произойдет в среднем за 50-70 лет, а полный распад — за 330-450 лет. Повышенная стабильность пестицида на территории республики проявлена в засушливых условиях межгорных котловин;

- процессы трансформации остатков XOП в почвах протекают медленно, а их латеральная и вертикальная (промывная) миграция, как правило, незначительна. Транслокация пестицидов наиболее активно протекает в системе почва растение, в меньшей степени в системе почва вода донные осадки;
- на глубине ДДТ и ГХЦГ разлагаются менее интенсивно, чем в приповерхностных условиях, эта же закономерность характерна для более высоких остаточных концентраций этих пестицидов в почве;

Библиографический список

- 1. Лунев М.И. Пестициды и охрана агрофитоценозов. М.: Колос, 1992. 269 с.
- 2. Куликова-Хлебникова Е.Н., Робертус Ю.В. Связь параметров очагов загрязнения пестицидами почв Горного Алтая с условиями их хранения и применения // Проблемы региональной экологии. 2011. № 5. С. 15-18.
- 3. Робертус Ю.В., Ушакова В.Г., Куликова-Хлебникова Е.Н. Особенности поведения хлорорганических пестицидов в объектах окружающей среды Горного Алтая // Вест. Моск. гос. обл. ун-та. Вып. Химия и химическая экология. 2006. № 3. С. 147-152.
- 4. Мельников Н.Н., Новожилов К.В., Белан С.Р., Пылова Т.Н. Справочник по пестицидам. М.: Химия, 1985. 352 с.



УДК 581.17:612.014.401:581.143.27

Л.В. Фомин

РЕГУЛЯЦИЯ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ

Ключевые слова: лист, паренхима, клетки, клеточная оболочка, форма, полярность, сократимость, водный режим, регуляция, факторы.

Введение

Растение на 70-80% и более состоит из воды. Вода является основой всех физикохимических реакций в растительном организме. Поставляет кислород, водород, с водой поступают макро- и микроэлементы. В растении вода находится в структурированном, упорядоченном состоянии, являясь составной частью тела растения. Следует отметить и информационную роль воды. Структура, состояние воды постоянно преобразуются в соответствии с условиями внешней среды, и в структуре кластеров накапливается, сохраняется и передается информация. Растение отзывчиво на эту информацию. Исследования профессора Б.И. Госькова с сотрудниками (г. Барнаул) показали, что воздействие на воду визуально, словом, музыкой и т.д. в позитивном и негативном значении отражается на количестве проростков семян пшеницы и интенсивности их роста.

Значимость воды для растения (да и всего живого) исключительно велика, поэтому изучению водного режима растений уделяется большое внимание. Несмотря на это ряд вопросов не имеют окончательного ответа: как происходит регуляция водного

режима растений, какие «механизмы» ее обеспечивают, какие силы способствуют одностороннему движению воды по клеткам и растению.

Долгое время существовало представление, что основой движения воды по клеткам является осморегуляция, а на клетку смотрели как на осмотическую ячейку, чем больше в ней концентрация осмотически действующих веществ, тем интенсивнее идет поступление воды. При этом движение воды в растительную клетку осуществляется градиентом парциального химического потенциала (энергетической активности) молекул воды и идет самопроизвольно по градиенту [1, 2]. Но все живое основывается на активизации взаимоотношений с окружающей средой. В публикациях последних десятилетий регуляторные факторы водного режима приобретают значение активного действия. Но это может иметь место только в случае полярности паренхимной клетки. Однако конкретных, экспериментальных, данных по полярности клетки нет, хотя вся жизнедеятельность растения, ее анатомо-морфологическая и физиологическая полярность, логически ведет к полярности паренхимных клеток и является ее проявлением. Неизвестно и конечное звено полярной пульсации клеток, какая сила проталкивает воду через паренхимные клетки.

Активное поступление воды в клетку связано с сосущей силой (силой всасывания,

отнятия воды), которая создается живой системой в результате неравновесности с окружающей средой, то есть полярности.

Полярность клетки как необходимое условие одностороннего движения воды в ней еще в середине прошлого столетия была рассмотрена и теоретически обоснована в работах Д.А. Сабинина [3]. Установлена возможность одностороннего движения воды в клетке [4].

Схема Д.А. Сабинина заключается в следующем. За основу взято различие в биохимических процессах противоположных половин клетки. В результате чего создается разное осмотическое давление. Обозначим осмотическое давление в первой половине клетки P_1 , а во второй – P_2 , где $P_1 > P_2$ (рис. 1). Но в силу закона гидростатики тургорное противодавление оболочки на протопласт по всей поверхности одинаково и равно среднему осмотическому давлению двух половин клетки ($P_1 > P_{cp.} > P_2$). Тогда оболочка конца клетки с большим осмотическим давлением (Р1) давит на содержимое клетки слабее, а оболочка конца клетки с меньшим осмотическим давлением (P_2) сильнее. Отсюда сосущая (S = P - T) противоположных концов клетки соответственно будет положительная и отрицательная ($S_1 > 0$ и $S_2 < 0$).

Но экспериментальное изучение на клетках водоросли Нителлы показало, что с движением воды по клетке идет и передвижение осмотически действующих веществ, и различие в осмотическом давлении и сосущей силе в противоположных концах (частях) клетки нарушается [4]. Д.А. Сабинин предположил, что сохранить и поддержать градиент осмотического давления в противоположных частях клетки могла бы перемычка посередине клетки, перегородка, препятствующая передвижению осмотически действующих веществ.

И, действительно, такая перемычка, состоящая из протоплазмы и хлоропластов, образуется у многих видов растений в засушливые периоды лета, с повышенной температурой воздуха.

В публикациях процессы, связанные с водным режимом растений, объясняются полярностью паренхимных клеток, хотя совершенно не ясно, в чем же заключается эта полярность, как она себя проявляет [5, 6]. Используемые микроскопические методы еще во многом несовершенны и не позволяют выявить эту полярность. Было предположено, что в основе полярности лежит асимметричность сократимости клеточной оболочки, асимметричность сократимости протопласта. Тогда эта особенность клетки и ее оболочки вполне бы объясняла

ряд полярных ее свойств, также передвижение воды в пульсационном режиме.

Методика

Было проведено изучение на живых клетках мезофилла листа. Для этого делались срезы толщиной в один слой клеток в средней части листа, отступя от жилки 2-3 мм. Для поделки срезов использовалось увеличительное стекло. Срезы помещались в каплю воды. У клетки промерялись вся длина (L) и длина ее противоположных частей (I_1 , I_2), разделенных ядром (или протоплазменной перемычкой), диаметр в трех местах клетки: ее концы и в середине (I_1 , I_{cp} , I_2) в ряде случаев дополнительно между ними.

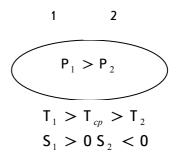


Рис. 1. Схема одностороннего движения воды в клетке

Предварительно готовились и подбирались растворы сахарозы концентрацией, равной концентрации клеточного сока при пограничном плазмолизе для каждого ряда клеток (1, 2, 3-го и т.д.) от верхнего эпидермиса. Фильтровальной бумагой отсасывалась вода из под покровного стекла и заменялась раствором сахарозы. И снова делились промеры клеток в бестургорном состоянии. Первоначально промерялось по 30-50 клеток с трех листьев. Промеры делались микролинеечкой в течение нескольких минут (3-5 мин.), иначе неизбежно отмирание клеток. На основании промеров делались расчеты сократимости (%) длины, диаметра, площади поверхности, объема противоположных частей клеток, разделенных ядром, а также осмотического давления, сосущей силы и их градиента.

Объекты изучения: травянистые и древесные растения г. Горького (Н. Новгород), Крыма (Никитский ботанический сад), Таджикистана (Ботанический сад АН Тадж. ССР), Алтайского края.

Результаты и обсуждение

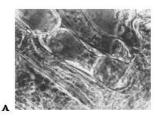
Начало изучения полярной сократимости паренхимных клеток мезофилла листа связано с обнаружением протоплазменной пе-

ремычки (перегородки) почти посередине клетки по месту расположения ядра, чуть ближе к концу с меньшим диаметром. Это место (ядро) и является зоной полярности. Протоплазменная перемычка может отмечаться во всех клетках мезофилла листа, частично или полностью отсутствовать в зависимости от влажности и температуры воздуха и содержания воды в почве (рис. 2). Протоплазменная перемычка усиливает и поддерживает градиент полярности на более оптимальном уровне при экстремальных условиях внешней среды. Она очень чувствительна к механическому воздействию, поэтому при поделке срезов возможно ее расформирование. При этом она размыкается в центре и расходится постенно (рис. 2). При резком изменении внешней концентрации раствора смещается к концу клетки с большим диаметром, что говорит об одностороннем давлении внутри клетки, или разрушается [7].

Полярность внешнего воздействия и метаболических процессов ведет к асимметрии формы клетки. Противоположные концы клеток мезофилла листа различаются диаметром, следовательно, имеют конусовидную форму [8].

Можно рассчитать степень конусовидности по разнице размера диаметра противоположных концов, деленной на длину клетки, т.е. получим показатель конусовидности на единицу длины клетки. Конусовидность клеток в пределах листа закономерно изменяется в зависимости от расположения клетки. Так, от верхнего эпидермиса у клеток палисадной паренхимы последовательно до сосудисто-проводящего пучка до губчатой паренхимы, включая и ее, идет увеличение показателя конусовидности, т.е. разница в диаметре противоположных концов клетки увеличивается. В структуре листа происходит последовательное изменение формы клетки, ее конусовидности, соотношения длины и диаметра (в середине клетки). Таким образом, полярна и анатомо-структурная организация листа. Цепочки клеток, ряды клеток послойно направлены концом с меньшим диаметром (м. д.) в одну сторону с большим (б. д.) – в другую, что можно выразить в такой последовательности: (м. д. – б. д.) (м. д. – б. д.) (м. д. – б. д.) и т.д. От клетки к клетке к верхнему эпидермису наблюдается уменьшение показателя конусовидности. Концы с меньшим диаметром водопоглощающие и водоудерживающие, противоположные с большим диаметром - передающие воду. Та же закономерность просматривается и в листьях по длине стебля, побега, кроны дерева: от нижних к верхним листьям отмечается уменьшение конусовидности паренхимных клеток.

В течение летнего периода клетки мезофилла листа постоянно растут. Наиболее высокий темп ростовых процессов имеет место до полного формирования листа, а затем до конца вегетации рост все более замедляется [9]. Преобладает рост конца (части) клетки с большим диаметром, следовательно, конусовидность увеличивается, хотя могут быть и отклонения.



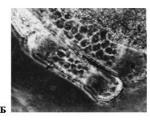
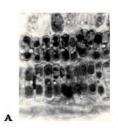


Рис. 2a. Процесс размыкания (расхождения) протоплазменной перемычки (*900):

А — постенный валик;

Б — расхождение хлоропластов



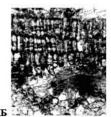




Рис. 26. Протоплазменная перемычка в клетках мезофилла листа:
А — группа Тонковетка (*280);
Б — Яблоня Золотая ранняя (окрашено нейтральным красным, *280);
В — щавель конский (две клетки, слева и справа разрушение перемычки при резком поступлении воды, *900)

Асимметричность формы клетки, ее конусовидность в соответствии с законом Лапласа ведет к полярному, одностороннему давлению от конца с меньшим к концу с большим диаметром [10]. Ряд физиологов ведущую роль в водном режиме растений отводят клеточной оболочке, ее способности к сокращению. Последние десятилетия в

публикациях обсуждается пульсация паренхимных клеток корня, стебля, листа, которая обеспечивает передвижение воды с растворенными минеральными веществами по растению [5, 6]. Но такое одностороннее движение воды может быть только в том случае, когда полярна сократимость клеток, клеточной оболочки. Именно полярная сократимость клеток и является двигательной силой передвижения воды в водном режиме растений.

Степень сократимости (эластичности), глубина сократимости, ее ритмичность регулируются в соответствии с условиями внешней среды и непосредственно участвуют в регуляции водного режима растений. Полярность сократимости клеток (клеточной оболочки) — это одна из основ жизнедеятельности растения и его взаимодействия с окружающей средой. Однако это исключительно важное свойство паренхимной клетки и клеточной оболочки (полярность сократимости) в литературе не отмечено.

Промеры клеток мезофилла листа в полном тургорном и бестургорном состоянии позволили выявить различие в сократимости длины и диаметра противоположных частей клетки, разделенных ядром. Часть клетки с большим диаметром сокращается в длину и в диаметре в 2,5-3 раза интенсивнее (табл. 1) [11].

Сократимость длины и диаметра клетки это сократимость клеточной оболочки, ее поверхности и, следовательно, объема противоположных частей клетки, разделенных ядром. Помимо полярного поддержания различий в осмотическом давлении интенсивностью и направленностью метаболических процессов, ведущих к одностороннему движению воды, регуляция поступления воды в клетки и ее продвижения совершается и изменением через полярное сокращение клеточной оболочки в противоположных частях клетки. Степень закрепления или ослабления клеточной оболочки зависит от интенсивности полярного воздействия, ростовых веществ, что меняет соотношение поступающей воды в противоположных частях клетки [12]. В результате разбавления концентрации клеточного сока изменяется величина осмотического давления и сосущей силы.

Такие различия в сократимости противоположных частей клетки характерно для всех изученных древесных и травянистых растений в различных климатических условиях. И следует признать, что полярная сократимость клеточной оболочки является всеобщей закономерностью, которая лежит в основе регуляции одностороннего движения воды по растительным клеткам.

Полярная направленность биохимических и физиологических процессов и полярная деятельность всех органелл и анатомических структур клетки завершаются поддержанием оптимального градиента осмотического давления и сосущей силы в данных условиях окружающей среды и потребности растения в воде и достигают максимума в полном тургорном состоянии. В бестургорном состоянии величина осмотического давления и сосущей силы наивысшая. При поглощении клеткой воды сосущая сила уменьшается, но возрастает ее градиент. Этот градиент сосущей силы в листьях яблони Золотая ранняя по мере удаления от источника воды (сосудисто-проводящий пучок) увеличивается от нижерасположенных клеток палисадной паренхимы к верхним (к верхнему эпидермису), от 3-го к 1-му ряду клеток (0,8-1,3-3,0 атм). Высокая величина градиента отмечена у клеток рыхлой паренхимы, что объясняется тем, что они через межклетники испытывают засушливое действие наружного воздуха. Увеличение градиента осмотического давления, сосущей силы отмечено от нижних листьев по стеблю к верхним у полыни Эстрагон (лист 5-й – 1,08, 15-й – 1,58, 25-й - 2,72 aтм).

В конце (части) клетки с меньшим диаметром сосущая сила больше нуля, а в противоположной части с большим диаметром – меньше нуля. И по всей положительной и отрицательной величине они не уравновешивают друг друга. Положительная величина преобладает, что имеет место от бестургорного до полного тургорного состояния при поглощении воды, следовательно, клетка более интенсивно поглощает и удерживает воду, чем отдает (табл. 2, 3).

Величина градиента сосущей силы полностью реализуется при увеличении объема клетки до предельного тургорного состояния. Но до этого состояния клетка не доходит, так как оводненность (насыщенность) клетки водой для оптимального фотосинтеза должна иметь водный дефицит в 7-10-15%. При обилии влаги в почве, непрекращающихся дождевых осадках в листьях растений поддерживается этот дефицит воды, более благоприятный для оптимального фотосинтеза.

Полярность биохимических процессов поддерживает и обеспечивает градиент поступления воды от бустургорного до тургорного состояния клетки. Полярная сократимость клеточной оболочки в результате направленной и полярной деятельности всех органелл и сократительных белков цистоскелета клетки завершает поддержание градиента, поглощающих воду сил, на оптимальном уровне. Этот градиент постоянно регулируется и корректируется направленностью

метаболических процессов, а также полярно преобладающим ослаблением или закреплением структуры клеточной оболочки.

В полном тургорном состоянии градиент достигает максимума, но величина сосущей силы не приходит к нулю, как это принято считать и как это показано в классических схемах взаимодействия осмотического давления, сосущей силы, тургорного давления

при изменении объема поступающей воды [2, 13].

На рисунке ЗА приводится классическая схема взаимозависимости величины осмотического давления, сосущей силы, тургорного давления и объема количества поступающей воды без учета полярности клетки и двухсторонняя схема взаимодействующих величин (показателей) при полярном сокращении клеточной оболочки (рис. 3Б).

Таблица 1

Сократимость (%) всей длины (L) и противоположных частей клетки, разделенных ядром (I₁, I₂), и диаметра последовательно от конца с меньшим диаметром клеток мезофилла листа

Яблоня Золотая ранняя									
Ряды клеток палисадной паренхимы от верхнего эпидермиса	L	I ₁	l ₂	Д	Д ₂	Д _{3 ср.}	Д ₄	Д	
1	7,68	3,61	11,13	2,43	2,08	5,86	3,35	5,24	
2	5,86	3,29	8,04	3,42	4,57	4,87	3,12	5,74	
3	6,78	5,40	7,92	1,11	-	1,81	2,42	3,02	
Губчатая паренхима	4,23	1,05	6,78	2,13	-	0	-	5,19	
Полынь Эстрагон									
Лист по стеблю снизу (1-й ряд клеток)									
5	11,11	8,64	13,24	4,49		7,44		9,73	
15	12,17	9,91	14,31	3,66		7,56		11,13	
25	14,14	9,46	18,69	2,70		7,60		11,39	

Таблица 2 Показатели водного обмена клеток мезофилла листа яблони Золотая ранняя

Помосторы	Ряды г	алисадной паре	Γ		
Показатели	1	2	3	Губчатая паренхима	
Р в бестург. состоянии	23,6	23,0	22,2	21,9	
Р в полном тургорном состоянии	20,3	19,9	19,8	19,0	
P ₁	22,0	20,6	20,3	21,4	
P_2	19,1	19,3	19,5	17,9	
S ₁	1,7	0,7	0,5	2,3	
S ₂	-1,3	-0,6	-0,3	-1,2	
Градиент (P ₁ -P ₂)	3,0	1,3	0,8	3,5	

Таблица 3 Показатели водного обмена клеток мезофилла листа полыни Эстрагон (5-, 15-, 25-го листа от основания стебля (1-й ряд палисадной паренхимы)

Лист	5	15	25
Р в бестургорном состоянии (вся клетка)	11,65	14,96	21,06
P в полном тургорном состоянии (вся клетка (P _{ср})	8,75	11,08	15,04
P ₁ — 1-я часть клетки	9,40	11,97	16,58
P ₂ — 2-я часть клетки	8,32	10,39	13,86
S ₁ — 1-я часть клетки	0,65	0,89	1,54
S ₂ — 2-я часть клетки	-0,43	-0,69	-1,18
Градиент	1,08	1,58	2,72

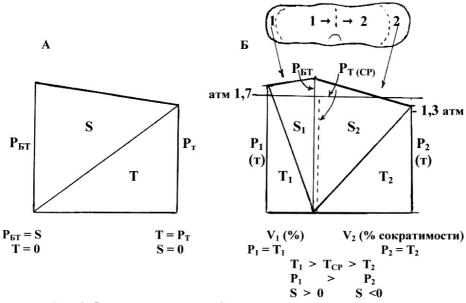


Рис. 3. Схема взаимодействия S, P, T при изменении объема клетки от бестургорного (бт) до полного тургорного состояния (т):
А — схема без учета полярного сокращения; Б — с учетом полярности (1-я часть клетки с меньшим диаметром, 2-я часть с большим диаметром 1-го ряда клеток палисадной паренхимы яблони Золотая ранняя

Заключение

Регуляция водного режима растений основана на полярности растений. Полярность растений формируется в результате одностороннего воздействия внешней среды при создании неравновесности с ней и поддержании негэнтропийности процессов за счет энтропии внешней среды.

Факторы, показатели, обеспечивающие полярную регуляцию водного режима растений, следующие:

- 1. Полярность формы паренхимной клетки (конусовидность) мезофилла листа обусловлена полярной направленностью метаболических процессов: конец клетки с меньшим диаметром принимает воду (и удерживает), конец с большим диаметром передает следующей клетке. Конусовидность клетки изменяется в результате полярного роста клеток в соответствии с изменениями во внешней среде.
- 2. Отмечается полярность направленности клеток мезофилла листа по отношению к поступающей воде и иссушающим факторам внешней среды (межклетки в рыхлой паренхиме и устьиц). Последовательность клеток с меньшим (м. д.) и большим диаметром (б. д.) (м. д. б. д.) (м. д. б. д.) и т.д., что лежит в основе полярной организации листовой пластинки.
- 3. Установлена полярная сократимость клеточной оболочки, что ведет к одностороннему движению воды с минеральными веществами по клеткам.
- 4. Градиент осмотического давления и сосущей силы поддерживается метаболическими процессами и полярной сократимо-

стью клеточной оболочки. От бестургорного к полному тургорному состоянию градиент осмотического давления и сосущей силы возрастает, при этом градиент сосущей силы в части (конце) клетки с меньшим диаметром больше нуля (S>0), а в противоположной части клетки с большим диаметром — меньше нуля (S<0). Таким образом, в полном тургорном состоянии сосущая сила не равна нулю, как это принято считать, а в противоположных частях клетки имеет положительную и отрицательную величину.

- 5. Регуляция водного режима осуществляется изменением в противоположных частях клетки осмотического давления, следовательно, осморегуляция одна из форм регуляции, от нее зависит величина сосущей силы.
- 6. В засушливые периоды лета полярность регуляции водного режима, соответствующий градиент осмотического давления и сосущей силы поддерживаются образованием по месту расположения ядра протоплазменной перемычки, которая делит клетку на две противоположные части, каждая со своей вакуолью.

Библиографический список

- 1. Алексеев А.М. Основные представления о водном режиме растений и его показателях // Водный режим сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1969. С. 94-112.
- 2. Слейчер Р. Водный режим растений. M.: Мир, 1970. 365 с.

- 3. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.
- 4. Osterhout W.J.V. Some aspects of secretion. 1. Secretion of water // Jour. Gen. Physiol. 1947. Vol. 30. No. 5. P. 439-447.
- 5. Жолкевич В.Н., Гусев Н.А., Капля А.В. и др. Водный обмен растений / отв. ред. И.А. Тарчевский, В.Н. Жолкевич. АН СССР, Ин-т физиологии растений им. К.А. Тимирязева. М.: Наука, 1989. 256 с.
- 6. Жолкевич В.Н., Емельянова И.Б., Сущенко С.В. О пульсационном характере водообмена корня // Докл. Рос. Акад. наук. -2005. Т. 403. № 2. С. 279-283.
- 7. Фомин Л.В. Об условиях образования протоплазменной перемычки в клетках мезофилла листа // Ботанико-лесоводственные исследования. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1972. С. 136-142.

- 8. Фомин Л.В. Полярность формы клеток мезофилла листа // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2010. № 10. С. 54-57.
- 9. Фомин Л.В. Продолжительность роста клеток палисадной паренхимы листа яблони и динамика в изменении поглощения воды этими клетками // Труды Горьковского с.-х. ин-та. 1963. Т. 1. С. 103-116.
- 10. Савельев И.С. Курс общей физики: учебник для вузов. М.: Наука, 1982. Т. 1. 490 с.
- 11. Фомин Л.В. Полярная сократимость клеток мезофилла листа // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2009. № 6. С. 24-25.
- 12. Полевой В.В. Роль ауксина в системах регуляции у растений. Л.: Наука, 1986. 79 с.
- 13. Burstrom H.A. A theoretical interpretation of turgor pressure // Physiol. plant. 1948. Vol. 1. No. 1. P. 57-64.



УДК 599.742.1:599.735.3:575.17(571.12/.17)

А.Я. Бондарев, Н.Д. Оводов

О РАЗМЕРАХ ЧЕРЕПОВ СОВРЕМЕННЫХ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ВОЛКОВ (Canis lupus L.) АЛТАЯ

Ключевые слова: акселерация, волк, внутривидовая систематика, исторический период, плейстоцен, правило ДЕПЕРЕ, размеры, череп, эволюция.

Согласно правилу Депере в каждой филогенетической линии развитие идет от мелких по размерам особей к более крупным [1]. Параметры обследованных животных составляют основу для уточнения внутривидовой изменчивости и таксономического статуса конкретных популяций. В соответствии с международными соглашениями по сохранению биоразнообразия наша страна несет обязательства по охране всех видов. И более того, волк занесен в список животных, находящихся под угрозой исчезновения, определенных Конвенцией о международной торговле видами дикой флоры и фауны (СИТЕС). Недостаток информации по внутривидовым таксономическим группировкам волка затрудняет осуществление дифференцированного регулирования его поголовья, а также охрану генофонда наиболее уязвимых группировок.

При разработке внутривидовой структуры волка рекомендуется использовать раз-

меры черепа [2]. Принципиально новые результаты дал анализ особенностей морфометрической изменчивости волка с учетом сведений об изменениях этих признаков во времени. Установлено, что размеры одновозрастных волков во второй половине ХХ в. существенно увеличивались в сравнении с предыдущим более длительным периодом исследований, в том числе в Молдавии и Украине кондилобазальная длина черепа — на 0.286 мм/год, в северовосточной части европейской России – на 0,72, а нижней челюсти — на 0,43 мм/год [3-5]. При сохранении таких значительных и неравномерных темпов изменений параметров черепов волка возможны существенные коррективы внутривидовых таксономических характеристик. Также можно полагать, что для оценки внутривидовой структуры морфологические и краниометрические характеристики волка, по-видимому, других животных, целесообразно анализировать результаты с учетом периода сбора коллекций и эффекта акселерации. Поэтому необходимо оценить процесс эволюции волка за длительный исторический период.