено, что совокупная выборка совершенно неоднородна по своему составу, о чем свидетельствуют данные рисунка 4, а также огромный разброс в величине квадратичной дистанции Евклида от минимального значения ($SgDE = 0,003$) между взрослыми самками возрастной группы «*adultus*» (F_a) и самками с территории Полесья (P_f) до максимального ($SgDE = 0,287$) между самками первой группы из лесостепной (L_{fI}) и самками третьей группы из полесской (P_{fIII}) популяций. При этом совокупная выборка дифференцировалась на три крупных субвыборки – феноны* А, В и С, которые, в свою очередь, разделились на более мелкие субвыборки – феноны (см. рис. 4).

Наиболее однородной по степени сходства-различия среди выделившихся является группа выборок, вошедших в состав фенона C_{21} ($SgDE = 0,003–0,010$; $SgDE_{cp.} = 0,007$). К этому фенону относятся взрослые самцы (M_a) и самки (F_a) возрастной группы «*adultus*», самцы (P_m) и самки (P_f) Полесья и самцы с территории Лесостепи (L_m). Фенон C_{22} состоит из выборок полувзрослых самок (F_s), самок Лесостепи (L_f), самок (S_f) и самцов (S_m) Степи. Уровень сходства между выборками этого фенона ($SgDE = 0,008–0,018$; $SgDE_{cp.} = 0,013$) несколько ниже по сравнению с таковым между выборками фенона C_{21} . В целом же феноны C_{21} и C_{22} , исходя из результатов сравнения выборок входящих в их состав ($SgDE = 0,006–0,032$; $SgDE_{cp.} = 0,015$), можно рассматривать как единую группу, которая вместе с выборкой полувзрослых самцов – M_s (фенон C_{23}) образует более крупный фенон C_2 . В структуре последнего M_s группа отстоит несколько особняком от русаков фенонов C_{21} и C_{22} ($SgDE_{cp.} = 0,039$), что определяется особенностями пропорций черепа полувзрослых самцов (см. табл. 6). Все 10 выборок фенона C_2 являются частью одного из трех основных фенонов – фенона С (см. рис. 4).

Рассмотренные выше результаты еще раз подтверждают наш вывод о слабой выраженности полового диморфизма по пропорциям черепа у русаков полесской, лесостепной и степной популяций ($SgDE = 0,005–0,011$), а также о том, что все три экологические (по терминологии Наумова, 1963) популяции зайца-русака относятся к единой географической популяции, населяющей равнинную материковую часть Украины (Шевченко, Песков, 2005).

К фенону С относится также группа выборок фенона C_1 , в состав которой входят самцы 4-й группы (L_{mIV}) и самки 2-й группы (L_{fII}) из лесостепной популяции, самки 2-й группы (P_{fII}) и самцы 3-й группы (P_{mIII}) из полесской. Морфологическая дифференциация внутри этой группы незначительна ($SgDE = 0,004–0,016$; $SgDE_{cp.} = 0,009$). Характерными особенностями животных фенона

* Фенон – группа фенотипически сходных экземпляров (Майр, 1971).

Таблица 6. Средние значения краниальных признаков и результаты их сравнения у полувзрослых (subadultus — s) и взрослых (adultus - a) самцов (M_s и M_a) и самок (F_s и F_a) *L. europaeus*

Table 6. Mean values of cranial characters and results of their comparisons for sub-adult (s) and adult (a) males (M_s and M_a) and females (F_s and F_a) of *L. europaeus*

Признак	subadultus		adultus		Возрастная изменчивость		Половой диморфизм	
	F_s n = 11	M_s n = 17	F_a n = 17	M_a n = 14	F_s-F_a	M_s-M_a	F_s-M_s	F_a-M_a
LCr, мм	94,41	92,81	106,03	105,63	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,097	P = 0,651
Dia*	29,32	29,49	30,99	30,74	P < 0,001	P = 0,003	P = 0,698	P = 0,527
LPal	6,41	7,11	6,42	6,53	P = 0,946	P = 0,013	P = 0,006	P = 0,637
Zyg	47,10	48,48	46,40	47,24	P = 0,245	P = 0,028	P = 0,026	P = 0,129
Io	14,78	15,39	13,22	13,13	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,127	P = 0,816
BNcr	34,19	35,26	32,40	32,92	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,025	P = 0,227
BCr(Ос)	30,29	30,74	29,22	29,07	P = 0,007	P < 0,001	P = 0,247	P = 0,668
BCr(Bul)	32,46	32,42	30,49	30,43	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,916	P = 0,885
Nas	43,82	41,91	44,91	44,83	P = 0,214	P < 0,001	P = 0,031	P = 0,922
DiaMand	22,58	22,68	23,55	23,27	P = 0,024	P = 0,130	P = 0,808	P = 0,467

*Величина длины диастемы и всех остальных признаков приведена к LCr = 100 мм

C_1 являются максимальные относительные значения LP^2 (4,25–4,39), LM^3 (1,99–2,03) и LP_3 (5,66–6,16), минимальные и средние значения относительной высоты нижней челюсти в области P_3 (10,73–11,02). По результатам сравнения русаков тех групп, которые относятся к фенону C_1 , с русаками возрастных и географических выборок, можно заметить, что по пропорциям черепа они больше похожи на взрослых животных ($SgDE_{cp.} = 0,031$), чем на полувзрослых ($SgDE_{cp.} = 0,071$), а также на русаков с территории Полесья ($SgDE_{cp.} = 0,032$) и Лесостепи ($SgDE_{cp.} = 0,038$), чем Степи ($SgDE_{cp.} = 0,052$). Исходя из этого, зайцев с морфотипом черепа, для которого характерно более сильное развитие зубной системы и жевательного аппарата в целом, можно отнести к *лесному экотипу*.

Как видно из рисунка 4, в состав фенона **В** вошли самцы 2-й (L_mII) и самки 3-й (L_rIII) групп из лесостепного региона, самки 3-й (P_rIII) и самцы 1-й (P_mI) групп с территории Полесья, которые образуют достаточно тесную группу ($SgDE = 0,006-0,019$; $SgDE_{cp.} = 0,013$), а также самцы 1-й группы (L_mI) из лесостепной популяции, которые значительно отличаются от русаков первых четырех групп ($SgDE = 0,071-0,112$; $SgDE_{cp.} = 0,091$). Животные первых четырех групп фенона **В** характеризуются средними размерами P^2 (3,94–4,19), M^3 (1,40–1,48) и относительно длинным (5,61–6,16), но узким (3,41–3,59) P_3 , а также рядом других особенностей (см. табл. 2–5), которые позволяют рассматривать зайцев с таким морфотипом черепа в качестве животных *лесостепного экотипа*. В пользу этого свидетельствует также то, что по пропорциям черепа зайцы этой группы наиболее близки к русакам Лесостепи ($SgDE_{cp.} = 0,037$) по сравнению с русаками Полесья ($SgDE_{cp.} = 0,046$) и, особенно, Степи ($SgDE_{cp.} = 0,066$).

Наконец, фенон **А** состоит из внутривидовых групп русака, которые характеризуются относительно коротким, но широким P_3 , минимальными и средними относительными размерами P^2 и M^3 и некоторыми другими особенностями (см. табл. 2–5). В целом это достаточно дискретная группа ($SgDE = 0,049-0,172$; $SgDE_{cp.} = 0,106$). При этом животные групп L_mIII , P_rI и P_mII морфологически ближе к степным ($SgDE_{cp.} = 0,077$), чем к полесским ($SgDE_{cp.} = 0,105$) и лесостепным ($SgDE_{cp.} = 0,119$) русакам. Несколько особняком в этом плане стоят животные группы L_rI , которые почти одинаково удалены от зайцев всех географических выборок ($SgDE = 0,113-0,159$). Зайцев-русаков с

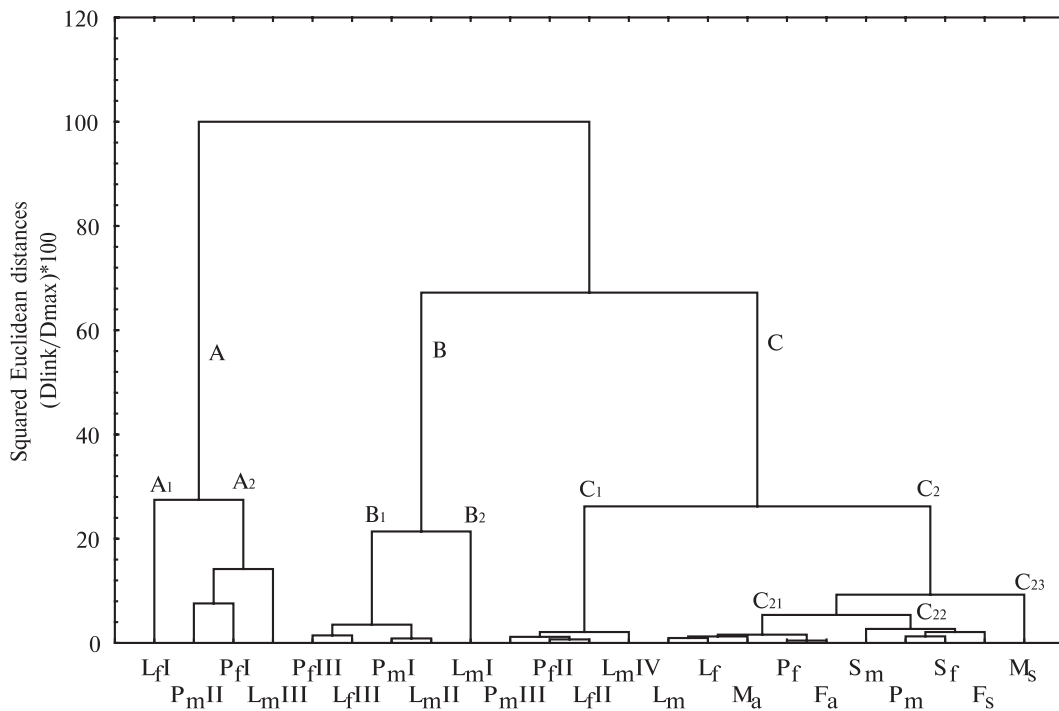


Рис. 4. Фенограмма, отражающая сходство *L. europaeus* по пропорциям черепа:

Лесостепь: L_{mI} – самцы первой внутрипопуляционной группы; L_{mII} – то же второй; L_{mIII} – то же третьей; L_{mIV} – то же четвертой; L_fI – самки первой внутрипопуляционной группы; L_fII – то же второй; L_fIII – то же третьей; Полесье: P_fI – самки первой внутрипопуляционной группы; P_fII – то же второй; P_fIII – то же третьей; P_{mI} – самцы первой внутрипопуляционной группы; P_{mII} – то же второй; P_{mIII} – то же третьей. Возрастные выборки: M_s – самцы и F_s – самки subadultus; F_a – самки и M_a – самцы adultus. Географические выборки: самки: P_f – Полесье; L_f – Лесостепь; S_f – Степь; самцы: P_m – Полесье; L_m – Лесостепь; S_m – Степь. (Остальные пояснения в тексте и в табл. 2–6.)

Fig. 4. Phenogramme presenting *L. europaeus* specimens similarity by skull proportions.

таким морфотипом черепа и, прежде всего, животных первых трех групп (L_{mIII} , P_fI и P_{mII}) мы относим к *степному экотипу*. Важно отметить, что в лесостепной популяции русаки степного морфотипа как самцы, так и самки имеют относительно наиболее короткое твердое небо (LP_{al}), причем у самок эти различия статистически высоко достоверны (см. табл. 4). Исходя из того, что в эволюции лепорид уменьшение костного неба сопряжено с увеличением хоан, а последнее связано с адаптацией к быстрому бегу (Аверьянов, 1999), можно предположить, что русаки степного экотипа в пределах Лесостепи придерживаются открытых пространств и характеризуются более высоким уровнем подвижности по сравнению с животными двух других экотипов.

В структуре четырех изученных выборок из полесского и лесостепного регионов русаки лесного экотипа встречаются чаще (34,3–51,8%) по сравнению с русаками лесостепного (27,8–38,1%) и, особенно, степного (14,3–27,8%) экотипов (см. табл. 2–5).

Известно, что в связи с антропогенной трансформацией природных экосистем заяц-русак – типичный обитатель открытых пространств – на территории полесской и лесостепной природных зон Украины стал обычным в лесных биотопах, в том числе и в хвойном лесу (Корнеев, 1960; Львов, 1969). Данное обстоятельство, а также высокая экологическая пластичность русака (Гуреев, 1964), по-видимому, способствовали расширению его экологической ниши и,

прежде всего, по трофическому фактору. Согласно литературным данным (Корнеев, 1960; Груздев, 1974) и нашим сведениям (неопубликованные данные), даже в зимнее время в кормовом рационе зайца-русака в полесской и лесостепной природных зонах Украины преобладают зеленые и сухие части травянистых растений и только в многоснежные зимы, а также в конце зимы при наличии глубокого снежного покрова в питании русака до 40% и больше составляют кора и тонкие ветки кустарников и древесных пород. Многоснежные зимы наиболее характерны для полесского и северной части лесостепного регионов Украины, поэтому именно здесь логично ожидать значительного увеличения в рационе русака доли грубых кормов (ветки и кора кустарников и деревьев). В качестве адаптации к поеданию грубого корма, на наш взгляд, можно рассматривать значительное увеличение длины коронки P^2 , P_3 и M^3 , то есть более резко выраженный гипсодонтизм у зайцев-русаков лесного экотипа (фенон C_1)*. Напротив, для русаков степного экотипа (фенон А) наиболее характерны брахиодонтные зубы как адаптация к преобладанию в пищевом рационе мягкой травянистой растительности.

Такое предположение справедливо прежде всего потому, что приспособление к грубой пище у зайцев исследуемого региона отчетливо просматривается начиная с позднего плейстоцена. *L. tanaiticus*, существовавший в перигляциальных условиях тундро-степи, отличался сравнительно мощным развитием нижней челюсти, гипсодонтией всех зубов и более сложной морфологией их жевательной поверхности (Рековец, 1985). Кроме того, результатом дивергентной эволюции *L. timidus* и *L. europaeus* являются весьма существенные различия между ними по степени развития жевательного аппарата. У беляка, который питается более грубым кормом, чем русак, по сравнению с русаком сильнее развиты коренные зубы, длиннее, шире и толще резцы, больше длина угловой кости нижней челюсти, а значит больше длина жевательной мышцы (Лебебкина, 1957). По данным Л. И. Рековца (1985), у *L. timidus* по сравнению с *L. europaeus* относительно укороченный диастемный отдел верхней и нижней челюсти, нижняя челюсть в целом заметно выше и массивнее, твердое небо более удлинено, затылочный отдел черепа несколько шире, сильнее развиты скуловые отростки. Причем, направление дивергенции в эволюции этих близких видов по многим признакам удивительным образом совпадает с характером выявленной нами внутривидовой дифференциации *L. europaeus*. Этот факт можно рассматривать как еще одно подтверждение гипотезы о существовании параллелизма морфологической изменчивости от популяционного уровня до видового и выше (Pavlinov et al., 1993).

В заключение важно подчеркнуть, что полученные нами данные подтверждают мысль И. И. Шмальгаузена (1969) о том, что любая природная популяция имеет все возможности для быстрой эволюции в случае того или иного изменения условий внешней среды. Результаты наших исследований свидетельствуют также о том, что природные популяции любого вида животных, по-видимому, преадаптированы к условиям среды своего существования всей историей эволюции вида, к которому они относятся, то есть генофонд каждой популяции того или иного вида сохраняет потенции к реализации если не всех, то хотя бы основных (наиболее устойчивых) адаптивных норм (экотипов), которые создавались под действием стабилизирующей формы отбора в процессе его эволюции.

* Аналогичные изменения зубной системы описаны Б. С. Виноградовым (1946) для животных, обитающих в засушливых регионах и питающихся грубым кормом.

Выводы

В популяциях зайца-русака из полеской и лесостепной природных зон Украины самцы и самки представлены несколькими фенотипически дискретными группами животных.

Животные этих групп различаются между собой как по обобщенным показателям сходства-различия, так и по абсолютным и относительным значениям отдельных краниальных признаков и с вероятностью, превышающей 95%-ный уровень, могут быть идентифицированы посредством сравнения со средними значениями признаков своей группы в рамках дискриминантного анализа.

Статистически достоверные различия между русаками разных внутрипопуляционных групп обнаружены прежде всего по абсолютным и относительным значениям признаков жевательного аппарата, а также тех признаков, которые связаны с ними функционально.

Русаков с максимальным развитием жевательного аппарата мы условно относим к лесному экотипу, с наименее развитым — к степному и, соответственно, со средним уровнем развития — к лесостепному экотипу.

Животные лесного экотипа в полеской и лесостепной популяциях зайца-русака встречаются наиболее часто (34,3–51,8%) по сравнению с животными лесостепного (27,8–38,1%) и, особенно, степного (14,3–27,8%) экотипов.

Авторы искренне благодарны зав. Зоомузеем Киевского национального университета имени Тараса Шевченко Ж. В. Разоре за помощь в работе с фондовыми коллекциями черепов зайца-русака, а также проф. Л. И. Рековцу и О. А. Михалевичу за консультации и помощь при подготовке данной статьи к печати.

- Аверьянов А. О. Морфотипическая изменчивость черепа и зубов у восточно-азиатских видов рода *Lepus* (Lagomorpha, Leporidae) // Зоол. журн. — 1994. — 73, № 1. — С. 132–139.
- Аверьянов А. О. Происхождение, эволюция и филогенетическая система зайцеобразных млекопитающих (отряд Lagomorpha): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб., 1999. — 56 с.
- Архипчук В. А. Размножение и постнатальное развитие зайца-русака: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1983. — 22 с.
- Виноградов Б. С. К вопросу морфологической дивергенции близких форм млекопитающих // Тр. ЗИН АН СССР, 1946. — 8, вып. 1. — С. 89–104.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — СПб., 1995. — 522 с.
- Груздев В. В. Экология зайца-русака. — М., 1974. — 163 с.
- Гуреев А. А. Зайцеобразные (Lagomorpha). — М.; Л., 1964. — 276 с. — (Фауна СССР. Млекопитающие. — Т. 3, вып. 10).
- Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Рогов В. Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сибир. экол. журн. — 1999. — 6, № 1. — С. 59–68.
- Классификация и кластер. — М.: Мир, 1980. — 390 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.
- Львов И. А. К экологии зайца-русака в преобразованных ландшафтах Украины // Бюл. МОИП. Отд. Биол. — 1969. — 74, вып. 6. — С. 30–36.
- Лебедкина Н. С. Морфо-функциональный анализ челюстного аппарата зайцев // Зоол. журн. — 1957. — 36, вып. 10. — С. 1539–1556.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 456 с.
- Мандель И. Д. Кластерный анализ. — М.: Финансы и статистика. — 1988. — 176 с.
- Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. — Киев: Наук. думка, 1991. — 204 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. 2-е изд. — М.: Высш. шк., 1963. — 618 с.
- Николаева А. И. Экологическая изоляция в процессе морфологической дифференциации водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири // Журн. общ. биол. — 1986. — 47, № 5. — С. 678–685.

- Оленев Г. В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. — 2002. — № 5. — С. 341–350.
- Песков В. Н. Количественная оценка степени развития признаков у животных разного возраста и размера // Вестн. зоологии. — 1993. — № 1. — С. 82–85.
- Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. / Под ред. Ю. С. Равкина. — Новосибирск, 2003. — 231 с.
- Рековец Л. И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. — Киев: Наук. думка, 1985. — 168 с.
- Россолимо О. Л. Очерк географической изменчивости черепа зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) // Сб. трудов Зоол. музея Моск. ун-та, 1979. — 18. — С. 215–240.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы // Усп. совр. териол. — М.: Наука, 1977. — С. 279–290.
- Шевченко Л. С., Песков В. Н. Географическая изменчивость и морфологическая дифференциация зайца-русака (*Lepus euroaeus*) на территории Украины // Сб. праць зоол. муз. — 2005. — № 37. — С. 121–133.
- Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое применение: Справочное пособие: В 2-х т. — М.: Недра, 1988. — Т. 2. — С. 142–169.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. — Л.: Наука, 1969. — 492 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. — М.: Наука, 1982. — 383 с.
- Факторный, дискриминальный и кластерный анализ. — М.: Финансы и статистика, 1989. — 215 с.
- Angermann R. The taxonomy of old World *Lepus* // Acta zool. Fenn. — 1983. — N 174. — P. 17–21.
- Corbet G. B. A review of classification in the family Leporidae // Acta zool. Fenn. — 1983. — N 174. — P. 11–15.
- Hartl G. B., Suchentrunk F., Nadlinger K., Willing R. An integrative analysis of genetic differentiation in the brown hare *Lepus europaeus* based on morphology, allozymes, and mitochondrial DNA // Acta theriol. — 1993. — 38, Suppl. N 2. — P. 33–57.
- Pavlinov I. Ja., Puzachenko A. Yu., Rossolimo O. L., Schenbrot G. I. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by measurable morphological traits variation in three rodent genera, Mammalia) // Zh. Obsh. Biol. — 1993. — 54, N 3. — P. 347–351.
- Smartt R. A., Lemen C. Intrapopulational morphological variation as a predictor of feeding behavior in deer mice // Amer. Natur. — 1980. — 116, N 6. — P. 891–894.