

УДК 591.4: 599.742.11

ТРАВМАТИЗМ ЧЕРЕПА ВОЛКА (*CANIS LUPUS*, CANIDAE, CARNIVORA) ЦЕНТРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. П. Н. Кораблев^{а, *}, Н. П. Кораблев^{б, с}, М. П. Кораблев^д

^аФГБУ “Центрально-Лесной государственный заповедник”,
Тверская обл., Нелидовский городской округ, пос. Заповедный, 172521 Россия

^бФГБУ “Государственный природный заповедник “Полистовский”,
Псковская обл., Бежаницкий район, п. Бежаницы, 182840, Россия

^сФГБОУ ВО Великолукская государственная сельскохозяйственная академия,
Псковская обл., г. Великие Луки, 182112 Россия

^дИнститут проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: cranlab@mail.ru

Поступила в редакцию 19.08.2023 г.

После доработки 28.10.2023 г.

Принята к публикации 31.10.2023 г.

С целью выявления травм изучены 297 черепов волка из коллекции Центрально-Лесного государственного заповедника. Из них 129 ($43.4 \pm 2.9\%$) черепов имели травмы различного происхождения или деформированный сагиттальный гребень. Без учета сагиттального гребня уровень травматизма составляет $32.3 \pm 2.7\%$. По причинам происхождения травмы разделены на три группы: полученные при охоте на лосей, в результате агрессивных внутривидовых контактов и случайные. Среди случайных травм преобладают осложненные переломы коронок зубов. Травмы, полученные при охоте на лосей и внутривидовой агрессии, чаще встречаются у молодых волков, чем у хищников старшей возрастной группы, что объясняется элиминацией травмированных животных. Частота встречаемости случайных травм, наоборот, повышается с возрастом. Уровень травматизма служит популяционной характеристикой, указывающей на напряженность отношений в системе хищник–жертва и на степень внутривидовой агрессии.

Ключевые слова: волк, череп, травмы, агрессивные контакты, лось, случайные травмы

DOI: 10.31857/S0044513424010118, **EDN:** JCPMLV

Волка (*Canis lupus* Linnaeus 1758) можно отнести к видам, особенности строения черепа которого хорошо изучены. Достаточно сказать, что история изучения размерных характеристик черепа волка насчитывает более 100 лет. Не претендуя на знание всех аспектов изучения коллекционного материала по данному виду, авторы тем не менее пришли к заключению, что исследований по описанию и систематизации травм на черепах волка относительно немного, что объясняется в первую очередь сложностью оценки повреждений (Mukherjee, Neithaus, 2013). Исключение составляют работы по изучению травм зубов и связанных с этим посттравматических осложнений (Van Valkenburgh, 1988; Van Valkenburgh et al., 2019; Barber-Meyer, 2012; Janssens et al., 2016 и др.). Однако травматизм черепа не ограничивается ротовой полостью, нарушения целостности костей встречаются на всех отделах черепа. В России эта проблема практически не изучена, и только в одной из известных нам

публикаций в тезисной форме сообщается о травмах черепа волка Кировской обл., полученных при охоте на лосей *Alces alces* L. 1758 (Мариков, Козловский, 1996). Имеется ряд описаний травм черепа североамериканских волков, однако приведенные в них данные не всегда сопоставимы из-за разных методических подходов. Некоторые исследователи изучали проблему на коллекционном материале, т.е. на очищенных черепах (Mech, 1970; Nielsen, 1977; Weaver et al., 1992), но, например, Wobeser (1992) при изучении травм волка в Саскачеване использовал метод некроскопии. Отдельные авторы описывают единичные случаи травмирования черепа или скелета и гибели волков при охоте на крупных копытных или от посттравматических осложнений (Mech, Nelson, 1989; Pasitschniak-Art et al., 1988; Mallory et al., 1994; Barber-Meyer, 2012).

Эти данные и результаты нашего исследования убеждают, что травмы костей черепа волка носят далеко не единичный характер. Анализ их причинной

обусловленности и последствий позволяет узнать некоторые аспекты межвидовых отношений, внутривидовой конкуренции, причин гибели и в итоге способствует более детальному изучению биологии волка, в т.ч. документальной фиксации некоторых моментов, недоступных при прямым наблюдениям за животными. Например, изучение травматизма черепов львов *Panthera leo* L. 1758 в двух регионах Замбии, характеризующихся разным видовым составом жертв хищников, показало, что частота травм костей черепа выше там, где львы вынуждены добывать более крупных и травмоопасных копытных, а травмы и стертость зубов характеризуют напряженность внутривидовых отношений (Van Valkenburgh, White, 2021). С точки зрения популяционной биологии, изучение травматизма волка, наряду с традиционными эколого-демографическими параметрами и характеристикой фенонда (Кораблев и др., 2021), можно рассматривать как еще один весьма информативный популяционный параметр, характеризующий напряженность межвидовых и внутривидовых отношений.

На территории сбора краниологического материала основным пищевым объектом волка является лось, охота на которого сопряжена с большой опасностью (Филонов, 1983; Бибиков, 1985; Mech, Nelson, 1989; Mallory et al., 1994). Другой менее значимой в рационе хищников жертвой является кабан (*Sus scrofa* L. 1758), также являющейся потенциально травмоопасной жертвой. Волки нападают главным образом на поросят и подсвинков, реже охотятся на свиней, избегая нападать на секачей. Хотя случаи гибели хищников от ударов клыков последних известны (Гептнер и др., 1961), они редки и травмы можно ожидать скорее в области туловища, а не головы.

Целью настоящего исследования являются выявление, классификация факторов и статистическая оценка их вкладов в величину травматизма черепа волка центра европейской части России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучено 297 черепов волка, представленных тремя районами сбора материала: Тверская обл. 185 черепов (период сбора 1983–2021 гг.), Смоленская обл. 78 черепов (1984–2000 гг.), Вологодская обл. 34 черепа (1950–1984 гг.). Материал хранится в Центральном-Лесном государственном заповеднике. Коллекция была разделена на выборки по полу и возрастным группам. Возраст определен по степени стертости резцов и щечных зубов P⁴, M¹ и M¹ (Gipson et al., 2000), а в случае разрушения или отсутствия зубов – по особенностям развития швов и структурных элементов черепа (Клевезаль, 2007). Гипсон с соавторами (Gipson et al., 2000) разработали схему стирания зубов для волков Аляски, Миннесоты и Онтарио с точностью до года. Однако, учитывая возможные различия в скорости

стирания зубов из-за особенностей рациона, черепа были условно объединены в большие возрастные группы: молодые – до 1 года, взрослые – от года до пяти лет и старые – более 5 лет (табл. 1).

Травмами считали повреждение костей черепа или зубов с нарушением их целостности и частично функций. Поскольку коронка зуба может разрушаться и без механического воздействия в результате инфицирования альвеолы, было проведено обследование состояния зубной системы всех черепов в соответствии со стандартизированным протоколом, который применяется в клинической практике домашних животных (особенно собак) и который использовал Янссенс с соавторами (Janssens et al., 2016) при изучении поражений полости рта на черепах волка. При этом учитывались заболевания пародонта (периодонтит, пародонтоз), пульпы и альвеолы, гипоплазия и прикус. Результаты этой работы заслуживают изложения в отдельной статье, но в контексте данной публикации важно отметить, что это позволило различать поражения ротовой полости как следствие заболевания и как результат травмы.

При описании и анализе травм мы отдали предпочтение их классификации по причинам происхождения, что логично вытекает из биологических особенностей вида и позволяет сопоставить наши данные с результатами других исследований (Mech, 1970; Nielsen, 1977; Weaver et al., 1992; Van Valkenburgh, White, 2021). Причин возникновения травм не столь много, основные из них очевидны, и основная задача сводилась к формулированию критериев их различения. Работа с большой серией черепов позволила обнаружить травмы, причинная обусловленность которых не вызывала сомнения, что позволило в дальнейшем идентифицировать происхождения других травм с менее выраженной этиологией. Так, при препарировании черепа волка № 13.90.1 (самка, возраст около 20 месяцев) мы извлекли из левой лобной кости вершину обломанного клыка размером около 13 мм (рис. 1А).

Травмы в виде отверстий небольшого диаметра или незначительные деформации костей, частичная травма клыка без нарушения целостности

Таблица 1. Структура изученного материала (экз.) по полу и возрасту

Пол	Возрастная группа (лет)			Всего
	до 1	1–5	более 5	
Самец	40	56	22	118
Самка	52	41	15	108
Не установлен	41	26	4	71
Всего	133	123	41	297

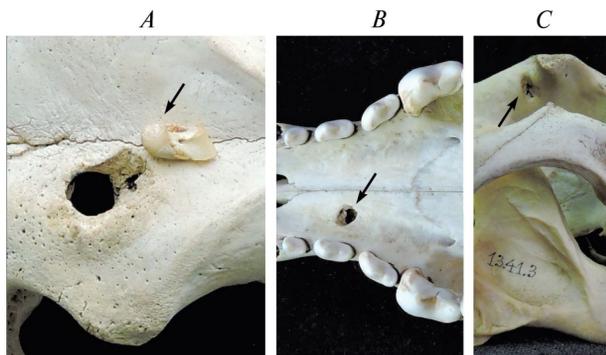


Рис. 1. Фрагменты черепов волка с травмами, полученными в результате внутривидовых агрессивных контактов: *A* – череп № 13.90.1, стрелкой показана вершина обломившегося клыка; *B* – череп № 13.24, травма нёбного отростка правой верхнечелюстной кости; *C* – частично зажившее отверстие от клыка ниже и каудальнее заглазничного отростка на черепе № 13.41.3.

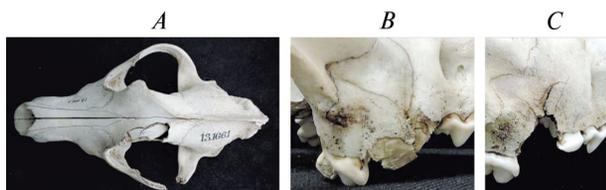


Рис. 2. Травмы на черепах волка, полученные при охоте на лося: *A* – череп волка № 13.166.1; *B* – фрагмент правой верхней челюсти волка № 13.148.1, латеральный вид; *C* – фрагмент правой верхней челюсти волка № 13.181.1, латеральный вид.

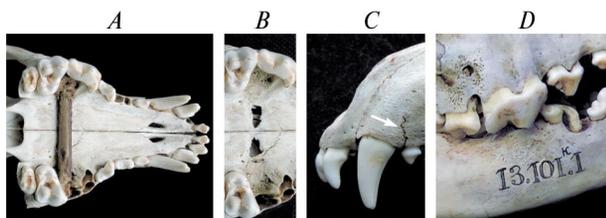


Рис. 3. Примеры случайных травм: *A* – череп волка № 13.98.1, вентральный вид с застрявшим между противоположными зубами P4 и M1 фрагментом ветки; *B* – тот же череп без фрагмента ветки; *C* – фрагмент черепа волка 13.185.1, левый латеральный вид, вертикальная трещина между C и P1; *D* – фрагмент черепа волка № 13.101.1, правый латеральный вид.

альвеолы или потеря клыка с признаками вторичного инфицирования альвеолы в результате обнажения пульпы мы отнесли к группе травм, полученных при агрессивных контактах.

Травмы в виде разрушения костей или вмятин с трещинами (рис. 2*A*), разрушения коронок

нескольких рядом расположенных зубов (рис. 2*B*) или полного разрушения коронки одного зуба с повреждением альвеолы (рис. 2*C*) составили группу травм, полученных при охоте на лося. Зуб считался сломанным при жизни только в том случае, если оставшаяся часть зуба имела признаки последующего стирания.

Травмы, причиненные застрявшими между зубами предметами (рис. 3*A–B*), осложненные переломы отдельных зубов с обнажением пульпы и вторичной инфекцией, но без нарушения целостности альвеолы (рис. 3*D*), и незначительные повреждения костей в виде единичных трещин (рис. 3*C*), происхождение которых определить затруднительно, мы отнесли к случайным травмам. Незначительные повреждения зубов, такие как скол эмали и дентина без обнажения пульпы, мы не считали травмами, поскольку при этом не возникают нарушения функции жевания. Основную частоту случайных травм составили повреждения коронок зубов, полученные при разгрызании преимущественно трубчатых костей крупных жертв (лось, кабан).

Отдельную группу составили черепа с деформированным (искривленным) сагиттальным гребнем или наличием на нем нетипичных костных наростов (экзостозов) (рис. 4). Деформация сама по себе не является травмой, но возникает вследствие таковой.

Различия в частоте травм оценивали с использованием критерия Фишера. Кроме того, для каждой частоты были рассчитаны 95% доверительные интервалы (Зайцев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 297 черепов 129 (43.4 ± 2.9%) имели травмы различного происхождения или деформированный сагиттальный гребень. Без учета сагиттального гребня уровень травматизма составляет 32.3 ± 2.7%. При топографическом подразделении черепа на три отдела – назально-челюстной (от переднего края резцовых костей до лобно-верхнечелюстного шва), лобно-глазничный (от лобно-верхнечелюстного шва до лобно-теменного шва) и мозговой (от лобно-теменного шва до заднего края межтеменной кости) – распределение травм по отделам оказывается неравномерным (рис. 5). При этом деформацию сагиттального гребня не учитывали как травму мозгового отдела. Нередко на одном черепе травмы фиксировались в нескольких отделах черепа, поэтому их суммарная частота на рис. 5 составляет более 100%.

Частота травмированных черепов в каждой половозрастной группе показана в табл. 2.

Среди травмированных животных явно преобладают взрослые и старые. Так, доля черепов хищников с девиациями в возрасте более пяти лет по

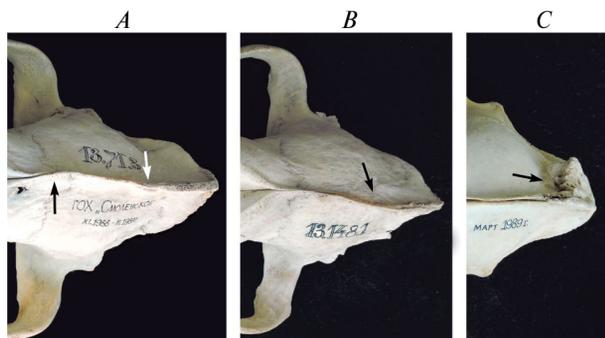


Рис. 4. Фрагменты черепов волка с деформацией сагиттального гребня, дорсальный вид: *A* – череп № 13.71.3; *B* – череп № 13.148.1; *C* – экзостоз на черепе № 13.36.1.

критерию Фишера с высокой степенью достоверности отличается от аналогичного показателя молодых волков ($F = 31.97$, $F' = 10.83$ при $P \geq 99.9\%$). Эти различия будут еще более очевидны при объединении двух групп волков: взрослых и старых. Вероятность получить травму у самцов и самок примерно одинакова, травмированными оказались $30.5 \pm 4.2\%$ самцов и $33.3 \pm 4.5\%$ самок ($F = 0.20$, $P \leq 0.05$).

Частота возникновения травм черепа от разных причин у волков трех возрастных групп представлена в табл. 3. Обращает на себя внимание тенденция уменьшения частоты травм с возрастом при охоте на лося и в результате агрессивных внутривидовых контактов, особенно отчетливо проявляющаяся в первом случае. Напротив, встречаемость случайных травм в группе взрослых и старых волков выше, чем в группе молодых. Во всех случаях эти тенденции не подтверждаются статистически по критерию Фишера из-за малых объемов выборок, но и игнорировать их нельзя.

На диаграмме представлена частота травм, полученных от разных причин, у самцов и самок (рис. 6). Наибольшие различия между полами оказались в частоте случайных травм, однако и они лежат вне порога достоверности по критерию Фишера.

На каждом четвертом черепе имеются признаки искривления сагиттального гребня (табл. 4) практически с равной частотой у самцов и самок ($F = 0.11$), но при высоко достоверных различиях между возрастными группами. Различия между волками до одного года и возрастной группой от года до пяти достоверны на уровне 99.9% ($F = 33.68$), такой же уровень различий между первой группой и животными старше пяти лет ($F = 31.34$), а между второй и третьей возрастными группами – на уровне 99% ($F = 8.28$).

Примечательно, что направление искривления часто связано с травмами зубов противоположной

Таблица 2. Частота (%) возникновения травм черепа волка в разных половозрастных группах

Пол	Возрастная группа, лет			Общая частота
	до 1	1–5	более 5	
Самец	35.0 ± 7.5	16.1 ± 4.9	59.1 ± 10.5	30.5 ± 4.2
Самка	21.1 ± 5.5	29.3 ± 1.2	86.7 ± 8.8	33.3 ± 4.5
Не установлен	24.4 ± 6.7	38.5 ± 9.5	100	33.8 ± 5.6
Среднее	26.3 ± 3.8	25.2 ± 3.9	73.2 ± 6.9	32.3 ± 2.7

Примечания. Объем материала по группам в табл. 2 и 4 соответствует данным табл. 1.

Таблица 3. Причинная обусловленность травматизма черепа волка, %

Причина травмы	Возрастная группа (лет)			Общая частота
	до 1	1–5	более 5	
Охота на лося	42.4 ± 8.5	33.3 ± 8.2	29.8 ± 6.1	34.5 ± 4.5
Внутривидовая агрессия	42.4 ± 8.5	30.3 ± 8.0	36.2 ± 7.0	36.3 ± 4.5
Случайная травма	15.2 ± 6.2	36.4 ± 8.4	34.0 ± 6.9	29.2 ± 4.3
<i>n</i>	33	33	47	113

Таблица 4. Частота (%) встречаемости деформации сагиттального гребня у волка в разных половозрастных группах

Пол	Возрастная группа (лет)			Общая частота
	до 1	1–5	более 5	
Самец	2.5 ± 1.3	12.2 ± 4.3	34.1 ± 10.1	27.1 ± 4.0
Самка	2.2 ± 2.0	11.4 ± 4.9	26.8 ± 11.4	25.9 ± 4.2
Не установлен	3.0 ± 2.6	6.5 ± 4.8	14.6 ± 17.6	25.3 ± 16.3
Всего	7.7 ± 2.0	30.1 ± 4.1	75.5 ± 6.7	26.3 ± 2.5

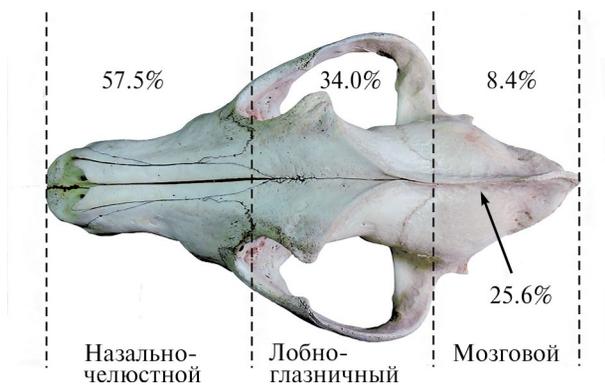


Рис. 5. Частота встречаемости травм на разных отделах черепа волка и частота деформации сагиттального гребня.

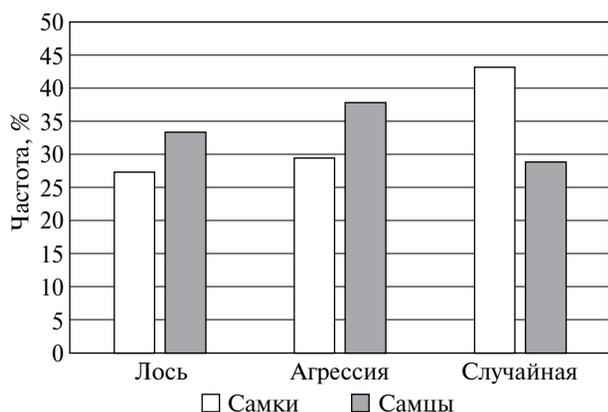


Рис. 6. Частота травм разного происхождения у самцов и самок.

стороны. На черепе 13.187.1 (самец, возраст не менее 5 лет) каудальная часть сагиттального гребня отклонена влево. На нижней правой челюсти этого волка отсутствует четвертый премоляр, травмированный при жизни. Дистальный корень P_4 был полностью утрачен, и его альвеола заросла костной тканью. Ростральный корень с обнаженной пульпой выступает из альвеолы, края которой частично деградированы. Утолщение и пористость костной ткани ниже травмированного зуба дают основание считать, что в результате обнажения пульпы его рострального корня возникли пульпит и последующий одонтогенный остеомиелит. Болезненность этого процесса неизбежно должна была вызвать гипофункцию правой стороны челюстей, хотя стертость зубов не дают однозначную картину из-за их значительной стертости. Тем не менее произошло не только отклонение сагиттального гребня, но и части чешуи затылочной кости, формирующей затылочный гребень. В дорсальной части сагиттального гребня с его левой стороны

костные выросты, к которым крепятся сухожилия, развиты значительно сильнее, чем на противоположной стороне. Все это свидетельствует о гиперфункции левой жевательной мускулатуры, хотя вопрос о продолжительности этого процесса остается открытым.

На черепе самки волка 13.182.1 (возраст более 5 лет) незначительное искривление затылочной части сагиттального гребня влево вызвано травмой четвертого премоляра с правой стороны нижней челюсти. Общая значительная стертость зубов не позволяют отметить различия в стертости левой и правой челюстей, но тем самым позволяют высказать предположение, что преимущественное использование левой стороны челюстей было недолговременным.

На черепе самца 13.71.3 (возраст около двух лет) извилистость сагиттального гребня вызвана отклонением лобной части вправо, а теменной части — влево, что особенно хорошо заметно со стороны чешуи затылочной кости (рис. 4А). У волка оказались травмированы зубы на обеих сторонах челюстей. Судя по характеру повреждений, травмы получены волком в разное время, что вынуждало хищника попеременно пользоваться челюстями одной из сторон, что и вызвало разнонаправленные отклонения частей сагиттального гребня. Возраст волка позволяет судить о скорости процесса деформации.

Логично предположить, что степень искривления сагиттального гребня зависит от тяжести травмы, нарушающей функциональную симметрию жевания. Подтверждение этого мы находим на черепе 13.148.1. Сильная левосторонняя деформация сагиттального гребня (рис. 4В) вызвана обширной травмой каудальной части правой верхнечелюстной кости, полученной, наиболее вероятно, при охоте на лося (рис. 2В). В результате удара копытом практически полностью разрушена коронка хищнического зуба, повреждена коронка M^1 и утрачена часть верхнечелюстной кости вместе с M^2 . На теле верхнечелюстной кости видны трещины выше P^4 , доходящие до слезного отростка скуловой кости.

Более чем в половине случаев ($54.2\% \pm 0.80$) деформация сагиттального гребня вызвана травмами черепа, и это далеко не всегда связано с зубами. Например, последствия травмы, не затрагивающей зубную систему, прослеживаются на черепе волка 13.178.1 (возраст менее 1 года, пол неизвестен) в его затылочной части. В результате травмы оба затылочных гребня и каудальная часть сагиттального гребня деформированы, что ярче проявляется на левой стороне. Возникла общая асимметрия мозгового отдела вправо, которая хорошо видна уже на лобных костях. Так, часть левой лобной кости, формирующая полукруглую линию, приподнята над правой полукруглой линией, а ширина правой

Таблица 5. Частота (%) возникновения травм зубов в зависимости от их функции

Пол	Резцы	Клыки	Премоляры	Хищнические зубы (P ⁴ , M ₁)	Моляры	n
Самец	21.7 ± 8.5	26.1 ± 9.2	30.4 ± 9.5	17.4 ± 7.9	4.3 ± 4.2	23
Самка	18.2 ± 6.7	18.2 ± 6.7	27.3 ± 7.7	15.1 ± 6.2	21.2 ± 7.1	33
Не установлен	44.4 ± 16.1	0	22.2 ± 13.8	22.2 ± 13.8	11.1 ± 10.5	9
Среднее	23.1 ± 5.2	18.5 ± 4.8	27.7 ± 5.5	16.9 ± 4.6	13.8 ± 4.2	65

лобной кости на уровне заглазничного отростка превосходит ширину левой более чем на 17% (33.3 и 28.3 мм соответственно). Межтеменная и частично теменные кости деформированы экзостозами на обеих сторонах. В 45.8 ± 0.88% на черепах с деформированным сагиттальным гребнем не обнаружено травм зубов или костей черепа.

Экзостозы обнаружены на семи черепах, что составляет 2.3 ± 0.9% (черепа под номерами 13.41.1, 13.36.1, 13.138.1, 13.166.1, 13.178.1, 13.13.3, 13.17.3), причем в шести случаях они локализованы на одной из сторон межтеменной кости. В пяти случаях аномальные костные наросты сочетаются с травмами лобных или межтеменных костей, причем стороны локализации экзостозов и травм совпадают. На черепе 13.17.3 экзостозы образовались симметрично в передних частях теменных костей каудальнее травмированных лобных костей. В двух случаях признаков травм костей не обнаружено (черепа 13.13.3 и 13.178.1). Кальцификаты встречены на черепах волков всех возрастных групп. При этом мы не считали экзостозами многочисленные и не всегда симметричные костные бугорки на сагиттальном гребне, характерные для волков старшей возрастной группы.

В назально-челюстном отделе обнаружена шестьдесят одна травма, преобладают нарушения целостности коронок зубов, на долю которых приходится 65.6 ± 6.1%. Частота возникновения травм зубов в зависимости от их местоположения представлена в табл. 5.

Общее число случаев травм зубов в табл. 5 приведено с учетом наличия на одном черепе нескольких травмированных зубов из разных отделов.

Различия в частоте травматизма зубов у самцов (19.5%) и самок (30.5%) статистически недостоверны ($F = 0.88$, $P < 0.05$). Наибольший вклад в гендерные различия вносят моляры, но и эти различия находятся вне порога достоверности из-за ограниченного объема выборок ($F = 3.93$, $P < 0.05$).

На двух черепах (№ 13.98.1 и 13.176.1) обнаружены прочно застрявшие между верхними хищническими зубами фрагменты веток диаметром около 10 мм, которые вызвали компрессионный некроз слизистых оболочек и деградацию костной

ткани нёбных пластинок верхнечелюстных костей (рис. 3B).

В лобно-глазничном отделе зарегистрировано 35 травм, причем в 51.4 ± 8.4% случаев частично или полностью разрушен заглазничный отросток, а в 28.6 ± 7.6% случаев травмирована скуловая дуга. Два черепа волка (13.58.1 и 13.178.1) заслуживают особого внимания из-за следов травм части лобной кости, формирующей внутреннюю стенку глазницы. В одном случае (череп 13.58.1, самка, возраст 22 месяца), на стенке левой глазницы видны частично зажившие трещины, одна из которых идет горизонтально от решетчатого до слезного отверстия, а другая тянется от барабанной камеры по направлению к заглазничному отростку по височно-теменной части лобной кости, при этом повреждена левая скуловая дуга (рис. 7A). На черепе 13.178.1 (пол неизвестен, возраст менее 1 г.) травма выглядит как обширная вмятина с трещинами в стенке левой глазницы, сломанная скуловая дуга и вершина венечного отростка нижней челюсти (рис. 7B).

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении травм на черепах львов Замбии Ван Валькенбург и Уайт (Van Valkenburgh, White, 2021) выделили два их типа: тупые травмы (серьезные переломы со смещением костей или вдавленности костей), полученные при добыче крупных

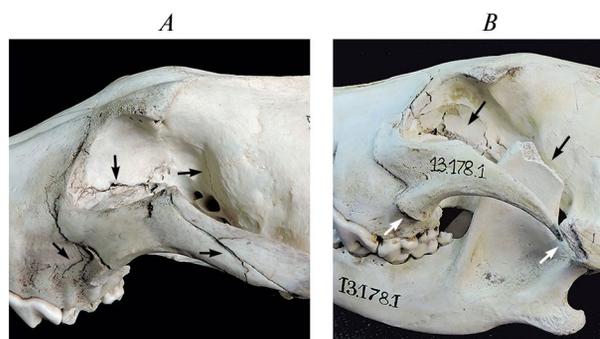


Рис. 7. Фрагменты черепов волка с травмами глазницы, левый латеральный вид: А – череп волка 13.58.1., В – череп волка 13.178.1. Стрелками показаны травмированные места.

копытных; глубокие круглые углубления и линейные царапины, вызванные внутривидовыми конфликтами. Как и цитируемые авторы, мы понимаем, что классификация травм черепа волка носит в некоторой степени субъективный характер и не является однозначной. Однако сравнительный анализ разных травм на большой серии черепов позволяет считать, что предложенное нами разделение повреждений по их причинной обусловленности следует считать наиболее вероятным.

Травмы зубов

Повышенная частота травматизма назально-челюстного отдела по сравнению с другими отделами черепа вполне объяснима, поскольку в этом случае разрушения коронок зубов могут возникать как при охоте хищников на крупных копытных, так и при агрессивных контактах и в силу случайных причин. Среди случайных причин на первое место следует поставить разгрызание твердых костей. Ван Валькенбург (Van Valkenburgh, 1988) отметил зависимость между удельным весом костей в питании хищников и травматизмом зубов. Наибольший уровень одонтологических осложнений в связи с образом питания отмечен у типичных костоедов — гиен, наименьший — у кошачьих, а волк занимает промежуточное положение с частотой одонтологических травм 29%. По нашим данным, частота черепов с травмами зубов составляет $13.5 \pm 2.0\%$, т.е. значительно меньше, чем приводит Van Valkenburgh. Подобные расхождения могут быть вызваны различиями в рационе, разными критериями в оценке состояния зубной системы или разным возрастным составом выборки. Как мы указывали выше, к травмам мы отнесли осложненные переломы коронок зубов с обнажением пульпы, которые влекут за собой вторичную инфекцию, болевой эффект и, как следствие этого, частичное нарушение функции жевания. Таким образом, мы не учитывали менее серьезные травмы в виде сколов эмали и частично дентина. В изученной нами коллекции черепов с прижизненной травмой в виде отколотой эмали оказалось 33 черепа, а с нарушением эмали и дентина — 14, т.е. еще 47 черепов с нарушениями коронок зубов. С учетом всех случаев $29.3 \pm 2.6\%$ черепов волков имели одонтологические травмы различной степени тяжести, что в точности соответствует литературным данным (Van Valkenburgh, 1988). При совпадении общего уровня одонтологических травм обращают на себя внимание различия в травматизме зубов разных отделов (табл. 5). В выборке из сорока семи черепов американских волков травмы зубов в зависимости от их местоположения распределились следующим образом: резцы 0%, клыки 42.6%, премоляры 46.8%, хищнические 10.6% (Van Valkenburgh, 1988). Сравнение результатов показало наибольшие расхождения с нашими

данными в уровне травматизма резцов и клыков. В то же время травматизм премоляров хищников Северной Америки совпадает с частотой травм премоляров и моляров волков, осмотренных нами (табл. 5). В другом сравнительном исследовании черепов волков пяти разных территорий Ван Валькенбург с соавторами (Van Valkenburgh et al., 2019) приводит частоту травм зубов в пересчете на число осмотренных зубов. Согласно этим данным, частота поврежденных при жизни клыков колебалась от 4% в Скандинавии до 20% в парке Айл-Ройал. Из осмотренных нами 944 клыков травмированными оказались 1.6%, т.е. травматизм всех зубов у волков центра европейской части России значительно меньше, чем у североамериканских и ближе всего к скандинавским.

При описании состояния зубов клыкам уделяется повышенное внимание из-за их особой функциональной нагрузки, имеющей решающее значение для охоты, защиты и демонстрации социального статуса. Рассуждая о высоком уровне травматизма клыков, Ван Валькенбург (Van Valkenburgh, 1988) высказал предположение, что в процессе эволюции их настоящая форма сложилась как компромисс между эффективностью убийства добычи и прочностью. То есть изогнутый каудально клык наиболее эффективен при схватывании и удержании добычи, но при этом испытывает сильное напряжение из-за своей формы и поэтому подвержен травмам. Поскольку плотоядные животные вонзают свои клыки в движущуюся и сопротивляющуюся добычу, наблюдаемый уровень повреждений, по мнению автора, обусловлен травмами, полученными во время охоты (Van Valkenburgh, 1988; Van Valkenburgh, Hertel, 1993). Эти рассуждения нам представляются не единственно верными. При падении на наиболее крупную добычу, какой является лось, хватки хищников направлены на нанесение кровотока чаще всего в области паха или промежности, снижающих способность жертвы к сопротивлению (Бологов, 1981). Логичнее предположить, что в процессе эволюции форма клыков волка сформировалась как оптимальное орудие убийства жертвы с точки зрения их эффективности и прочности. Гораздо уязвимее клыки при прямом столкновении друг с другом и костями скелета во время агрессивных внутривидовых контактах и при ударах копытом обороняющегося лося. Подтверждением первого является не только случай, проиллюстрированный на рис. 1А, но и сколы эмали на боковых поверхностях клыков. Последствия ударов копытом в область зубного ряда хорошо видны на рис. 8, и они убедительно свидетельствуют, что подобные случаи лежат за пределами “возможностей” адаптационного. То есть вероятность потери или травмы клыка в этих случаях гораздо реальнее, чем при хватках добычи во время охоты. В одной из своих работ,

посвященных сравнительному анализу частоты травм зубов у крупных плотоядных млекопитающих, Ван Валькенбург (Van Valkenburgh, 2009) показал, что более агрессивные виды ломали зубы чаще, что также является аргументом в пользу высказанной нами точки зрения.

С позиции схватывания и удерживания добычи трудно объяснить высокий уровень травматизма клыков (24.2% верхних и 16.7% нижних) у иберийской рыси (*Lynx pardinus* Temminck 1827) (Collados et al., 2018), питание которой на 94% составляют кролики (Gil-Sánchez et al., 2006).

В своих исследованиях Ван Валькенбург с соавторами убедительно доказал связь уровня травматизма зубов у крупных хищных млекопитающих (вес более 21 кг) с доступностью добычи (Van Valkenburgh, 1988, 2009; Van Valkenburgh et al., 2019; Van Valkenburgh, White, 2021). У волка это обусловлено успешностью охоты на лосей, которая, в свою очередь, определяется обилием жертвы и условиями ее добычи. В Норвегии, где волки добывали в значительном количестве телят лосей, уровень одонтологических травм составил 38%, а на территориях Йеллоустонского национального парка и Айл-Ройал частота травмированных зубов составила 72%. В период сбора краниологического материала соотношение жертва–хищник в парке Айл-Ройал колебалось в диапазоне 20:1–160:1, а в Йеллоустонском парке – 600:1–100:1 (Van Valkenburgh et al., 2019). В период сбора черепов волков в Тверской обл., где собран основной объем материала, на одного хищника приходилось от двадцати до ста лосей, т.е. доступность добычи была ниже, но при этом отмеченный уровень травматизма зубов значительно меньше. Полагаем, что не в последнюю очередь это связано с физиологическим состоянием добываемых животных. Оценка физиологического состояния лосей в районах Тверской области, окружающих Центрально-Лесной заповедник, показала, что животные подвержены заболеванию остеоидистрофией, которая проявляется на черепах в виде пародонтоза. Сравнительный анализ черепов лосей добытых охотниками ($n = 147$) и ставших жертвами волков ($n = 74$) показал, что по сравнению с охотниками хищники добывают гораздо больше старых лосей (51.3% против 25.8%) и телят (13.6% против 7.5%). Среди жертв волка лосей тяжелой стадией пародонтоза оказалось 67.6%, а среди отстреленных охотниками – 22.9% ($F = 15.63$ при $P = 99.9\%$) (Кораблев и др., 2021). Причем уровень заболевания лосей тяжелой стадией пародонтоза в районе сбора черепов этого вида оказался значительно выше, чем в шести других популяциях (Кораблев, 1989). Наряду с низкой плотностью популяции (средний показатель плотности 1.75 в период сбора черепов лосей) это свидетельство неоптимальных условий обитания.

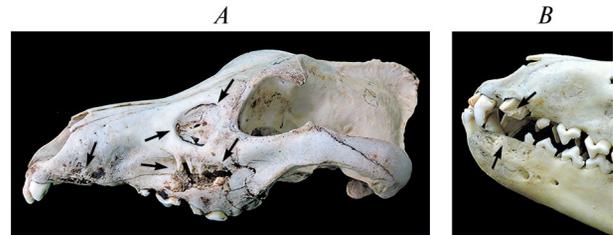


Рис. 8. Травмы, полученные волками в результате удара копытом обороняющегося лося в область зубного ряда, левый латеральный вид: *A* – череп № 1.11.2; *B* – фрагмент нижней челюсти черепа № 1.18.1.

Другим предположительным фактором, влияющим на прочность зубов и, как следствие этого, повышенный уровень травматизма волков в парке Айл-Ройал Van Valkenburgh с соавторами (2019) считают инбридную депрессию. Проведенное нами исследование генетического разнообразия волков центра европейской части России показало, что на территории сбора краниологического материала обитает генетически высокополиморфная часть континуальной популяции с умеренным значением коэффициента инбридинга (0.061), что также может объяснять относительно низкий уровень одонтологических травм в изученной коллекции (Korablev et al., 2021).

Последствия травмы, возникшей в результате давления на небо фрагмента ветки, застрявшей между верхними зубами, трудно прогнозируемы. На рис. 3*A* изображен череп волка в возрасте примерно восьми месяцев и это позволяет считать, что патологический процесс развивается очень быстро. Описание и фотографию идентичного случая приводит G. Wobeser (1992) при этом сообщает, что животное было в хорошей физической форме.

Травмы черепа

Уровень травматизма черепа волка центральной части России (33.7%) оказался сопоставим с частотой травм (29.7%) хищников Кировской области (Мараков, Козловский, 1986), несколько выше уровня травматизма волков Аляски в 22% (Phillips, 1984) и 25% (Weaver et al., 1992), но значительно ниже этого показателя для львов Замбии в 59% (Van Valkenburgh, White, 2021). Доля травматизма в Кировской обл. могла оказаться заниженной, поскольку часть материала авторы осмотрели на выставке охотничьих трофеев, где вряд ли были черепа с серьезными нарушениями целостности костей.

Наиболее обширные и опасные травмы возникают в лобно-глазничном отделе, две из них показаны на рис. 6. Очевидно, что подобные разрушения могли возникнуть только при сильном ударе,

в результате которого потеря глаза практически неизбежна. Однако частично зажившие травмы на черепе 13.58.1 (рис. 6А) убеждают в том, что такие случаи не всегда заканчиваются летальным исходом, хотя и такой сценарий нельзя исключать. Еще более обширные разрушения лобной кости, подобные тем, что показаны на рис. 2А, обнаружены на пяти черепах (13.51.1, 13.97.1, 13.129.1, 13.55.3, 13.66.3), причем на черепе 13.51.1 разрушению подверглись обе половины лобной кости, а на черепе 13.55.3 — обе половины лобной кости и верхнечелюстная кость. Такие травмы можно принять за последствия ударов, нанесенных охотниками при добывании подранков, однако внимательный анализ дает основания для другой точки зрения. На черепах прослеживается различная степень повреждения лобных костей: от сильных вмятин до разрушения, при котором фрагменты костей вдавлены в лобную пазуху и приросли к ее внутренней поверхности так, что при длительном вываривании черепа не отделяются. На прижизненный характер травм указывает и то, что концы сломанной скуловой дуги имеют сглаженную форму, как, например, на черепе 13.178.1 (рис. 6В), что не характерно для свежего перелома.

Столь значительные разрушения костей черепа не оставляют сомнения, что случаи летального исхода хищников при добыче лося не редки. Возможно, именно этим объясняется низкая частота травм мозгового отдела. Травмы, подобные тем, что встречаются в лобно-глазничном отделе, ни разу не отмечены на костях, формирующих мозговую капсулу, хотя вероятность их появления на двух отделах черепа примерно одинакова. Следы скользящих ударов в теменную область черепа регистрируются в виде сколов в разных частях сагиттального гребня или экзостозов в области межтеменной кости. Несмотря на впечатляющую способность волка восстанавливаться после обширных травм лобных костей, вероятность гибели хищников от подобного разрушения и вдавливания костей мозгового отдела очень высока.

Вместе с тем необходимо признать, что защищенность мозговой капсулы выше, чем у висцерального отдела черепа, за счет мощных жгутов жевательной мускулатуры. Эти мышцы служат своего рода протекторами, смягчающими как удары копытом, так и последствия внутривидовых агрессивных контактов. Однако травмы жевательной мускулатуры тоже не проходят бесследно. Болезненные и долго не заживающие повреждения мышц нарушают функцию жевания и служат причиной деформации сагиттального гребня, что требует более детального обсуждения.

Как указывалось выше, обращает на себя внимание противоречивость данных табл. 2 и 3. В первом случае мы видим достоверное повышение уровня травматизма у волков старших возрастных

групп. Однако данные табл. 3 свидетельствуют об обратной тенденции, частота травм, полученных при агрессивных внутривидовых контактах и охоте на лося, у молодых волков выше, чем у хищников старшей возрастной группы. Эта тенденция не подтверждается статистически, но тем не менее заслуживает внимания. Случайные травмы, в т.ч. возникшие при разгрызании костей, и другие травмы, приводящие к деформации сагиттального гребня (табл. 4), не столь фатальны, как черепно-мозговые травмы, и накапливаются с возрастом животных. Травмы, возникающие от удара копытом обороняющегося лося и полученные при жестких внутривидовых контактах, могут быть летальными или могут приводить к тяжелым посттравматическим осложнениям, и данные табл. 3 свидетельствуют о постепенной элиминации травмированных волков.

К сожалению, разделение травмированных черепов на половозрастные группы позволяет сформировать только незначительные по объему выборки, влияющие на достоверность полученных данных. Тем не менее различия между полами в частоте травм, полученных при охоте на лося, позволяют согласиться с точкой зрения Мэллори с соавторами (Mallory et al., 1994), что самцы первыми контактируют с жертвой и подвергаются большему риску. Более высокая частота травм, полученных в результате внутривидовой агрессии, у самцов свидетельствует, что иерархические отношения в этой группе складываются по более жесткому сценарию. Повышенная частота случайных травм у самок может говорить о том, что они чаще самцов используют в питании кости жертв, а более высокий уровень травматизма моляров у самок, более чем в 4 раза превосходящий этот показатель у самцов (табл. 5), подтверждает это.

Деформация сагиттального гребня

Поскольку гребень используется для прикрепления мощных челюстных мышц, в первую очередь височной мышцы, то и природу деформации следует искать, исходя из его функциональных особенностей. Сагиттальный гребень формируется в раннем возрасте по мере роста височных мышц, и у годовалых волков его каудальная часть, сформированная межтеменной костью, выражена очень хорошо, т.е. темпы его образования весьма высоки. Логично предположить, что его искривление может, а вернее, должно быть вызвано асимметричным воздействием височных мышц. Подобная дисфункция может возникнуть при травмах жевательной мускулатуры или ротовой полости, в результате чего животное пользуется преимущественно одной стороной челюсти.

Более половины случаев, когда деформации сагиттального гребня сопутствуют травмы зубной системы или костей черепа, свидетельствуют

о взаимосвязи этих нарушений. Отсутствие каких-либо травм на черепах с искривленным сагитальным гребнем тоже вполне объяснимо. Вероятность получения травмы мышц, без нарушения целостности костной ткани, гораздо выше, поскольку такие травмы могут возникать не только в результате жесткой агрессии или при добыче лося, но и во время игрового поведения и при внутрисемейных конфликтах. В период установления иерархических отношений в стае нанесение укусов в области головы и шеи — обычное явление (Юдин, 2013), а при конфликтах, например, альфа-самки с низкоранговой самкой могут происходить жесткие агрессивные столкновения (Peterson, 1979). На рис. 1А череп принадлежит самке в возрасте около двух лет, а вершина сломанного клыка — волку в возрасте не менее четырех лет, судя по степени его стертости.

Мараков и Козловский (1986) при осмотре 101 черепа волка в 11% случаях отметили “нетипичный” сагитальный гребень, вероятно, имея в виду его искривление. При этом 26 черепов были осмотрены ими на выставке охотничьих трофеев, и это позволяет предположить, что выборка состояла в большой степени из черепов взрослых животных. Повышение частоты деформации сагитального гребня с возрастом объяснимо, следы травм остаются на всю жизнь и с возрастом накапливаются.

При осмотре двух черепов волка из коллекции Припятского заповедника Саварин (2008) обнаружил на каждом из них массивные или точечные экзостозы. Автор высказал предположение, что данный патоморфологический процесс вызван нарушением обмена кальция, а причиной нарушений являются инвазия патогенными организмами или гельминтозы. Согласно нашим данным, экзостозы у волка носят посттравматический характер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку информации о травмах черепа волка немного и данные не всегда сопоставимы, нам трудно дать оценку уровня травматизма черепа волка изученной коллекции. Сравнивая наши данные с результатами других авторов (Мараков, Козловский, 1986; Phillips, 1984; Weaver et al., 1992; Van Valkenburgh, White, 2021), можно высказать осторожное предположение, что уровень травматизма черепа волка изучаемого региона умеренный. На это же указывает и относительно низкая по сравнению с аналогичными показателями на других территориях частота травм зубов. Сопряженность уровня черепно-мозговых травм и травм зубов нам представляется очевидной. Вместе с тем характер обширных травм лобных костей и отсутствие таковых в мозговом отделе черепа не оставляют сомнения в том, что при добывании лосей случаи гибели хищников нередки; подтверждением этого

служат и сообщения других авторов (Rausch, 1967; Pasitschniak-Art et al., 1988; Weaver et al., 1992).

Случаи заживления серьезных черепно-мозговых травм не единичны, и это свидетельствует о том, что социальная организация волка позволяет раненым животным пережить трудный посттравматический период (Rausch, 1967; Pasitschniak-Art et al., 1988; Mallory et al., 1994). Это более вероятно при достаточной обеспеченности пищевыми ресурсами, поскольку случаи каннибализма среди волков также известны (Rausch, 1967).

Подводя итог рассуждениям о травматизме зубов, можно высказать следующие соображения об их распространении у волков центра европейской части России. Относительно высокий уровень травматизма премоляров и моляров, а также резцов по сравнению с другими зубами свидетельствует о стремлении хищников максимально полно использовать добычу и, в случае отсутствия доступной жертвы, возвращаться к остаткам трапезы в виде костей. В то же время, несмотря на низкую численность лосей и трудности в поисках жертвы, добыча лося не представляет собой чрезвычайную сложность из-за ослабленности этих копытных трудной зимовкой и заболеванием остеодинтрофией. Вполне вероятно, что волки могут определять физиологическое состояние лосей альфакторно до момента нападения или по поведению в первой фазе преследования и таким образом делать выбор более доступной жертвы. Низкий уровень травматизма клыков также говорит об умеренном уровне внутривидовой агрессии из-за оптимальной плотности популяционной группировки волка.

В некоторых случаях внимательный анализ травм черепа волка позволяет судить об особенностях его характера. Так, из девятнадцати осмотренных нами черепов самцов в возрасте пяти и более лет только один отличался обилием следов травм (№ 13.41.3). На костях черепа, принадлежащего крупному волку, мы насчитал семь травм, сколы эмали на боковых поверхностях резцов, клыков и премоляров, свидетельствующих об агрессивных внутривидовых контактах. Кроме того, отсутствовал правый верхний клык, утраченный при охоте на лося, альвеола полностью заросла. Можно сделать вывод, что череп принадлежал особо агрессивному альфа-самцу, который многократно отстаивал свой статус.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена в рамках темы государственного задания ФГБУ “Центрально-Лесной государственный заповедник” № 1022092900008-7-1.6.12 “Оценка состояния популяций млекопитающих на основе комплексного изучения краниологических коллекций и анализа генетического разнообразия”. Никаких дополнительных грантов на проведение или

руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бибиков Д.И. (ред.), 1985. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. 606 с.
- Бологов В.П., 1981. Волк и лось // Охота и охотничье хозяйство. № 3. С. 12–13.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза. Том 1. Парнокопытные и непарнокопытные. Под редакцией В.Г. Гептнера и Н.П. Наумова. М.: Высшая школа. 776 с.
- Зайцев Г.Н., 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 424 с.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.
- Кораблев П.Н., 1989. Патологические изменения верхнечелюстных костей лося // Экология. № 5. С. 40–44.
- Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., 2021. Внутрипопуляционная изменчивость и экология псовых. Лисица, енотовидная собака, волк. Тверь. 384 с.
- Мараков С.В., Козловский И.С., 1986. Травматизм волков, специализирующихся на добыче лося // IV Съезд Всесоюзного териологического общества. М. Т. 2. С. 205.
- Саварин А.А., 2008. Патологии черепа хищных (Carnivora) млекопитающих Припятского заповедника // Научные труды Национального парка “Смольный”. Саранск-Смольный. Вып. 1. С. 191–195.
- Филонов К.П., 1983. Лось. М.: Лесная промышленность. 248 с.
- Юдин В.Г., 2013. Волк Дальнего Востока России: 2-е изд. перераб. и доп. Владивосток: Дальнаука. 412 с.
- Barber-Meyer S., 2012. Severe maxillary osteomyelitis in a gray wolf (*Canis lupus*). Canadian Field Naturalist. V. 126. P. 238–241. DOI:10.22621/cfn.v126i3.1368
- Collados J., Garcia C., Rice C.A., 2018. Dental pathology of the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) part 1: congenital, developmental, and traumatic abnormalities // Journal of Veterinary Dentistry. V. 35. № 3. P. 195–208. DOI 10.1177/0898756418793578
- Gil-Sánchez J.M., Ballesteros-Duperón E., Bueno-Segura J.F., 2006. Feeding ecology of the Iberian lynx *Lynx pardinus* in eastern Sierra Morena (Southern Spain) // Acta Theriologica. V. 51. P. 85–90. doi:10.1007/bf03192659. S2CID 35986175
- Gipson P., Ballard W., Nowak R., Mechlo L., 2000. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear // Journal of Wildlife Management. V. 64. № 3. P. 752–758.
- Janssens L., Verhaert L., Berkowic D., Adriaens D., 2016. A standardized framework for examination of oral lesions in wolf skulls (Carnivora: Canidae: *Canis lupus*) // Journal of Mammalogy. V. 97. № 4. P. 1111–1124. DOI: 10.1093/jmammal/gyw058
- Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N., 2021. Genetic diversity and population structure of the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) and evidence of wolf × dog hybridization in the centre of European Russia // Mammalian Biology. V. 101. P. 91–104. DOI: 10.1007/s42991-020-00074-2
- Mallory F.F., Hillis T.L., Blomme C.G., Hurst W.G., 1994. Skeletal Injuries of an Adult Timber Wolf, *Canis lupus*, in Northern Ontario // Canadian Field-Naturalist. V. 108. № 2. P. 230–232.
- Mech L.D., 1970. The Wolf: The ecology and behavior of an endangered species. New York: The Natur. Hist. press Garden City. 384 p.
- Mech L.D., Nelson M.E., 1989. Evidence of prey-caused mortality in three wolves // The American Midland Naturalist. V. 123. № 1. P. 207–208.
- Mukherjee S., Heithaus M.R., 2013. Dangerous prey and daring predators: a review // Biological Reviews. V. 88. P. 550–563. DOI: 10.1111/brv.12014
- Nielsen C.A., 1977. Wolf necropsy report: preliminary pathological observations. Alaska Department of Fish and Game, Juneau, Alaska. 128 p.
- Pasitschniak-Art M., Taylor M.E., Mesh L.D., 1988. Note on skeletal injuries an adult arctic wolf // Arctic and Alpine Research. V. 20. № 3. P. 360–365.
- Peterson R., 1979. Social rejection following mating of a subordinate wolf // Journal of Mammalogy. V. 60. № 1. P. 219–221.
- Phillips M.K., 1984. The cost to wolves of preying on ungulates // Appendices and Abstracts. Joint Meeting of the American Society of Mammalogists and the Australian Mammal Society. Sydney. Australian Mammalogy. V. 8. P. 99.
- Rausch R.A., 1967. Some Aspects of the Population Ecology of Wolves, Alaska // American Zoologist. V. 7. P. 253–265.
- Van Valkenburgh B., 1988. Incidence of tooth breakage among large, predatory mammals // American Naturalist. V. 131. № 2. P. 291–302. DOI: 10.1086/28

- Van Valkenburgh B.*, 2009. Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and recent carnivorans // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 96. P. 68–81. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2008.01108.x
- Van Valkenburgh B., Hertel F.*, 1993. Tough times at La Brea: tooth breakage in large carnivores of the late Pleistocene // *Science*. V. 261. P. 456–459.
- Van Valkenburgh B., Peterson R.O., Smith D.W., Stahler D.R., Vucetich J.A.*, 2019. Tooth fracture frequency in gray wolves reflects prey availability // *eLife*. V. 8. e48628. DOI: 10.7554/eLife.48628
- Van Valkenburgh B., White P.A.*, 2021. Naturally-occurring tooth wear, tooth fracture, and cranial injuries in large carnivores from Zambia // *Peer J*. V. 9. e11313. DOI: 10.7717/peerj.11313
- Weaver J.L., Arvidson C., Wood P.*, 1992. Two wolves, *Canis lupus*, killed by a moose, *Alces alces* in Jasper National Park, Alberta // *Canadian field-naturalist*. V. 106. № 1. P. 126–127.
- Wobeser G.*, 1992. Traumatic, degenerative, and developmental lesions in wolves and coyotes from Saskatchewan // *Journal of Wildlife Diseases*. V. 28. № 2. P. 268–275.

TRAUMATISM OF GREY WOLF (*CANIS LUPUS*, CANIDAE, CARNIVORA) SKULLS IN THE CENTER OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

P. N. Korablev^{1, *}, N. P. Korablev^{2, 3}, M. P. Korablev⁴

¹Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Tver oblast, 172521 Russia

²Polistovsky State Nature Reserve, Bezhanitsy, Pskov oblast, 182840 Russia

³Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki, Pskov oblast, 182112 Russia

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: cranlab@mail.ru

A total of 297 wolf skulls from the collection of the Central Forest State Biosphere Reserve were studied for the presence of injuries. Of these, 129 (43.4 ± 2.9%) skulls had traumas of various origins or a deformed sagittal crest. Aside from the sagittal crest, the rate of traumas was 32.3 ± 2.7%. Based on the causes of origin, the traumas were divided into three groups: those received when hunting moose, as a result of aggressive intraspecific contacts, and accidental. Complicated fractures of dental crowns predominate among accidental traumas. Moose hunting traumas and intraspecific aggression are more common in subadult wolves than in adults, this being explicable by the elimination of injured animals. The incidence of accidental traumas, on the other hand, was increased with age. The level of traumas serves as a population characteristic indicating tension in the predator-prey system and the degree of intraspecific aggression.

Keywords: injury, aggressive contacts, moose