

УДК 636.932.2:591.3

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ВНУТРИВИДОВАЯ АЛЛОМЕТРИЯ АВТОХТОННЫХ И РЕИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЕВРАЗИЙСКОГО БОБРА *Castor fiber*

© 2016 г. Н. П. Кораблев^{*,@}, А. П. Савельев^{**}

^{*}Великолукская государственная сельскохозяйственная академия,
182112 Псковская обл., Великие Луки, просп. Ленина, 2

^{**}Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства
им. проф. Б.М. Житкова, 610000 Киров, ул. Преображенская, 79

[@]E-mail: cranlab@gmail.com

Поступила в редакцию 28.05.2015 г.

Изучена онтогенетическая аллометрия черепа 580 особей евразийских бобров *Castor fiber* двух подвидов из шести автохтонных и реинтродуцированных популяций с использованием методов многомерной непараметрической статистики. Отмечено, что динамика роста демонстрирует соответствие траекториям онтогенетических моделей грызунов с теми отличиями, что интенсивный рост бобра заканчивается к четырехлетнему возрасту. Выявлены достоверные различия динамики возрастной изменчивости у бобров двух подвидов: при несколько меньших начальных постнатальных размерах *C. fiber belarussicus* растут быстрее, чем *C. fiber orientoeuropaeus*.

DOI: 10.7868/S0002332916050039

Существенную долю компонентов морфологического разнообразия составляют индивидуальная (внутривидовая), а также половая и возрастная изменчивости (Нанова, Павлинов, 2009; Пузаченко, 2013). Биологическое разнообразие ассоциируется с вариабельностью формы и размерных характеристик организмов, значительно коррелирующих одна с другой. Подобные соотношения — предмет рассмотрения аллометрии, математические формулы которой получены с использованием теории фрактальной геометрии и имеют прочную эмпирическую базу (Huxley, 1932; Bertalanffy, 1938; Klingenberg, 1996). Возрастная размерная изменчивость организмов исследуется и как самостоятельный феномен, и с учетом влияния на нее экологических факторов, а также используется для выяснения филогенетических отношений в различных таксонах (LaBarbera, 1989; Wilson, Marcelo, 2010). Гоулд предложил термин “внутривидовая шкала” аллометрии, позволяющий охарактеризовать возрастную размерную изменчивость групп особей, которые могут принадлежать к одному виду и к одной популяции (Gould, 1975). Клингенберг приводит определение различных аспектов аллометрической изменчивости организмов, выделяя, в частности, онтогенетическую аллометрию, которая ассоциируется с увеличением размеров в результате роста особей определенного вида, эволюционную аллометрию, затрагивающую межвидовые различия, и статическую

аллометрию, которая в свою очередь связана с внутривидовой размерной полиморфизмом особей данной возрастной группы (Klingenberg, 2014). Основа изучения различных типов аллометрии — термодинамический подход. Аллометрия — фундаментальная наука — широко применяется, например, в прогнозе роста сельскохозяйственных животных (Лебедько, 2012).

Математические уравнения, моделирующие ростовые процессы, использовались при изучении возрастной краниметрической изменчивости различных видов грызунов: нутрии *Myocastor coypus* Molina (Россолимо, 1958) и сусликов — рыжеватого *Citellus major* Pall., малого *C. pygmaeus* Pall., степного сурка *Marmota bobak* Müller (Егоров, 1983), обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* Güld. (Пузаченко, 2001). Недавно были выполнены широкие межвидовые сравнения разнообразия онтогенетических моделей различных экологических групп грызунов (Wilson, Marcelo, 2010).

Внутривидовая изменчивость евразийского бобра изучалась многими исследователями (Lönnberg, 1909; Лавров, 1981; Савельев, Ставровский, 1989; Соловьев, 1991; Frahnert, 2000; Савельев, 2003; Monakhov, 2010; Кораблев, Кораблев, 2012; Кораблев и др., 2015), но относительно онтогенетической и статической возрастной аллометрии в разных частях его современного ареала есть лишь фрагментарные сведения (Лавров, 1960; Бородин, 1970; Ставровский, 1986; Frahnert, 2000; Rosell

Таблица 1. Характеристика изученных выборок из популяций бобра

Подвид	Номер выборки*	Место сбора	Объем выборки	Периоды, годы	
				сбора	интродукции
<i>Castor fiber belorussicus</i>	1	Белоруссия, бассейны рек Березины, Сож, Немана	81	1952–1975	–
	2	Хабаровский край, реки Немта и Мухен	119	1977–1986	1964
<i>Castor fiber orientoeuropaeus</i>	3	Воронежский заповедник, бассейн р. Воронеж	52	1975–1998	–
	4	Окский заповедник, р. Пра	123	1968–1987	1937–1940
	5	Центрально-Лесной заповедник, бассейн Волги и Западной Двины	152	1982–1997	1936–1937
	6	Мордовский заповедник, р. Мокша	53	1963–1972	1936–1940

Примечание. “–” – аборигенные популяции.

* Для табл. 1, 4–6.

et al., 2010; Korablev *et al.*, 2011). Среди целей последних работ, объясняющих онтогенетические процессы в организме грызунов с позиций термодинамики, следует выделить межвидовое сравнительное изучение морфологического разнообразия постнатального онтогенеза обыкновенного слепыша *S. microphthalmus* Güld. и евразийского бобра *Castor fiber* L. (Пузаченко, Кораблев, 2014). Результаты этих исследований продемонстрировали, что информационно-статистические показатели характеризуют морфосистему черепа как динамическую и нелинейную; она флуктуирует между более и менее организованными состояниями морфологического разнообразия.

Изучение факторов полиморфизма в популяциях евразийского бобра различного происхождения позволяет полагать, что онтогенетическая аллометрия доминирует над другими формами морфологической изменчивости черепа, и ее следует рассматривать отдельно (Кораблев и др., 2015).

Цель работы – исследовать онтогенетическую аллометрию в популяциях евразийского бобра *C. fiber*, а также проверить гипотезу влияния на темпы роста черепа абиотических факторов среды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили коллекции черепов бобров шести географических популяций, две из которых представлены автохтонами, относящимися к подвидам *C. f. belorussicus* (бобр белорусский) и *C. f. orientoeuropaeus* (бобр восточно-европейский), а четыре – реинтродуцированными и дочерними по отношению к ним. Общее число исследованных особей – 580 (табл. 1, рис. 1). Обработанный материал находится в фондах Центрально-Лесного, Воронежского и Березинского заповедников, Зоологического музея МГУ (Москва), ВНИИОЗ (Киров).

В период сбора черепов популяции бобров характеризовались следующей плотностью населе-

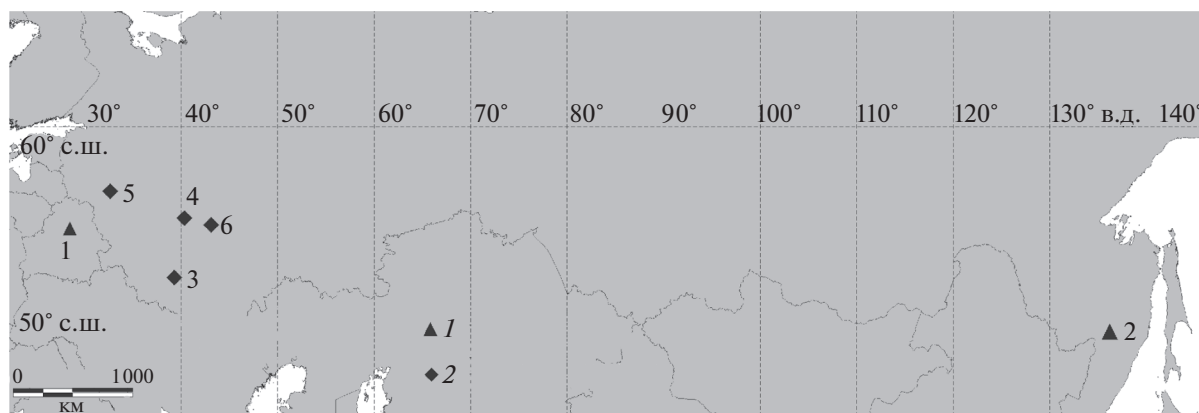


Рис. 1. Карта регионов сбора черепов бобра. 1–6 – номера выборок, соответствующие таковым в табл. 1. 1 и 2 – *Castor f. belorussicus* и *C. f. orientoeuropaeus* соответственно.

ния: в Воронежском заповеднике – 1 поселение на 0.7–0.9 км русла (Николаев, 1997), Центрально-Лесном заповеднике – 1 поселение на 2.3 км русла, Окском заповеднике – 1 поселение на 1.7 км русла (Кудряшов, 1975; Панкова, Панков, 2009), Мордовском заповеднике – 1 поселение на 3 км русла (Бородина, 1966), Хабаровском крае – 1 поселение на 1.6 км русла (Олейников, Савельев, 2009). В автохтонной популяции бассейна р. Березины (белорусский подвид) плотность населения на пике численности составляла 1 поселение на 0.5–1.4 км береговой линии (Каштальян, 2010), а в период сбора исследуемой нами коллекции черепов была несколько ниже (Козло, Ставровский, 1975).

Возраст молодых особей-сеголетков был определен с использованием методики Лаврова (1953), основанной на степени развития и смены молочных зубов, при этом точность определения возраста, как правило, составляла 1 мес. Возраст животных с дефинитивной зубной системой определяли по степени закрытия базального отверстия полости пульпы коренных зубов, а у животных в возрасте старше 3 лет – по слоистой структуре цемента в апикальной части зуба (Сафонов, 1966; Клевезаль, 1988). Возраст определялся на продольных аншлифах коренных зубов. Помимо этого принимали во внимание степень срастания швов, общее состояние зубной системы и размеры черепа (Лавров, 1953). Точность определения возраста взрослых особей составляла 1 год.

Для описания онтогенетической аллометрии использовали шесть признаков, характеризующих общие размеры черепа, снятые штангенциркулем с точностью до 0.1 мм: $L_{\text{ч}}$ – общую (наибольшую) длину черепа, $L_{\text{н.к}}$ – длину носовых костей, $H_{\text{с}}$ – скуловую (наибольшую) ширину, $L_{\text{д}}$ – длину верхней диастемы, $L_{\text{з}}$ – длину верхнего ряда коренных зубов (по альвеолам), $L_{\text{м.п}}$ – ширину межглазничного промежутка.

Вопросы полового диморфизма неизбежно рассматриваются всеми авторами, работающими с остеологическими коллекциями этого вида. Исследователи сходятся во мнении, что в целом евразийский бобр обладает минимально выраженными гендерными различиями. На некоторые размерные и дискретные различия самцов и самок указывали, в частности, Лавров (1960), Франерт и Хайдеке (Frahner, Heidecke 1992), Розель с соавт. (Rosell *et al.*, 2010). У бобра слабо выраженный половой диморфизм был отмечен только у неполовозрелых особей, преимущественно в группе полугодовалых животных; старше этого возраста половые различия нивелируются (Пузаченко, Кораблев, 2014). К такому выводу пришел и Лавров (1981), проводивший биометрическую обработку выборок, дифференцирован-

ных по половому признаку. Отсутствие полового диморфизма при обработке больших серий черепов бобра подтверждали Григорьев и Михайлов (1976), а также Соловьев (1991). Аналогично при краниометрических исследованиях североамериканского бобра *C. canadensis* Kuhl половой диморфизм в размерах черепа не был подтвержден (Dillman, Barnett, 1984). С учетом шести описанных выше признаков половой диморфизм черепа обнаружен не был (Кораблев и др., 2015), поэтому обработка черепов проводилась по объединенной выборке.

Статистический анализ. Изменчивость общих размеров (пропорций) черепа описывали с помощью многомерного непараметрического шкалирования. Ранее подобный методический подход был опробован при изучении онтогенетической аллометрии млекопитающих различных отрядов, в частности грызунов *S. microphthalmus* (Пузаченко, 2001), и использован нами для изучения полиморфизма *C. fiber* (Кораблев и др., 2015).

Аллометрическую изменчивость макропеременных (осей многомерного шкалирования) и отдельных признаков исследовали нелинейным моделированием, в основу которого были положены две формулы роста организмов:

формула Бергаланфи (Bertalanffy, 1938) была предложена как обобщенное уравнение аллометрической изменчивости позвоночных:

$$y = L_{\infty}\{1 - \exp[k(x + b_0)]\},$$

где в нашем случае y – размерный признак, L_{∞} – асимптотический размер переменной, k – коэффициент роста, x – возраст каждой особи с точностью до месяца для возрастной группы сеголетков или с точностью до года для взрослых особей, b_0 – начальный размер переменной; уравнение двумерной (возраст–размер) аллометрии со степенным коэффициентом Гексли (Huxley, 1932) $y = b_0x^{b_1}$, где y – размерный признак, b_1 – коэффициент роста, является показателем интенсивности роста и мерой увеличения признака.

Ранее этот методический прием был использован в сравнительном изучении морфологического разнообразия современных (Кораблев и др., 2015) и исчезнувших (Komosa *et al.*, 2007; Кораблев, Зиновьев, 2014) популяций *C. fiber*. Несмотря на некоторые ограничения использования двумерного степенного уравнения роста (Воробейчик, 2001), в нашем случае его применение оправдано в силу сопоставимой демографической структуры и линейных размеров особей в отдельных популяциях. Критерием принятия решения об использовании той или иной формулы аллометрической зависимости служит доля описываемой возрастной изменчивости, пороговым значением которой выбрали $\geq 65\%$. Для выборок черепов большого объема (>500) оправдано применение формулы

Таблица 2. Зависимость признаков от ОМШ-1 и -2 и взаимозависимости самих осей, определенная на основе коэффициента корреляции Спирмена

	L_q	$L_{н.к}$	L_3	L_d	$L_{м.п}$	H_c	ОМШ-1	ОМШ-2
L_q		0.88	0.87	0.88	0.82	0.88	0.98	0.06*
$L_{н.к}$	0.88		0.86	0.88	0.82	0.87	0.93	0.04*
L_3	0.87	0.86		0.84	0.79	0.85	0.9	0.03*
L_d	0.88	0.88	0.84		0.8	0.85	0.92	-0.05*
$L_{м.п}$	0.82	0.82	0.79	0.8		0.83	0.86	-0.05*
H_c	0.88	0.87	0.85	0.85	0.83		0.95	-0.1
ОМШ-1	0.98	0.93	0.9	0.92	0.86	0.95		0*
ОМШ-2	0.06*	0.04*	0.03*	-0.05*	-0.05*	-0.1*	0*	

* Статистически незначимые значения корреляции.

Берталанфи (три моделируемые переменные), в то время как для небольших выборок – уравнение Гексли с двумя моделируемыми переменными.

Полученный с помощью модели ряд b_0 и b_1 для каждой популяции, сравнивали с помощью непараметрического критерия Вилкоксона для малых выборок в целях выявления статистически достоверных различий между популяциями. Значения b_0 , b_1 , полученные для каждого измеренного признака, подвергали многомерному регрессионному анализу, в котором предикторами были 23 абиотических фактора, обобщающих географическое положение выборки, поквартальные и годовые количественные характеристики температуры воздуха и осадков, годовую амплитуду температур. Методика анализа была изложена ранее (Кораблев и др., 2015).

Многомерное непараметрическое шкалирование выполняли в программе PC-ORD V6.08 (2011). Остальные статистические расчеты проводили в пакетах Statistica 10 и 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Онтогенетическая аллометрия. При многомерном неметрическом шкалировании на основе дистанции Евклида морфологическая изменчивость черепа бобра описана двумя осями многомерного шкалирования (ОМШ-1 и -2). ОМШ-1 значимо коррелирует со всеми измеренными признаками и хорошо описывает основную долю всей морфологической изменчивости черепа в используемой схеме признаков (табл. 2). ОМШ-2 незначительно и отрицательно коррелирует лишь с одним признаком – H_c , в то время как изменчивость остальных признаков ею не обобщается. При дальнейшем анализе ОМШ-1 выявлена тесная ее корреляция с возрастом ($r = 0.74$, $p > 0.05$), что, следуя математической логике, позволяет использовать ее для изучения возрастной аллометрии.

Возраст исследованных особей варьировал от 3 мес. до 25 лет; рекордное значение этого показателя было отмечено у самки, отловленной в районе Мордовского заповедника. В большинстве исследованных популяций преобладали молодые животные предрепродуктивного возраста (60–69% выборки), исключение составили выборки из Воронежского и Мордовского заповедников (40 и 49% соответственно).

Наилучшее соответствие возрастной составляющей ОМШ-1 по доле объясненной изменчивости определено по формуле Берталанфи. Все значения членов формулы ($L_\infty = 0.712 \pm 0.06$, $k = -0.764 \pm 0.066$, $b_0 = -2.323 \pm 0.092$) статистически значимы ($p < 0.001$), доля объясненной изменчивости равна 78.8%. Такая модель характеризует обобщенную аллометрию черепа евразийского бобра. На ее основе построено графическое изображение прогнозируемого тренда роста в соотношении с истинной фактической возрастной изменчивостью (рис. 2). Этот график вполне типичен для генеральной кривой роста млекопитающих (Лебедев, 2012) и соответствует возрастной морфологической изменчивости слепышей (Пузаченко, 2001), с той разницей, что рост и продолжительность жизни бобров увеличены. На нем можно выделить фазу прогрессивного роста (с первых месяцев жизни животных до четырехлетнего возраста). Этот возрастной класс включает в себя животных с наиболее ярко выраженной аллометрической возрастной изменчивостью. После 4 лет прекращается интенсивный рост черепа, наступает фаза стабильности, и этот период продолжается в течение всего репродуктивного возраста животных. Третью фазу – регрессивный рост – условно можно выделить у старых бобров (старше 15 лет), однако в нашем исследовании она несколько искажена из-за небольшого объема выборки.

Корреляции краниометрических признаков с возрастом становились статистически значимыми ($p > 0.001$), но различались по силе: в среднем

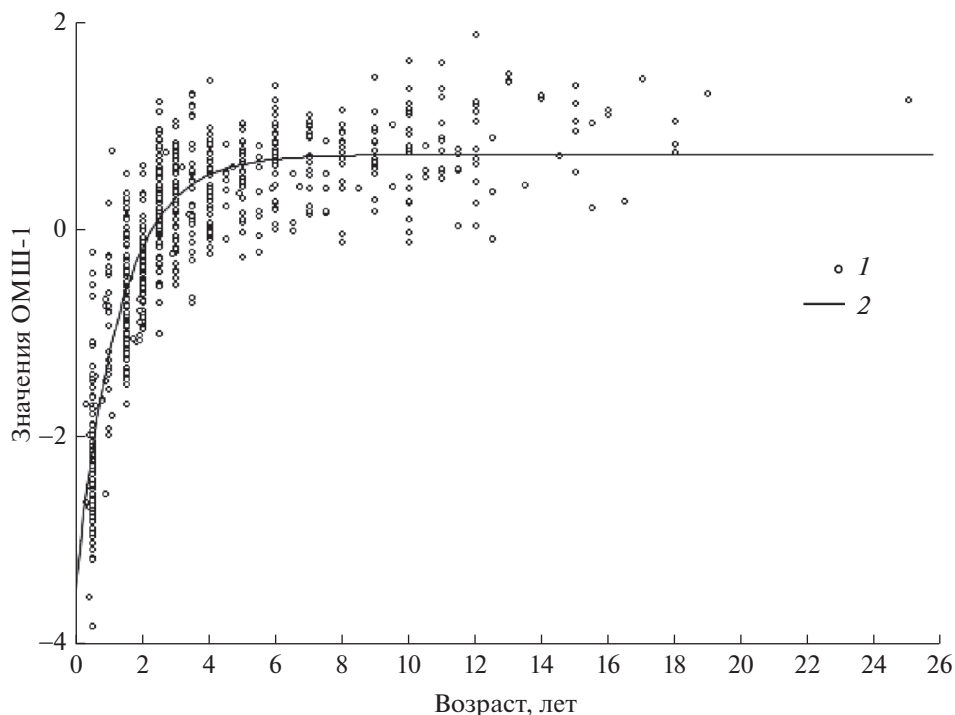


Рис. 2. Возрастная изменчивость особей (1) и тренд роста черепа (2) евразийского бобра. ОМШ-1 – ось многомерного шкалирования.

коэффициент детерминации (R^2) (взаимозависимость признак–возраст), полученный с использованием формулы Берталанфи, составил 0.85. В отдельных признаках значения R^2 варьировали от 0.8 ($L_{м.п}$) до 0.87 ($L_{н.к}$).

Значения параметров модели возрастной аллометрической изменчивости, определенные по формуле Гексли для отдельных размерных признаков черепа, приведены в табл. 3. Модель двумерной аллометрии удовлетворительно описывает возрастную изменчивость черепа бобра. Очевидно, все отделы черепа имеют существенную возрастную изменчивость, однако доля объясненной изменчивости не для всех признаков одинакова. В частности, для признаков $L_{ч}$, $L_{н.к}$ и H_c доля объясняемых аллометрических преобразований достигает 77%, а для $L_{д}$, L_3 и $L_{м.п}$ доля описываемой возрастной изменчивости варьирует от 62 до 69%.

Межпопуляционная онтогенетическая аллометрия. С использованием уравнения Гексли рассчитаны начальные размеры (для животных младшей возрастной группы, до года) и скорости роста животных в разных популяциях. Характеристики параметров модели представлены в табл. 4, 5, оценка статистической значимости различий между популяциями – в табл. 6.

В большинстве парных сравнений размеры черепа бобряток-сеголетков из разных популяций достоверно различаются, исключение составляют

пары Белоруссия–Окский и Мордовский заповедники, а также Воронежский–Окский заповедники. Начальные значения $L_{ч}$ и H_c бобров белорусского подвида меньше, чем у восточно-европейских, в среднем на 6%. Среди сеголетков восточно-европейских бобров равнозначно более крупные животные обитают в Воронежском и Окском заповедниках, несколько мельче бобрята, обитающие в Центрально-Лесном и Мордовском заповедниках. Среди бобров белорусского подвида крупные начальные размеры черепа типичны для животных автохтонной популяции, в то время как интродуцированные бобры Хабаровского края в предрепродуктивном возрасте мельче в среднем на 5%. Отмеченные тенденции характерны для всех признаков в изученных популяциях.

Согласно полученным нами данным, бобры Воронежского и Мордовского заповедников при относительно больших начальных размерах черепа растут сравнительно медленно. Наиболее быстрыми темпами среди восточно-европейских бобров растут реинтродуцированные животные Окского и Центрально-Лесного заповедников.

Бобры автохтонной популяции в Белоруссии, так же как интродуценты из Хабаровского края, характеризуются интенсивной возрастной динамикой всех признаков, причем дальневосточные вселенцы растут ускоренными темпами на статистически значимом уровне. Аналогичная ситуа-

Таблица 3. Общая характеристика модели возрастной аллометрической изменчивости черепа бобра

Признак	Расчетный коэффициент	$M \pm m$	t	Доверительный интервал	Доля объясняемой изменчивости, %*
$L_{\text{ч}}$	b_0	122.56 ± 0.41	302	121.76–123.36	75
	b_1	0.079 ± 0.002	34.31	0.074–0.083	75
$L_{\text{н.к}}$	b_0	50.85 ± 0.21	245.57	50.44–51.25	77
	b_1	0.098 ± 0.003	35.32	0.093–0.104	77
$H_{\text{с}}$	b_0	29.45 ± 0.11	279.04	29.25–29.66	65
	b_1	0.076 ± 0.002	30.4	0.071–0.081	65
$L_{\text{д}}$	b_0	39.05 ± 0.16	244.3	38.73–39.36	69
	b_1	0.093 ± 0.003	33.34	0.088–0.099	69
$L_{\text{з}}$	b_0	24.92 ± 0.08	296.99	24.76–25.09	62
	b_1	0.069 ± 0.002	29.25	0.064–0.073	62
$L_{\text{м.п}}$	b_0	88.08 ± 0.3	292.38	87.49–88.68	75
	b_1	0.085 ± 0.002	35.87	0.08–0.089	75

Примечание. Все значения модели статистически достоверны. $M \pm m$ – среднее значение \pm ошибка среднего, t – критерий Стьюдента.

* Доверительный интервал 95%.

Таблица 4. Начальные размеры черепа бобров исследованных популяций \pm статистическая ошибка, мм

Признак	Популяции (рис. 1)					
	1	2	3	4	5	6
$L_{\text{ч}}$	119.7 ± 1	114.88 ± 0.57	125.99 ± 1.65	126.86 ± 0.88	124.17 ± 1.05	121.52 ± 1.03
$L_{\text{н.к}}$	50.07 ± 0.59	48.19 ± 0.32	53.7 ± 0.9	52.73 ± 0.43	49.74 ± 0.53	50.84 ± 0.52
$H_{\text{с}}$	86.14 ± 0.8	83.82 ± 0.52	91.23 ± 1.48	88.98 ± 0.68	88.86 ± 0.83	88.02 ± 0.84
$L_{\text{д}}$	39.42 ± 0.44	36.85 ± 0.38	38.57 ± 0.79	39.1 ± 0.28	38.99 ± 0.4	38.55 ± 0.39
$L_{\text{з}}$	29.75 ± 0.25	26.86 ± 0.16	31.46 ± 0.36	30.78 ± 0.19	29.5 ± 0.25	30 ± 0.23
$L_{\text{м.п}}$	24.71 ± 0.23	23.92 ± 0.16	25.6 ± 0.33	25.62 ± 0.18	24.65 ± 0.26	24.99 ± 0.31

Таблица 5. Коэффициенты скорости роста черепа евразийских бобров \pm статистическая ошибка

Признак	Популяции (рис. 1)					
	1	2	3	4	5	6
$L_{\text{ч}}$	0.078 ± 0.006	0.088 ± 0.003	0.062 ± 0.007	0.065 ± 0.006	0.078 ± 0.005	0.072 ± 0.005
$L_{\text{н.к}}$	0.103 ± 0.009	0.115 ± 0.004	0.054 ± 0.009	0.076 ± 0.007	0.127 ± 0.006	0.079 ± 0.007
$H_{\text{с}}$	0.082 ± 0.007	0.101 ± 0.004	0.061 ± 0.009	0.081 ± 0.006	0.092 ± 0.005	0.069 ± 0.006
$L_{\text{д}}$	0.093 ± 0.008	0.112 ± 0.007	0.086 ± 0.011	0.082 ± 0.006	0.113 ± 0.006	0.084 ± 0.006
$L_{\text{з}}$	0.054 ± 0.006	0.089 ± 0.004	0.036 ± 0.007	0.055 ± 0.005	0.092 ± 0.005	0.062 ± 0.005
$L_{\text{м.п}}$	0.075 ± 0.007	0.077 ± 0.005	0.043 ± 0.008	0.057 ± 0.006	0.085 ± 0.006	0.044 ± 0.008

ция сейчас складывается в Республике Тыва, куда из прилежащих районов Красноярского края и Хакасии через Саянский водораздел проникли гибридные (*C. f. orienteuropaeus* \times *C. f. belorussicus*)

бобры европейского происхождения. Плодовитость и темпы роста молодняка засаянских иммигрантов выше, чем у автохтонных бобров азиатской популяции, внесенных в Красную книгу Российской Федерации.

ской Федерации. В частности, по экстерьерным признакам такие различия составляли до 6.5% (Савельев и др., 2007).

В групповых сравнениях Белоруссия–Мордовский заповедник, Хабаровский край–Центрально-Лесной заповедник, Воронежский–Окский–Мордовский заповедники достоверные различия в темпах роста бобров не выявлены.

На рис. 3 показана динамика роста черепа, установленная с помощью ОМШ-1 для популяций бобров, относящихся к подвидам *C. f. orientoeuropaeus* и *C. f. belorussicus*. Данные графика хорошо согласуются с результатами парных сравнений популяций и экстраполированы на все размерные признаки. При подтвержденных различиях начальных размеров черепа между подвидами скорости роста животных во многих автохтонных и реинтродуцированных популяциях достоверно не различаются.

Морфоэкологический межпопуляционный анализ. Он определил значимое влияние внешних геоклиматических факторов на темпы роста черепа бобров. Начальные размеры черепа (b_1) не обнаружили достоверной зависимости от абиотических факторов, в то время как темпы роста (b_0) связаны с комплексом анализируемых переменных по множественному коэффициенту корреляции $R = 0.73$, коэффициент детерминации составил 0.525, однако значения критерия Фишера (F) не были высоки (6.64) при $p = 0.0001$. Это позволяет заключить, что степень влияния факторов находится лишь на уровне тенденции. Значения коэффициентов Парето (α) свидетельствуют о наиболее выраженном влиянии географической долготы ($\alpha = 0.5$), а также трех макроклиматических переменных: средних температур воздуха самой сухой четверти ($\alpha = 1.76$), самой влажной четверти ($\alpha = 1.26$), самой теплой четверти ($\alpha = 0.45$). Влияние перечисленных абиотических факторов статистически значимо ($p > 0.05$). На рис. 4 представлен характер зависимости темпов роста черепа бобров от перечисленных выше четырех факторов.

Все тенденции изменения скорости роста имеют линейную зависимость от абиотических факторов среды. Зависимость скорости роста от средней температуры самой влажной четверти года описывается уравнением $b_1 = 0.2851 - 0.0118x$, от средней температуры самой сухой четверти года – $b_1 = 0.0681 - 0.0019x$. Темпы роста и средняя температура самой теплой четверти описываются следующей зависимостью: $b_1 = 0.2521 - 0.0099x$. Географические факторы также оказывают влияние на темпы роста: $b_1 = 0.0669 + 0.0002x$. Обобщая влияние температурного фактора на скорость роста, можно заключить, что более холодный и суровый климат соответствует относительно высокому темпу возрастной морфологической изменчи-

Таблица 6. Значимость различий между популяциями по начальным размерам черепа (над диагональю) и по скорости роста (под диагональю)

	1	2	3	4	5	6
1		0.03	0.05	0.05	–	–
2	0.03		0.03	0.03	0.03	0.03
3	0.03	0.03		–	0.05	0.03
4	0.05	0.03	–		0.03	0.03
5	0.05	–	0.03	0.03		–
6	–	0.03	–	–	0.03	

Примечание. 1–6 популяции (рис. 1). “–” – достоверные различия отсутствуют.

вости, более теплый и мягкий, напротив, снижает интенсивность роста и соответствует более растянутому во времени онтогенезу. Эта тенденция проявляется одинаково в теплый и холодный сезоны года.

Географические факторы интегрируют множество макроклиматических и иных экологических переменных, поэтому объяснить их влияние достаточно сложно. Но очевидно, что географическая долгота в нашем случае более значимо влияет на темпы роста, поскольку наиболее удаленные выборки разделены большим расстоянием по долготе, чем их дистанция в широтном градиенте. Как отмечено выше, географические факторы в значительной мере описываются температурными характеристиками макроклимата.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Формирование облика черепа заканчивается у бобра в возрасте 2–3 лет (Лавров, 1981; Ставровский, 1986), однако некоторые исследователи от-

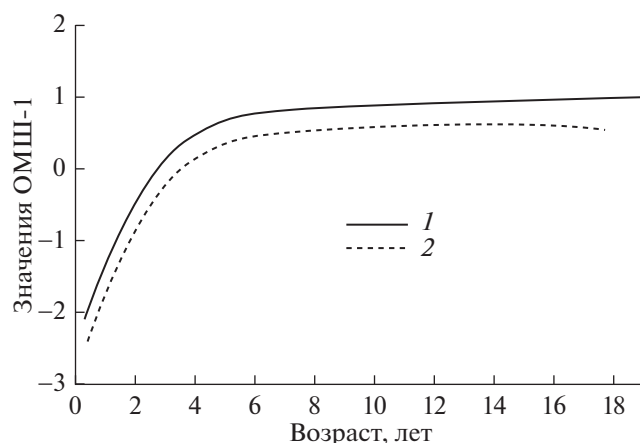


Рис. 3. Динамика роста животных в автохтонных и транслоцированных популяциях, относящихся к подвидам *Castor f. orientoeuropaeus* (1) и *C. f. belorussicus* (2).

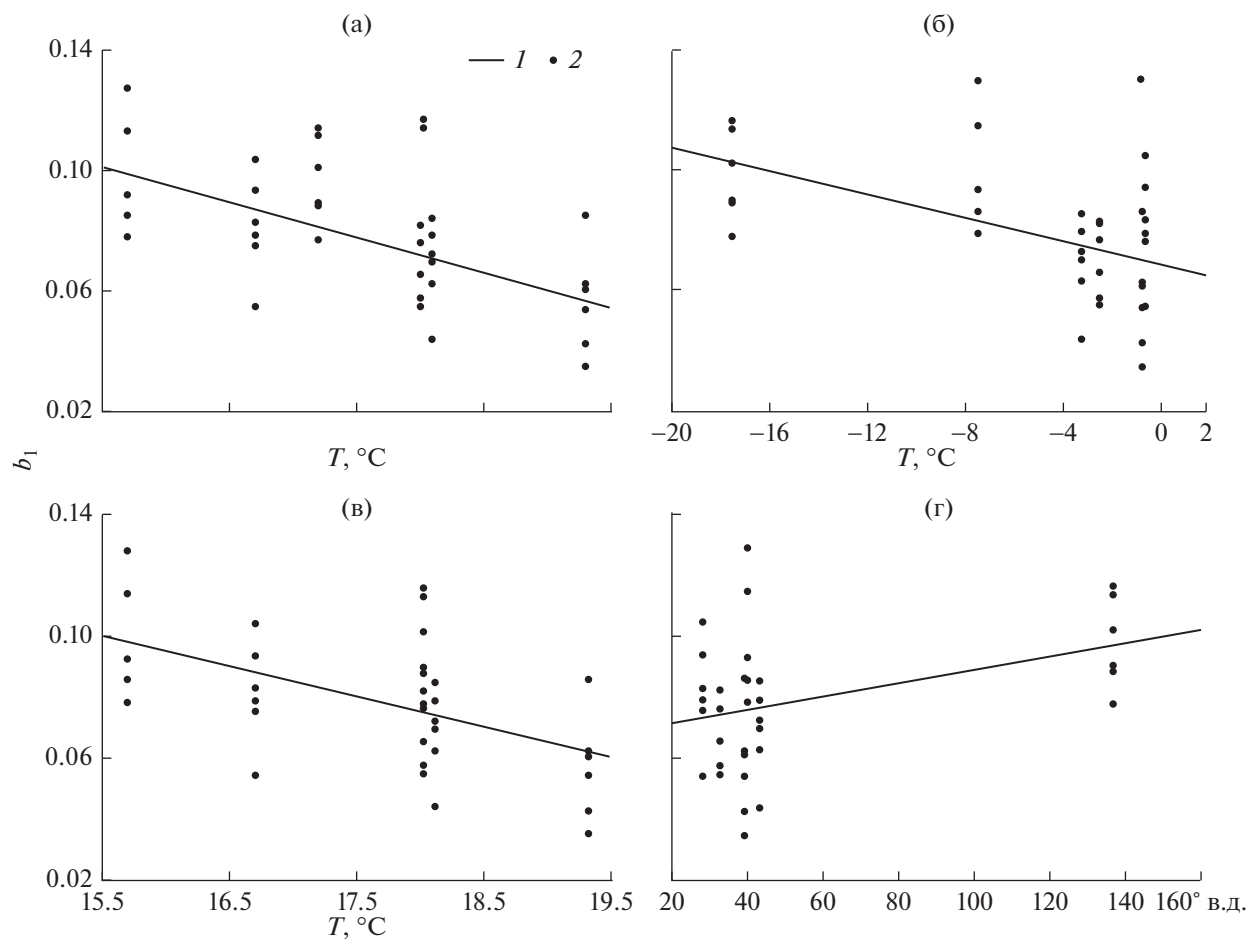


Рис. 4. Зависимости скорости роста бобров от температур самой влажной, самой сухой и самой теплой четверти года (а–в) соответственно и географической долготы (г). 1 – тренд, 2 – значения b_1 .

мечали, что скорость роста может быть еще существенной вплоть до пятилетнего возраста грызуна (Бородина, 1970). Наши данные свидетельствуют, что у бобров старше 3 лет увеличение размеров черепа продолжается, но со значительно меньшей скоростью, главным образом за счет нарастания наружных краев костей, увеличения сагиттального и затылочного гребней. Такая тенденция была зафиксирована уравнением роста, но несколько исказилась из-за недостаточного объема материала для старшей возрастной группы животных. Ориентируясь на полученные Лавровым (1960) и Бородиной (1970) размеры черепа бобров различных возрастных классов в автохтонной популяции Воронежского и реинтродуцированной популяции Мордовского заповедников, можно констатировать, что под начальными размерами черепа в нашем исследовании подразумеваются усредненные данные для животных возрастом до одного года включительно.

Менее выраженная зависимость от возраста межглазничной ширины, длины диастемы и верхнего ряда зубов объясняется, в частности, их

относительно меньшей скореллированностью с остальными признаками. Так, средние значения коэффициента корреляции Пирсона для упомянутых признаков в парных сравнениях варьировали от 0.95 (признаки L_4 и H_4) до 0.79 (признаки L_3 и $L_{м.п}$). Средние значения корреляции были ниже для признаков $L_д$, L_3 и $L_{м.п}$ при их парных сравнениях с другими. Параметры зубной системы, как было показано на хищных млекопитающих (Meiri *et al.*, 2005; Павлинов и др., 2008), характеризуются слабыми корреляционными связями с размерами черепа. Это могло послужить причиной относительно высокой доли непрогнозируемой возрастной изменчивости признаков вследствие слабой интегрированности в структуру изменчивости общих пропорций черепа. Впрочем, этого недостатка лишена макропеременная – ОМШ-1, обобщающая латентные факторы морфологической изменчивости, включая возрастную аллометрию. Все значения b_1 , полученные для *C. fiber*, имеют положительный знак, что свидетельствует о позитивной аллометрии, т.е. об увеличении че-

репа относительно его начальных размеров (Klingenberg, 1996).

Нелинейная зависимость от возраста, L_c и H_c черепа у бобра была показана в работе Розеля с соавт. (Rosell *et al.*, 2010), где, в частности, было отмечено, что доля объясненной возрастной изменчивости достигает 77 и 75% для первого и второго признаков соответственно. Данные, полученные нами, согласуются с этими результатами, так как используемая двумерная аллометрическая модель роста с лучшим качеством описывает возрастную изменчивость наибольших размеров черепа.

Ранее было отмечено (Кораблев, Кораблев, 2012), что средние размеры взрослых бобров белорусского подвида примерно на 6% меньше таковых у восточно-европейских. Таким образом, есть основания полагать, что представители *S. f. belorussicus* уже на ранних стадиях онтогенеза отличаются меньшими размерами черепа, однако растут несколько быстрее, чем *S. f. orientoeuropaeus*, что справедливо только для автохтонной популяции. Также было отмечено (Соловьев, 1991), что темпы роста животных, транслоцированных в бассейне р. Вычегды, выше таковых в аборигенной воронежской популяции, причем автор связывает это с адаптивными изменениями в суровых условиях существования северных популяций. Зафиксированная нами тенденция увеличения темпов роста на фоне снижения квартальных температур хорошо согласуется с данным предположением и подтверждает гипотезу “ускоренного онтогенеза” у бобров, обитающих в более холодном климате (Соловьев, 1991; Пантелеев, 2000). Особо подчеркнем, что именно температурный фактор рассматривается как один из главных предикторов морфологической изменчивости грызунов (Пантелеев, 2000). Исследования влияния макроклимата на особенности онтогенеза полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Васильев и др., 2004) выявили статистически значимое влияние осадков и температуры зимнего, весеннего и летнего сезонов на скорость роста животных. Авторы пришли к заключению, что влияние абиотических факторов на краниометрическую изменчивость грызунов этого вида осуществляется опосредованно через смещение сроков весеннего размножения и изменения характера раннего постэмбрионального онтогенеза. Вероятно, сходный механизм действует и в популяциях евразийского бобра в различных частях его современного ареала. Следует отметить, что в целом для многих видов млекопитающих характерно увеличение темпов роста в северных широтах (Шварц, 1963).

Результаты исследования свидетельствуют о том, что в ряде случаев темпы роста бобров в реинтродуцированных популяциях выше, чем в аборигенных. Объяснение этого явления было

предложено Шварцем в 1959 г. Он считал, что транслоцированные особи и их потомки занимают свободные экологические ниши и не испытывают сильной внутри- и межвидовой конкуренции. Это позднее было подтверждено сравнением относительных размеров индивидуальных участков и темпов роста млекопитающих-фитофагов (LaBarbera, 1989). Однако в нашем случае статистический анализ плотности поселений бобров и параметров онтогенеза не показал достоверной связи между этими величинами.

Относительно интенсивная скорость роста животных некоторых популяций заслуживает внимания в свете современных концепций, объясняющих внутривидовую морфологическую изменчивость. Одна из таких концепций – гипотеза центра происхождения (the abundant centre hypothesis) (Virgos *et al.*, 2011). Она объясняет более крупные размеры тела и повышенный виталитет у особей в центральной части ареала или в филогенетическом центре становления влиянием комплекса факторов среды, наиболее благоприятного для данной внутривидовой единицы. Автохтонные популяции превосходят транслоцированные по начальным размерам черепа и во многих случаях уступают им по темпам роста. Как отмечено выше, этот тренд частично определяется макроклиматическими характеристиками. Размеры черепа взрослых животных в реинтродуцированных популяциях также далеко не всегда больше, чем в автохтонных (Кораблев, Кораблев, 2012; Кораблев и др., 2015). В связи с этим гипотеза центра происхождения может быть применима к евразийскому бобру, испытывавшему в своей истории сильнейшее воздействие человека, лишь с большими ограничениями.

Темпы онтогенеза не зависели от числа основателей, поскольку в популяциях с малым числом первично вселенных животных (например, в Центрально-Лесном заповеднике было выпущено всего восемь бобров) темпы роста не уступают таковым в реинтродуцированных популяциях, имеющих значительно больше основателей (от 25 до 56).

Отметим, что начальные размеры черепа бобров следует считать наследуемыми подвидовыми особенностями, сформировавшимися в процессе филогенеза. Фенотипически они проявляются и в искусственно созданных популяциях. Темпы роста частично определяются влиянием абиотических факторов, что в общих чертах проявляется на уровне тенденций. Проанализированные экологические факторы оказывают незначительное по силе, но статистически достоверное влияние. Их нельзя назвать “управляющими параметрами” темпов роста черепа, таковыми являются эндогенные наследственные особенности популяций. Вероятно, существуют латентные факторы,

влияющие на скорость роста, не учтенные в исследовании. К таковым можно отнести первичную продуктивность экосистем и отсутствие внутривидовой конкуренции на начальных этапах формирования искусственно созданных популяций. Микроэволюционные изменения на уровне онтогенеза можно считать следствием интеграции созданных в результате искусственного расселения популяций евразийского бобра в новые экосистемы. Подобные морфогенетические процессы недавно были зарегистрированы в популяциях ондатры *Ondatra zibethicus* L. в Западной Сибири (Васильев и др., 2014).

Авторы выражают благодарность кураторам остеологических коллекций государственных природных заповедников, Зоологического музея МГУ, предоставившим материал для исследования, а также Ю.Г. Пузаченко и А.Ю. Пузаченко за методическую поддержку (статистические расчеты) и консультации, Р.Б. Сандлерскому за помощь в формировании выборки климатических данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородина М.Н. Материалы к изучению мокшанской бобровой популяции // Тр. Мордовск. гос. заповедника. 1966. Вып. 3. С. 5–38.
- Бородина М.Н. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков бобров мокшанской популяции // Тр. Мордовск. гос. заповедника. 1970. Вып. 5. С. 91–130.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Синева Н.В. Отдаленные морфогенетические последствия акклиматизации ондатры в Западной Сибири // Докл. РАН. 2014. Т. 455. № 4. С. 478–480.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Епифанцева Л.Ю., Поздняков А.А., Дунал Г.А., Абрамов С.А. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 232 с.
- Воробейчик Л.Е. Статическая аллометрия в случае существенно неоднородных выборок: опасность артефакта // Сиб. экол. журн. 2001. № 5. С. 631–636.
- Григорьев Н.Д., Михайлов В.Б. Некоторые черты морфологии речного бобра Низменного Заволжья // Тр. Воронежск. гос. заповедника. 1976. Вып. 21. С. 78–83.
- Егоров Ю.Е. Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 176 с.
- Каптальян А.П. О современной численности речного бобра (*Castor fiber* L.) на территории Березинского биосферного заповедника // Заповедное дело в Республике Беларусь: итоги и перспективы. Матер. науч.-практ. конф., посвященной 85-летию Березинского биосферного заповедника. Минск: Белорус. дом печати, 2010. С. 5–57.
- Клевезаль Г.А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 142 с.
- Козло П.Г., Ставровский Д.Д. Речной бобр (*Castor fiber* L.) в Березинском заповеднике // Березинский заповедник. Исследования. Вып. 4. Минск: Ураджай, 1975. С. 137–146.
- Кораблев Н.П., Зиновьев А.В. Место бобра (*Castor fiber* L.) из средневекового Новгорода Великого среди ископаемых, автохтонных и реинтродуцированных популяций Восточной Европы: сравнительная крадиометрия // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. биология и экология. 2014. № 1. С. 101–114.
- Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. Закономерности морфологической изменчивости реинтродуцированных популяций, на примере двух подвидов бобра *Castor fiber orientoeuropaeus* и *Castor fiber belorussicus* (Castoridae, Rodentia) // Журн. общ. биологии. 2012. Т. 73. № 3. С. 210–224.
- Кораблев Н.П., Савельев А.П., Пузаченко Ю.Г. Факторы полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евразийского бобра (*Castor fiber*, Castoridae, Rodentia) // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 2. С. 241–258.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике. Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы, их определяющие // Тр. Окск. гос. заповедника. 1975. Вып. 11. С. 5–124.
- Лавров Л.С. Определение возраста у речных бобров // Тр. Воронежск. гос. заповедника. 1953. Вып. 4. С. 77–84.
- Лавров Л.С. Возрастные и половые особенности строения черепа бобра (*Castor fiber vistulanus* Matschie) // Тр. Воронежск. гос. заповедника. 1960. Вып. 9. С. 145–155.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. 272 с.
- Лебедько Е. Возраст и размеры тела: ростовые модели // Животноводство России. 2012. № 9. С. 41–42.
- Нанова О.Г., Павлинов И.Я. Структура морфологического разнообразия признаков черепа трех видов хищных млекопитающих (Carnivora) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 7. С. 883–891.
- Николаев А.Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника. Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях // Тр. Воронежск. гос. заповедника. 1997. Вып. 23. С. 81–98.
- Олейников А.Ю., Савельев А.П. Экология дальневосточной популяции бобров (*Castor fiber*) березинского происхождения // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. и X зоол. конф. Ч. 2. Сб. науч. работ / Под общ. ред. Никифорова М.Е. Минск: Белорус. дом печати, 2009. С. 127–129.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Лисовский А.А. Корреляционная структура щечных зубов песца (*Alopex lagopus*) // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 7. С. 1–14.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б. Территориальное распределение речного бобра в Окском заповеднике // Экология, эволюция и систематика животных:

- Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Рязань: Голос губернии, 2009. С. 253–254.
- Пантелеев П.А. Роль температурного фактора в географическом видообразовании (на примере грызунов) // Экология. 2000. № 2. С. 83–88.
- Пузаченко А.Ю. Внутривидовая изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 2. Изменчивость самок, половой диморфизм и возрастная изменчивость // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 4. С. 466–476.
- Пузаченко А.Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих): Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2013. 48 с.
- Пузаченко А.Ю., Кораблев Н.П. Морфологическое разнообразие в постнатальном онтогенезе черепа представителей двух семейств грызунов (Spalacidae, Castoridae, Rodentia) // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 187–200.
- Россолимо О.Л. Возрастная изменчивость черепа нутрии // Уч. зап. МГПИ. 1958. Т. 84. С. 83–134.
- Савельев А.П. Биологические особенности аборигенных и искусственно созданных популяций бобров Евразии и их значение для стратегии управления ресурсами: Автореф. дис. докт. биол. наук. Киров: ВНИИОЗ, 2003. 50 с.
- Савельев А.П., Ставровский Д.Д. Морфологические изменения у акклиматизированных в Приамурье бобров березинского происхождения // Динамика зооценозов, проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии: Тез. докл. 6-й зоол. конф. Минск: Ураджай, 1989. С. 219–220.
- Савельев А.П., Путилицев Н.И., Кыныраа М.М., Савельев А.А. Современное состояние ресурсов бобров в Республике Тыва и неотложные задачи управления ими // Состояние и освоение природных ресурсов Тывы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и общества. Вып. 9. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2007. С. 268–274.
- Сафонов В.Г. Морфологические особенности и структура популяций бобра // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Вып. 4. С. 5–19.
- Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 208 с.
- Ставровский Д.Д. Бобры Березинского биосферного заповедника (морфо-экологический анализ популяций). Минск: Ураджай, 1986. 111 с.
- Шварц С.С. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале: Тр. Ин-та биологии Урал. фил. Свердловск: Ин-т биологии АН СССР, 1959. С. 3–22.
- Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие // Тр. Ин-та биол. Урал. фил. Свердловск: Ин-т биологии АН СССР, 1963. Вып. 29. С. 5–14.
- Bertalanffy K.L. A quantitative theory of organic growth // Human Biol. 1938. V. 10. P. 181–213.
- Dillman B.V., Barnett R.J. Skull size in beavers from California to Alaska // Murrelet. 1984. V. 65. № 3. P. 78–79.
- Frahner S. Wachstumsbedingte Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers, *Castor fiber* L., 1758 (Rodentia, Castoridae): Taxonomische Bedeutung und Diskussion funktioneller Aspekte // Bonner Zool. Beiträge. 2000. Bd 49. № 1–4. S. 131–153.
- Frahner S., Heidecke D. Kranimetrische Analyse eurasischer Biber, *Castor fiber* L. (Rodentia, Castoridae) – Erste Ergebnisse // Semiaquat. Säugetiere: Wiss Beitr. Univ. Halle. 1992. S. 175–189.
- Gould S.J. Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain // Contribut. Primatol. 1975. V. 5. P. 244–292.
- Huxley J.S. Problems of relative growth. London: Methuen, Co. LTD, 1932. 276 p.
- Klingenberg C.P. Multivariate allometry // Adv. Morphometr / Eds Marcus L.F., Corti M. N.Y.: Plenum Press, 1996. P. 23–49.
- Klingenberg C.P. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis // Phil. Trans. R. Soc. 2014. B 369: 20130249. <http://dx.doi.org/doi.10.1098/rstb.2013.0249>.
- Komosa M., Frackowiak H., Godynicki S. Skull of Neolithic Eurasian beavers (*Castor fiber* L) in comparison with skulls of contemporary beavers natural biotopes of Wielkopolska Region (Poland) // Pol. J. Env. Study. 2007. V. 16. № 5. P. 697–705.
- Korablev N., Puzachenko Yu., Zavyalov N., Zheltukhin A. Long-term dynamics and morphological peculiarities of reintroduced beaver population in the Upper Volga Basin // Balt. Forest. 2011. V. 17. № 1. P. 136–146.
- LaBarbera M. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution // Ann. Rev. Ecol. System. 1989. V. 20. P. 97–117.
- Lönnberg E. A study of the variation of European beavers // Ark. Zool. Upps. Stockholm. 1909. Bd 5 (6). P. 1–16.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Variability and correlations in carnivore crania and dentition // Function. Ecol. 2005. V. 19. № 2. P. 337–343.
- Monakhov V.G. Veränderlichkeit von Körpermaßen in introduzierten Biberpopulationen Osteuropas // Beiträge Jagd- und Wildforsch. 2010. Bd 35. S. 259–267.
- Rosell F., Zedrosser A., Parker H. Correlates of body measurements and age in Eurasian beaver from Norway // Eur. J. Wildl. Res. 2010. V. 56. № 1. P. 43–48.
- Virgos E., Kowalczyk R., Trua A., Marinis A., Mangas J.G., Barea-Azcon J.V., Geffen E. Body size clines in the European badger and the abundant centre hypothesis // J. Biogeography. 2011. V. 38. № 8. P. 1546–1556.
- Wilson L.A.B., Marcelo R.S.V. Diversity trends and their ontogenetic basis: an exploration of allometric disparity in rodents // Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 2010. V. 277. № 1685. P. 1227–1234.

Ontogenetic Intraspecific Allometry of Autochthonous and Reintroduced Eurasian Beaver *Castor fiber* Populations

N. P. Korablev^{a, *} and A. P. Saveljev^b

^aVelikie Luki State Agricultural Academy, pr. Lenina 2, Velikie Luki, Pskov oblast, 182112 Russia

^bB.M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming,
Kirov, Preobrazhenskaya str 79 610000 Russia

*e-mail: cranlab@gmail.com

Ontogenetic allometry of the cranium was studied in 580 individuals of the Eurasian beavers *Castor fiber* in two subspecies out of six autochthonous and reintroduced populations using the methods of multivariate nonparametric statistics. It was noted that the growth dynamics demonstrates a correspondence to trajectories of ontogenetic rodent models with the difference that intensive beaver growth finishes by the age of four years. Significant differences in the dynamics of age variability were detected in the beavers of two subspecies; with somewhat smaller initial postnatal sizes, *C. fiber belorussicus* grows faster than *C. fiber orientoeuropaeus*.