

Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. — 402 с., ил. + 24 с. вкл.

В монографии представлены результаты многолетних исследований трех видов млекопитающих: евроазиатского бобра *Castor fiber*, енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides*, американской норки *Neovison vison*, новейшая филогенетическая история которых связана с масштабными работами по расселению в пределах Евразии. Авторами получены новые данные, характеризующие эколого-демографические особенности инвазионных популяций, морфологическое и генетическое своеобразие животных в местах интродукции и реинтродукции. Впервые на обширном географическом пространстве, в градиенте значений биотических и абиотических факторов среды проведен сравнительный анализ систематически отдаленных, но объединяемым влиянием фактора транслокаций видов, выявлены тенденции микроэволюционных процессов в популяциях, которые проанализированы с точки зрения адаптации к новым условиям обитания и воздействия эндогенных процессов, сопровождавших становление популяционной структуры. Все обнаруженные морфологические и молекулярно-генетические особенности в популяциях видов-вселенцев подвергнуты тщательному анализу с привлечением обширного сравнительного материала из литературы, что позволило обобщить тенденции адаптациогенеза в популяциях акклиматизированных видов, широко представленных в современной териофауне Евразии.

Библ. 539 назв.

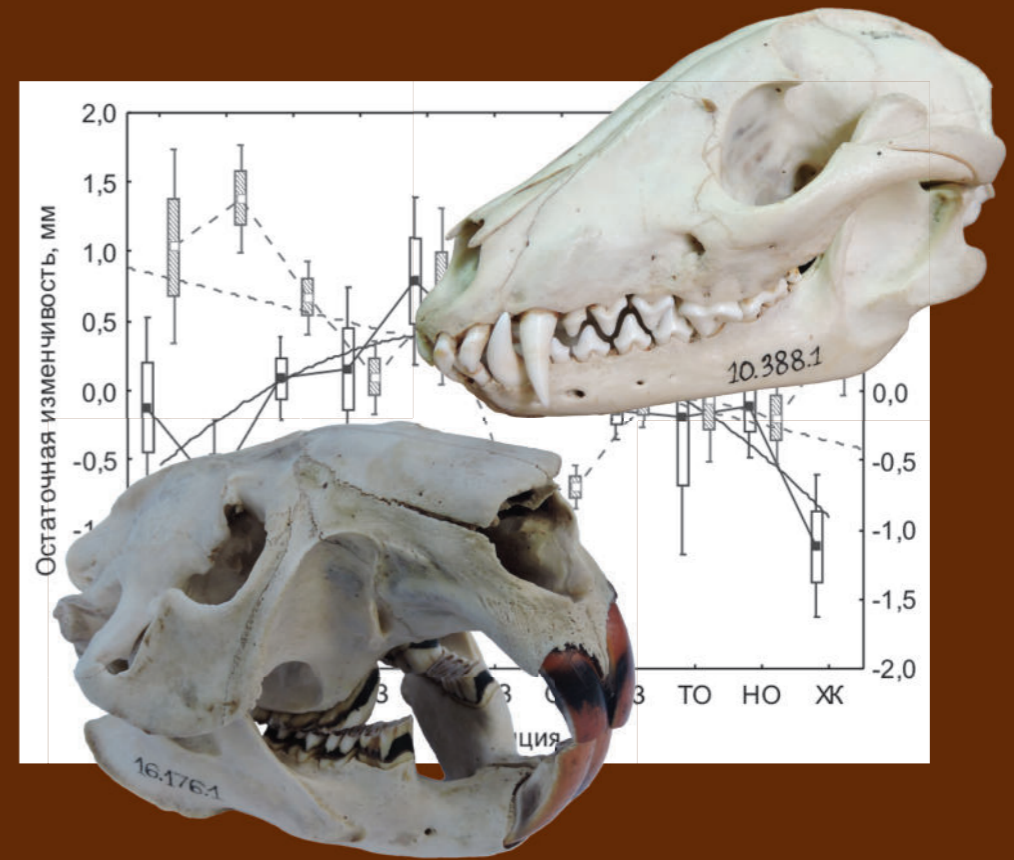
Ключевые слова: микроэволюция, транслокация, евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка, адаптации, изменчивость.



Н.П. Кораблёв, П.Н. Кораблёв, М.П. Кораблёв
Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр,
енотовидная собака, американская норка

Н.П. Кораблёв, П.Н. Кораблёв, М.П. Кораблёв

Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка



Н.П. Кораблёв, П.Н. Кораблёв, М.П. Кораблёв

**Микроэволюционные процессы
в популяциях транслоцированных
видов: евроазиатский бобр,
енотовидная собака,
американская норка**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2018

УДК 575.8:599
ББК 28.02:28.693.34
К68

Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П.

К68

Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. — 402 с., ил. + 24 с. вкл.

В монографии представлены результаты многолетних исследований трех видов млекопитающих: евроазиатского бобра *Castor fiber*, енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides*, американской норки *Neovison vison*, новейшая филогенетическая история которых связана с масштабными работами по расселению в пределах Евразии. Авторами получены новые данные, характеризующие эколого-демографические особенности инвазионных популяций, морфологическое и генетическое своеобразие животных в местах интродукции и реинтродукции. Впервые на обширном географическом пространстве, в градиенте значений биотических и абиотических факторов среды проведен сравнительный анализ систематически отдаленных, но объединяемым влиянием фактора транслокаций видов, выявлены тенденции микроэволюционных процессов в популяциях, которые проанализированы с точки зрения адаптации к новым условиям обитания и воздействия эндогенных процессов, сопровождавших становление популяционной структуры. Все обнаруженные морфологические и молекулярно-генетические особенности в популяциях видов-вселенцев подвергнуты тщательному анализу с привлечением обширного сравнительного материала из литературы, что позволило обобщить тенденции адаптациогенеза в популяциях акклиматизированных видов, широко представленных в современной териофауне Евразии.

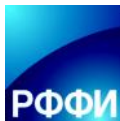
Библ. 539 назв.

Ключевые слова: микроэволюция, транслокация, евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка, адаптации, изменчивость.

Рецензенты:

профессор, доктор биологических наук *И.Л. Туманов*
доктор биологических наук *А.П. Савельев*

*Издание осуществлено при поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект 18-14-00008 д)*



Издание РФФИ не подлежит продаже

ISBN 978-5-907099-38-8

© Коллектив авторов, 2018
© Товарищество научных изданий КМК, 2018

ВВЕДЕНИЕ

Современное биоразнообразие Земли испытывает существенную трансформацию из-за антропогенных преобразований окружающей среды. Одно из наиболее значимых по масштабу последствий такой деятельности — биологическая инвазия или вселение чужеродных видов живых организмов (Bacigalupe, 2009; Strayer, 2012; Дгебуадзе, 2014).

Биологической основой успеха или неудачи любого вселения чужеродного вида является наличие в природе свободной экологической ниши, где живой организм находит дом, пищу, профессию и соседей, с которыми ему предстоит жить в новых условиях. Если в новом месте виды-вселенцы не испытывают прессы специализированных хищников, паразитов и возбудителей болезней, контролирующих их популяции в традиционных местах обитания, то вскоре наступает многократное увеличение численности — «акклиматизационный взрыв» (Чесноков, 1989). Заранее оценить целесообразность и последствия вселения новых видов в естественные экосистемы затруднительно, поскольку взаимодействия отдельных элементов в природных сообществах сложны и многообразны. Накопленные знания показывают, что спектр воздействия видов-вселенцев на природные сообщества очень широк и часто негативен (Чесноков, 1989; Данилов, 2009; Strayer, 2012). Особенно очевидны негативные последствия транслокаций, когда новый вид занимает экологическую нишу близкую с аборигенными видами. В этом случае биотические взаимодействия приобретают характер межвидовой конкуренции и в конкурентной борьбе одна из сторон постепенно вытесняется из экосистем. В любом случае, внедрение нового элемента в сложившуюся моновидовую экосистему, приводит к нарушению сформированных взаимоотношений и начинается новый этап коадаптации, происходит коррекция межвидовых взаимодействий в рамках гильдий сходных и перекрывающихся экологических ниш.

В первой половине XX столетия на территории Российской Империи и Советского Союза осуществляли масштабные расселения — транслокации млекопитающих с целью спасения некоторых видов от полного истребления и увеличения охотничьих ресурсов страны. В мировой практике управления популяциями термин «транслокации» — “species translocations” отражает акты преднамеренного перемещения человеком объектов живой природы для их хозяйственного использования или восстановления численности исчезающих, а также малочисленных

видов (Griffith et al., 1989). Мировой опыт транслокаций включает эксперименты по расселению 200 видов млекопитающих (Данилов, 2009). Список диких зверей, когда-либо искусственно расселявшихся в пределах Российской Империи, Советского Союза или СНГ, по некоторым оценкам (Павлов и др., 1974; Saveljev, 1996), включает 56 видов, из них два вида насекомоядных, по 20 видов хищных и копытных, 11 видов грызунов и 3 зайцеобразных, а общее количество животных, расселенных с 20-х по 70-е гг. XX века, достигает 500 000 особей (Данилов, 2009).

Среди интродуцированных (введенных в экосистемы, где ранее они не обитали) хищных млекопитающих в современной фауне Европы наибольшей численностью и значительной экспансией характеризуются енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) (Макаров и др., 2009; Ansoerge et al., 2009; Pitra et al., 2010; Kauhala, Kowalczyk, 2011) и американская норка *Neovison vison* (Schreber, 1777) (Bonesi, Palazon, 2007; Туманов, 2009, Данилов, 2009; Чашухин, 2009, Хляп и др., 2011; Zalewski et al., 2011). Реинтродуцированный (в пределах исторического ареала) евроазиатский бобр *Castor fiber* (L., 1758) интегрирован в природный комплекс, значительно изменяя околородные экосистемы (Завьялов, 2015). Вместе с тем, процесс коадаптации нативных природных сообществ и видов-вселенцев нельзя считать завершенным (Сегаль, 1975; Данилов, Туманов, 1976; Данилов и др., 2007; Данилов, 2009; Завьялов, 2007, 2008, 2010; Бобров и др., 2008; Дгебуадзе и др., 2009).

Высокая численность и широкое распространение этих животных, в том числе определяется количеством и множественностью транслокаций. Так, на протяжении XX века было расселено более 15 000 бобров *Castor fiber* (Савельев, 2003, 2012), более 9000 енотовидных собак (Машкин, 2007), реальное количество расселенных американских норок не поддается оценке из-за масштабности побегов domesticированных животных со звероферм (Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2009; Чашухин, 2009). В значительной мере, это касается и енотовидных собак, поскольку в период Второй мировой войны большое количество животных стихийно выпускали со звероводческих ферм (Насимович, 1985; Копыткин, Щеплыкина, 1993).

Изучение популяций с известной историей формирования поселений чрезвычайно актуально, поскольку транслокации сопровождается аспектом явлений, которые в популяционной биологии принято рассматривать как факторы, способствующие преобразованиям исходных форм, что может приводить к начальным этапам видообразования. Среди основных эволюционных факторов — различные типы естественного отбора, имеющие адаптивную природу и стохастические процессы, не имеющие определенной направленности: «эффект основателя», эффект «бутылочного горлышка», дрейф генов (Завадский, 1968; Майр, 1974; Nei et al., 1975; Алтухов, 2003), инбридинг (Мюнтцинг, 1967), аутбридинг (Lynch, 1991; Edmands, 2007) а также физиологический и геномный стрессы (Назаров, 2007). Гипотезы, объясняющие популяционный полиморфизм, позволяют трактовать пространственную

морфологическую изменчивость животных как с точки зрения биологических особенностей видов, так и с позиций их филогенетической истории.

Существенную морфологическую дивергенцию от исходных форм в популяциях, сформировавшихся в результате транслокаций, стали отмечать уже спустя одно-два десятилетия после выпуска животных. Это побуждало исследователей присваивать таким популяциям, по крайней мере, подвидовой статус (Сорокин, 1954).

В.Н. Орлов (2010) отмечает, что эволюционный сценарий предлагает две модели видообразования: географическую и «квантовую». Последняя как раз и стремится объяснить «взрывное видообразование в периферических популяциях основателей» (Mayr, 1954). Название «квантовая» теория получила позже по предложению Гранта (Grant, 1963 — переводное издание: Грант, 1991), затем сам Майр назвал этот механизм «перипатрическим» видообразованием.

На протяжении последних 50 лет, взгляд на механизмы морфообразования в результате географического разобщения популяций претерпел существенные изменения. Так, в середине прошлого столетия Э. Майром (1974) и А. Мюнтцингом (1967) была высказана мысль, что пространственная изоляция почти автоматически влечет глубокие морфогенетические изменения в результате генетико-автоматических процессов, например, «эффекта основателя». Несколько позже в конце 60-х годов К.М. Завадский (1968) более осторожно говорит о том, что пространственная изоляция сама по себе не является необходимым фактором видообразования. Действующим же фактором будет отбор к пространственно разграниченным комплексам климатических и биотических условий.

С.С. Шварц (1980) считал, что «каждая изолированная популяция потенциально обладает собственной эволюционной судьбой, и если не происходит их вторичного объединения, дивергенция достаточно быстро может достигнуть значительной величины, сопоставимой с дистанцией между подвидами и даже видами».

Процесс расселения видов можно рассматривать как широкомасштабный эксперимент, позволяющий оценить морфологические изменения в искусственно созданных поселениях и выявить некоторые закономерности этого процесса, который К.М. Завадский (1968) назвал адаптациогенез — термином, удачно отражающим суть происходящих явлений и причинно-следственные связи экзогенных факторов и эндогенных процессов.

Правильность идеи об адаптивности морфологической изменчивости в акклиматизированных популяциях позже подтвердил Б.М. Медников (1987), рассматривая всплеск морфологической изменчивости как диверсификацию адаптивных норм, лучшим образом соответствующих условиям окружающей среды. И, наконец, значимым обобщением опыта исследования внутривидовой морфологической изменчивости служит публикация американских экологов в авторитетном научном издании *Ecological Monographs* (Huston, Wolverton, 2011), в которой одним из ключевых факторов рассматривается первичная продуктивность экосистем и связанная с ней адаптивная изменчивость животных. Поэтому вполне

оправдана необходимость изучения популяций с учетом как филогенетических, так и экологических факторов, для понимания причинно-следственных связей новейшей истории популяций и влияния специфических условий окружающей среды (Suchentrunk et al., 2000).

Изучение популяций мелких млекопитающих, например, бурозубки обыкновенной *Sorex araneus* (L., 1758), как модельных объектов популяционно-генетического анализа, позволило сформулировать теорию рефугиального формо- и видообразования (Орлов, 2010). Активные генетические изменения и, как следствие, формообразовательные процессы в популяциях наступают в фазе, когда сложно организованная метапопуляция распадается на изолированные популяции (рефугиальная фаза). Чередование процессов инсуляризации и восстановления численности и пространственной структуры популяций сопровождается адаптацией под воздействием различных форм отбора и стохастической изменчивостью из-за генетико-автоматических процессов. Данная модель формообразования применима к транслоцированным видам, учитывая, что все процессы, описанные выше, сопровождают становление популяционно-генетической структуры акклиматизантов.

Изучение морфологической и молекулярно-генетической изменчивости с учетом экологических особенностей позволит дать филогеографическую характеристику автохтонных (исторически обитающих в данной местности) и воссозданных популяций, что является важным аспектом в изучении акклиматизированных видов (Tsutsui et al., 2000; Холодова, 2009).

В этом отношении объекты популяционного анализа — евроазиатский бобр, енотовидная собака и американская норка — удобны в силу ряда причин. Во-первых, для многих популяций известна новейшая история их становления и основные эколого-демографические параметры. Во-вторых, животных расселяли на большом географическом пространстве в градиенте контрастных значений факторов окружающей среды. В-третьих, а это немаловажно для корректного статистического анализа, все три вида — массовые объекты охоты, по которым собраны репрезентативные промысловые выборки черепов и образцов тканей для проведения молекулярно-генетического анализа.

Важно отметить, что фундаментальные основы внутривидовой изменчивости, дополненные знаниями об экологических факторах, лежат в основе стратегий управления и сохранения объектов живой природы. В мировой практике сохранения биологического разнообразия *in-* и *ex-situ* в настоящее время используются два методологических подхода: 1) концепция эволюционно значимых единиц (evolutionary significant units, ESU) (Ryder, 1986; Moritz, 1994, 1999, по: Савельев, 2009). Она базируется на внимании к сохранению всех видов, подвигов, географических рас, имеющих важные адаптивные генотипические и фенотипические особенности; 2) концепция отличающихся популяционных сегментов (distinct population segments, DPS) (US Fish and Wildlife Service and National Marine Fisheries Services, 1996, по Савельев, 2009) основана на выделении в качестве

объектов особого внимания дискретных популяционных группировок, обладающих биологической и экологической значимостью. Во многом эти подходы совпадают, но последний получает все большее распространение.

Применение любой из этих стратегий нуждается в базовых знаниях относительно морфологической и генетической изменчивости, экологических факторов и истории происхождения популяции, то есть комплексных знаний биологии отдельных популяций животных. На решение этих задач и было направлено настоящее исследование.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность многочисленным коллегам, кто принимал участие в нашей работе. Деятельное участие в работе творческого коллектива принимал наш консультант д.б.н., профессор Игорь Леонидович Туманов. Неоценимую методическую и идейную поддержку на протяжении многих лет оказывал д.г.н., профессор Ю.Г. Пузаченко. Значительный объем работ выполнен благодаря вниманию к нашим исследованиям академика РАН В.В. Рожнова. Также нам приятно с благодарностью отметить поименно коллег, внесших вклад в выполнение этой работы: д.б.н. А.П. Савельева, к.б.н. А.С. Желтухина, д.б.н. Н.А. Завьялова, д.б.н. А.В. Истомина, д.б.н. А.Б. Савинецкого, д.б.н. А.Ю. Пузаченко, д.б.н. А.В. Зиновьева, д.б.н. В.Н. Орлова, Dr.habil. E. Szuma, Dr. A.C. Frantz, к.в.н. О.В. Вавилову, к.б.н. А.П. Кораблёва, к.б.н. Л.В. Викторова.

Авторы благодарят сотрудников Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН д.б.н. М.В. Холодову, к.б.н. И.Г. Мещерского, к.б.н. П.А. Сорокина за ценные советы и техническую поддержку, к.б.н. Р.Б. Сандлерского — за помощь в формировании выборки климатических данных.

Выражаем также признательность к.б.н. С.В. Крускопу, В.С. Лебедеву, к.б.н. Н.Н. Спасской, оказавшими помощь в работе с коллекциями Зоологического музея Московского государственного университета, сотрудникам Воронежского и Березинского заповедников к.б.н. А.Г. Николаеву и к.б.н. А.П. Каштальяну, предоставившим коллекции для изучения.

Выражаем благодарность администрации, сотрудникам, студентам и аспирантам Великолукской государственной сельскохозяйственной академии, а также администрации и сотрудникам Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, и всем тем, кто способствовал выполнению настоящей работы.

Следует отметить, что исследовательская работа проводилась при поддержке грантов РФФИ 06-04-48536-а; 14-04-97510-р_центр_а; BIOCONSUS 7th EU Framework Programme (Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences, Białowieża). Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие». А также выполнялась в рамках базовой части госу-

дарственного задания №2014/700 со стороны Минобрнауки России (Псковский государственный университет) и государственного задания на тему «Проведение научных исследований по изучению внутривидовой изменчивости в популяциях сельскохозяйственных и диких животных для выявления адаптационных и микроэволюционных процессов, селекционных достижений и определения хозяйственно полезных свойств» Великолукской государственной сельскохозяйственной академии в 2014–2015 гг. Значительный объем материала для исследования был собран благодаря поддержке Фонда Джона и Кэтрин Т. Макартуров (грант № 02-73130-000-GSS). Существенную помощь в освоении методов исследования и тиражировании результатов работы оказали следующие грантовые программы РФФИ: 09-04-08202-з; 10-04-16038-моб_з_рос; 10-04-90824-моб_ст; 12-04-09540-моб_з.

Глава 1. МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Популяции животных, находящиеся в естественных условиях, подвержены влиянию множества экзогенных и эндогенных факторов, исследователь часто вынужден констатировать сам факт фенотипической изменчивости, в то время как его истинная причина часто остается неочевидной (Васильев и др., 2004). Таким образом, поиск первоосновы фенотипической и генотипической изменчивости в популяциях представляется важной методологической проблемой, решение которой можно найти, используя современные методы статистического анализа при четкой регистрации самих изучаемых факторов.

Мы исследовали репрезентативные промысловые выборки черепов для получения первичной информации о морфологическом разнообразии видов. Образцы тканей, чаще всего засушенная шкурка или мышечная ткань, сохраненная в этаноле, использовали для выделения ДНК и изучения генетического полиморфизма. Поскольку объекты исследования занимают различные экологические ниши и населяют обширное географическое пространство, оценивать их морфогенетическое разнообразие можно с учетом широкого спектра факторов. Однако в целях разумного ограничения тестируемых гипотез исследовали влияние только тех факторов, объективную информацию о которых можно получить описательными или инструментальными методами. Таким образом, учитывали новейшую историю популяций, их эколого-демографическое состояние и комплекс абиотических факторов, формируемый макроклиматом и географическим происхождением исследуемых выборок.

Источником информации об истории популяций и основных эколого-демографических параметрах послужили общедоступные публикации в научных журналах, монографии и многолетние наблюдения, проводящиеся на территории государственных природных заповедников и других особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в рамках программы «Летопись природы» и иных программ мониторинга, а также персональные наблюдения авторов.

Пол устанавливали по достоверным сведениям от охотников-корреспондентов, снабжающих коллекционным материалом, а возраст — по различным методикам визуальной (Habermehl, 1986; Клевезаль, 2007) и инструментальной оценки (Клевезаль, 1988).

Макроклиматические параметры получали преимущественно из баз данных, находящихся в свободном доступе в Интернете, перечень факторов и ссылки на источники содержатся в последующих разделах работы. В отдельных случаях использовали многолетние наблюдения метеостанций, находящихся на территориях ООПТ.

Географическое позиционирование изученного материала осуществляли с использованием ГИС анализа. Координаты выборок заносили в программу MapInfo Professional, что позволило корректно представлять и анализировать данные.

Учитывая обширные временные сроки сбора коллекционного материала, особо отметим, что в настоящем исследовании мы оперируем пространственно-временной динамикой морфо-генетического разнообразия.

Методы оценки морфологического разнообразия животных, используемые в решении обозначенной проблематики, можно свести к следующим группам.

Краниоскопические методы. Включают описание вариаций проявлений дискретных признаков (фенов) на черепках и зубах животных (Berry, Berry, 1967; Яблоков, 1987; Васильев, 2005). Под феноми мы понимаем неметрические наследуемые признаки, в современной терминологии также известные как «эпигенетические» (Suchentrunk et al., 2000; Kilvitis et al., 2014). Однако из-за высокой смысловой емкости термина, отечественными учеными преимущественно используются более традиционные обозначения этого феномена, подчеркивающие дискретность проявлений, ограниченную морфологической изменчивостью (Васильев, Васильева, 2009).

На основе частот встречаемости признаков рассчитывали показатели внутривидового разнообразия, доли редких фенов, показатели сходства (Животовский, 1979; 1982). Использовали подход, предложенный В.Н. Орловым и Н.М. Окуловой (2001) для оценки географической изменчивости популяций по дискретным признакам на основе уравнения Харди-Вайнберга (Кораблёв, Кораблёв, 2012). Исследована также стабильность онтогенеза и общая характеристика физиологического состояния по частоте проявления флуктуирующей асимметрии, аномалий травм и патологий (Захаров, 1987; Захаров и др., 1996; Møller, Swaddle, 1997; Palmer, Strobeck, 2003, Кораблёв, Кораблёв, 2012). Авторами разработаны каталоги вариаций неметрических признаков евроазиатского бобра (1997) и американской норки (2005), успешно опробованные на большом статистическом материале (Кораблёв, 2005; Кораблёв и др., 2011; Кораблёв, Кораблёв, 2012). Исследования дискретных признаков дополнены изучением морфологических типов строения зубов на основе универсальных каталогов морфотипов (фенов), разработанных для хищных сем. Canidae (Szuma, 2004, 2007, 2011; Кораблёв и др., 2012, 2016). Для разных видов использовали от 60 до 107 вариаций неметрических признаков. Статистическая обработка данных произведена в программах Microsoft Excel, Statistica. Филограммы, характеризующие отношения между популяциями одного вида на основе фенетических маркеров, сконструированы в программе для филогенетического анализа MEGA (Tamura et al., 2007).

Краниометрические методы. С их применением оценивали морфологический облик животных отдельных популяций по размерным признакам, снятым с черепов. Использовали схемы измерений, опробованные в работах по изучению изменчивости куньих и псовых (Юдин, 1977; Егоров, 1983), бобра (Огнев, 1947; Лавров, 1960). При формировании схемы промеров черепа предпочтение отдавали признакам, имеющим четкие точки привязки; для минимизации технических ошибок, билатерально симметричные структуры фиксировали на каждой стороне черепа (Goodenough et al., 2010; Кораблёв и др., 2011). Для разных видов произведе-

дено от 19 до 23 измерений признаков, включая билатеральные, снятых с точностью до 0,1 или 0,01 мм.

Для интерпретации результатов измерений применяли комбинацию параметрических и непараметрических методов вариационной статистики в зависимости от характера материала, используемого в работе, а также конкретных прикладных задач. Таким образом, для размерных признаков черепа основные методы анализа включали многомерное неметрическое шкалирование и ряд сопутствующих непараметрических тестов (ранговый коэффициент корреляции Спирмена, тест Краскела–Уоллиса), используемые в современных исследованиях морфологического разнообразия (Пузаченко, 2013; и др.). Среди параметрических методов многомерного анализа применяли дисперсионный, дискриминантный и кластерный анализы. Проверка гипотез морфологической изменчивости осуществлялась в некоторых случаях эвристическим анализом, в качестве инструмента исследования переменных применена общая модель двухфакторного дискриминантного анализа (General discriminant analysis — <http://www.statsoft.com/textbook/general-discriminant-analysis/>), позволяющая комбинировать группы предикторов и оптимизировать алгоритмы поиска факторов, значимо влияющих на вариабельность морфологических признаков. Расчеты выполнены в программах Statistica и Microsoft Excel, многомерное непараметрическое шкалирование — в программе для статистического анализа экологических данных PC-ORD.

Молекулярно-генетические методы исследований в териологии являются сравнительно новым и перспективным направлением (Avisé, 2000; Банникова, 2004; Лукашов, 2009; Холодова, 2009; и др.).

В качестве маркеров молекулярно-генетической изменчивости выбраны фрагменты митохондриальной ДНК, используемые в филогеографических исследованиях позвоночных (Лукашов, 2009; Холодова, 2009). Эти участки генома получили широкое распространение в исследованиях генетической изменчивости животных на популяционном, видовом и межвидовом уровнях (Davison et al., 2001; Банникова, 2004; Pitra et al., 2010; Zalewski et al., 2011; и др.). МтДНК млекопитающих представляет собой компактную кольцевую молекулу, в состав которой входит в среднем 16 500 пар нуклеотидов (Льюин, 1987). Отличительными признаками мтДНК являются неменделевское наследование (исключительно по материнской линии), быстрое накопление мутаций и отсутствие рекомбинаций. Большое количество копий мтДНК в клетке позволяет выделять её в концентрации, достаточной для проведения молекулярно-генетического анализа (Калашникова и др., 1999). Структурно в состав мтДНК входит D-петля, или контрольный регион, который представляет собой некодирующий участок ДНК, отвечающий за инициацию репликаций. Этот участок митохондриального генома относительно быстро накапливает мутации и отражает дивергенцию материнских линий, что делает его удобным маркером в исследованиях генетической изменчивости млекопитающих на популяционном, видовом и межвидовом уровнях (Банникова, 2004; и др.). Информация о последовательности нуклеотидов в изучаемых участ-

ках генома обрабатывается статистически с использованием ряда программ, позволяющих оценивать полиморфизм популяций и филогенетические отношения между ними (Bandelt et al., 1999; Excoffier et al., 2005; Tamura et al., 2007). В работе используются фрагменты ДНК, гомологичные участки которых от исследуемых нами видов из разных частей ареала депонированы в Генбанке (www.ncbi.nlm.nih.gov), что представляет широкие возможности для сравнительной оценки данных по другим популяциям.

В основе применяемого молекулярно-генетического анализа лежит полимеразная цепная реакция (ПЦР). Это эффективный способ получения в искусственных условиях большого числа копий специфических нуклеотидных последовательностей. Их множественная амплификация осуществляется в ходе трехэтапного процесса. На первом этапе происходит тепловая денатурация ДНК при температуре 94–95 °С длительностью не менее одной минуты. Помимо ДНК основными компонентами реакционной смеси являются прямой и обратный праймеры (олигонуклеотиды) и фермент — термостабильная Taq-ДНК-полимераза. Второй этап, ренатурация, при котором температуру смеси понижают до ≈55 °С, в этих условиях праймеры спариваются с комплементарными последовательностями ДНК. Третий этап — синтез, при котором температуру повышают до ≈75 °С, которая оптимальна для работы ДНК-полимеразы. В это время происходит синтез комплементарной цепи ДНК — мишени, на которую ориентированы праймеры. Циклическое повторение этих процессов приводит к тому, что к 30-му раунду число копий фрагментов ДНК превышает 10⁶ (Глик, Пастернак, 2002). Накопление высокой концентрации специфических последовательностей ДНК в результате ПЦР дает возможность проводить их всесторонний молекулярно-генетический анализ.

Выше обозначены лишь общие методические подходы к анализу материала, в то время как детальные особенности применения той или иной методики помещены в последующих главах.

Всего изучены 944 экз. черепа *Castor fiber* из 11 популяций; 721 — *Nyctereutes procyonoides* из 8 популяций; 548 — *Neovison vison* из 11 популяций. На протяжении 13 лет авторы принимали участие в выполнении полевых работ по учету численности евроазиатского бобра в Центральном-Лесном заповеднике, за этот период собран материал, характеризующий историю и экологические особенности реинтродуцированной популяции. Эти сведения также использованы в настоящем исследовании. Выполнено молекулярно-генетическое изучение 48 образцов тканей из 7 популяций и популяционных групп американской норки и 30 образцов тканей из 6 популяций и популяционных групп енотовидной собаки. Также привлечены гомологичные последовательности фрагментов ДНК по изучаемым видам из других участков ареала, депонированные в базе данных Генбанк. Для сравнительного анализа использованы аналогичные показатели морфологической и молекулярно-генетической изменчивости евроазиатского бобра, енотовидной собаки, американской норки из других частей ареала, заимствованные в опубли-

кованных работах. В целях сопоставления наблюдаемой морфологической и молекулярно-генетической изменчивости изучаемых видов млекопитающих в обсуждении результатов использованы данные, характеризующие внутривидовой полиморфизм аборигенных видов семейств Canidae и Mustelidae, населяющих преимущественно Европейскую часть России, также взятые из опубликованных работ и полученные непосредственно авторами. Сбор материала, его анализ и интерпретация результатов охватывают период с 1996 по 2017 г.

1.1. Фундаментальные предпосылки к проведению исследований

Генетический полиморфизм популяций и следующее из этого морфологическое разнообразие — одно из фундаментальных свойств живой природы, неотъемлемая часть феномена биологического разнообразия (Пузаченко, 2009). И.Я. Павлинов и соавторы формулируют морфологическое разнообразие организмов как одно из проявлений структуры живого вещества или биоты (Павлинов и др., 2008). Полиморфизм в широком понимании этого явления лежит в основе учения о микроэволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Поэтому такие проявления полиморфизма как качественный и количественный морфологический и молекулярно-генетический служат предметом широкого круга исследований ученых-биологов. Обобщающими работами в этом направлении являются, например, публикации А.В. Яблокова «Изменчивость млекопитающих» (1966), «Популяционная биология» (1987); коллективная монография А.Г. Васильева и др. (2004); «Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих»; А.Г. Васильева «Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии» (2005) и А.Г. Васильева, И.А. Васильевой «Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии» (2009). Использование сравнительно новых методов анализа полиморфизма ДНК с учетом мирового опыта рассмотрено в публикациях А.А. Банниковой «Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих» (2004), В.В. Лукашова «Молекулярная эволюция и филогенетический анализ» (2009), М.В. Холодовой «Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление» (2009) и другие.

Важный шаг к исследованию общих тенденций изменчивости животных в широком географическом пространстве на основе метрических и дискретных морфологических маркеров был предпринят группой ученых во главе с Д. Симберлофф и Т. Даян. В частности, ими с соавторами исследована закономерность формирования изменчивости млекопитающих под влиянием географических и экологических факторов среды (Dayan et al., 1989; Dayan, Simberloff, 1998). Известны и более поздние их исследования широкого обобщающего характера (Meiri, Dayan, 2003; Meiri, et al., 2004), а также некоторые другие публикации.

Классическими объектами исследования морфологической изменчивости с точки зрения вселения в новые условия обитания служат, например, домовый во-

робей *Passer domesticus* L., 1758 (Sealander, Johnston, 1967), домовая мышь *Mus musculus* L., 1758, и некоторые другие виды млекопитающих и птиц (Sjoberg, 1996). В России объектами транслокаций, на которые впервые обратили внимание ученые с позиций микроэволюционных процессов в популяциях, стали: американская норка *Neovison vison* (Попов, 1949), белка-телеутка *Sciurus vulgaris exalbidus* Pallas, 1778 (Повецкая, 1951), енотовидная собака (Сорокин, 1954) и ондатра *Ondatra zibethicus* L., 1766 (Смирнов, Шварц, 1959). За последние десятилетия отечественными учеными выполнены комплексные исследования последствий транслокаций с точки зрения морфологической изменчивости видов-вселенцев на примере соболя *Martes zibellina* L., 1758 (Монахов, 1999, 2001, 2015; Ранюк, Монахов, 2011) и ондатры (Васильев и др., 1999, 2014).

В рамках рассматриваемой проблематики исследования морфологической изменчивости евроазиатского бобра выполнены для автохтонных популяций бассейна р. Воронеж (Лавров, 1981), р. Березины (Ставровский, Ватолин, 1979; Ставровский, 1986) с привлечением сравнительного материала из одной или нескольких дочерних популяций (Соловьев, 1991). Л.С. Лавровым (1981) на основе сопоставления краниометрической изменчивости была предпринята попытка выделения нескольких новых подвидовых форм, однако более поздние исследования поставили под сомнение реальность существования некоторых из них (Савельев, 2000, 2003; Gabrys, Wazna, 2003). Оценка морфологической изменчивости евроазиатского бобра с позиций транслокаций выполнена для автохтонных и реинтродуцированных популяций В.Г. Монаховым (Монахов, 2005; Monakhov, 2010). В частности, цитируемый автор, обобщая тенденции изменчивости акклиматизантов, выявил вектор увеличения размеров реинтродуцированных бобров по сравнению с автохтонными формами, что согласуется с результатами исследования некоторых других видов со сходной историей формирования популяций.

Комплексные исследования с использованием метрических, дискретных признаков черепа, изменчивости аллозимов предприняты для автохтонных бобров р. Воронеж и реинтродуцированных бобров Литвы (Ulevicius, 1997; Ulevicius, Paulauskas, 2003). Анализ аллозимной изменчивости автохтонных и реинтродуцированных популяций России проведен А.Н. Мишлишниковым и соавторами (Мишлишников и др., 1997; Мишлишников, Савельев, 2001; Saveljev, Milishnikov, 2002; Мишлишников, 2004, 2006). Первые исследования изменчивости митохондриальной ДНК евроазиатского бобра, наиболее репрезентативные с географической точки зрения, проведены совместной группой зарубежных и российских специалистов (Durka et al., 2005; Ducroz et al., 2005). Немецкими териологами предпринята попытка реконструкции процесса заселения территории Германии различными подвидами бобров *Castor fiber* и уточнения подвидового статуса животных с использованием микросателлитных маркеров (Frosch et al., 2011, 2014). Достижениями последнего десятилетия следует считать исследования молекулярно-генетического облика автохтонных и реинтродуцированных бобров Европы для выработки практических рекомендаций по управлению их популяциями

(Senn et al., 2014). Проведено сравнение полиморфизма митохондриальной ДНК голоценовых ископаемых бобров, населявших Европу до стремительного сокращения численности вида, и современных животных, восстанавливающих численность, международной группой ученых (Horn et al., 2014). Показано, что современная мировая популяция вида испытала существенное влияние «бутылочного горлышка» в результате чего ею было утрачено около 25% уникальных гаплотипов. Выполненный для территории Швейцарии генетический мониторинг (с применением комбинации митохондриальных и ядерных генетических маркеров) реинтродуцированных популяций *Castor fiber* показал, что структура населения на сравнительно небольшой площади, определяется участием трех автохтонных подвидов и характеризуется зонами вторичного контакта между ними. Исходя из этого, авторами даны практические предложения к управлению видом в государстве (Minnig et al., 2016).

Нами выполнены сравнительные исследования двух автохтонных и семи реинтродуцированных популяций бобров с использованием эколого-морфо-генетического подхода, на основе метрических, дискретных признаков черепа и эколого-демографических показателей (Кораблёв и др., 2002; Кораблёв, 2005; Korablev et al., 2011; Кораблёв, Кораблёв, 2012). До сих пор остается не исследованной молекулярно-генетическая изменчивость некоторых популяций с уникальной историей и наличием долговременных наблюдений за динамикой численности, населяющих особо охраняемые природные территории (например, Центральная-Лесная, Окский, Мордовский, Приокско-Террасный государственные заповедники). Очевидно, такая работа еще ждет своего исследователя и будет выполнена в дальнейшем.

Изучение енотовидной собаки с точки зрения изменчивости в результате интродукции впервые проводил М.Г. Сорокин (1954, 1956). По комплексу экстерьерных и интерьерных признаков автором был выделен подвид *N. p. kaliniensis*, однако предложенная таксономия не нашла поддержки у зоологов, тем не менее некоторые отмеченные различия между интродуцентами и автохтонными популяциями вызвали интерес к дальнейшим исследованиям. Сравнительный анализ дальневосточных и европейских популяций проведенный В.Г. Юдиным (1977) позволил определить их как отличия в пределах исходного подвида *N. p. ussuriensis*. Современный анализ морфологической изменчивости краниального скелета енотовидной собаки, интродуцированной в бассейне верхней Волги, показал сравнительно слабо выраженную морфологическую изменчивость этих животных (Кораблёв и др., 2012). В то же время анализ изменчивости на основе фенетических признаков обнаружил хорошо выраженную их структурированность на микрогеографической шкале (Кораблёв и др., 2011, Кораблёв др., 2012). При исследовании автохтонных и интродуцированных популяций установлены их существенные морфологические отличия по дискретным фенетическим (Ansorge et al., 2009) и менее значимые — по размерным признакам (Кораблёв и др., 2011).

Значительный интерес к вопросам сравнительной морфологической и молекулярно-генетической изменчивости енотовидной собаки *N. p. ussuriensis* в странах Европы возник сравнительно недавно в период интенсивного продвижения акклиматизанта на Запад (Kauhala et al., 1998; Ansorge et al., 2009; Pitra et al., 2010; Kauhala, Kowalczyk, 2011). Наиболее полный анализ молекулярно-генетической изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК популяций енотовидной собаки Западной Европы содержится в работе С. Pitra с соавторами (2010). Недавно выполнены исследования изменчивости микросателлитов ядерной ДНК енотовидной собаки на значительной территории Западной и Восточной Европы, объединяющей семь государств (Drygala et al., 2016). Для определения вектора биологической инвазии вида на территорию Дании изучен однонуклеотидный полиморфизм енотовидной собки из популяции этого государства в сравнительном аспекте с животными Польши и Финляндии (Nørgaard et al., 2017). Группой исследователей из Финляндии и Японии изучены особенности морфологического строения черепа и зубной системы енотовидной собаки автохтонных популяций японских островов и акклиматизированной в Финляндии, относящихся к различным подвидам (Kauhala et al., 1998; Naba et al., 2008). Анализ неметрической изменчивости на основе дискретных признаков акклиматизированных в Западной Европе и автохтонной популяции юга Дальнего Востока выполнен Н. Ansorge с соавторами (2009).

В России исследования молекулярно-генетической изменчивости автохтонных и акклиматизированных популяций до недавнего времени не проводились. Имеющиеся сведения ограничиваются территориями преимущественно Западной и частично Восточной Европы (Pitra et al., 2010). Нами начаты исследования молекулярно-генетической изменчивости енотовидной собаки, интродуцированной в бассейне Верхней Волги (Кораблёв и др., 2011). Результаты показали высокий полиморфизм интродуцированных на европейской территории России животных, что может быть связано со свойственным виду высоким полиморфизмом и стремительным ростом численности популяции вскоре после интродукции. При исследовании молекулярно-генетической изменчивости акклиматизированных популяций на филогенетическом древе обнаруживаются две клады (гаплогруппы), не связанные с пространственной географической структурой популяций (Pitra et al., 2010; Кораблёв, и др., 2011). Выдвигаются две основные гипотезы, объясняющие наблюдаемый эффект: 1) множественная интродукция из различных частей естественного ареала, 2) последствия ледниковой истории автохтонной популяции в плейстоцене — образование ледниковых рефугиумов и дивергенция митохондриальных линий. Некоторые вопросы морфологической и молекулярно-генетической изменчивости енотовидной собаки обобщены в обзорной публикации европейских исследователей (Kauhala, Kowalczyk, 2011), однако подобные работы содержат несколько устаревшую и далеко неполную информацию о виде на территории России.

Результаты последних исследований морфологической изменчивости черепа енотовидной собаки показали, что в интродуцированных популяциях вида проис-

ходит постепенное увеличение общих размеров (Korablev, Szuma, 2014). В то же время не наблюдается упорядоченной географической изменчивости в широтном и долготном градиентах. Влияние экологических факторов проявляется в формировании размерных признаков зубов, что отражает адаптивный характер подобной изменчивости. Вероятно, на морфологическую изменчивость животных влияют первичная продуктивность экосистем и латентные факторы, влияние которых еще предстоит исследовать.

Изучение экологии и морфологии американской норки на территории бывшего Советского Союза началось вскоре после ее интродукции (Попов, 1949). Обстоятельные данные были получены при изучении механизмов дивергенции морфологических признаков в разных популяциях (Егоров, 1983), физиологических особенностей вольно живущих и разводимых в звероводческих хозяйствах норок (Сегаль, 1975), экологии вида и предполагаемого влияния клеточных доместичированных норок на морфологический облик природных группировок (Данилов, Туманов, 1976). На современном этапе большое внимание уделяется распространению и экологии вида (Данилов, 2009; Чашухин, 2009; Хляп и др., 2011). Нашим коллективом выполнены исследования морфологических особенностей американской норки в центре европейской территории России (Кораблёв и др., 2011; Кораблёв др., 2011). Наряду с этим, масштабных сравнительных исследований, направленных на изучение морфо-фенетических и молекулярно-генетических особенностей, во многих пунктах современного ареала американской норки в России не проводили. На сегодняшний день практически отсутствуют данные о морфологических и генетических особенностях популяций, ведущих свое происхождение от выпущенных в дикую природу зверей и происходящих от беглых клеточных норок. Соответственно, не ясны масштабы влияния клеточных доместичированных норок на фенотипическую и генотипическую изменчивость природных видовых группировок. Во многих природных популяциях территории Каспийско-Балтийского водораздела, расположенных вблизи крупных звероферм, где отмечается влияние доместичированных животных, не наблюдается существенных изменений в морфологии вольно живущих норок. В качестве одной из рабочих гипотез рассматривается возможная элиминация гибридов первого поколения из-за аутбредной депрессии (гибридного дисгенеза), явления, наблюдаемого при скрещивании генотипов, адаптированных к различным условиям существования (Lynch, 1991; Edmands, 2007).

В 1997 г. таксономический статус американской норки был пересмотрен, и в соответствии с новым диагнозом она отнесена к роду *Neovison* (Baryshnikov, Abramov, 1997; Abramov, 1999). Выполненные позже цитогенетические и биохимические исследования вида подтвердили существенные отличия от европейской норки *Mustela lutreola*, и наряду с вымершей в конце XIX века морской норкой *Neovison macrodon* Prentiss, 1903 американская норка должна быть отнесена к роду *Neovison* (Wozencraft, 2005).

Во многом высокий полиморфизм интродуцентов и отличия от автохтонных норок североамериканского континента объясняется изначальным гибридным

происхождением зверьков, привезенных в Евразию. Известно, что фермерские норки, завезенные в 20-х годах XX века в Европу, получены в результате гибридизации животных, относящихся к различным подвидам с территории естественного ареала (Dunstone, 1993). Для селекционной работы североамериканские звероводы в Канаде и США брали крупных и хорошо опушенных животных из популяций северной части ареала. В таксономическом отношении они были представлены тремя подвидами: *N. vison vison* из Восточного Квебека, *N. vison ingens* с территории Аляски (бассейн р. Юкон) и *N. vison melampeplus*, населяющего полуостров Кенай (Фомин и др., 2011).

Аналізу морфологических признаков на черепе американской норки, как в пределах естественного ареала, так и в местах интродукции за рубежом посвящен ряд работ (Wiig, Lie, 1980; Wiig, 1982; Stevens, Kennedy, 2005; Tamlin et al., 2009). В публикациях Вииг (Wiig, 1980, 1982) а также Стевенса и Кеннеди (2005) рассматриваются вопросы, касающиеся размерного полового диморфизма американской норки на Североамериканском континенте и Европе. Тамлин с соавторами (2009) рассматривает аспекты, связанные с гибридизацией domesticiрованных и вольно живущих американских норок в Канаде.

Наиболее обстоятельной работой, вскрывающей масштаб гибридизации диких и одомашненных популяций вида на примере Восточной Европы, является публикация польских зоологов (Zalewski et al., 2011).

Нашим коллективом выполнены работы по оценке влияния некоторых биотических факторов среды на морфологическую изменчивость черепа американской норки (Корablёв и др., 2013). В частности, было установлено, что степень проявления полового диморфизма у куньих, занимающих близкие экологические ниши, может зависеть от степени напряженности межвидовой конкуренции. Высокий половой диморфизм американской норки является следствием пластичности вида, и позволяет заполнять широкую экологическую нишу, постепенно вытесняя аборигенные виды со сходными биологическими требованиями.

Среди самых последних морфо-экологических работ отечественных ученых, в которых рассматриваются аспекты полиморфизма акклиматизированных видов, следует выделить публикацию А.Г. Васильева и соавторов (2014). В цитируемой работе исследуются отдаленные морфологические и генетические последствия вселения ондатры в экосистемы западной Сибири, отмечены быстрые микроэволюционные изменения, направленные на адаптацию к новым условиям окружающей среды. Кроме того, следует отметить репрезентативное, выполненное В.Г. Монаховым (2015) морфо-экологическое исследование географической изменчивости соболя с филогеографической интерпретацией результатов.

Выбранные объекты для исследования представляют возможность провести сбор и анализ данных на обширном географическом пространстве Евразии, поскольку их высокая численность и экспансия охватывают помимо России также страны Восточной и Западной Европы, что создает предпосылки для использования результатов исследований этих видов за рубежом.

Глава 2. ЕВРОАЗИАТСКИЙ БОБР. СОВРЕМЕННАЯ ТАКСОНОМИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ *CASTOR FIBER*

В отечественной литературе териологи используют различные видовые эпитеты *Castor fiber*. В настоящей работе, следуя изданию «Виды млекопитающих мировой фауны» (Mammal Species of the World. Wilson, Reeder, 2005), мы используем видовое название — евроазиатский бобр (в оригинале Eurasian Beaver, см. также Павлинов, Лисовский, 2012).

История евроазиатского бобра *Castor fiber* — яркий пример успешного восстановления практически утраченного элемента биоразнообразия. Интенсивный и бесконтрольный промысел этого вида на протяжении XII–XVI веков привел к стремительному сокращению численности, изоляции ареала и прогрессирующему сокращению географически изолированных популяций (Федюшин, 1935; Лавров, 1981). Таким образом, отдельные, насчитывающие от нескольких десятков до сотен особей, колонии некогда многочисленного и процветающего вида, сохранились в шести-восьми географически изолированных пунктах (Кеппен, 1902; Скалон, 1951; Лавров, 1981; Halley, Rosell, 2002; Halley, 2011; Halley et al., 2012). В начале XX столетия численность евроазиатского бобра, по разным источникам, оценивалась от 1200–2000 (Дьяков, 1975, Halley, 2011) до 2500–3000 (Дежкин, 2001) особей, не принимая во внимание численность скандинавских популяций. Лишь строгий запрет на добычу, организация резерватов и масштабное расселение спасли вид от исчезновения.

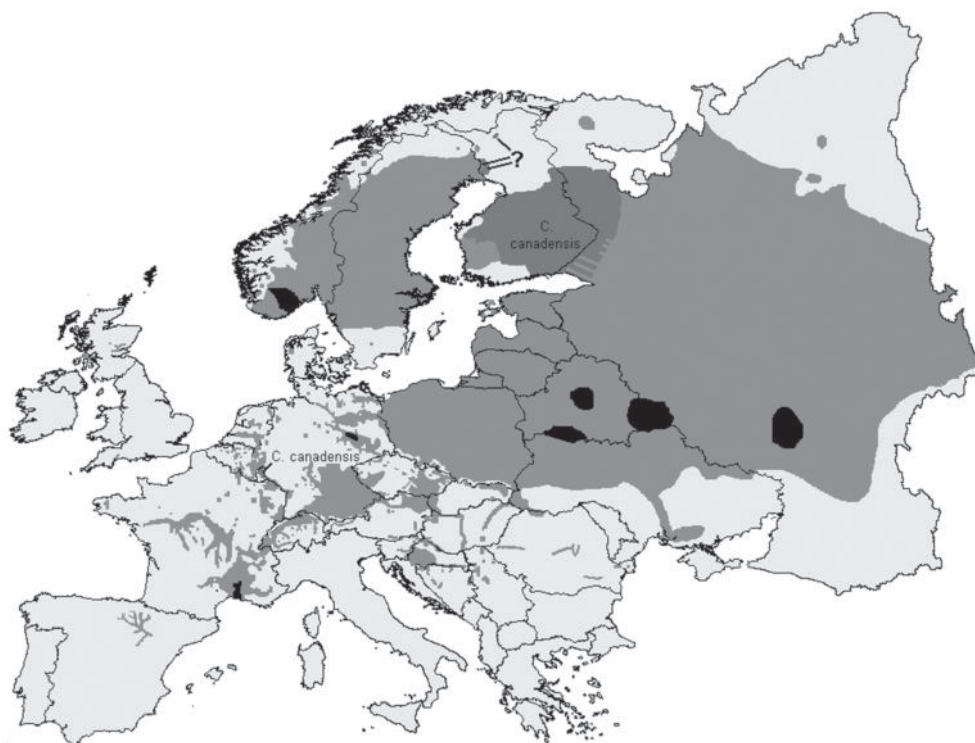
На первых этапах транслокаций в качестве племенного материала использовали белорусских и воронежских бобров, с 50-х гг. прошлого века основным источником племенного материала была Белоруссия. С 1948 по 1958 г. вывезено свыше 3,5 тыс. бобров, в том числе из бассейна Сожа — 2628, Березины — 1005, Немана — 643 особи. Одновременно более 700 бобров использовали для расширения ареала местных, белорусских, популяций в Витебской, Минской и Брестской областях (Сафонов, Павлов, 1973; Ставровский, Ватолин, 1979). Животные воронежского происхождения составили не менее 40% от числа расселенных бобров. Всего на территории России было с 1927 по 2010 г. расселено более 11803 особей (Савельев, 2011). В таксономическом плане расселяемые животные относились к двум подвидам: *Castor fiber orientoeuropaeus* — бобр восточноевропейский и *Castor fiber belorussicus* — бобр белорусский (Лавров, 1981). Подвидовой статус для белорусской и воронежской популяций был предложен Л.С. Лавровым сначала в 1974 г., и позднее еще раз — в 1981 г., исходя из морфологических отличий и длительного изолированного существования в различных природно-климатических условиях. Однако эта система до недавнего времени оставалась дискуссионной (Савельев, 2000; Gabrys, Ważna, 2003; Кораблёв, Кораблёв, 2012).

В дальнейшем «чистота» автохтонов была нарушена в результате выпусков в бассейны одних и тех же водоемов восточноевропейских и белорусских бобров (или их потомков из дочерних популяций), последующей естественной иммиграции и внутриобластных расселений.

Осуществленные транслокации во многих местах выпуска привели к реаклиматизации, в результате чего появились жизнеспособные популяции бобра, генетически представляющие собой две таксономические единицы подвидового ранга. Транслокации бобров из Воронежского и Березинского заповедников можно рассматривать как уникальный по масштабам эксперимент по внедрению животных с условно тождественным генетическим материалом в разные экологические условия.

Современный ареал этого вида в Европе (рис. 1) в результате транслокаций и естественного расселения охватывает значительную территорию, исторически населенную бобром (Савельев, 2011; Halley et al., 2012).

В азиатской части континента распространение евроазиатского бобра носит кластерный характер. Более регулярное распределение вида характерно для За-



© D. Halley, F. Rosell & A. Saveljev 2018 email: duncan.halley@nina.no

Рис. 1. Распространение двух видов рода *Castor* в Европе (по Halley et al., 2012 с изменениями). Темно-серый цвет — евроазиатский бобр, светло-серый — североамериканский.



Рис. 2. Распространение евразийского бобра в Азии (по Halley et al., 2012 с изменениями). Темно-серый цвет — ареал вида.

падной Сибири и юга Восточной Сибири. Отдельные локальные немногочисленные популяции образуют автохтонные подвиды: *C. f. pohlei*, который внесен в Красные книги России и ХМАО-Югры, *C. f. tuvunicus*, внесенный в Красные книги России и Республика Тыва, а также *C. f. birulai*, проникший на юг Республики Тыва из приграничных районов Монголии и включенный теперь в Красную книгу Республики Тыва. Животные первых двух упомянутых малочисленных подвидов включены в список редких позвоночных животных России в статусе узкоареальных эндемиков (Ильяшенко и др., 2014).

На юге Дальнего Востока обитают бобры *Castor fiber* (рис. 2), реинтродуцированные из Белоруссии в 1964 г. (Савельев, 2011).

По данным на 2010 г., численность вида в европейской части России, включая Урал, составляла 545 200 особей, а в Сибирском и Дальневосточном федеральных округах насчитывалось 83 610 особей (Борисов, 2011). Однако следует учитывать, что в статистике приводится численность двух видов в местах их совместного обитания. Всего, по современным экспертным оценкам, в Евразии обитает не менее 1 044 000 особей *Castor fiber* (Halley et al., 2012).

С точки зрения внутривидовой систематики Россия населена животными следующими автохтонными подвидами: *Castor fiber pohlei* (Serebrennikov, 1929), — реки Конда, Малая Сосьва, (ХМАО-Югра); *Castor fiber tuvunicus* Lavrov, 1969, — реки Азас, Баш-Хем, Белин и некоторые другие водоемы (Тыва); *Castor fiber birulai*

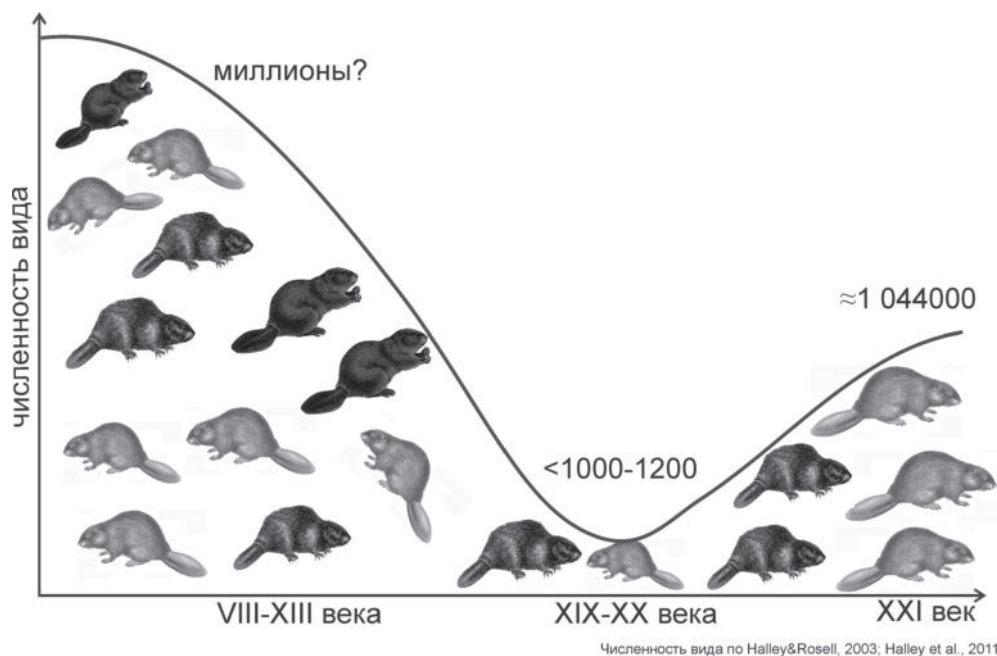


Рис. 3. Графическое изображение эффекта «бутылочного горлышка» в мировой популяции *Castor fiber*.

Serebrennikov, 1929, — приграничные с Монголией южные районы Тывы. В европейской части приграничные с Республикой Беларусь и Украиной области населены *Castor fiber belorussicus*, очаги обитания этого подвида существуют на севере Ленинградской области и в Хабаровском крае; *Castor fiber orientoeropaicus* населяют центральные и черноземные области, среднее Поволжье и южный Урал, изолированные популяции подвида существуют на Кольском полуострове, в бассейне Печоры в Республике Коми (Савельев, 2011).

Бесспорным фактом является то, что на рубеже XIX-XX веков мировая популяция *Castor fiber* прошла стадию чрезвычайно узкого «бутылочного горлышка» (рис. 3). Об этом свидетельствуют недавние исследования митохондриальной ДНК исчезнувших и современных популяций бобра, показавшие утрату значительного количества гаплотипов при сравнении субфоссильных фрагментов скелета с современными сборами (Horn et al., 2009, 2014).

Новейшая история свидетельствует, в результате вышеперечисленных событий за последние 70–80 лет бобр подвергся воздействию двух эволюционно значимых факторов: «эффекту «бутылочного горлышка» и «эффекту основателя», учитывая это, изучение евроазиатского бобра с микроэволюционных позиций, несомненно, представляет интерес для широкого спектра исследований. Несмотря на большое количество специальных публикаций, появлявшихся ранее (Кучерук,

Бокштейн, 1987), интерес к вопросам последствий реинтродукции и восстановления численности бобра возник сравнительно недавно, и имеющиеся работы пока не восполнили существующих пробелов в этой области знаний (Савельев, 1989; Милишников и др., 1997; Ulevicius, 1997; Paulauskas, Ulevicius, 2001; Saveljev, Milishnikov, 2002; Савельев, 2002; Савельев, 2003; Милишников, 2004; Горшков, 2004; Кораблёв, 2005; Monakhov, 2010; и др.).

Актуальность изучения бобра с позиций популяционной биологии определяется еще и тем, что эти исследования надо рассматривать как звено в цепи стандартизированного изучения млекопитающих, представляющих различные уровни жизнеспособности, с целью получения фоновых и критических значений параметров для оперативного биотестирования популяций млекопитающих на феногенетическом уровне *in situ*. Это, в свою очередь, является базой для разработки нормативных показателей оценки состояния сообществ животных (Пузаченко, 1987).

Коллекции черепов бобров формировались в заповедниках в результате проведения мероприятий по регулированию численности животных на охраняемых территориях и прилегающих к ним районах. Часть черепов принадлежит животным, павшим по разным причинам и найденным сотрудниками заповедников. В коллекции Воронежского заповедника некоторые черепа получены от зверей, которые были отловлены в природе, а затем какое-то время передерживались на бобровой ферме. Коллекция черепов с территории Стругокрасненского района Псковской области сформирована черепами от животных, добытых охотниками, опromышлявшими угодья охотничьего хозяйства. Таким же образом материал получен в Брянской, Новосибирской, Томской областях и Хабаровском крае. На территории Польши коллекция формировалась в результате отловов бобров и находок павших животных.

Общее количество исследованных черепов — 944 экз. Сведения об использованном материале представлены в таблице 1 и на рисунке 4.

Место хранения остеологических коллекций. ЦЛГПБЗ — Краниологическая лаборатория Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, ВГПБЗ — Воронежский государственный природный биосферный заповедник, БГБЗ — Березинский государственный биосферный заповедник, ЗММУ — Зоологический музей Московского университета им. М.В. Ломоносова, Москва, ИИМ — Институт Исследования млекопитающих Польской Академии Наук, Беловежа, Польша, ВНИИОЗ — Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, Киров.

Исследованный материал распределяется в две группы: 1) *C. f. orientoeuropaeus*, автохтоны бассейна р. Воронеж, реинтродуценты в бассейнах Волги и Западной Двины (Центрально-Лесной заповедник, Тверская обл.), Оки (Окский заповедник, Рязанская обл. и Мордовский заповедник, Мордовия); 2) *C. f. belorussicus*, автохтоны бассейнов Березины, Сожа, Немана и вселенные в бассейнах Десны (Брянская обл.), Великой (Псковская обл.), р. Чека, приток р. Тары, бас-

сейн р. Иртыша (Новосибирская обл.), р. Чертола, приток р. Васюгана (Томская обл.), рек Немта и Мухен (Хабаровский край), бассейн рек Неман и Нарев (восточная часть Польши, воеводство Подляские). Всего использованы одиннадцать выборок из географических популяций, расстояние между которыми по прямой от 100 до 7200 км.



Рис. 4. Места сбора проанализированного материала. Обозначения выборок соответствуют таковым в таблице 1.

Таблица 1. Характеристика изученных выборок черепов бобра

Номер выборки	Место сбора	Объем, шт.
1*	Белоруссия, бассейны рек Березина, Сож, Неман (БЗ)	81
2	Хабаровский край, бассейн реки Немта (ХК)	119
3*	Воронежская область, район Воронежского заповедника, бассейн реки Воронеж (ВЗ)	85
4	Рязанская область, район Окского заповедника, река Пра (ОЗ)	255
5	Тверская область, район Центрально-Лесного заповедника, бассейны рек Волга и Западная Двина (ЦЛЗ)	155
6	Республика Мордовия, район Мордовского заповедника, бассейн реки Мокша (МЗ)	73
7	Брянская область, бассейн реки Десна (БО)	13
8	Новосибирская область, бассейн реки Иртыш (НО)	48
9	Псковская область, бассейн реки Великая (ПО)	72
10	Томская область, бассейн реки Васюган (ТО)	25
11	Восточная Польша, бассейн реки Нарев (Пол)	18

Примечание. *Автохтонные популяции *Castor fiber belorussicus* Lavrov, 1981 — бобр белорусский и *Castor fiber orientoeropaes* Lavrov, 1981 — бобр восточноевропейский.

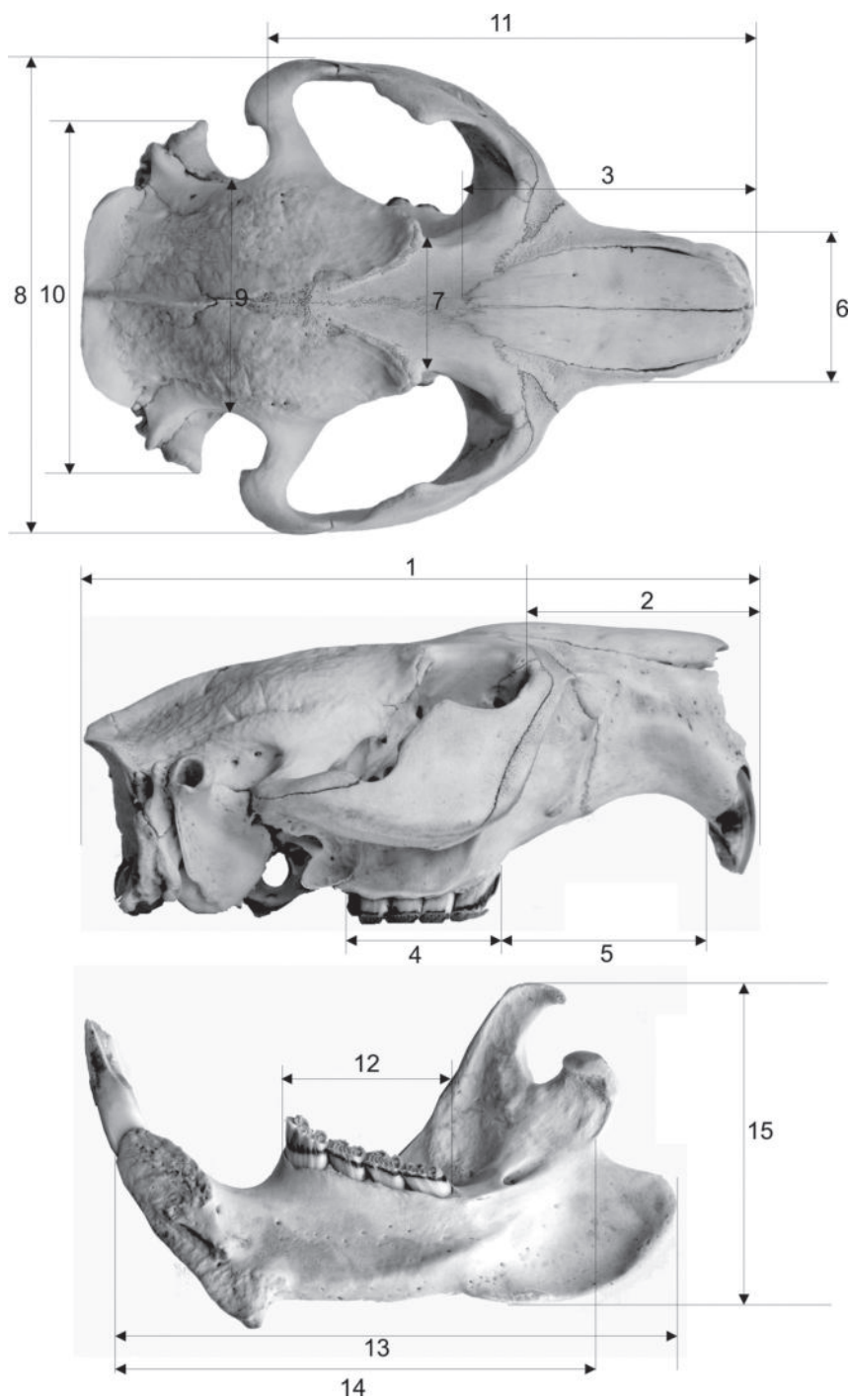
При измерении серий черепов, за основу была взята схема, предложенная С.И. Огневым в 1947 г., и использованная впоследствии Л.С. Лавровым (1960). Нами были внесены в нее некоторые изменения и дополнения для лучшей адаптации к целям и задачам настоящего исследования. Так, в процессе работы с коллекциями пришлось отказаться от снятия параметров, точкой привязки в которых служат верхние резцы. Это объясняется тем, что на многих экземплярах, особенно ранних сборов, резцы отсутствовали или были сильно расшатаны и повреждены вследствие усыхания и растрескивания тканей зубов. Кроме того, система, предложенная вышеупомянутыми авторами, была дополнена измерениями нижней челюсти. Промеры билатеральных признаков, снимались с правой и левой сторон черепа. При сравнении популяций по морфометрическим признакам использовалось среднее значение промеров правой и левой сторон черепа.

Измерения производились механическим и электронным штангенциркулем с точностью до 0,1–0,01 мм. Использованная схема промеров приведена на рисунке 5. Исключение — выборка бобров с территории Хабаровского края, измерение черепов которой выполнены А.П. Савельевым.

Возраст зверей определялся на продольном зашлифованном спиле зуба (премоляр нижней челюсти) путем подсчета слоев цемента в отраженном свете под бинокляром (Клевезаль, 1988). Возраст молодых особей (до трех лет) определялся по характеру закрытия базального отверстия полости пульпы зуба. В коллекции Воронежского, Окского, Березинского, Мордовского заповедников и Хабаровского края возраст бобров был определен авторами коллекций: А.Г. Николаевым, В.С. Кудряшевым, Д.Д. Ставровским, М.Н. Бородиной, А.П. Савельевым.

Коренные зубы бобра складчатые, состоят из дентиноэмалевых петель. В ответ на стачивание коронки зуба происходит интенсивное отложение цемента, идущее практически параллельно жевательной поверхности зуба. У бобра к году полностью отрастает коронка зуба и на боковых стенках появляется цемент, в 3–4 года полость пульпы закрывается, и отложение цемента идет по всей нижней поверхности зуба. (Клевезаль, 1988). Для коренных зубов бобра-годовика характерно присутствие широкого базального отверстия, заметно суженного у 2-го и 3-го коренного зубов и наиболее широкое — у премоляра, появляющегося на 9 месяцев позднее. Отложений цемента у бобров в возрасте до года, пойманных зимой, обнаружить не удалось. У двухлетка базальная полость зубов сильно сужена, отчетливо виден слой цемента. У трехлетка базальная полость 2-го и 3-го коренного закрывается. Заметны особенно на 3-м коренном зубе, три тонкие темные полоски.

Наибольшие трудности возникают при определении возраста взрослых особей. У грызунов, имеющих коренные зубы с ограниченным ростом, ростовые слои могут формироваться в цементе, периостальной кости и дентине (Клевезаль, 1988). Исходя из имеющегося материала, возраст определяли на продольных аншлифах предкоренных зубов (P_4). Помимо этого, принимали во внимание степень срастания швов, состояние зубной системы и общие размеры черепа (Лавров, 1953).



Для фенетического описания черепов использован каталог основных неметрических вариаций краниологических признаков (Кораблев и др., 1997) с учетом описания фенотипов, сделанных А.С. Улявичюсом (1988). Схема описания и кодировка признаков на черепе заимствована у Н.И. Лариной и И.В. Ереминой (1988).

Неметрические вариации признаков (фены) снимали с правой и левой стороны каждого черепа, в тех случаях, когда фиксировались билатерально симметричные признаки.

Проверку гипотезы сопряженности фенетических признаков с полом, возрастом и географическим происхождением животных осуществляли методом перекрестных таблиц. Оценку достоверности коэффициента сопряженности признаков производили в таблице 2×2 по значениям хи-квадрат с поправкой Йетса (для признаков с 2 вариациями), поскольку в данном случае было важно вывить лишь достоверность зависимости признаков от пола (Зайцев, 1984). При большем числе степеней свободы использовался хи-квадрат Пирсона. За нулевую гипотезу принимали допущение, что проявление признаков не зависит от пола и возраста животных. Выводы делали при уровне значимости p не ниже 0,05.

Для используемых в фенетическом анализе 65 признаков значение χ^2 составляло от 0,008 до 10,95, что не соответствовало статистически достоверному уровню значимости при соответствующем числе степеней свободы. Таким образом, зависимость частоты встречаемости вариаций признаков от пола выявить не удалось. Это дало основания использовать серии черепов без разделения по половому признаку.

На следующем этапе была выполнена проверка зависимости проявления вариаций признаков от возраста животных. Возраст бобров был округлен до целых значений года (лет). Проверка сопряженности с возрастом показала, что проявил зависимость от возраста лишь один признак — *CIF* ($\chi^2 = 52,65$, $df = 32$, $p = 0,012$), кодирующий конфигурацию резцово-лобного шва. Учитывая, что в каждой вы-

Рис. 5. Схема промеров черепа бобра.

Номера на рисунке соответствуют следующим измерениям: 1 — общая длина черепа (от переднего края резцовых костей до заднего выступа ламбдоидального гребня); 2 — длина лицевой части; 3 — длина носовых костей; 4 — длина верхнего ряда коренных зубов (у альвеол); 5 — длина верхней диастемы (от переднего края альвеолы премоляра до заднего края альвеолы резца); 6 — ширина верхнечелюстной кости (выше подглазничных отверстий); 7 — ширина межглазничная (перед заглазничными отростками); 8 — ширина скуловая (в наиболее широком месте скуловых дуг); 9 — ширина мозговой капсулы (между боковыми частями височной кости); 10 — ширина мастоидная (между крайними точками костной трубки наружного слухового прохода); 11 — длина верхней челюсти (от задней части суставной поверхности скулового отростка до переднего края резцовой кости); 12 — длина нижнего ряда коренных зубов (у альвеол); 13 — длина нижней челюсти (от заднего края суставного отростка до наиболее выдающегося переднего края альвеолы резца); 14 — общая длина нижней челюсти (от угла нижней челюсти до наиболее выдающегося переднего края альвеолы резца); 15 — высота нижней челюсти (в наиболее выдающихся точках).

борке представлены в различной степени бобры разных возрастных групп, данный признак используется в популяционном анализе.

Физиологическое состояние популяций животных анализировали на основании частоты встречаемости аномалий, травм и патологий, отмеченных на черепах, составляющих коллекции. Частоту встречаемости тех или иных отклонений рассчитывали в процентах от объема выборки.

2.1. Эколого-демографический очерк исследуемых популяций

2.1.1. Особо охраняемые природные территории

2.1.1.1. Воронежский заповедник

Донская популяция бобров, к которой относится группировка животных Воронежского заповедника, насчитывает многовековую историю и послужила источником племенного материала для многих дочерних реинтродуцированных популяций (Жарков, 1969; Николаев, 1978). До XVII в. бобры были обычными обитателями пойм бассейна реки Дона (Кеппен, 1902). Однако вследствие мощного антропогенного пресса численность их резко сократилась, что привело практически к полному исчезновению животных в Воронежской губернии к концу XIX в. Тем не менее, в 1905 г. Е.И. Корневым были обнаружены бобры на реке Ивнице (приток реки Воронежа) (Николаев, 1978). Г.Л. Граве утверждал, что это потомки двух пар белорусских бобров, сбежавших в 1886 г. из зверинца, расположенного неподалеку (Граве, 1931).

История происхождения воронежской группировки бобров весьма противоречива. Известно, что в 1886 г. из зверинца принцессы Ольденбургской, расположенного в пос. Рамонь, сбежало несколько бобров, завезенных туда из Минской губернии (Граве, 1931; Хлебович, 1938; Арсеньев, 1948; Лавров, 1969; Николаев, 1978). Приводится различное число сбежавших бобров: пять (Хлебович, 1938; Арсеньев, 1948) и четыре (Николаев, 1978), однако известно, что это были животные, относящиеся к подвиду *S. f. belorussicus*, имевшие светлую окраску меха, типичную для бобров белорусского подвида (Лавров, 1969). С этого момента существует две точки зрения на дальнейшую историю развития группировки животных, населяющей Воронежский заповедник. Согласно первой, воронежская популяция образована исключительно белорусскими бобрами, сбежавшими из зверинца (Хлебович, 1938; Арсеньев, 1948; Горохов, 1948). Другие исследователи, занимавшиеся вопросом происхождения этой популяции, пришли к выводу, что она имеет смешанное происхождение и образована как белорусскими, так и аборигенными животными (Лавров, 1969; Николаев, 1978). Последняя версия возникновения современных воронежских бобров выглядит более обоснованной. Так, до 1900 г. в бассейне реки Воронеж существовали две колонии бобров. Первая была приурочена к нынешней территории заповедника по рекам Ивница, Воронеж, Усманка. Именно сюда из зверинца в 1886 г. сбежали бобры. Вторая

колония располагалась в поймах рек Воронежа и Двуречки на расстоянии около 90 км от первой (Николаев, 1978). Между двумя колониями численность животных была низкая. Дальнейшее интенсивное расселение и нахождение бобров на расстоянии 500–1500 км от пос. Рамонь спустя всего полтора десятилетия, свидетельствует о том, что в труднодоступных местах еще сохранились очаги аборигенных животных. В дальнейшем, в связи с малочисленностью зверя, промысел сократился, и в естественных резерватах начался постепенный процесс восстановления численности. Шел он медленно, вследствие разобщенности производителей и обилия хищников (Николаев, 1978). Представляется маловероятным, что потомки двух пар сбежавших белорусских бобров всего за несколько лет заняли такую обширную территорию. Другим фактом, косвенно подтверждающим смешанное происхождение воронежских бобров, является то, что в ней присутствует большое количество животных-меланистов. В 30-х годы XX столетия они составляли 44,2% группировки, в то время как в других популяциях преобладают бобры с бурой окраской меха (Дьяков, 1975). Такое соотношение цветовых морф может свидетельствовать о том, что аборигенные бобры имели черную окраску и являлись гомозиготами по рецессивному гену, детерминирующему ее, но в дальнейшем при скрещивании со светло-бурыми белорусскими бобрами их потомство уже имело различную окраску вследствие расщепления признака (Лавров, 1948). Морфологическое своеобразие бобров, населяющих верховье Дона, позволило Л.С. Лаврову выделить их в отдельный подвид — бобр восточноевропейский *Castor fiber orientoeuropaeus*.

Спустя некоторое время, экспедиция, состоявшаяся в 1920 г. под руководством С.И. Огнева, обнаружила на реке Усманке колонию бобров, затем в 1923 г. на этой территории был создан Воронежский заповедник, что и спасло популяцию от уничтожения.

Достоверные сведения по численности бобров стали поступать с 50-х годов прошлого века, когда были окончательно разработаны и опробованы методики учета этих животных (Николаев, 1997).

Динамика численности бобра в Воронежском заповеднике выглядит следующим образом: увеличение количества бобров, спад численности и ее стабилизация. Для фазы стабилизации свойственны колебания численности около среднего уровня, определяемого в 300 особей (Николаев, 1978). Для изучаемой группировки прослеживается тенденция периодичности таких колебаний с лагом около 10 лет: в середине 60-х гг. — спад численности, начало 70-х — подъем, середина 70-х — спад, начало 80-х — подъем и середина 80-х — очередной спад, начало 90-х — снова подъем. Минимальное количество зафиксированных жилых поселений — 76, максимальное — 96. Максимальное число особей — около 400 — было зарегистрировано в начале 60-х (рис. 6). Популяционная плотность бобров в Воронежском заповеднике в момент формирования коллекции черепов и настоящее время составляет одно поселение на 0,7–0,9 км русла (Николаев, 1997; И.И. Воробьев, 2008, личн. сообщение).

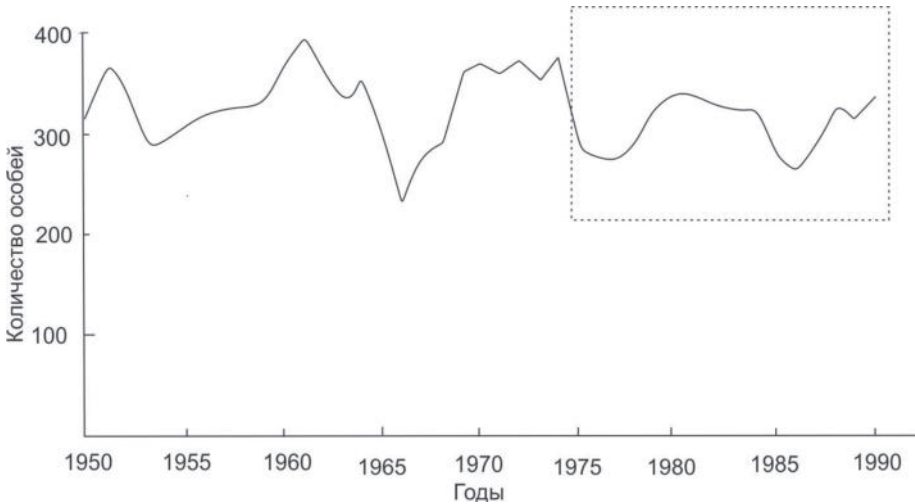


Рис. 6. Динамика численности популяции бобров на территории Воронежского заповедника (по: Николаев, 1997). Пунктиром обозначен период сбора исследуемой выборки черепов.

Бобровые угодья Воронежского заповедника находятся в южной части ареала вида в зоне средней лесостепи. В заповеднике и на сопредельной территории численность бобров держится на высоком уровне, что свидетельствует о благоприятной экологической обстановке для вида (Николаев, 1978).

Можно полагать, что адаптационные способности вида в условиях Воронежского заповедника нейтрализуют неблагоприятное влияние абиотических факторов. Влияние человека проявляется в отлове бобров для расселения. Незначительное изъятие животных из популяции, в среднем 17,5% от численности вида (Николаев, 1997), было ниже рекомендуемой промысловой квоты добычи в 25% (Павлов, 1973), и не оказывало заметного влияния на динамику численности. Таким образом, проводимый отлов усиливает или ослабляет уже начавшиеся процессы снижения численности популяций.

Основной причиной снижения или увеличения поголовья бобров служат механизмы саморегуляции популяции. Они проявляются в увеличении частоты замены производителей в семьях, следствием чего является формирование простых семей из пары животных и снижение воспроизводства из-за задержки вступления новых пар в размножение (Николаев, 1997). По мнению А.Г. Николаева, поголовье бобров Воронежского заповедника живет в условиях слабого действия лимитирующих факторов, рост численности происходит за счет накопления бобров в семьях и частично за счет оседания мигрантов на территориях уже занятых поселений. В популяции увеличивается доля взрослых особей, что в период пиков численности вызывает антагонистические отношения разных генераций семейных групп, и животные старших возрастов выбывают из популяции. Происходит

ломка территориальной структуры колонии и увеличивается частота формирования новых пар, что значительно омолаживает состав групп, участвующих в размножении (Николаев, 1997). Таким образом, заметно, что изменение численности бобров носит циклический характер, причем факторы, определяющие количество особей в воронежской популяции, имеют в основном биотический характер — регулирующие внутривидовые отношения.

2.1.1.2. Центрально-Лесной заповедник

Исчезновение бобра на территории, где расположен Центрально-Лесной заповедник, датировано не было. Однако в обобщающей сводке Кеппена (1902) находим, что в XVII веке бобры ещё обитали в верховьях рек Западной Двины и Днепра на территории Смоленской губернии. Более того, Кеппен со ссылкой на Штукенберга (с. 130) приводит сведения, что бобры встречались на р. Жукопа в пределах Осташковского уезда даже в 1850 г. Однако сам же ставит под сомнение эту информацию, поскольку бобр исчез в данном регионе значительно раньше.

Работы по возвращению вида в природу начались спустя столетия после его исчезновения из экосистем. Сама возможность реинтродукции рассматривалась в начале 30-х годов XX века первым директором заповедника Г.Л. Граве. Выпуску предшествовала проведенная Л.В. Шапошниковым экспедиция, признавшая некоторые заповедные реки ограниченно годными для обитания бобров. Животных завозили двумя партиями с 1936 по 1937 г., в качестве исходного племенного материала были использованы бобры автохтонной воронежской популяции. В таксономическом плане реинтродуцированные животные относятся к подвиду *Castor fiber orientoeuropaeus* — бобр восточноевропейский.

Все бобры были помещены на р. Тюдьму — в основной массив заповедника. В первые годы после выпуска бобров несколько животных были убиты рысью, а бобровые норы и хатки повреждались медведями (Центрально-Лесной Госзаповедник..., 1940; Щербаков, 1947; Юргенсон И., Юргенсон П., 1951; Аксенов, 1960). Таким образом, исходным племенным материалом следует считать 8 бобров. В 1940 г. на Тюдьме их насчитывалось 12–14. Зимой 1941 г. на той же реке обитало 19 бобров. Регулярные учеты численности в то время не проводились, но, судя по данным И.Д. Щербакова за 1947 г., численность зверей росла из года в год. В 1947 г. их насчитывалось 16 особей — в бассейне Тюдьмы, 22 — в бассейне Жукопы, 6 — в бассейне Межи, зарегистрированы первые встречи бобров на р. Ночной, а в 1950 г. — на Тудовке. В 1949 г. на территории заповедника насчитывалось около 10 семей бобров с общим количеством 33–37 особей (Юргенсон, Юргенсон, 1951).

Таким образом, бобры стали расселяться по рекам и ручьям, осваивая новые оптимальные территории и покидая места выпуска, поскольку на Тюдьме многие участки неблагоприятны по гидрологическому режиму и кормовым условиям. В 1939 г. средний возраст ельников составлял 83 года, и территория представляла

собой слабо нарушенный еловый массив (Пугачевский, Шапошников, 1999). По данным бонитировки, проведенной в начале 80-х годов, протяженность пригодных для проживания бобров участков на Тюдьме составляла 12,5 км (Ефишин, 1983). Дальность перемещений бобров от первичного очага обитания была незначительной: за десять лет они расселились на расстояние 10–11 км, а через 13 лет поселения стали регистрироваться в 15 км от основного места выпуска. На территории Центрально-Лесного заповедника из древесных кормов практически отсутствовала осина, а запасы ивы были незначительны.

Фактически, река Тюдьма, заселенная первыми реинтродуцированными бобрами, представляет источник, послуживший центром расселения животных по всему заповеднику и прилегающим территориям. Поэтому группировка бобров, населяющая этот водоем, послужила моделью «идеальной», не подверженной антропогенному влиянию популяции (Завьялов и др., 2011; Завьялов, 2013). Наши исследования, проведенные в 2007–2008 гг., позволили установить высокую плотность населения вида: на 29 км обследованного русла Тюдьмы приходилось 20 жилых поселений, 60% из которых были мощными, а среднее расстояние между соседними поселениями составило 1211 ± 422 м. Наблюдаются значительные масштабы воздействия бобров на прилегающие к руслу участки леса (Завьялов и др., 2011).

С 1951 по 1960 г. заповедник был расформирован, за это время численность бобров сократилась из-за неограниченной добычи и интенсивного хозяйственного использования территории (Соловьев, 1967). В 1958 г. на реке Тюдьме обитало 13–16 особей, в бассейне р. Жукопы поселений не было (Соловьев, 1964: 100–122). В 1961 г. на Тюдьме осталось 2 поселения (около 8 бобров), 4–6 зверей обитали на р. Меже. В это же время бобры стали интенсивно заселять р. Тудовку и ее притоки — р. Тростянку и р. Ночную.

С 1961 г. территория заповедника составляла 21 358 га, в 1967 г. была присоединена охранная зона площадью 42 300 га. По времени изменение площади охраняемой территории практически совпадает с периодом активного расселения бобров по территории, окружающей заповедник. Это обстоятельство важно учитывать при анализе динамики численности животных, поскольку с этого момента стали учитываться поселения в границах всей охраняемой территории.

В 1971 г. численность бобров на Тюдьме резко сократилась до одного поселения, вероятно, в связи с большим зимним паводком в январе 1971 г. Но на Тудовке число зверей увеличилось. Возможно, это связано с тем, что на этой реке есть больше незатопляемых участков, где бобры могли переждать подъем воды во временных убежищах.

До 1976 г. численность бобров постоянно возрастала и в заповеднике, и в охранной зоне, особенно на р. Тростянке, где в 1974 и 1975 гг. обитало 52 бобра — самое большое количество, зарегистрированное здесь с момента появления на ней бобров. В дальнейшем, их численность здесь из года год сокращалась.

Какие причины привели к сокращению численности бобров в 1976, 1977 и, вероятно, в 1978 гг., трудно предположить. Климатические условия тех лет не были для бобров экстремальными, а численность не достигла еще таких размеров, когда включаются механизмы саморегуляции популяции.

Что происходило с популяцией с 1978 по 1982 г., как отразилось на ее состоянии суровая зима 1978–1979 гг., когда промерзли водоемы, неизвестно, по причине отсутствия учетных данных. Но в 1982 г. бобров было уже больше, чем в 1975 г. Согласно бонитировке 1980-х гг., емкость угодий для бобров в заповеднике и охранной зоне составляла 255 особей (Ефишин, 1983). Первый пик численности популяции, превышающий расчетную емкость, пришелся на 1985 г., тогда были учтены ориентировочно 274 бобра. В 1987 г. их обитало 234 особи только на территории охранной зоны (учеты на территории заповедника в полном объеме не проводились). Очевидно, что число зверей значительно превысило емкость угодий. На такое стремительное увеличение численности не влияли даже зимние паводки, ставшие в этот период почти регулярными. Вероятно, бобры сумели приспособиться к ним, перемещаясь на незатопляемые участки и сооружая временные убежища.

Увеличение численности происходило до 1987 г. После этого наметился спад, продолжавшийся до 1995 г. С 1996 г. численность бобров возросла до 200 особей и после двух лет флуктуаций в сторону снижения в 1999 г. вышла на значительное увеличение. Здесь есть аналогии с 1987 г. Периоды снижения численности бобров на трех–четырёхлетний цикл совпадают с двумя значительными ветровалами, 1987 и 1996 гг., вызвавшими масштабные сукцессии на территории заповедника. Последующее нарастание численности наступило в 1999 г. и продолжалось до 2001 г., на который приходится второй пик, с абсолютным максимумом, зарегистрированным за всю историю этой популяции, ориентировочно в 284 бобра. Посредством использования метода «оценка мощности поселений» в 2003 г. установлено, что средняя численность бобров в поселении составила 3,1 особи, а плотность населения — 0,7 на 1 км русла. Последующие колебания в районе 200 особей прослеживаются до 2006 г., после которого не наблюдается сколько-нибудь значительного снижения численности. На протяжении последних четырех лет отмечается активное расселение животных и ежегодное изменение размещения и численного состава семей, как в пределах заповедника, так и в охранной зоне, на реках Меже, Тудовке, Ночной, Тюдьме.

Река Тудовка уже несколько десятилетий плотно заселена бобрами. Впервые высокая плотность поселений фиксировалась в начале 80-х годов. По данным Ефишина (1983) здесь насчитывалось 20 поселений. Затем плотность снизилась, но в то же время есть стабильные поселения, не только по Тудовке, но и по другим рекам, особенно в устьях притоков. Некоторые поселения не изменяли своего положения, по крайней мере, на протяжении 25–27 лет, или периодически возобновлялись. Долгоживущие стабильные поселения представляют собой «популяционные ядра» (Завьялов, 2008), обеспечивающие воспроизводство животных.

Восстановление высокой численности бобра на Тудовке наблюдается с начала 2000-х гг., в 2003 г. учтено 25 поселений. Затем произошло незначительное сокращение — в 2008–2009 гг. было учтено 19 поселений, в 2010 г. было отмечено уже 30 поселений, однако часть из них принадлежала бобрам-одиночкам и носила временный характер.

Естественная емкость биотопов для бобра практически исчерпана. Свидетельством этого может быть изменение численного состава семей (тенденцией последних лет, является увеличение общего количества слабых и средних поселений на фоне снижения доли мощных поселений с 7 и более бобрами), регулярное изменение их пространственного размещения, заселение искусственных водоемов на Центральной усадьбе заповедника.

Соотношение возрастных классов в выборке района Центрально-Лесного заповедника ($n = 120$; сеголетки — 16,8%; молодые — 42,9%; взрослые — 40,3%) характерно для инвазионных популяций, интенсивно расселяющихся и обладающих значительным потенциалом к росту. В воронежской популяции бобров в период увеличения численности отмечалось 45–48% сеголетков и годовиков (Лавров, 1953; Поярков, 1953; Дежкин, 1962). Около 50% молодняка обнаруживалось в популяциях рек Печоры и Мокши, которые также находились на фазе роста численности (Язан, 1964; Бородина, 1966). Д.Д. Ставровский приводит сведения, что в развивающихся популяциях молодые бобры составляют от 45 до 55,8% (Ставровский, 1982). Для климаксной популяции бобров без существенных демографических всплесков, характерно другое процентное соотношение возрастных групп: сеголетков — 25–35%, годовиков — 15–25%, взрослых — 45–55% (Дьяков, 1975; Ставровский, 1982; Zirowski, Kasperczyk, 1986; Броздняков и др., 1997). Фактически последние два-три десятилетия население бобров района Центрально-Лесного заповедника реализует репродуктивный потенциал, зафиксированный в демографической структуре популяции.

Долговременная динамика численности популяции формально описывается классической логистической моделью роста, выраженной в формуле (1):

$$N_t = \frac{rN_0e^{rt}}{r+bN_0(e^{rt}-1)} \quad (1)$$

где: r — моментальный коэффициент размножения, b — коэффициент самоингибирования численности, N_0 — начальная численность, N_t — численность в момент времени t .

Параметры модели: $N_0 = 0,0042$; $r = 0,35$; $b = 0,0018$. Естественная емкость среды обитания $K = 199$; $R^2 = 0,795$.

Применяемая модель лишена физического смысла, так как начальная численность популяции существенно меньше единицы. Следовательно, скачок численности с 1965 по 1980 г. нельзя связывать с естественной автохтонной динамикой.

Модель с запаздывающим временем, выраженная в формуле (2):

$$N_{t+1} = N_t + rN_t - bN_t^2 = (1 + r)N_t - bN_t^2 \quad (2)$$

описывает динамику численности с $R^2 = 0,86$ с параметрами: $r = 1,263 \pm 0,0028$, $b = -0,0013 \pm 0,00001$; $p < 0,00001$. Ёмкость среды оценивается в 193 особи. Оценки основных экологических параметров в этой модели близки логистической (1), однако первая точка равновесия соответствует примерно 10 особям, что практически соответствует реальному N_0 (рис. 7).

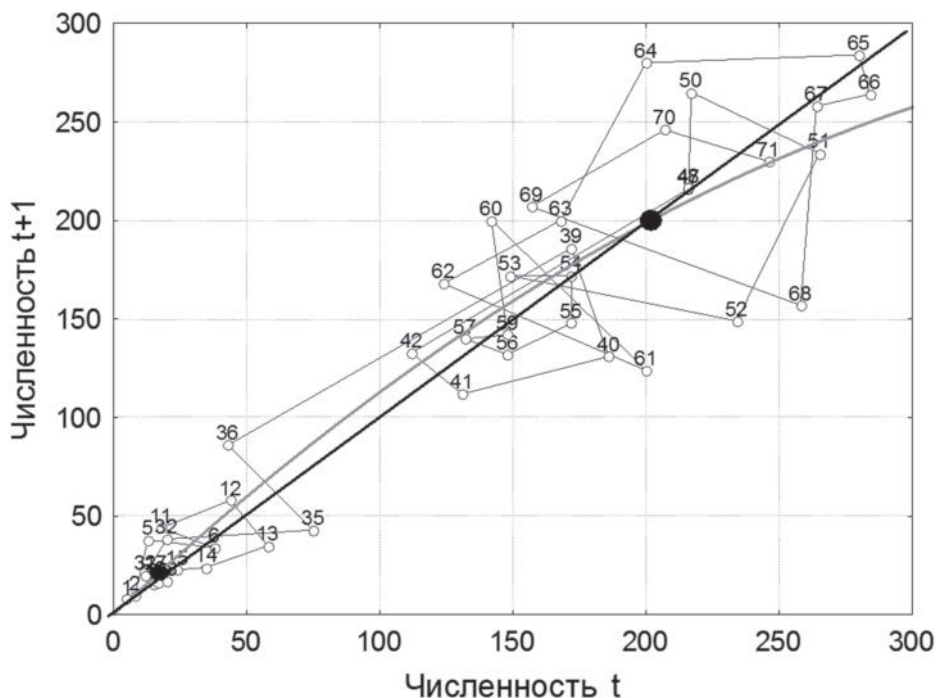


Рис. 7. Диаграмма динамики численности в модели с запаздыванием (по: Korablev et al., 2011). Кружки обозначают первое и второе равновесное состояние популяции.

На рисунке 8 приведена реальная динамика численности и ее аппроксимация моделью. Модель достаточно хорошо соответствует реальной флуктуации численности, показывая факт высокой зависимости численности бобра от момента времени t к моменту времени $t+1$. Однако неадекватность первой модели заставляет проверять гипотезу возможного внешнего влияния на резкий скачок численности в 1970-е гг. Так как речь идет об охраняемой территории, на которой прямое антропогенное воздействие сведено к минимуму, то логично проверить гипотезу влияния некоторых климатических переменных.

Возможность выделения двух классов состояния численности: низкая — ниже 100 особей, высокая — более 100, делает удобным проверку гипотезы с

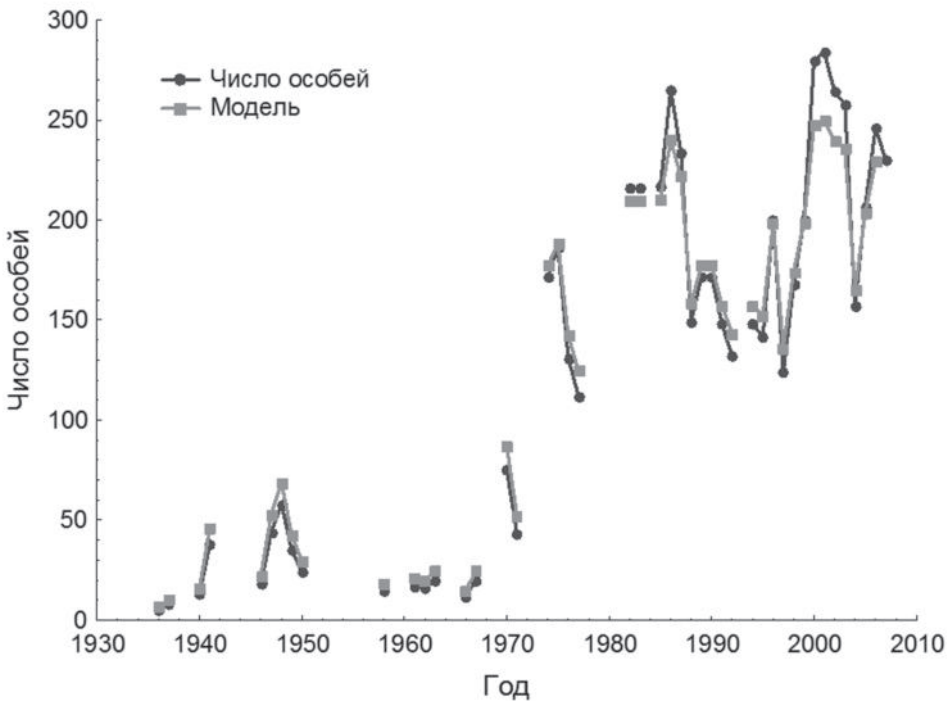


Рис. 8. Оценка качества с дискретным временем при сопоставлении её с реальной численностью популяции (по: Korablev et al., 2011).

помощью дискриминантного анализа. Дискриминирующими переменными приняты средние температуры и суммы осадков за месяц за период динамики. Дискриминантный анализ обеспечивает статистически значимое распознавание двух состояний (табл. 2).

Таблица 2. Качество распознавания состояний численности от климатических переменных $\chi^2 = 23,29$

Численность	Процент правильной классификации	1 — p = 0,507	2 — p = 0,493
Низкая	72,22	26	10
Высокая	77,14	8	27
В среднем	74,60	34,0	37,0

Ведущее значение имеют две переменные: средняя температура воздуха в марте ($F=23,40$) и сумма осадков в апреле ($F=10,35$). Переход к высокой численности связан с увеличением температуры в марте и уменьшением осадков в апреле (рис. 9). Физически такое соотношение определяет уменьшение мощности ве-

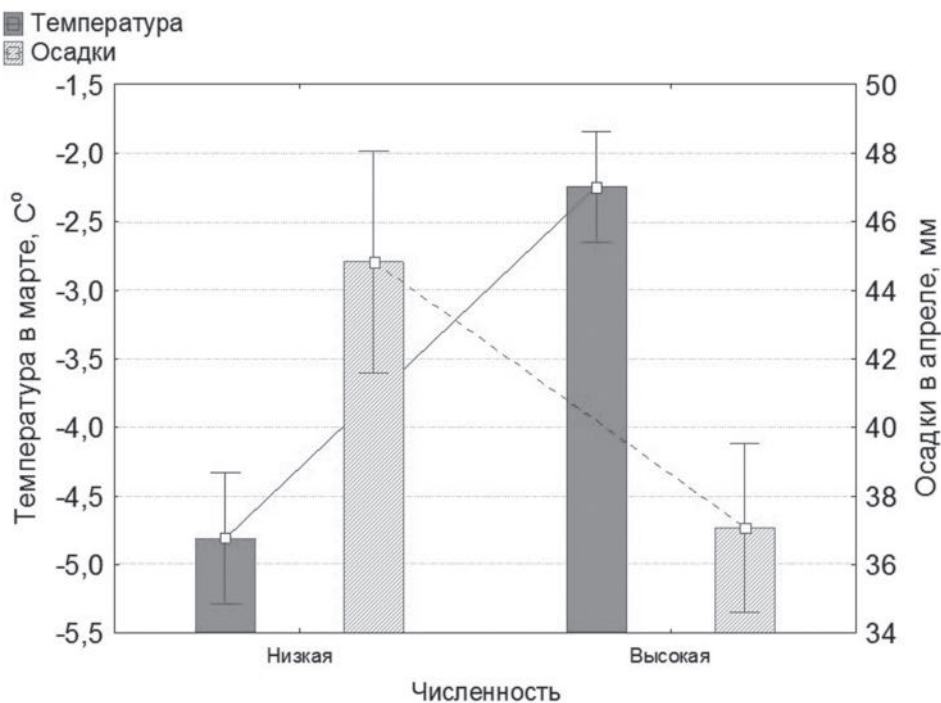


Рис. 9. Влияние основных климатических переменных на состояние численности популяции бобров района Центрально-Лесного заповедника.

сеннего паводка, что, скорее всего, обеспечивает лучшую сохранность плотин и выживаемость молодняка.

Таким образом, можно полагать, что резкий подъем численности в семидесятые годы есть кумулятивный результат как автохтонной динамики, так и малого изменения внешних условий, что и приводит к выраженному скачку от уровня равновесия со средним значением 10–25 особей до нового уровня равновесия, близкому к 200 особям.

Опыт реинтродукции показывает, что процесс восстановления популяций бобра до состояния, при котором наступает ограничение роста, продолжался в Швеции и Финляндии приблизительно 40 лет. В этих странах использовали небольшие группы животных, которых расселяли на обширные территории. В тех случаях, когда расселяли большие группы животных от 50 до 100 особей, этот период занимал приблизительно 20 лет (Дежкин и др., 1986; Zurowski, Kasperczyk, 1988; Hartman, 1994).

Чем можно объяснить медленный рост численности популяции Центрально-Лесного заповедника первые десятилетия?

Недостаточно развитая зимняя кормовая база и выпуск небольшой партии бобров (8 особей) на территорию с разветвленной речной системой (средняя плотность русел — 0,83 км/км²) привели к тому, что рост популяции в Центральном-Лесном заповеднике первые годы проходил крайне медленно. Значимым фактором было антропогенное воздействие, прямое (браконьерский промысел) и косвенное (трансформация угодий), которые, безусловно, играли отрицательную роль в формировании популяции в первые десятилетия. Однако труднопроходимость местности позволила сохраниться бобрам даже в период ликвидации заповедника.

Необходимо принимать во внимание экстремальные климатические явления. Бобры чувствительны к сильным морозам, ранним и продолжительным весенним паводкам, которые приводят к гибели в основном молодых животных (Бородина, 1966; Кудряшов, 1975; Ставровский, Ватолин, 1979; Ставровский, 1986; Данилов и др., 2007). Однако последствия перенесенного стресса продолжают отражаться на физиологическом состоянии репродуктивной части популяции в период размножения (Бородина, 1974), в связи с чем, сокращается рождаемость и может наблюдаться сокращение численности популяции. Физический смысл корреляции динамики численности животных и климатических параметров, температуры и суммы осадков в весенний период связан с увеличением паводковых явлений. Это приводит к разрушению плотин, убежищ, гибели молодняка. Подобное воздействие экстремальных климатических проявлений отмечается на севере европейской части России (Дьяков, 1975; Теплов, 2004), в Соединенных Штатах Америки (Müller-Shwarze, Sun, 2003) и Канаде (Mitchell, Cunjak, 2007). С другой стороны, климатические переменные могут оказывать более сложное и комплексное воздействие на популяции фитофагов. В частности, климатические факторы, особенно в весенний период, определяют качество и питательную ценность кормов для травоядных животных, что напрямую связано с их репродуктивными возможностями (Nolet et al., 2005; Campbell et al., 2012).

В тех регионах, где высока численность хищников, представляющих угрозу для бобров, отмечаются случаи нападения на бобровые жилища и их обитателей, нередко оканчивающиеся гибелью животных. Воздействие хищничества показательно на примере Центрально-Лесного заповедника, когда несколько бобров из первой партии выпуска были добыты рысью и медведем. Известно, что в некоторых местностях хищничество волка может оказывать серьезный пресс на бобровую популяцию. Например, в Канаде, где велись наблюдения в 1983–1988 гг., в одном из резерватов бобр составлял 44% по биомассе корма волков летом (Potvin et al., 1992). Анализ собранных экскрементов хищников в 2008 г. в бассейне Тюдьмы показал наличие у волка в 83% случаев шерсти бобра, у рыси этот показатель был 25% (Завьялов и др., 2011).

Масштабные сукцессии, вызванные ветровалами 1987, 1996 гг. также способствуют положительной динамике численности. Появление «окон» вследствие ветровалов, которые приурочены к гидросети, увеличение освещенности и появ-

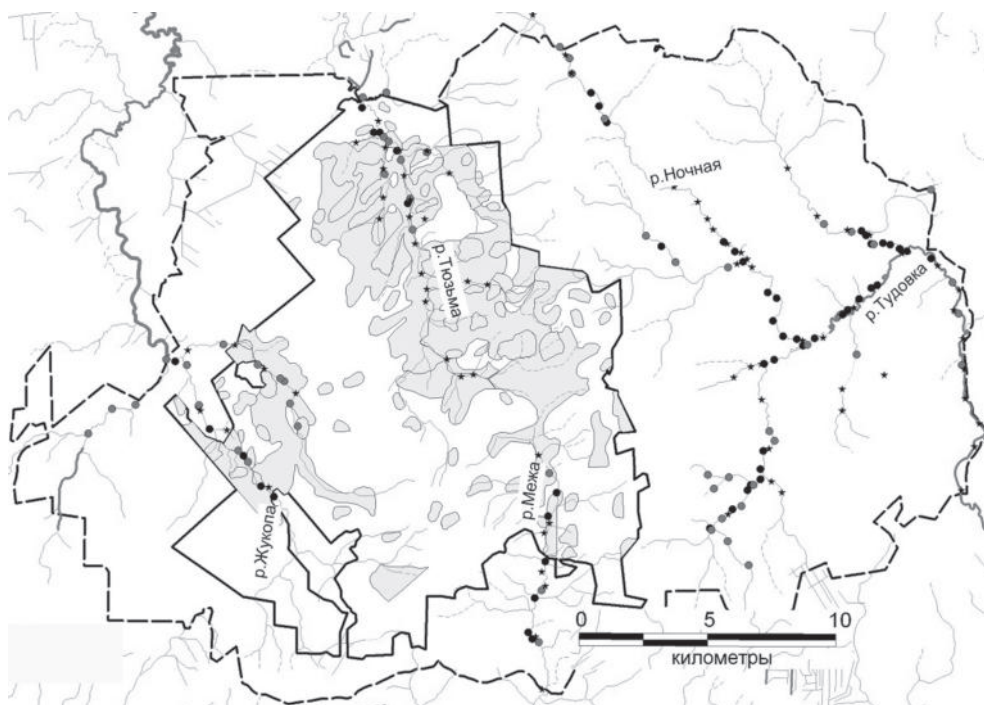


Рис. 10. Карта пространственного распространения поселений на территории Центрально-Лесного заповедника и охранный зоны.

Черные точки — поселения в 1982 г., серые — в 1996 г., звездочки — в 2007 г. Контуром и серой заливкой выделены ветровальные участки по состоянию на 1990 г.

ление на месте обширных ветровальных окон елового подроста с большой примесью мелколиственных пород, значительно увеличивают мозаичность угодий (Пукинская, 2007). На рисунке 10 представлены пространственное размещение поселений за ряд лет и степень поврежденности ветровалом территории заповедника.

Изменение пространственной структуры можно проследить, сопоставив распределение животных в поселениях 1982 г. (до ветровала), 1996 г. (9 лет после ветровала 1987 г.), и особенно 2007 г. (после ветровалов 1987 и 1996 гг.). По наиболее крупным рекам — Меже, Жукопе, Тюдьме, Ночной — наблюдается перемещение поселений в верховья, вслед за ветровальными «окнами».

Сравнение скорости роста численности бобров района Центрально-Лесного заповедника с другими популяциями позволяет отметить, что она не является экстремально низкой. В реинтродуцированной популяции бобра Латвии средний ежегодный прирост составил 1,25 (Балодис, 1990). В Нидерландах и Чехии скорость роста колебалась от 0,75 до 2,03 (Nolet et al., 2005), а в различных популяциях Швеции — от 1,7 до 2,9 (Hartman, 1994). Наши данные подтверждают, что

плотность 0,13 поселений на км² — не предел для климаксовой популяции бобров, поскольку в реинтродуцированной популяции Приокско-Террасного заповедника средняя плотность поселений составила 0,44 на км² (Завьялов и др., 2010).

2.1.1.3. Окский заповедник

В Окский заповедник бобров привозили несколькими партиями из Воронежа. В 1937 г. здесь было выпущено 12 бобров, в 1939 г. — 6, в 1940 г. — 11. Из привезенных животных 7 погибли в первые два дня, поэтому всего на территорию Окского заповедника было выпущено 22 бобра, из которых 11 самцов, столько же самок. В 1940 г. был получен первый приплод от завезенных ранее бобров. По данным учета, к концу 1940 г. в местах выпуска обитало 27 зверей в 12 поселениях (Бородина, 1949). С 1942 г. бобры начинают заселять новые участки. Естественное расселение бобров началось преимущественно с западной части заповедника, несколько позже были заселены старицы в нижнем течении р. Пра (Панкова, Панков, 2011). Бонитировка Мещерской низменности определила, что в районе Окского заповедника могут обитать до 2000 бобров (Арсеньев, 1948). В 1947 г. на территории заповедника обитало уже 84 бобра, а с учетом охранной зоны — 284. В 1949 г. на всей охраняемой территории Окского заповедника учтено 328 бобров. Численность увеличивалась до 1959 г., тогда на территории заповедника находилось 350 животных. В 1967 г. в заповеднике и охранной зоне обитало 514 особей. Численность рассматриваемой группировки возрастала до 1968 г. Еще в 1969 г. на охраняемой территории обитало приблизительно 680 бобров. Затем наметился спад и, начиная с 1969 г., снижение численности из-за изъятия для расселения в другие регионы и влияния природных лимитирующих факторов: климатические аномалии, пресс хищников, внутривидовые отношения. Так, в 1971 г. учтено 586 особей, в 1972 г. на той же территории обитало 512 бобров (Кудряшов, 1975).

1976–1982 гг. были периодом депрессии, поголовье ежегодно сокращалось, с 588 в 1974 г. до 303 особей в 1982 г. Начиная с 1983 г., численность восстанавливается и по 1989 г. остается высокой. Если в 1983 г. отмечалось 433, то в 1989 г. было уже 556 бобров (приводится численность на всей охраняемой территории). В 1990–1991 гг. происходит некоторое сокращение ее. Учеты 1991 г. показали, что на территории заповедника и охранной зоны обитало 495 животных (рис. 11) (Панков, Панкова, 2011).

Плотность рассматриваемой популяции ежегодно увеличивалась, пока не достигла максимального объема. Затем включились механизмы саморегуляции (увеличение числа прохолостевших самок, задержка начала размножения, повышение смертности сеголетов, резорбция эмбрионов и т.д.) (Кудряшов, 1975). Оказывают влияние на состояние популяций гидрологические и климатические условия. Неблагоприятно на население бобров Окского заповедника влияла суровая зима 1968/69 гг., когда промерзали многие водоемы.

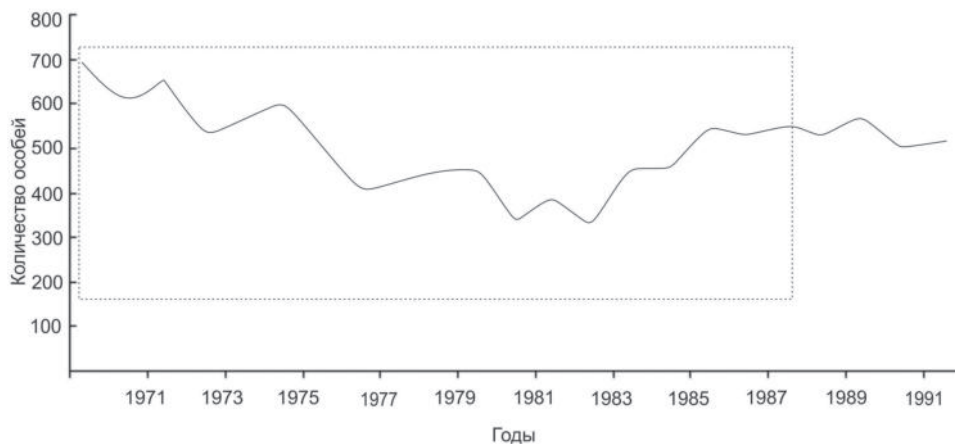


Рис. 11. Динамика численности популяции бобров на территории Окского заповедника. Пунктиром на графике обозначен период сбора исследуемой выборки черепов.

Хотя массовой гибели бобров не наблюдалось, но многие звери были сильно истощены (Кудряшов, 1975). К тому же, с 1961 по 1975 г. животных стали изымать для расселения в другие районы (ежегодно от 40 до 70 особей). Неблагоприятно на популяции отразился зимний паводок 1971/72 гг., тогда погибло около 10% бобров, населяющих р. Пру на территории заповедника. Положительными факторами являются теплая весна (особенно температурный режим в апреле-мае, когда появляется приплод), влажное лето, умеренная, без сильных морозов (вызывающих промерзание водоемов) и паводков зима. Самое большое значение для популяции имеют зимние паводки, заметно ослабляющие зверей, даже если у них есть возможность переждать их во временных убежищах. Весенние разливы (даже катастрофические) играют менее значительную роль. (Кудряшов, отчет находится в архиве Окского заповедника). На протяжении периода сбора черепов и в настоящее время плотность популяции бобров на водоемах Окского заповедника составляет одно поселение на 1,5–1,7 км береговой линии (Кудряшов, 1975; Панкова, Панков, 2009, 2010). Условия обитания бобров в Окском заповеднике существенно лучше, чем в Центрально-Лесном, по гидрологическому режиму и, особенно, по кормности угодий, поэтому процесс нарастания численности здесь шел более интенсивно.

2.1.1.4. Мордовский заповедник

Существующая на реке Мокша, в пределах Мордовского заповедника, группировка бобров берет начало от 34 животных воронежского происхождения, выпущенных небольшими партиями в период с 1936 по 1940 г. Однако неизвестно,

сколько особей уцелело, поскольку 10 бобров составляли сеголетки, плохо переносящие условия неволи и транспортировку (Бородина, 1966б). Выпуску предшествовала зоологическая экспедиция, проходившая под руководством С.С. Турова в 1936 г. (Туров, 2011).

Район выпуска бобров имеет хорошие гидрологические условия и обширную кормовую базу, представленную пойменной травянистой растительностью и сохранившую значительную лесистость. Оценка экологической емкости территории Мордовского позволила прогнозировать существование здесь до 160 бобровых семей общей численностью не менее 1120 бобров (Завьялов и др., 2015). Благоприятные условия определили успешное и быстрое расселение бобров в бассейне среднего течения реки Мокша и на многочисленных ее притоках. Уже спустя 5 лет с момента выпуска первых зверьков, появились бобровые поселения, удаленные на 8–15 километров от места выпуска, а в 1946–1947 гг. бобры начали заселять притоки реки Мокши на расстоянии 40 километров от места выпуска (Бородина, 1966а).

Годовые отчеты Мордовского заповедника приводят следующую динамику численности бобров: в 1940 г. поголовье бобров определялось в 77 животных, затем количество зверьков с каждым годом увеличивалось. В 1941 г. их обитало уже 97, а в 1944 г. — 100. В 1945 и 1946 гг. количество их также возросло и составило 120 и 132 особи соответственно. В 1947 г. поголовье бобров несколько снизилось и равнялось 121. Однако все учетные работы, проводившиеся в тот период, нельзя признать достоверными по причине отсутствия должной квалификации у учетчиков (Щербаков, 1960). С 1949 г. поступают более объективные сведения. В 1949 г. на территории Мордовского заповедника насчитывалось 176 бобров, в 1950 г. — 172. В 1951 г. численность животных составляла 149 штук, а в 1952 г. был произведен отлов 96 животных для переселения в другие области, после отлова на территории заповедника осталось 58 бобров, таким образом, численность зверей до отлова определялась в 154 особи. В 1953 г. поголовье бобров восстановилось до 92.

К концу 1950-х гг. численность бобрового населения заповедника стабилизировалась на уровне 144–147 особей, впрочем, согласно данным Щербакова (1960), численность бобрового стада определялась в 152 особи. С начала 60-х гг. наметилась тенденция к увеличению поголовья бобров. Заметное увеличение группировки произошло в 1962 г., когда количество зверей равнялось 195 особям. Такой демографический скачок объяснялся тем, что вследствие обилия осадков водой наполнились ранее малопригодные для обитания реки и ручьи, на которые и расселились бобры. Однако в 1963 г. численность бобров несколько сократилась (до 185 штук), поскольку животные покинули некоторые пойменные озера с подорванной кормовой базой. Этому способствовали условия весеннего разлива, аномально высокого по уровню (Бородина, 1966).

В 1964 г. сотрудники заповедника приняли меры по разреживанию группировки бобров, в результате чего численность животных увеличилась до 203 осо-

бей, что, вероятно, являлось предельным количеством животных для заповедника в годы с нормальным количеством осадков. Подсчитанный прирост поголовья бобров оказался равным 7,9% с учетом выловленных зверьков, однако эта величина не отражала фактического прироста популяции, поскольку подростки спокойно отселялись на сопредельные с заповедником участки (Бородина, 1966а).

Крайне неблагоприятной для бобров оказалась зима 1968/69 гг., когда промерзали водоемы и животные были вынуждены покидать хатки. Спасаясь от голодной смерти, зверьки много времени проводили на поверхности, где становились легкой добычей для хищников. Кроме того, многие животные погибали от истощения в норах и хатках, лишённые возможности выбраться через замерзший выход. Выбравшись же из постоянных убежищ, бобры не находили себе надежного укрытия и замерзали. Результаты учета показали, что количество перезимовавших животных заметно уменьшилось — со 198 в 1968 г., до 155 в 1969 г. Помимо этого, экстремально тяжелая зима сильно отразилась на рождаемости молодняка, создав крайне тяжелые условия существования бобров в период гона (Бородина, 1974). Максимальное количество поселений — 62 — отмечено в 1971 г. Высокая численность бобров быстро завершилась вторым спадом и в 1972–1973 гг. численность составила всего 72–66 особей. Краткий период очередного роста численности завершился в 1975 г., тогда учтены 116 особей (рис. 12) (Завьялов и др., 2015).

Анализ факторов динамики численности этой популяции бобров обобщен в работе Н.А. Завьялова и соавторов (2015). Учитывая влияние абиотических и биотических факторов, объективно фиксируемых в заповеднике, авторы приходят

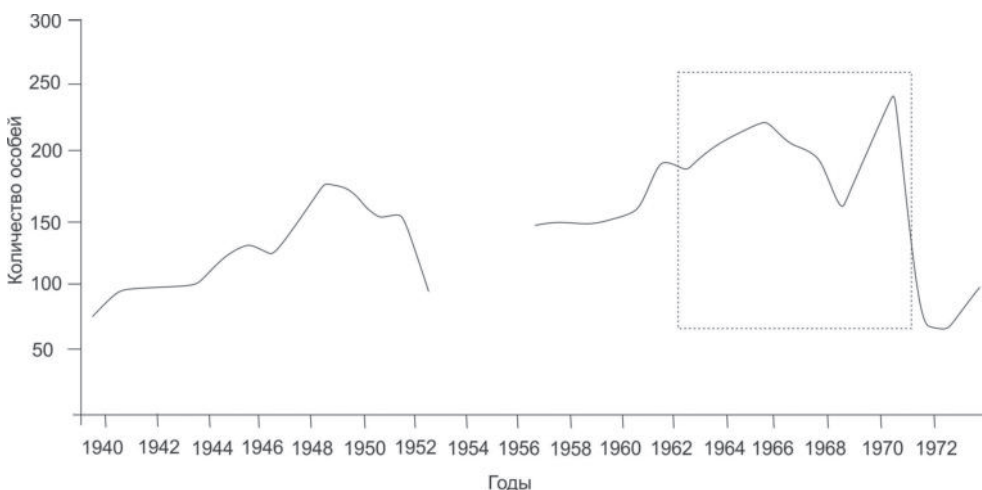


Рис. 12. Динамика численности популяции бобров на территории Мордовского заповедника.

По оси ординат — численность бобров, по оси абсцисс — гг. Пунктиром на графике обозначен период сбора исследуемой выборки черепов.

к выводу, что популяция находится в климаксной стадии при флуктуации на низком уровне численности. Данное состояние динамики численности характерно для территорий с низкой скоростью восстановления кормовых ресурсов. Вероятно, развитие популяции бобров в Мордовском заповеднике будет зависеть, главным образом, от скорости восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабов и скорости развития черноольшаников на заброшенных бобровых поселениях и климатических эксцессов: морозных зим, зимних паводков и летних засух, оказывающих влияние на динамику бобровой популяции в заповеднике.

2.1.1.5. Березинский заповедник и Белоруссия

Численность бобра на территории Белоруссии в средние века была стабильно высокая, стремительное её сокращение наметилось в XVIII веке, а к 1800 г. бобры встречались лишь в трех из 13 уездов (Кеппен, 1902). По-видимому, на протяжении XVII–XX веков на территории современной Беларуси стала формироваться все более четко выраженная метапопуляционная структура населения вида, вследствие территориальной разобщенности и инсуляризации популяций бобров отдельных речных бассейнов. Самусенко и Фоменков (1983), проводя ревизию популяций Белоруссии, выделяют три хорошо различимых по экстерьерным и интерьерным признакам автохтонных географических популяции: неманскую, сожскую и березинскую. В монографии 1981 г. Л.С. Лавров присвоил популяциям Белоруссии подвидовое наименование *Castor fiber belorussicus*.

Популяция бобров реки Березины является аборигенной, сформировавшейся в историческом прошлом. Предпосылками к ее сохранению послужили исключительно благоприятные природные особенности. Климат, значительная кормовая емкость фитоценозов, развитая гидрологическая сеть. Густота гидросети в Березинском заповеднике в среднем составляет 0,5 км/км² (Ставровский, Ватолин, 1979). Тем не менее, несмотря на столь благоприятные для существования бобров условия, численность этого вида по всей Белоруссии продолжала сокращаться, в том числе островных изолированных популяций из-за неконтролируемой эксплуатации (Каштальян, 2012). К середине 30-х годов XX века бобр в Белоруссии находился на грани полного истребления. Ситуация изменилась в 1924 г., когда бассейн реки Березины был обследован экспедицией под руководством А.В. Федюшина. Результаты экспедиции показали, что в верхнем течении реки и ее притоках находится крупнейшая из известных на тот момент колоний *Castor fiber* в европейской части СССР (Абатурин, 1969; Козло, Ставровский, 1975).

В 1925 г., на обследованной территории был установлен заповедный режим, способствующий устойчивому развитию популяции и экспансии бобров на соседние территории (Козло, Ставровский, 1975). Дальнейшие исследования 1925, 1946–1948 гг., выявили всего 54 пункта на территории республики, в которых обитали бобры, но бассейн Березины оставался наиболее крупным очагом, где

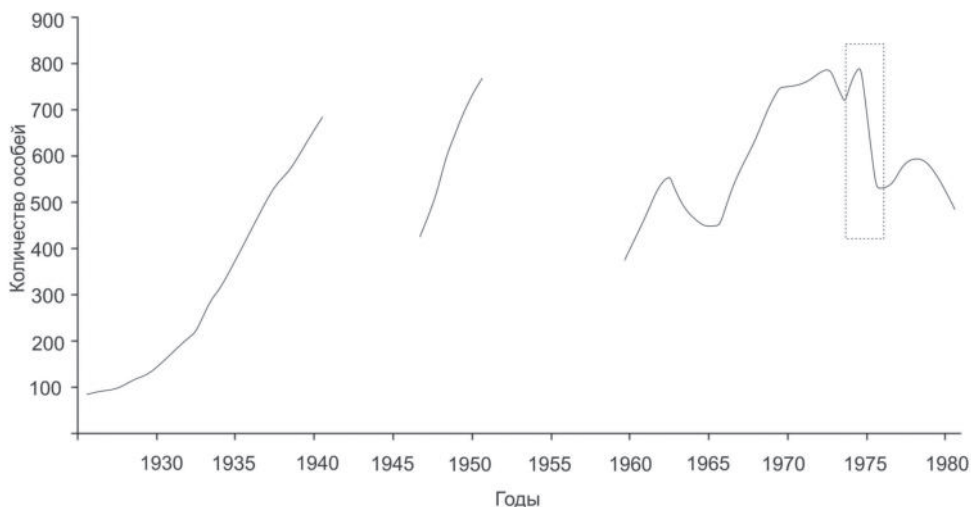


Рис. 13. Динамика численности популяции бобров на территории Березинского заповедника. Пунктиром на графике обозначен период сбора исследуемой выборки черепов.

сохранились аборигенные животные. В процентном отношении они составляли 54,4% от всех учтенных в Белоруссии бобров (Абатурин, 1969; Козло, Ставровский, 1975).

Учреждение на территории обитания бобров заповедника и, соответственно, регламентирование хозяйственной деятельности, вскоре отразилось на изменении численности популяции. Ежегодный прирост поголовья бобров в заповеднике с 1925 по 1940 г. составил в среднем 15,6% (Ставровский, 1986). Только за первые 8 лет существования заповедника численность поселений и самих животных возросла в 3 раза (Козло, Ставровский, 1975). В количественном выражении это выглядит так: в 1925 г., в заповеднике обитало 76 бобров, в 1930 г., — 152, и в 1940 г., — 680 особей (Ставровский, 1986). В середине 1940-х гг., из заповедника бобры начали расселяться естественным образом. Согласно экспертной оценке Д.Д. Ставровского (1986), более половины бобров, населяющих Белоруссию, являются прямыми потомками животных березинской популяции.

Динамика численности бобров Березинского заповедника выглядит следующим образом (рис. 13).

С 1925 г. численность животных возрастала, этому способствовало большое количество вакантных, незаселенных бобрами водоемов с богатой кормовой базой. Наиболее значительный прирост численности отмечен в 1933 г. (33,3%) — с 216 до 288 особей. По мере заселения пригодных для обитания водоемов к 1940 г., прирост численности уменьшился до 5,7–10,8% в год. К этому времени на территории заповедника насчитывалось 140–170 семей (660–680 особей), заселяющих 620 км береговой линии (Ставровский, 1986). Истощение кормовой базы

и сокращение пригодных местообитаний определило уменьшение прироста поголовья (Сержанин, 1961). В этот период стали встречаться оставленные бобрами хатки. Из учтенных в 1940 г., 338 хаток, лишь 168 оказались жилыми (Козло, Ставровский, 1975; Ставровский, 1986). По всей видимости, на тот момент численность популяции достигла своего максимума.

С 1941 по 1945 г., в период Великой Отечественной войны, количество бобров в заповеднике снизилось на 40,6%, в 1944 г. на территории заповедника было учтено 91 поселение, в которых обитало 420 особей (Ставровский, 1986; Каштальян, 2010, 2012). С 1946 по 1949 г., популяция восстановила свою прежнюю численность — 688 особей при среднем ежегодном приросте поголовья в 17%. В 1951 г. Березинский заповедник был закрыт и до 1959 г. на его территории функционировал охотничий заказник. Учетные работы в тот период времени не проводились (Абатурин, 1969). После восстановления заповедника выяснилось, что численность бобров значительно сократилась. Эпизоотия, случившаяся в 1953 г., и начавшийся после нее отлов бобров для расселения усилили тенденцию сокращения численности. В течение 1964–1965 гг. в заповеднике было отловлено 224 особи, не считая погибших в процессе животолова и передержки (Ставровский, 1986). Тем не менее, численность популяции постепенно восстанавливалась. В 1959 г. отмечено 368 особей, а в 1965 г. — 449. С 1966 г. отлов бобров в таком количестве больше не производился. В течение первых трех лет, до 1969 г., ежегодный прирост численности популяции составлял 15%, и в 1969 г., заповедник населял 741 бобр. С 1970 г., в результате высокой плотности заселения угодий, темпы прироста популяции бобров снизились, в 1972 г. численность поголовья бобров составляла 782 особи (Ставровский, 1986).

До 1972 г., значительных климатических отклонений от нормы не наблюдалось. Летом 1973 г., в результате непродолжительной засухи бобры покинули пересохшие мелкие стоячие водоемы, и численность их сократилась на 74 особи до 708 бобров. Благоприятное лето 1974 г., позволило бобрам вернуться на покинутые ранее места. Однако, уже в 1975 г., продолжительная засуха значительно сократила численность всей популяции до 524 особей. Полностью пересохло большинство лесных рек, мелиоративных каналов, болот. Отселяясь из пересохших водоемов, бобры часто становились добычей волков и лисиц (Ставровский, 1986). Засуха 1975 г., значительно изменила пространственное распределение бобров — полностью исчезли 69 поселений, находившихся в наиболее уязвимых водоемах. С 1976 по 1980 г. климатических аномалий не было, и к 1977 г. численность популяции возросла до 585 особей. С 1978 г., наблюдается спад численности и в 1980 г., на территории заповедника обитало около 480 бобров. Такое количество животных близко к оптимальному для Березинского заповедника. Бонитировка угодий и расчет запасов корма показали, что на территории заповедника численность бобров не может превышать 450 особей (Ставровский, 1986).

В условиях Березинского заповедника бобры предпочитают заселять малые реки, старицы с обильной пойменной растительностью. Менее предпочтительны

торфяные болота, пруды или водоемы искусственного происхождения — мелиоративные каналы, карьеры. Из кормовых угодий предпочтение отдается ивнякам, березнякам с примесью осины (Ставровский, 1978, 1986).

Основными лимитирующими факторами для популяции бобров бассейна Березины являются гидрологический режим водоемов и обеспеченность кормами. Засуха 1975 г. показала уязвимость поселений, расположенных на небольших лесных реках, старицах, неглубоких озерах. Крайне неблагоприятно на баланс вод реки Березины и ее притоков повлияла интенсивно проводившаяся вокруг заповедника мелиорация, негативно сказавшаяся на поселениях, расположенных по берегам истоков малых лесных рек. Фактором, существенно влияющим на динамику численности этой популяции бобров, А.П. Каштальян (2010) называет также антропогенное воздействие.

2.1.2. Областные и краевые территории

2.1.2.1. Псковская область

Последнее упоминание о бобре на Псковщине относится к первой половине XVIII века, что вероятно и следует считать моментом исчезновения вида в данном регионе (Кеппен, 1902). Реакклиматизации бобра в водосборном бассейне Псковско-Чудского озера предшествовали специальные работы, проведенные сотрудниками Госохотинспекции Псковской области в 1950–1951 гг., по выявлению наиболее пригодных мест для поселения. Выбор остановился, во-первых, на водоемах в бассейне р. Чёрной в Середкинском (ныне Псковском) административном районе, во-вторых, на верховьях р. Великой в Пустошкинском районе. Таким образом, после выпуска в 1951–1952 гг., бобров возникли две пространственно разобщенные группировки — северная и южная. Начало северной колонии положил выпуск 36 зверей на р. Чёрной в бассейне Псковского озера. Условия обитания в этом районе области для бобров благоприятны, чему способствуют обильная летняя и зимняя кормовая база, климатические и гидрографические условия. При создании северного очага обитания использовались бобры подвидов *C. f. belorussicus* и *C. f. orientoeuropaicus*. Первые в количестве 26 особей (14 самцов и 12 самок) привезены 25 сентября 1951 г. из Гомельской области. Год спустя — 28 августа 1952 г. — из Хоперского заповедника Воронежской области доставили еще 10 животных (Жарков, 1969). В районе выпуска бобров был установлен режим, ограничивающий природопользование, налажена охрана животных, что способствовало формированию высокой плотности населения вида и спустя 10 лет здесь обитало более 250 бобров в 45 поселениях (Прворов, 1963).

Расселяясь естественным путем из первичного очага выпуска, уже в конце 50-х годов бобры достигли водоемов Стругокрасненского района. В 1960 г. на водоемах района обитало 68 особей в 16 поселениях (Прворов, 1963). Таким образом, за 7–8 лет произошел почти восьмикратный прирост численности популя-

ции. Стратегию расселения бобра в Псковской области можно охарактеризовать как множественную реинтродукцию, когда после формирования первичных популяций на севере и юге области, внутри- и межобластные расселения осуществлялись еще в 12 пунктах. Всего, с 1960 по 1964 г. в области были выпущены 163 бобра, из них 10 бобров из Смоленской области и 153 местных (Никаноров, 1990; Иванов и др., 2006).

Группировка бобров Стругокрасненского (ныне Плюсского) района принадлежит к северной части популяции Псковской области. Внутриобластной выпуск животных был осуществлен в 1960 г., когда на р. Яня тремя партиями вселили 17 бобров (по данным Проворова — 19 животных, а по данным Иванова с соавторами — 25 бобров), взятых из Гдовского района Псковской области. В 1961 г. в Стругокрасненском районе был выпущен еще один бобр из южной колонии, которая занимает южные районы Псковской области: Пустошкинский, Новоскольнический, Великолукский, Невельский, и сформирована популяция животными, привезенными из Смоленской области (Жарков, 1969; Иванов и др., 2006). Коллекция черепов формировалась в Стругокрасненском районе, водоемы которого относятся к бассейну рек Плюсы, Шелони, Великой и Псковско-Чудскому озеру. Гидрографическая сеть района характеризуется плотностью 0,2 км/км² (Иванов и др., 2006).

Обобщенное представление о динамике численности бобра в Псковской области на период формирования коллекции черепов дают внутриобластные учеты (рис. 14).

Среднегодовой прирост численности речного бобра в Псковской области, включая бассейн Псковско-Чудского озера, равнялся в 1960–1975 гг. 16,4%: в 1960 г. — 35,4% (когда в Псковской области насчитывалось примерно 400 особей), в 1965 г. — 16,2% (750 особей), в 1970 г. — 16,9% (1850 особей) и в

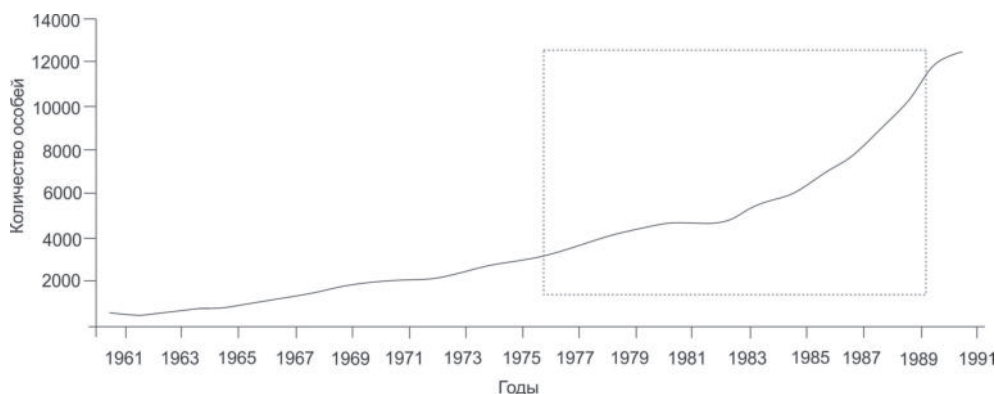


Рис. 14. Динамика численности бобров в Псковской области (по: Иванов и др., 2006 с дополнениями).

По оси ординат — численность бобров, по оси абсцисс — годы. Пунктиром на графике обозначен период сбора исследуемой выборки черепов.

1975 г. — 13,8% (3000 особей). По мере нарастания численности бобров их среднегодовой прирост поголовья почти повсеместно стал уменьшаться. Очевидно, это объясняется заселением бобрами большинства пригодных для них водоёмов и близкой к предельной плотностью в оптимальных угодьях.

В начале 1990-х гг. численность бобра в Псковской области относительно стабилизировалась. В некоторых районах в связи с сокращением кормовой базы поголовье бобров снижалось. В других районах бобры ещё продолжали осваивать новые угодья (Иванов и др., 2006). Как следует из динамики численности бобра на территории области, практически с первых десятилетий наметился рост поголовья. Особенно численность увеличилась после проведения внутриобластных расселений. Начиная с 1980-х по 1990-е гг., наблюдается «акклиматизационный взрыв» — резкое увеличение численности вида-вселенца и заселение всех пригодных для обитания территорий.

2.1.2.2. Брянская область

Согласно опубликованным данным, на территории Брянской области бобр фактически не исчезал, но в начале XX века его численность была чрезвычайно мала. Отдельные поселения встречались на западе области на реке Ипуть, принадлежащей бассейну реки Сож и, видимо, представляли собой остатки аборигенных популяций, однако неизвестно, сохранились ли бобры в этой местности после Второй мировой войны. Реинтродукция на территории области началась в 1947 г., за десять лет было выпущено 182 бобра воронежского происхождения, которые расселились в бассейне Десны (Алейников, 2010).

Наряду с воронежскими бобрами в бассейн Десны в 1953 г. выпустили 90 животных из бассейна р. Березины (Ставровский, Ватолин, 1979; Ставровский, 1986). Места выпуска животных сразу же были объявлены заказниками. Зимой проводились биотехнические мероприятия по подкормке животных, что позволило избежать массовой гибели зверьков. В первый год было потеряно лишь 5 особей (Ставровский, Ватолин, 1979). Таким образом, исходным количеством животных-основателей можно считать 85 бобров. Условия обитания в среднем течении Десны вполне благоприятны. Береза и осина, основные кормовые объекты бобра в зимний период, занимали около 53% от всей лесопокрытой площади, средняя густота речной сети составляла 0,25 км/км² (Ставровский, Ватолин, 1979).

Первые годы после выпуска, с 1953 по 1956, роста численности бобров не наблюдалось. Территорию, на которую был произведен выпуск, населяло около 90 бобров, живущих в 48 поселениях. Однако, уже к 1959 г. произошел интенсивный прирост численности, к этому моменту популяция насчитывала 252 бобра. Животные освоили и заселили все пригодные водоемы, находящиеся в районе выпуска (Ставровский, 1986). К сожалению, ежегодные учетные работы не проводились, и представляется возможным констатировать динамику численности лишь с интервалом в 3–4 года. В 1964 г., было выявлено 318 особей. Отселяясь с

притоков, бобры начали образовывать поселения на р. Десна, в том же году там было учтено 55 бобров. В охотничий сезон 1963/64 гг., был разрешен промысловый отлов животных. В первые годы он составлял 4–5% от общей численности популяции. В последующие годы промысловую квоту увеличили до 17,4%, но и эта цифра не оказывала заметного влияния на динамику численности популяции при разрешенных нормах изъятия не более 25% от общей численности животных.

По результатам учета 1964 г., в среднем течении Десны и ее притоках было зафиксировано 479 бобров. В 1971 г., произошло значительное изменение пространственного распределения поселений. Животные покинули притоки Десны, где к тому времени вследствие перенаселенности истощились запасы корма и обострились внутривидовые отношения. На Десне численность бобров, напротив, возросла со 130 особей в 1967 г. до 223 в 1971 г. Дальнейшее сокращение поголовья бобров на притоках Десны спровоцировали неблагоприятные погодные явления: суровая малоснежная зима 1972/73 гг., и засушливое лето 1975 г. В 1975 г., в среднем течении по руслу Десны обитал 381 бобр, а в 1976 г. — 354 (Ставровский, Ватолин, 1979; Ставровский, 1986).

Лимитирующими факторами, в условиях обитания данной популяции, являются как климатические, так и антропогенные. Масштабные весенние разливы, когда все водоемы сливаются воедино с поймой, вынуждали бобров покидать поселения и искать убежища на возвышенных участках. Кроме того, в отсутствии регламентации хозяйственной деятельности, бобры деснянской популяции подвергались негативному воздействию со стороны человека. Вырубка кустарника, сенокосение, мелиорация подрывали кормовую базу. Нередко норы и хатки бобров становились объектами целенаправленного разрушения человеком. В заключение можно отметить, что в результате выпуска здесь бобров, спустя 23 года, в среднем течении р. Десна, образовалась устойчиво развивающаяся популяция животных березинского происхождения.

2.1.2.3. Томская область

Реинтродукция бобров в Томской области осуществлялась многоэтапно, всего было произведено 11 выпусков животных общим количеством 410 особей с 1941 по 1962 г. (Сафонов, Павлов, 1973). Как и во многих регионах, в Томской области выпускали животных двух подвидов: *C. f. orientoeuropaeus* и *C. f. belorussicus*, также практиковалось внутриобластное расселение, однако в небольшом объеме. Результаты учетов 1965 г. позволяют считать реинтродукцию успешной, бобры расселились по водоемам, относящимся к бассейну Васюгана, и на момент учета их численность составляла не менее 1500 особей (Сафонов, Павлов, 1973). Используемые в настоящей работе животные являются потомками *C. f. belorussicus* бассейна Березины, выпуск которых производился на реках Чертола и Игол в 1958 г. Партия выпущенных бобров включала 27 особей, из которых 13 составили самки и 14 самцы.

2.1.2.4. Новосибирская область

В рамках восстановления численности вида в Новосибирской области произведено 9 выпусков бобров в количестве 299 особей с 1956 по 1967 г., преимущественно белорусского происхождения (Сафонов, Павлов, 1973). В работе мы использовали выборку из популяции бобров, населяющих р. Чека, приток р. Тара.

В Новосибирскую область, на реку Тара партия бобров была выпущена в 1958 г. Источником животных послужила популяция бассейна реки Березины. Общее количество выпущенных бобров — 53 особи, из которых 26 взрослых самцов и 27 взрослых самок. Протяженность участка реки, на который производился выпуск животных, составила около 150 км. Парно выпущенные бобры своевременно заготовили веточный корм и успешно перезимовали (Жданов, Ставровский, 1981). Когда началось заселение р. Чека, притока р. Тары бобрами — неизвестно, поскольку проведение учетных работ на площади в 17 500 км² крайне затруднительно. По сообщению А.П. Жданова (1965) в 1965–1966 гг. в границах Новосибирской области бассейна р. Тары был полностью заселен бобрами. По данным учета 1969 г. на р. Таре находилось 39 поселений с 120–180 бобрами, на р. Чеке — 45 поселений с 210–300 бобрами. Реинтродукцию бобра в Новосибирской области можно считать успешной, поскольку осенью 1970 г. численность вида в бассейне р. Оми оценивалась в 1200–1300 особей (Сафонов, Павлов, 1973).

2.1.2.5. Восточная часть Польши (Воеводство Подляское Белостокская область)

Бобры исконно обитали на территории Польши и регулярно встречались вплоть до конца средних веков. Затем численность вида стала стремительно сокращаться и на протяжении всего XIX века оставалась крайне низкой (Кеппен, 1902). Считается, что к 1945 г. бобр исчез из фауны Польши (Dzieciolowski, Gozdziwski, 1999).

Современные бобры Северо-востока страны имеют смешанное восточноевропейско-белорусское происхождение. В формировании этой популяции, возможно, участвовали и сохранившиеся в небольшом количестве аборигенные животные. В 1948/1949 гг. партия животных из Воронежского заповедника была реинтродуцирована вблизи г. Осовца Белостокской области (Журовский, 1976). К началу 70-х годов отмечалось расселение потомков этой партии животных в направлении р. Нарев. По всей видимости, в этом районе существовал сохранившейся очаг бобров Неманской популяции. В Беловежской пушке бобры появились в 1968 г. естественным путем расселяясь с территории Белоруссии. Здесь в 1956/1957 гг. проводились выпуски животных белорусского подвида (Павлов и др., 1973), взятых, вероятно, в бассейне Немана. В начале 1970-х гг. численность бобров в Белостокской области определялась в 300 особей (Журовский, 1976). В состоянии

низкой численности популяции бобров этой части Польши находились вплоть до середины 1970-х гг., когда в стране их насчитывалось примерно 350 особей. Затем последовал «акклиматизационный взрыв» и численность вида стремительно росла. Уже к началу 1980-х гг. на территории Польши обитало около 1000 особей *Castor fiber* (Zurowski, 1979). Всего же за период с 1977 по 1997 г. количество животных возросло до 9000 особей (Dzieciolowski, Gozdziwski, 1999). Таким образом, современные популяции бобра Польши характеризуются смешанным происхождением из животных восточноевропейского и белорусского подвидов; немногочисленных аборигенных популяций, сохранившихся на востоке страны; мигрантов с территории Калининградской области и Литвы, имеющих смешанное белорусско-воронежское происхождение (Zurowski, 1988; Ulevicius, 1997). Начиная с 1974 г., реализовались программы повторных транслокаций бобров из разных частей страны. В результате, подвидовой статус современных польских бобров *Castor fiber* носит черты различных автохтонных подвидов и их акклиматизированных форм. Однако черепа, собранные до середины 1970-х гг. на востоке страны, принадлежат либо *C. f. belorussicus*, либо первым поколениям гибридов *C. f. belorussicus* × *C. f. orientoeuropaeus*. Примечательно, что большинство (56%) бобров, отловленных в конце 1970-х – начале 1980-х гг. на северо-востоке Польши имели черный окрас (Zurowski, Kasperczyk, 1986), что характерно для животных Неманской и Воронежской популяций (Самусенко, Фоменков, 1983).

2.1.2.6. Хабаровский край

Самая восточная популяция бобров *Castor fiber* формировалась на реках Немта и Мухен, правых притоках Амура. Сюда с 1964 по 1975 г. были вселены 56 бобров, относящихся к подвиду *C.f. belorussicus* из автохтонной популяции бассейна р. Березина (Олейников, 2011). Животные успешно приспособились к местным условиям обитания. В местах реинтродукции пищей бобрам служат более 30 видов древесных растений, в том числе эндемичных для юга Дальнего Востока. Преимущественно поедаются древесно-кустарниковые корма, поскольку водно-болотные травянистые растения присутствуют в недостаточном количестве (Олейников, 2013). Эколого-демографические характеристики этой самой восточной в России популяции *Castor fiber* свидетельствуют о позитивных результатах транслокации, подтверждающихся стабильным ростом численности, однако особенности ландшафта и гидрографии ограничивают её территориальную экспансию (Олейников, 2011). Согласно учетным данным в начале 1980-х гг. численность популяции оценивалась в 200–250 особей (Сафонов и др., 1983). В популяции бобра бассейна р. Немта отмечалась высокая доля сеголетков — 37,1% и относительно высокая плодовитость по сравнению с аборигенной популяцией Березины (Савельев, 1989), что предопределило стабильную положительную динамику. В настоящее время численность вида выросла в три раза и составляет более чем 700 особей (Олейников, 2011).

Основными лимитирующими факторами для популяции бобров Хабаровского края являются, в первую очередь, климатические: регулярные паводки, разрушающие бобровые постройки. Также сдерживающим численность фактором служат хищники, наиболее уязвимы от них бобры в зимний период. Лимитирующее влияние оказывает и антропогенный фактор, имеющий выраженный прямой и косвенный эффект (Олейников, 2013).

2.2. Морфо-фенетическая изменчивость популяций бобра

Частоты вариаций признаков являются базовой характеристикой фенотипа отдельных природных группировок различного ранга. Сравнение частоты встречаемости вариаций 22 признаков позволяет отметить существенные отличия всех сравниваемых выборок (табл. 3). Наряду с фенами, представленными доминирующей частотой, встречаются редкие морфы, а также фены, представленные стабильной пропорцией в исследуемых выборках. Таким образом, можно выделить сверхдоминирующие (максимальная частота от 0,9 и выше), доминирующие (менее 0,9), субдоминирующие (0,5–0,8), редкие (около 0,1) и уникальные (не более 0,1) фены.

Сверхдоминирующими признаками являются: *CFN* вариация *p*, *CIF* вариация *h*, *CFT* вариация *s*, *FIO* вариация *u*, *FPA* вариация *s*, *FFP* вариация *d*, *FST* вариация *m*. Во всех выборках частоты этих признаков флуктуируют значительно, но в пропорциональном отношении составляют от 1 до 0,6.

В группу доминантных фенотипов можно отнести признаки: *CIF* вариация *p*, *USO* вариация *s*, *FSP* вариация *s*, *FLZ* вариация *a*, *FHP* вариация *d*, *FMP* вариация *s*, *PFV* вариация *d*, частоты этих признаков варьируют в пределах от 0,85 до 0,25, однако в большинстве выборок они доминируют.

В группу субдоминирующих признаков следует причислить: *OAI* вариация *d*, *USO* вариация *s*, *CFO* вариация *f*, *FCB* вариация *e*, *FMD* вариация *d*, *CMP* вариация *d*, *SSP* вариация *d*, *NMM* вариация *u*. Они составляют около 0,50 частоты встречаемости но, как правило, не более 0,75.

К редким фенам относятся: *CFN* вариация *h*, *CFO* вариация *s*, *FSP* вариация *f*, *CFT* вариация *d*, *e*; *FCB* вариация *d*, *FMP* вариация *r*, *FSC* вариация *a*, их частота не превышает 0,15 во всех выборках.

Уникальные фены: *FSP* вариация *r*, *CFT* вариация *r,g,t*, *FIO* вариация *d,i*, *FCB* вариация *l*, *FCB* вариация *t*, *FHP* вариация *q*, *i*, *FPA* вариация *r*, *FFP* *s*, *FST* вариация *l*, *NMM* вариация *t,q*. встречаются в некоторых выборках с частотой не более 0,1.

Остальные фены трудно классифицировать в определенную группу из-за высокой их флуктуации. В целом принятая нами классификация является в известной мере условной, поскольку изменения частот встречаемости отдельных признаков достигают существенной величины и границы групп в этом случае перекрываются.

Таблица 3. Частота встречаемости (средняя по двум сторонам) неметрических вариаций краниологических признаков популяций бобра

Код признака	Код вариации	Выборки									
		Пол(ьша)	ЦЛЗ	ВЗ	ПО	МЗ	БЗ	БО	НО	ТО	ОЗ
CFN	p	0,89	0,86	0,85	0,89	0,99	0,82	0,79	0,93	0,96	0,93
	h	0,11	0,14	0,15	0,11	0,01	0,18	0,21	0,07	0,04	0,07
CIF	p	0,13	0,4	0,43	0,34	0,11	0,22	0,13	0,08	0,17	0,27
	h	0,87	0,6	0,56	0,66	0,89	0,78	0,87	0,92	0,83	0,73
OAI	d	0,17	0,98	0,98	0,32	0,18	0,18	0,25	0,13	0,17	0,94
	a	0,83	0,02	0,02	0,68	0,82	0,82	0,75	0,87	0,83	0,07
USO	s	0,36	0,2	0,63	0,19	0,59	0,43	0,17	0,31	0,64	0,59
	p	0,33	0,23	0,22	0,25	0,18	0,37	0,21	0,54	0,34	0,16
	n	0,31	0,48	0,15	0,56	0,24	0,20	0,62	0,16	0,03	0,25
CFO	f	0,55	0,28	0,47	0,52	0,37	0,23	0,21	0,53	0,67	0,47
	l	0,18	0,32	0,26	0,25	0,27	0,33	0,33	0,23	0,23	0,26
	c	0,26	0,31	0,20	0,20	0,27	0,34	0,38	0,20	0,02	0,15
	s	0,00	0,07	0,06	0,03	0,10	0,09	0,08	0,05	0,08	0,13
FSP	s	0,84	0,62	0,63	0,83	0,67	0,72	0,92	0,80	0,68	0,73
	r	0,03	0,05	0,04	0,01	0,00	0,08	0,00	0,02	0,06	0,07
	f	0,05	0,13	0,10	0,06	0,05	0,13	0,00	0,11	0,15	0,06
	l	0,08	0,2	0,23	0,11	0,27	0,07	0,08	0,08	0,11	0,13
CFT	s	0,81	0,75	0,90	0,06	0,87	0,75	0,62	0,77	0,91	0,82
	c	0,00	0,03	0,01	0,00	0,00	0,18	0,21	0,20	0,04	0,01
	r	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01
	d	0,09	0,13	0,02	0,14	0,08	0,05	0,00	0,01	0,00	0,06
	g	0,00	0,01	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
	e	0,09	0,09	0,01	0,15	0,05	0,00	0,17	0,01	0,05	0,09
	q	0,00	0	0,01	0,65	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
t	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0	
FLZ	a	0,74	0,47	0,61	0,78	0,53	0,81	0,75	0,68	0,51	0,62
	d	0,26	0,42	0,39	0,22	0,47	0,19	0,25	0,32	0,49	0,38
FIO	u	1,00	0,99	0,97	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,75
	d	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25
	i	0,00	0	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
FCB	u	0,44	0,55	0,25	0,56	0,13	0,43	0,47	0,28	0,37	0,1
	d	0,00	0,11	0,07	0,09	0,01	0,15	0,05	0,06	0,00	0,01
	l	0,00	0	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
	e	0,56	0,34	0,65	0,33	0,87	0,42	0,48	0,67	0,63	0,88
	t	0,00	0	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0

Окончание табл. 3

Код признака	Код вариации	Выборки									
		Пол(ыша)	ЦЛЗ	ВЗ	ПО	МЗ	БЗ	БО	НО	ТО	ОЗ
FHP	u	0,03	0,06	0,05	0,25	0,11	0,08	0,00	0,05	0,07	0,19
	d	0,75	0,7	0,71	0,53	0,71	0,58	0,75	0,75	0,79	0,63
	t	0,19	0,25	0,22	0,19	0,17	0,31	0,21	0,20	0,14	0,19
	q	0,03	0	0,01	0,02	0,00	0,03	0,04	0,01	0,00	0
	i	0,00	0	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0
FMD	a	0,47	0,44	0,52	0,42	0,51	0,37	0,62	0,50	0,46	0,46
	d	0,53	0,56	0,47	0,58	0,49	0,63	0,38	0,50	0,54	0,55
FMP	c	0,21	0,08	0,02	0,12	0,10	0,22	0,25	0,13	0,10	0,08
	r	0,13	0,04	0,05	0,03	0,01	0,10	0,08	0,12	0,04	0,09
	s	0,66	0,88	0,92	0,85	0,89	0,68	0,67	0,76	0,86	0,83
CMP	a	0,29	0,18	0,17	0,39	0,27	0,55	0,46	0,45	0,31	0,32
	d	0,71	0,82	0,82	0,54	0,73	0,45	0,54	0,55	0,69	0,68
FPA	c	0,11	0,08	0,04	0,20	0,05	0,07	0,26	0,11	0,10	0,08
	r	0,00	0,05	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,07
	s	0,89	0,87	0,94	0,66	0,95	0,93	0,74	0,90	0,88	0,86
FFP	a	0,11	0,01	0,05	0,05	0,10	0,29	0,33	0,04	0,25	0,1
	d	0,89	0,99	0,94	0,95	0,90	0,71	0,59	0,96	0,75	0,9
	s	0,00	0	0,01	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0
FSC	a	0,11	0,04	0,11	0,07	0,08	0,04	0,00	0,00	0,00	0,04
	d	0,89	0,96	0,89	0,93	0,92	0,96	1,00	1,00	1,00	0,96
SSP	a	0,53	0,18	0,36	0,28	0,55	0,30	0,58	0,45	0,60	0,47
	d	0,47	0,82	0,63	0,72	0,45	0,70	0,42	0,56	0,40	0,53
FST	m	0,76	0,67	0,98	0,77	0,92	0,77	0,92	0,93	1,00	0,6
	a	0,18	0,23	0,01	0,19	0,08	0,19	0,08	0,07	0,00	0,32
	l	0,06	0,09	0,01	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,08
PFB	a	0,29	0,4	0,26	0,25	0,23	0,45	0,40	0,33	0,35	0,22
	d	0,71	0,6	0,74	0,25	0,77	0,55	0,60	0,67	0,65	0,78
CMM	c	0,59	0,3	0,09	0,23	0,30	0,70	0,70	0,39	0,30	0,14
	r	0,41	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
	s	0,00	0,7	0,91	0,77	0,70	0,30	0,30	0,61	0,70	0,86
NMM	u	0,47	0,62	0,44	0,79	0,38	0,47	0,48	0,70	0,52	0,54
	d	0,26	0,26	0,33	0,12	0,04	0,43	0,21	0,18	0,00	0,16
	e	0,26	0,12	0,12	0,00	0,57	0,07	0,22	0,13	0,40	0,3
	t	0,00	0	0,10	0,00	0,00	0,03	0,09	0,00	0,00	0
	q	0,00	0	0,01	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0

Фено-генетическая изменчивость автохтонных и реинтродуцированных популяций. При изучении феногенетической структуры популяций в высокой степени различными оказались частоты двух вариаций признаков. По сравнению с восточноевропейскими (0,02) у белорусских бобров увеличилась (0,22) частота встречаемости фена *FMPc* (кодирующего конфигурацию заднего верхнечелюстного отверстия), такая же тенденция характерна для вариации *a* признака *СМР* (наличие контакта M^3 с небной костью), 0,17 и 0,55 соответственно. По доминированию многих фенов различия между автохтонными популяциями достигают большей величины. Смена доминирующего фена наблюдается в признаках *CIF*, *USO*, *SSP*, *CMM* (кодируют форму и конфигурацию швов на черепе, и количество отверстий для прохождения нервов и кровеносных сосудов). В других случаях смены доминирования не происходило, однако пропорции присутствия отдельных фенов проявляют очевидную флуктуацию. Кроме того, отличия проявляются в смене частот доминирующих фенов (2,9% от количества вариаций) и наличии фенов-маркеров, встречающихся с минимальной частотой (уникальных фенов).

Показатель сходства *r* в парном сравнении восточноевропейских и белорусских бобров составил $0,94 \pm 0,03$, что соответствует различию по фенотипу на 6%. Показатели $\mu = 2,134 \pm 0,123$ и $2,412 \pm 0,367$ указывают на более высокий полиморфизм белорусских бобров. Доля редких фенов *h* *C. f. orientoeuropaues* = $0,256 \pm 0,082$, что несколько выше, чем у *C. f. belorussicus* = $0,220 \pm 0,048$.

Различия в частоте встречаемости некоторых доминирующих фенов достигают 40% и более. Например, если фен *USOs* в выборке из Воронежского заповедника проявляется с частотой 0,63, то в выборке из Центрально-Лесного уже 0,2. Этот же фен в сериях Окского и Мордовского заповедников встречается заметно чаще — 0,59, в Псковской области данная вариация встречается реже, с частотой всего 0,19, а в Брянской области — лишь 0,17. Фен *FSTm* в популяции Воронежского заповедника представлен с частотой 0,98, в Центрально-Лесном заповеднике — 0,67, снижаясь в Окском до 0,61 и возрастая в Брянской области и Мордовском заповеднике до 0,92. В сериях из Березинского заповедника и Псковской области эта вариация встречается с частотой 0,77. Вариация *CFTs*, во всех выборках, родственных бобрам Воронежского заповедника, представлена с частотой от 0,75 (ЦЛЗ) до 0,89 (ВЗ), в то время как в серии из Псковской области этот признак проявляется уже с частотой 0,06, но в популяциях Березинского заповедника и Брянской области встречаемость его составляет 0,75 и 0,62. Вариация *q* того же признака была встречена только в Воронежском заповеднике и с минимальной частотой — 0,01, однако в серии черепов из Псковской области этот фен является доминирующим — 0,65, при этом, не встречаясь в аборигенной популяции и Брянской области. К «эндемичным» фенам, то есть присущим только некоторым популяциям, стоит отнести также вариации *t* и *q* признака *NMM*. Для выборки Окского заповедника оригинальным является фен *CFTr*, встречаясь лишь там с частотой 0,01.

В ряде случаев изменения частот фенов носят согласованный характер, проявляющийся в увеличении частоты некоторых вариаций в реинтродуцированных популяциях «воронежских» бобров. К таким следует отнести *CIFh*, *OAIa*, *USOn* и ряд других. В некоторых случаях, напротив, частоты фенов реинтродуцированных популяций ниже, чем в аборигенной. Среди них: *CFTs*, *FHPd*, *FMDa*, *FMPs*, и некоторые другие. В дочерних популяциях Березинского заповедника заметно увеличились частоты встречаемости фенов *OAIId*, *USOn*, *FSPs*. Фены: *USOs*, *CFTs*, *FCBd* проявляются реже.

Смена доминирующего фена наблюдалась в нескольких случаях. Во-первых, для признака *OAI*. В выборки Мордовского заповедника вариация *OAIId* составляла 0,18, а в выборках Окского, Центрально-Лесного, Воронежского заповедников — уже более 0,90. Во-вторых, упоминавшийся ранее *CFTs*.

Выявить значительные различия в частоте встречаемости отдельных вариаций признаков в «белорусских» и «воронежских» популяциях не удалось. В высокой степени различными оказались частоты встречаемости всего двух вариаций признаков. По сравнению с воронежскими у березинских бобров увеличилась частота встречаемости фена *FMPa*, такая же тенденция характерна для вариации *a* признака *СМР*. По доминированию многих фенов различия между Березинским и Воронежским заповедниками достигают большой величины. Смена доминирующего фена наблюдается в признаках *CIF*, *USO*, *SSP*, *СММ*. В других случаях смены доминирования не происходило, однако пропорции присутствия отдельных фенов проявляют очевидную флуктуацию.

Интересно проследить в сравнительном аспекте различия частот фенов в популяциях Воронежского заповедника и Стругокрасненского района Псковской области, не родственных по географическому происхождению. По целому ряду признаков, таких как *CFN*, *CFO*, *FSC*, *FIO* и другим, заметных отличий между ними выявить не удастся. Однако можно выделить признаки, демонстрирующие значительные различия частот вариаций в двух популяциях, к таким относятся *OAI*, *USO*, *NMM*, а признак *CFT* распределением частот вариаций выделяет бобров Псковской области из других серий черепов.

Различия частот вариаций в выборках нельзя объяснить только случайной их концентрацией в группах бобров-основателей. Если посмотреть динамику частот фенов по периодам сбора животных в Центрально-Лесном заповеднике (ЦЛЗ 1 период сбора 1973–1984 гг.; ЦЛЗ 2 1985–1990 гг.; ЦЛЗ 3 1991–2010 гг.), то во многих случаях видна четкая тенденция увеличения или уменьшения их концентраций. Так, частота вариации *USOs* в выборке ЦЛЗ 1 составила 0,28, ЦЛЗ 2 — 0,19, ЦЛЗ 3 — 0,13. Еще более значительное снижение частоты демонстрирует фен *FPAa* (соответственно периодам рождения 0,94, 0,82, 0,46). Пример обратной тенденции — фен *CFOf*, частота которого повышается по периодам рождения бобров и соответственно составляет 0,15, 0,27, 0,36. Сравнение бобров двух групп Окского заповедника, разделенных по периодам сбора (группа ОЗ 1 1968–1972 гг. и ОЗ 2 1973–1987 гг.), тоже выявило различия в частоте встречаемости фенов признаков *CIF*, *USO*, *NMM*, *FIO*.

С позиции «теории основателя» представляется логичным, что в реинтродуцированных популяциях по сравнению с «материнской» общее число фенотипов уменьшилось (на 7 в выборке ЦЛЗ и на 9 в ОЗ). В «дочерних» популяциях появилось только три новых фенотипа с минимальной частотой, причем два в признаке *CFT*. В реинтродуцированных популяциях белорусских бобров, число фенотипов по сравнению с материнской, в противоположность воронежским, возросло на 4, по 2 в признаках *CFT* и *FCB*. В Березинском заповеднике обнаружена одна новая вариация *CFTt*, встречающаяся с частотой 0,02.

В реинтродуцированных популяциях Новосибирской и Томской областей, представленных потомками бобров белорусского подвида, близки частоты распределения признаков *OAIa*, *FPA*s, *FSCd*. Остальные вариации признаков флуктуируют с высокой амплитудой.

В популяциях Псковской и Брянской областей, восточной Польши, образовавшихся в результате смешения подвидов, наиболее стабильные частоты характерны для вариаций признаков: *FLZ a,d*; *FIOu*. Остальные признаки отличаются большим масштабом изменчивости, в отдельных случаях их встречаемость соответствует автохтонным подвидам, но устойчивых закономерностей флуктуации выявить не удается.

Межпопуляционные различия по частотам встречаемости фенотипов оценены на основе величины χ^2 — критерия согласия Пирсона (табл. 4).

Таблица 4. Межпопуляционные различия частоты встречаемости фенотипических признаков в исследованных популяциях бобра

Код признака	χ^2	Число степеней свободы, df	Уровень значимости, p
CFN	22,052	6	0,001
CIF	36,244	6	0,00001
OAI	32,500	6	0,00001
USO	124,547	12	0,00001
CFO	144,262	18	0,00001
FSP	41,156	18	0,00145
CFT	430,154	48	0,00001
FLZ	99,705	12	0,00001
FIO	20,422	12	0,05953
FCB	191,820	24	0,00001
FHP	71,341	30	0,00003
FMD	11,145	6	0,084
FMP	29,130	12	0,00377
CMP	28,611	6	0,00007
FPA	42,473	12	0,00003
FFP	99,444	12	0,00001
FSC	7,848	6	0,24944
SSP	40,667	6	0,00001
FST	73,746	12	0,00001
PFB	28,767	6	0,00007
CMM	101,233	12	0,00001
NMM	229,806	24	0,00001

Среди исследованных признаков статистически достоверная межпопуляционная изменчивость ($p > 0,05$) подтверждена для 19 из 22, что составляет $\approx 86\%$ от их общего количества. Высокие значения χ^2 определяющие статистическую значимость, получены для полиморфных признаков, в состав которых входит от трех до семи морф (фенов), например, *USO*, *CFO*, *CFT*, *NMM*.

Вполне закономерно, что признаки, частоты, которых слабо флуктуируют в отдельных популяциях, не вносят значимого вклада в межпопуляционную изменчивость.

Различия структуры фенотипа на основе признаков, наиболее значимых в разделении популяций, представлено графическим способом с помощью лепестковых диаграмм (рис. 15).

Усреднение фенетической структуры реинтродуцированных животных (схемы I, II) позволяет сравнить их обобщенный фенотип с автохтонными материнскими популяциями. Результат сравнения свидетельствует о сохранении исходной фенетической структуры в линии восточноевропейских бобров и о более значительных изменениях в популяциях белорусских реинтродуцированных животных.

В реинтродуцированных популяциях, по сравнению с автохтонными, произошло снижение фенетического разнообразия, например, в Центральном-Лесном и Окском заповедниках общее число вариаций признаков уменьшилось на 7 и 9, соответственно. В реинтродуцированных популяциях появились только три новых вариации, встречающиеся с минимальной частотой. Противоположную тенденцию наблюдаем у реинтродуцированных белорусских бобров, где число фенов возросло на четыре.

Хотя усреднение частот проявления фенов образовавшихся поселений не дает полной реконструкции фенотипа материнских популяций, но значительно приближает к нему. Это свидетельствует о том, что изменения морфологического облика реинтродуцентов происходили в основном в рамках реализованного фенотипа автохтонных популяций. Более выраженные изменения березинской линии бобров могут быть объяснены как большей гетерогенностью исходного племенного материала по сравнению с воронежским, так и большей численностью сохранившихся в бассейне Березины животных, а также расселением их в более широкий спектр экологических условий.

Оценка характера наследования признаков. Оценка характера наследования выполнена для признаков с тремя фенотипическими вариантами, отвечающих требованиям формулы распределения биномиальных членов в разложении бинома $(p+q)^2 = p^2+2pq+q^2$. Этим условиям отвечали семь признаков: *USO*, *FIO*, *FMP*, *FPA*, *FFP*, *FST*, *CMM*. Из них *FST*, *FIO* кодируют конфигурацию и количество отверстий для прохождения нервов и сосудов на черепе, *CMM* перфоративный признак на нижней челюсти, расшифровка остальных фенотипических групп приведена на рисунке 14. Результаты расчетов ожидаемых и наблюдаемых частот признаков представлены в таблице 5.

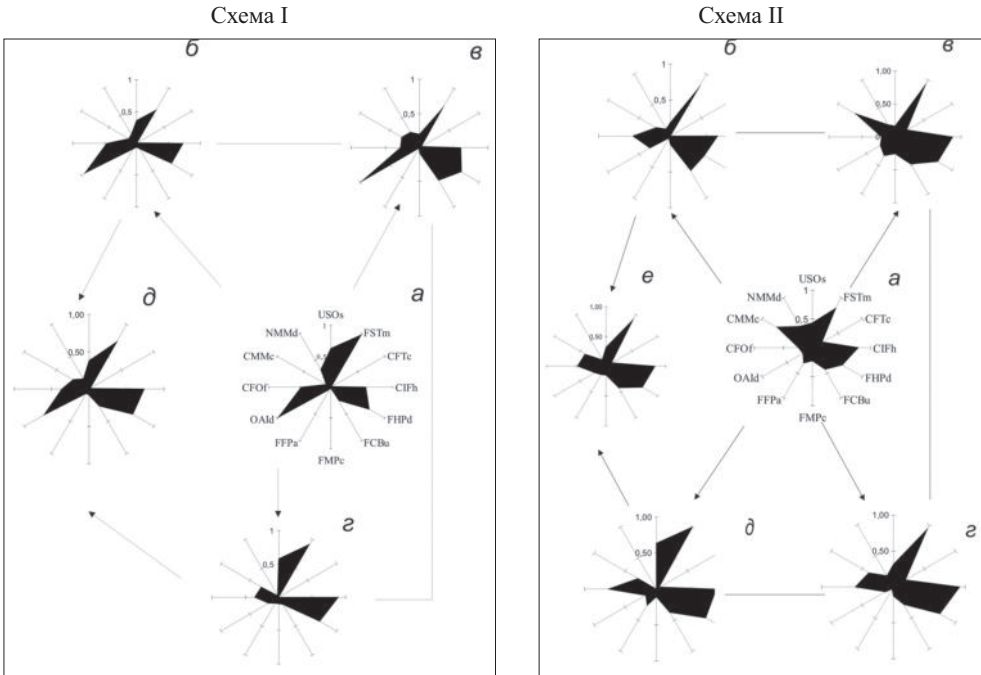


Рис. 15. Структура автохтонных и реинтродуцированных популяций бобра по частоте проявления фенотипических признаков 12 признаков. Признаки кодируют морфологические проявления вариаций в строении швов (*USO*, *FST*, *CIF*, *FFP*), отверстий (*CFT*, *FHP*, *FCB*, *FMP*, *CFO*, *CMM*, *NMM*), наличия либо отсутствия дополнительной косточки (*OAI*) на черепах животных. Кодировка признаков соответствует каталогу фенотипов (Корablёв и др., 1997).

Обозначения диаграмм на схеме I: *a* — популяция Воронежского заповедника, *б* — популяция Окского заповедника, *в* — популяция Центрально-Лесного заповедника, *з* — популяция Мордовского заповедника, *д* — усредненные по реинтродуцированным популяциям частоты признаков. Обозначения диаграмм на схеме II: *a* — популяция Березинского заповедника, *б* — популяция Псковской обл., *в* — популяция Брянской обл., *з* — популяция Восточной Польши, *д* — популяция Новосибирской обл., *е* — популяция Томской обл., *ж* — усредненные по реинтродуцированным популяциям частоты признаков. Цифры на осях обозначают процент встречаемости признака в долях от единицы.

Усредненные частоты трех вариаций признаков *FST*, *FIO* и теоретически ожидаемые численности генотипов оказались достаточно близки. Оптимальное совпадение наблюдаемых и теоретически ожидаемых частот вариаций обнаружено у признака *FIO*. Для признака *FST* ожидаемые частоты вариаций находятся достаточно близко к наблюдаемым, что позволяет говорить о простом наследовании этого признака.

Таблица 5. Характер наследования фенетических признаков с тремя вариациями в популяциях бобра

Признак	Вариация	Наблюдаемая частота	Ожидаемая частота	Частота гена	Сумма средне-квадратичных отклонений	Корреляция с генотипом (форма наследования)
USO	s	0,41	0,31	p = 0,56	0,06	Сложная
	p	0,29	0,49	q = 0,44		
	n	0,30	0,20			
FIO	u	0,971	0,970	p = 0,99	3,74	Простая
	d	0,027	0,028	q = 0,01		
	i	0,001	0,0002		0,064	
FMP	c	0,131	0,027	p = 0,165		
	r	0,069	0,276	q = 0,835		
	s	0,800	0,696			
FPA	c	0,11	0,014	p = 0,119	0,055	Сложная
	r	0,015	0,207	q = 0,881		
	s	0,862	0,766			
FFP	a	0,133	0,316	p = 0,562	0,201	Сложная
	d	0,858	0,492	q = 0,438		
	s	0,009	0,192			
FST	m	0,832	0,809	p = 0,900	0,003	Простая
	a	0,135	0,179	q = 0,099		
	l	0,032	0,01			
CMM	c	0,374	0,156	p = 0,395	0,286	Сложная
	r	0,041	0,478	q = 0,605		
	s	0,585	0,366			

В понятие простое и сложное наследование признаков мы вкладываем следующий смысл. Совпадения частоты генотипов наблюдаются при простом наследовании признаков двумя аллелями или двумя группами аллелей одного гена. Наблюдаемые частоты фенотипов остальных исследуемых признаков значительно уклонялись от ожидаемых в соответствии с уравнением Харди-Вайнберга, это характерно при сложном характере наследования, например, когда аллели локализованы в разных генах или при явлениях эпистаза. Поэтому считаем, что частота признака *FST* на лепестковых диаграммах наиболее наглядно демонстрирует количественный характер генетических изменений в популяциях бобра.

Внутрипопуляционное разнообразие, структура фенотипа. Показатели внутрипопуляционного разнообразия и доли редких фенотипов в каждой выборке по отдельным признакам представлены в таблице 6.

Интерпретировать значения полиморфизма и структуры разнообразия признаков следует с учетом происхождения популяций животных. Показатели $\mu = 2,134 \pm 0,123$ и $2,412 \pm 0,367$ указывают на более высокий полиморфизм белорусских бобров. Доля редких фенотипов *h C. f. orientoeuropaeus* = $0,256 \pm 0,082$, что не-

Таблица 6. Характеристика степени и структуры внутрипопуляционного разнообразия

Код признака	ВЗ		ЦЛЗ		ОЗ		МЗ		ПО		БЗ		БО		ТО		НО		Пол	
	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h
CFN	1,724	0,138	1,694	0,153	1,008	0,244	1,167	0,416	1,615	0,193	1,774	0,113	1,812	0,094	1,392	0,304	1,342	0,329	1,621	0,189
CIF	1,992	0,004	1,980	0,010	1,215	0,089	1,615	0,193	1,946	0,027	1,835	0,083	1,655	0,173	1,751	0,124	1,543	0,229	1,682	0,159
OAI	1,280	0,360	1,280	0,360	1,999	0,251	1,773	0,113	1,057	0,472	1,774	0,113	1,866	0,067	1,751	0,124	1,673	0,164	1,745	0,127
USO	2,723	0,092	2,623	0,126	1,816	0,092	2,804	0,065	2,841	0,053	2,926	0,025	2,726	0,030	2,366	0,211	2,829	0,057	2,997	0,001
CFO	3,577	0,106	3,672	0,082	2,505	0,061	3,809	0,048	3,376	0,156	3,797	0,051	3,743	0,064	2,967	0,258	3,464	0,134	2,841	0,290
FSP	3,246	0,188	3,308	0,173	1,967	0,263	2,486	0,378	2,427	0,393	3,098	0,226	1,553	0,612	3,197	0,201	2,685	0,329	2,529	0,368
CFT	2,415	0,655	3,239	0,537	1,715	0,606	2,077	0,654	3,130	0,553	2,675	0,666	2,729	0,659	1,899	0,763	2,748	0,657	2,291	0,714
FLZ	1,975	0,012	1,779	0,111	1,314	0,015	1,990	0,005	1,830	0,085	1,791	0,105	1,866	0,067	2,000	0,011	1,933	0,034	1,875	0,062
FIO	1,458	0,514	1,199	0,600	1,000	0,334	1,000	0,500	1,000	0,500	1,000	0,667	4,000	0,333	1,000	0,667	1	0,667	1,000	0,667
FCB	3,212	0,358	2,744	0,451	1,199	0,592	1,879	0,530	3,029	0,243	2,864	0,427	2,586	0,483	1,966	0,607	2,494	0,501	1,992	0,602
FHP	2,812	0,297	2,501	0,375	1,812	0,213	2,803	0,299	3,323	0,169	3,140	0,372	2,336	0,533	3,329	0,534	2,632	0,474	2,731	0,454
FMD	1,999	0,001	1,993	0,004	1,331	0,003	2,000	0,000	1,986	0,007	1,964	0,018	1,959	0,020	1,997	0,002	2	0,632	1,999	0,001
FMP	1,805	0,398	2,019	0,327	1,490	0,255	1,878	0,374	2,065	0,312	2,617	0,128	2,574	0,142	2,107	0,298	2,461	0,180	2,666	0,111
СМР	1,753	0,124	1,768	0,116	1,284	0,037	1,892	0,054	1,853	0,084	1,995	0,003	1,997	0,002	1,923	0,039	1,995	0,003	1,907	0,046
FPA	1,643	0,452	2,071	0,310	1,321	0,340	1,455	0,515	1,582	0,473	1,517	0,494	1,879	0,374	1,956	0,348	1,613	0,462	1,614	0,462
FFP	1,655	0,448	1,199	0,600	1,053	0,330	1,589	0,206	1,430	0,299	1,909	0,364	2,668	0,111	1,866	0,378	1,392	0,536	1,614	0,462
FSC	1,626	0,187	1,404	0,298	920	0,310	1,549	0,225	1,512	0,244	1,400	0,300	4,000	1,000	1,000	0,500	1	0,500	1,614	0,193
SSP	1,963	0,019	1,768	0,116	1,329	0,004	1,994	0,003	1,900	0,050	1,913	0,044	1,985	0,007	1,978	0,011	1,994	0,003	1,999	0,001
FST	1,353	0,549	2,554	0,149	1,751	0,125	1,552	0,483	2,299	0,234	2,256	0,248	1,552	0,483	1,000	0,667	1,510	0,497	2,381	0,206
PFB	1,877	0,061	1,980	0,010	1,215	0,089	1,843	0,079	1,000	0,500	1,996	0,002	1,980	0,010	1,956	0,022	1,940	0,030	1,911	0,044
СММ	1,593	0,469	1,917	0,042	1,136	0,297	1,899	0,367	1,845	0,385	1,915	0,043	1,916	0,042	1,914	0,043	1,975	0,012	1,984	0,339
NMM	3,902	0,220	2,702	0,460	1,793	0,400	2,470	0,177	2,339	0,415	3,222	0,356	3,672	0,266	2,648	0,470	2,600	0,480	2,941	0,412
Сред- нес ± ошиб- ка	2,134 ± 0,123	0,256 ± 0,082	2,119 ± 0,114	0,249 ± 0,035	1,417 ± 0,098	0,225 ± 0,031	1,978 ± 0,126	0,258 ± 0,042	2,114 ± 0,016	0,239 ± 0,05	2,244 ± 0,172	0,220 ± 0,048	2,412 ± 0,367	0,256 ± 0,089	1,953 ± 0,294	0,299 ± 0,083	2,124 ± 0,206	0,314 ± 0,008	2,088 ± 0,200	0,269 ± 0,081

сколькo выше, чем у *C. f. belorussicus* = $0,220 \pm 0,048$. Данные, полученные нами на основе неметрических маркеров, соответствуют результатам проведенного исследования однонуклеотидного полиморфизма ядерной ДНК (SNP) (Senn et al., 2014).

В частности, установлено, что пропорция полиморфных маркеров ДНК у белорусских животных составила 0,69, аллельное разнообразие — 1,63, в то время как у восточноевропейских бобров зафиксированы показатели 0,54 и 1,53 соответственно. Сочетание фенетических показателей белорусских бобров из бассейнов рек Березина, Неман, Сож, используемых нами в работе, указывает, что выборки, по крайней мере, двух бассейнов (Сож, Неман) представляли малочисленные группы особей, сохранивших морфологическое и генетическое своеобразие при выраженной метапопуляционной структуре вида.

В результате инсуляризации и неизбежного близкородственного скрещивания они характеризуются низким полиморфизмом и высокой частотой проявления редких фенов. В неманской популяции отмечали 48,1% меланистов, в сожской — 21,6% (Самусенко, Фоменков, 1983). Черная окраска бобров является рецессивным признаком (Лавров, 1948), таким образом, в этих популяциях относительно много рецессивных аллелей, что отразилось на низком значении внутривидового разнообразия и количестве редких фенотипических признаков. Неоднозначным является то, что выделенный Л.С. Лавровым *C. f. belorussicus* объединяет предположительно три рецентные группы бобров различных речных бассейнов, отличающихся по ряду фенотипических признаков (Самусенко, Фоменков, 1983; Савельев, 2000). Это было подтверждено при изучении молекулярно-генетической структуры вида, *C. f. belorussicus* на филограмме, построенной с учетом однонуклеотидного полиморфизма ядерной ДНК, распределялся в два кластера, соответствующих бассейнам Немана и Днепра (Senn et al., 2014).

Средние значения внутривидового разнообразия выборки Воронежского заповедника превышают значения, полученные для реинтродуцированных популяций. Разительно отличается выборка Окского заповедника, показатель μ которой ниже, чем в Воронежском заповеднике с учетом пределов ошибки. То же касается и концентрации редких фенов (h), исключением является лишь популяция Мордовского заповедника, в которой значение h составляет 0,258 против 0,256 в Воронежском заповеднике.

В группе дочерних популяций Березинского заповедника снижение показателя внутривидового разнообразия нельзя считать закономерностью. В популяции Брянской области значение μ возросло, а в Псковской области снизилось, что, однако, не выходит за пределы статистической погрешности. Концентрация редких фенов в популяциях, образованных с участием бобров Березинского заповедника, наиболее значительно повысилась в Брянской области. Этот эффект может быть объяснен с позиции истории этой популяции. Вероятно, в её формировании приняли участие аборигенные бобры, сохранившиеся в местах реинтродукции. В популяциях Новосибирской области, Восточной Польши и Томской области показатель внутривидового разнообразия снизился,

причем в последней наиболее существенно. На фоне снижения полиморфизма в реинтродуцированных популяциях повысился показатель доли редких фенотипов.

Таким образом, снижение уровня полиморфизма в реинтродуцированных популяциях по сравнению с автохтонными можно считать тенденцией, которая, однако, во многих случаях нивелируется пределами статистической ошибки. Увеличение внутривидового (равно как и индивидуального) разнообразия свидетельствует о более активном микроэволюционном состоянии популяций и может определять сравнительно высокую скорость дивергенции изолированных группировок вида.

Значения внутривидового разнообразия, за исключением Брянской области, значительно ниже, чем в популяциях бобра, населяющих Литву (Ulevicius, 1997). В своем исследовании А. Улявичюс использовал 19 краниологических признаков с 62 вариациями, многие из которых аналогичны используемым в настоящей работе: значения μ в 9 пространственно разобобщенных группировках бобра колебались от 2,33 до 2,64. Наиболее высокое значение этого показателя отмечено в группе бобров смешанного происхождения, населяющей бассейн реки Шешупе. Начало ей положили реинтродуценты из Гомельской области и Воронежского заповедника. Таким образом, смешение двух генетических линий, «белорусской» и «воронежской», вызвало увеличение генетической вариативности, что отразилось на показателе внутривидового разнообразия. Наименьшее значение μ — 2,33 — было найдено у бобров из бассейна реки Меркис, исследователь связывает этот факт с тем, что бобры-основатели из Белоруссии характеризовались низкой генетической изменчивостью в связи с прохождением через узкое «бутылочное горлышко». Интересно отметить, что в этой группировке было замечено большое количество бобров с черной окраской, являющихся гомозиготами по данному рецессивному признаку. На более низкий уровень полиморфизма и гетерозиготности черноокрашенных бобров по сравнению с бурыми указывают результаты изучения полиморфизма белков, выполненные группой российских ученых (Saveljev, Milishnikov, 2002; Савельев, 2003).

Возможно, что более высокое внутривидовое разнообразие бобров Березинского заповедника, по сравнению с Воронежскими связано с тем, что в березинская популяция образована светло-бурими полиморфными бобрами. Остальные исследованные группы бобров также образовались в результате смешения реинтродуцентов из Гомельской области с аборигенными бобрами. Позднее была сделана работа по оценке генетической вариативности той же популяции, которая подтвердила высокий полиморфизм бобров Литвы (Paulauskas, Ulevicius, 2001). Исследование группой российских ученых Кировской популяции бобров гибридного происхождения также подтвердило высокий уровень их аллельного разнообразия (Милишников, Савельев, Лихнова, 1997; Saveljev, Milishnikov, 2002).

Результаты исследований популяции бобров, населяющих Литву и некоторые регионы России, подтверждают тот факт, что животные смешанного происхождения отличаются большей генетической вариативностью от аборигенных групп

или дочерних группировок, образовавшихся от них (Saveljev, Milishnikov, 2002). Также аналогичные данные были получены международной группой ученых, исследовавших изменчивость митохондриальной и ядерной ДНК автохтонных и реинтродуцированных популяций евразийских бобров (Senn et al., 2014). Доля полиморфных фрагментов ДНК в автохтонных популяциях варьировала от 0,1 (*C. f. tuvinicus*) до 0,69 (*C. f. belorussicus*), аллельное разнообразие в указанных популяциях — от 1,01 до 1,63. В то время как у бобров реинтродуцированных популяций, образовавшихся в результате смешения автохтонных подвидов, полиморфизм ДНК и аллельное разнообразие варьировали от 0,64 до 0,92 и 1,64 до 1,85 соответственно.

Показатели, характеризующие степень (μ) и структуру (h) внутрипопуляционного полиморфизма дискретных признаков, могут служить обобщенной характеристикой исследованных выборок. Полиморфизм березинских бобров несколько выше, чем у восточноевропейских, доля редких фенов ниже. В среднем степень внутрипопуляционного полиморфизма в автохтонных популяциях бобра выше ($\mu = 2,19$), чем в реинтродуцированных ($\mu = 2,12$), наряду с этим снижение количества вариаций признаков во многих популяциях не происходит. Молекулярно-генетические исследования бобров, населявших Евразию после максимума последнего оледенения, показали наличие гаплотипов, не обнаруженных у современных животных (Horn et al., 2009), что указывает на существенное влияние эффекта «бутылочного горлышка», определяющего генетическую изменчивость современных европейских бобров. Высокий уровень внутрипопуляционного полиморфизма ($\mu = 2,41$) бобров бассейна Десны определяется историей восстановления вида в Брянской области. В формировании региональной популяции участвовали животные березинской (Ставровский, Ватолин, 1979), воронежской популяций и, вероятно, сохранившиеся на притоках Десны аборигенные бобры (Алейников, 2010). Бобры этой выборки отличаются от белорусских животных и размерами.

Автохтонные ($h = 0,24$) и реинтродуцированные ($h = 0,26$) популяции несколько различаются частотой проявления редких фенов. Повышенный уровень редких аберраций может указывать на использование так называемого мобилизационного резерва (Дубинин, 1986), т.е. того запаса изменчивости, который не был востребован в относительно стабильных условиях существования. Кроме того, известно, что в популяциях на границе ареала обитания, а также в популяциях, прошедших стадию низкой численности, редкие феновариации проявляются чаще, чем в крупных панмиксических популяциях. В.Н. Орлов и Н.М. Окулова (2001) отмечают, что причина этого может быть в проявлении часто встречающегося аллеля в гомозиготном состоянии. В нашем случае повышение частоты редких феноаббераций можно рассматривать как признак близкородственного скрещивания.

Дивергенция популяций по фенетическим признакам. Анализ дивергенции популяций выполнен на основе парных сравнений выборок по всему комплексу признаков. Значения показателя сходства r свидетельствуют о достоверных различиях между большинством популяций.

Степень статистической достоверности различий варьирует от 99 до 99,9% за исключением пар Брянская область — Мордовский заповедник, и Брянская область — Березинский заповедник. В абсолютном выражении масштаб дивергенции популяций по всему комплексу неметрических признаков составил от 2 до 10% (табл. 7).

Обращают на себя внимание низкие значения показателя сходства серии черепов из Псковской области с остальными выборками. Это подчеркивает их гибридное происхождение, причем наиболее низкое значение r (0,90) в паре Окский заповедник — Псковская область; Окский заповедник — Брянская область, и в остальных попарных сравнениях показатель сходства не превышает 0,92. Различия на статистически значимом уровне подтвердились для всех сравниваемых популяций, за исключением двух пар.

При исследовании восточноевропейских бобров и их потомков различия популяций не достигают таких масштабов. В парных сравнениях значения r не ниже 0,94, однако, и наибольший показатель сходства не превышает 0,97 и, как было отмечено выше, основные различия между выборками заключаются в наличии уникальных фенотипических маркеров, встречающихся с минимальной частотой. Следует подчеркнуть, что даже минимальное значение r не выглядит заниженным, учитывая то, что практически во всех популяциях встречались оригинальные фены, это, вероятно, связано с незначительной (менее 9%) частотой их встречаемости. Говоря о различиях между аборигенными бобрами Воронежского заповедника и реинтродуцированными популяциями, на первый план сходства можно выдвинуть Окский и Центрально-Лесной заповедники ($r = 0,97$; $W = 0,001$), затем популяция Мордовского заповедника ($r = 0,95$).

Сравнение реинтродуцированных популяций восточноевропейских бобров указывает на различную степень дифференциации их фенотипа. Пары Окский заповедник — Центрально-Лесной заповедник различаются более значительно ($r = 0,95$), чем Окский и Мордовский заповедники ($r = 0,96$). Еще больше фенетическая дистанция в паре Центрально-Лесной заповедник — Мордовский заповедник ($r = 0,94$).

В группе бобров белорусского происхождения различия между автохтонной и реинтродуцированными популяциями не превышают 6%.

Вполне ожидаемо выглядят высокие различия между реинтродуцированными потомками восточноевропейских и белорусских бобров. Наибольшие найдены в сравнениях Томская, Брянская области — Окский заповедник, а также между бобрами Псковской области и другими популяциями, в том числе белорусского происхождения.

Резюмируя вышесказанное, можно отметить, что проведенный анализ, во-первых, указывает на разнонаправленность микроэволюционных процессов в географически изолированных популяциях, и, во-вторых, позволяет отметить фенетическую гетерогенность исследованных групп животных.

Филогенетическое взаимоотношение популяций исследовали с помощью матрицы дистанций, рассчитанных как $1-r$ между парами популяций. С использо-

Таблица 7. Характеристика сходства популяций

		Показатель сходства попарно сравниваемых выборок (t) и ошибка (S _t)										
Серия	ВЗ	ОЗ	ЦЛЗ	МЗ	ПО	БЗ	БО	НО	ТО	Пол		
ВЗ		0,97±0,02	0,97±0,01	0,95±0,02	0,91±0,03	0,94±0,03	0,92±0,05	0,95±0,02	0,92±0,05	0,92±0,04		
ОЗ	0,001		0,95±0,02	0,96±0,05	0,90±0,03	0,94±0,02	0,90±0,04	0,95±0,02	0,91±0,05	0,93±0,029		
ЦЛЗ	0,001	0,001		0,94±0,02	0,92±0,02	0,94±0,02	0,93±0,05	0,94±0,03	0,92±0,05	0,92±0,04		
МЗ	0,001	0,001	0,001		0,91±0,03	0,95±0,02	0,95±0,04	0,97±0,02	0,95±0,04	0,95±0,03		
ПО	0,001	0,001	0,001	0,001		0,92±0,01	0,91±0,05	0,92±0,03	0,95±0,02	0,90±0,04		
БЗ	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001		0,97±0,03	0,98±0,01	0,94±0,03	0,96±0,027		
БО	0,001	0,001	0,001	-	0,001	-		0,97±0,03	0,95±0,02	0,95±0,04		
НО	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,01		0,96±0,03	0,96±0,03		
ТО	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001		0,92±0,05		
Польша	0,001	0,001	0,001	0,01	0,001	0,01	0,01	0,01	0,001			

Примечание. Прочерк в графе «W» означает, что по частоте вариаций данного признака между выборками нет различий на статистически значимом уровне.

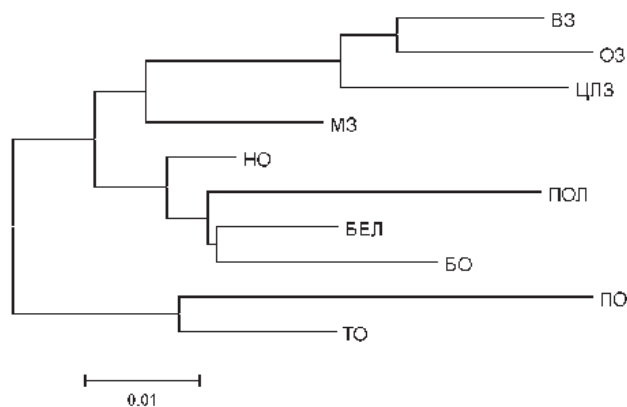


Рис. 16. Филогенетические взаимоотношения популяций бобра по комплексу фенетических признаков.

ванием программы MEGA (версия 4.0) было построено филогенетическое древо по алгоритму ближайшего связывания (NJ — Neighbor-Joining) (Saitou, Nei, 1987; Tamura et al., 2007) (рис. 16).

В основе филограммы лежит показатель сходства популяций по полиморфным признакам, поэтому ее результаты хорошо согласуются с данными таблицы 7. Общая средняя дистанция между популяциями составляет 0,061. Анализ взаимоотношений выборок следует проводить с учетом таксономической принадлежности автохтонных бобров и истории транслокаций. В целом достаточно отчетливо выделяются три кластера, соответствующие происхождению популяций: первый включает автохтонных бобров Воронежского заповедника и реинтродуцированных животных Окского, Центрально-Лесного и, с незначительным отрывом, примыкающего к ним Мордовского заповедника, что соответствует подвиду *Castor fiber orientoeuropaeus*. Второй кластер объединяет автохтонов Белоруссии, Брянскую, Новосибирскую области и Восточную часть Польши и соответствует *C. f. belorusicus*. В третий кластер объединяются бобры Псковской и Томской областей, которые на первом иерархическом уровне отделяются от всех исследованных популяций и предположительно из-за гибридизации подвидовых форм могут быть отнесены к паллиативному подвиду, не имеющему устоявшегося таксономического диагноза — *C. f. introductus*.

Учитывая, что ветви филограммы пропорциональны отличию выборок в парных сравнениях, можно выделить наиболее дивергировавшие популяционные группы бобров: таковыми являются животные Псковской области и Польши.

Разделение двух популяционных линий воронежских и березинских бобров на первом этапе классификации говорит в пользу гипотезы о происхождении воронежских бобров от аборигенных животных, населяющих Усмань. Это не отрицает участия в формировании генофонда воронежской популяции двух пар бело-

русских бобров, однако, степень их присутствия меньшая, чем можно было бы ожидать, приняв положение о негибридном «белорусском» происхождении воронежской популяции. Этот вывод хорошо согласуется с тем фактом, что анализ митохондриальной ДНК «белорусских» и «воронежских» бобров свидетельствует об интрогрессии их генома, что говорит в пользу репродуктивных контактов между ними. Однако на SNP-филограмме восточноевропейские популяции *Castor fiber* формируют отдельные кластеры, соответствующие белорусскому и восточноевропейскому подвидам (Senn et al., 2014).

Сравнение групп черепов по периодам рождения животных внутри выборок Окского и Центрально-Лесного заповедников показывает, что динамика изменений частот вариаций в популяции бобров Центрально-Лесного заповедника выше, чем в Окском. Если же учесть, что между выборками ЦЛЗ-1 и ЦЛЗ-2, а также ЦЛЗ-2 и ЦЛЗ-3 небольшой временной интервал, можно говорить о значительной интенсивности внутривидовых генетических процессов бобров Центрально-Лесного заповедника. Это вполне согласуется с представлениями о микроэволюционном процессе, согласно которым дивергенция осуществляется по типу прерывистого равновесия (punctuated equilibrium), когда периоды стазиса чередуются с периодами бурных микроэволюционных сдвигов (Eldredge, Gould 1972; Рожков, Проняев, 1994). Возможно, что охваченная в данном временном срезе картина фенетической дифференциации популяций отражает состояние микроэволюционных процессов на текущий момент, когда одни популяции находятся в стабильном состоянии, другие на фазе быстрых преобразований.

Анализ асимметрии фенетических признаков. Точная или приближительная симметрия является одним из фундаментальных свойств живых систем (Гилларов, 1944), в материальном мире рассматривается как физическая характеристика инвариантности системы по отношению к преобразованиям некоторого рода (Вейль, 1968). Такими преобразованиями являются операции симметрии в пространстве, которые и определяют её тип. Объекты живой природы, в силу высокой энтропии, часто характеризуются приближительной или псевдосимметрией, возникающей вследствие нарушения количественных и качественных процессов развития в ходе онтогенеза (Гелашвили и др., 2004). Такой тип изменений представляет собой флуктуирующую асимметрию (ФА) билатеральных признаков, под которой понимают незначительные и случайные (ненаправленные) отклонения от строгой билатеральной симметрии биообъектов (Захаров, 1987). Отклонение от строгой билатеральной симметрии в ходе индивидуального развития представляет собой, по определению В.М. Захарова (2001), «онтогенетический шум» и является отражением того, что происходит с организмом при популяционных процессах, включая эволюционные. Д.Б. Гелашвили с соавторами (2004) определяют ФА организмов по билатеральным признакам как случайное макроскопическое событие, заключающееся в независимом проявлении либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах биообъекта, но в разной степени выраженных признаков, являющихся итогом стохастических микроскопических процессов.

Среди причин повышения уровня флуктуирующей асимметрии можно назвать следующие: инбридинг, геномный и/или средовой стресс, контакт особей в зоне гибридизации, резкое изменением средовых факторов, прохождение через «бутылочное горлышко», что является отражением, как прошлого, так и текущего генетического дисбаланса (Захаров, 1981; Захаров и др., 1984; Owen, McVee, 1990; Gannon et al., 1992; Гилева, Нохрин, 2001; Захаров, 2001; Кораблёв, и др., 2002). Поэтому ФА является удобным инструментом в исследованиях популяционной биологии видов, её методологический аппарат активно развивается с середины 1980-х гг. (Pankakoski, 1985; Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987 и др.) и широко применяется в современных исследованиях (Bechshøft et al., 2008; Cuervo et al., 2011; Beasley et al., 2013).

Таким образом, о состоянии животных в искусственно созданных популяциях можно судить по уровню флуктуирующей асимметрии дискретных признаков (Suchentrunk et al., 1998). Уровень асимметрии характеризует качество среды обитания (Pankakoski, 1985; Захаров, 1987; Васильев, 2005), а может иметь более широкий спектр причин, включая эндогенные факторы генетической природы, в первую очередь, инбридинг (Alados et al., 1995) и служить общим показателем физиологического состояния организма (Cuervo et al., 2011).

В качестве методического подхода при анализе асимметрии неметрических признаков нами использованы показатели «пенетрантности», выраженные как частота проявления асимметричного признака, так и показатель степени выраженности «экспрессивности» признака. Сочетание этих подходов существенно повышает информативность оценки флуктуирующей асимметрии (Гелашвили и др., 2004). Пенетрантность рассматривается в качестве интегрального показателя стабильности развития и рассчитывается как средняя частота асимметричного проявления на признак в процентах (Захаров и др., 1996). Экспрессивность или величина асимметрии (мера сходства левой и правой сторон объекта) рассчитывается согласно формуле (3):

$$E \approx \sqrt{p_i \times q_i}, \quad (3)$$

где p_i — частота i -го признака на левой стороне, а q_i — частота i -го признака на правой стороне (табл. 8).

Экспрессивность асимметрии в данном случае говорит о среднем различии в проявлении признака на правой и левой сторонах черепа бобров на 67–73%. Чем выше значения экспрессивности, тем более симметричны черепа в популяциях. Исходя из полученных значений, более симметрично признаки распределены в популяциях ЦЛЗ, ПО, МЗ и НО. Относительно менее симметричны черепа животных ОЗ, ВЗ, БЗ, БО, Пол и самая низкая экспрессивность — в популяциях из различных речных бассейнов Белоруссии, представленных «реликтовыми» популяциями (экспрессивность 0,40 без учета нулевых значений).

Вместе с тем этот показатель имеет особенность, он не суммируется по всем морфам (фенам), относящимся к данному признаку, ибо в этом случае стороны

Таблица 8. Характеристика стабильности индивидуального развития (пенетрантность — средняя частота асимметричного проявления на признак, %) в популяциях бобра

Код признака	ОЗ	ЦЛЗ	ВЗ	ПО	МЗ	БЗ	БО	НО	ТО	Пол
CFN	4,4	4,6	5,7	2,8	1,4	8,2	8,3	2,1	0	11,1
CIF	24,85	13	5,2	7	4,2	4,3	8,3	2,1	0	5,6
USO	26,5	23,5	11,1	28,6	20,6	24,4	50	22,9	12,5	22,2
CFO	44,7	49,5	22,7	36,6	50,7	27,1	16,7	39,6	25	38,9
FSP	33,85	46	17,9	22,5	30,1	16,7	0	27,7	33,3	27,8
CFT	32,25	38	16,2	40,9	23,3	39,6	41,7	29,2	16,7	26,7
FLZ	32,8	29,5	20	23,9	34,3	22,5	30	27,7	25	31,3
FIO	0,4	1,8	2,6	0	0	0	0	0	0	0,0
FCB	13,4	37,2	15	44,6	14,1	30,6	63,7	26,7	15	46,7
FHP	38,3	38,7	14,6	34,9	45,1	30,6	27,3	22,2	22,7	46,7
FMD	29,55	36,5	19,1	14,9	23,3	8,2	8,3	0	0	33,3
FMP	20,15	21,2	5,1	23,9	21,9	40,8	50	22,9	16,7	38,9
CMP	21,7	11,4	3,2	38	23,3	26,5	8,3	18,8	20,8	16,7
FPA	18,95	21,7	8,5	18,3	8,2	10,2	0	4,2	22,2	22,2
SSP	24,25	17,1	9,6	18,3	23,3	16,3	50	16,7	15	55,6
FST	14,6	23,2	0,8	9,9	6,9	9,8	16,7	0	0	0,0
CMM	24,4	36	4	26,8	27,8	26,1	25	33,3	33,3	50,0
NMM	44,85	46,8	30,2	33,8	38	34,8	58,3	33,3	50	56,3
Ср. знач. (пенетрантность)	25,0±3,0	27,5±3,4	11,7±1,9	22,5±3,2	22,0±3,4	20,9±2,7	25,7±4,8	18,3±3,0	17,1±3,1	29,4±4,3
Экспрессивность*	0,29±0,04	0,33 ±0,04	0,29 ±0,04	0,30 ±0,04	0,32 ±0,04	0,28 ±0,04	0,28 ±0,04	0,30 ±0,04	0,27 ±0,04	0,29 ±0,04
Экспрессивность**	0,39	0,37	0,38	0,37	0,42	0,36	0,40	0,38	0,41	0,41

Примечание. * экспрессивность с нулевыми значениями подобия сторон черепа; ** нулевые значения исключены при получении среднего показателя.

будут полностью симметричны. Опираясь на средние значения «экспрессивности» асимметрии, удастся выявить средний процент подобия левой и правой сторон черепа в выборках. Однако в этом случае необходимо делать поправку на редкие морфы, встречающиеся с минимальной частотой (уникальные фены). Их присутствие только на одной стороне черепа заметно снижает подобие левой и правой сторон из-за нулевого значения экспрессивности.

Между пенетрантностью и экспрессивностью асимметрии нет прямой взаимосвязи, второй показатель флуктуирующей асимметрии изменяется в меньшем диапазоне и автохтонные популяции демонстрируют меньшее подобие сторон черепа, чем реинтродуцированные. В общем случае подобие сторон черепа по проявлению одинаковых фенотипов существенно уклоняется от строгой билатеральной симметрии и более корректно в таком случае называть этот феномен псевдосимметрией.

Оценка достоверности отличий отдельных популяций бобра по уровню асимметрии неметрических признаков черепа выполнена с использованием непараметрического парного критерия Вилкоксона (Wilcoxon Matched Pairs Test), подход, рекомендуемый при работе с флуктуирующей асимметрией дискретных признаков (Palmer, Strobeck, 1986; Suchentrunk et al., 1998) (табл. 9).

Флуктуирующая асимметрия была отмечена в выборках Воронежского, Центрально-Лесного, Окского заповедников во всех дискретных билатеральных признаках. В выборках Мордовского, Березинского заповедников, Псковской, Брянской областей оказался симметричным лишь один признак (*FIO*). Наибольшее количество симметричных признаков найдено в популяции Томской области, среди них *FIO*, *CFN*, *CIF*, *FMD*, *FST*, что послужило получению меньшей средней величины флуктуирующей асимметрии.

В Новосибирской области, а также восточной части Польши, симметричных признаков было два — *FST*, *FIO*, впрочем, это заметно не отразилось на среднем значении асимметрии для совокупности признаков, наибольшее среднее значение флуктуирующей асимметрии было в Польше. Если рассматривать закономерность частоты встречаемости асимметричных признаков, то окажется, что их доля особенно высока у признаков с числом морф более двух, таких оказалось 11.

Некоторая закономерность этого явления подтверждается тем, что в ходе исследования неметрической изменчивости рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* выяснилось, что процент асимметрии в группе полиморфных признаков был наиболее высокий и составил $16,3 \pm 2,2\%$ (Истомин, 1994). В нашем случае доля асимметрии высоко полиморфных признаков превысила значения, полученные для полевки, и составила в среднем $20 \pm 0,83\%$.

Наиболее контрастно выглядят показатели флуктуирующей асимметрии бобров Воронежского заповедника, при сравнении их с остальными сериями черепов. Различия достигают двух и более раз, особенно ярко проявляясь в реинтродуцированных популяциях. Высокая достоверность отличия воронежских бобров от других выборок во всех случаях подтверждается значением критерия Вилкоксона. Также относительно низкие значения асимметрии фенетических призна-

Таблица 9. Оценка уровня значимости различий по величине (пенетрантности) флуктуирующей асимметрии между выборками. Верхняя строка ячейки — T , нижняя — Z . Под диагональю уровень значимости — p

		Критерий Вилкоксона										
Уровень значимости различий	Серия	ВЗ	ОЗ	ЦЛЗ	МЗ	ПО	БЗ	БО	НО	ТО	Пол	
		ВЗ		9,00 3,46	3,00 3,59	16,00 3,02	11,00 3,24	20,00 2,85	31,00 2,37	35,00 2,20	38,00 1,82	5,00 3,50
		ОЗ	0,0005		57,00 1,24	56,00 1,56	67,00 1,13	50,00 1,55	85,00 0,02	27,00 2,55	27,00 2,55	66,00 0,85
		ЦЛЗ	0,00	0,21		36,00 2,15	47,00 1,67	39,00 2,03	77,00 0,37	11,00 3,24	15,00 3,07	76,00 0,41
		МЗ	0,00	0,12	0,03		71,00 0,26	73,00 0,16	64,00 0,59	41,00 1,68	39,00 1,77	35,00 1,96
		ПО	0,00	0,26	0,09	0,79		30,00 2,20	66,00 0,49	29,00 2,24	33,00 2,05	41,00 1,68
		БЗ	0,00	1,22	0,04	0,86	0,02		54,00 1,06	47,00 1,39	49,00 1,30	29,00 2,24
		БО	0,01	0,98	0,71	0,55	0,61	0,28		42,00 1,63	43,50 1,56	55,50 0,99
		НО	0,03	0,011	0,00	0,09	0,02	0,16	0,10		38,00 0,91	14,00 2,79
		ТО	0,07	0,01	0,00	0,08	0,03	0,19	0,11	0,36		3,00 3,23
		Пол	0,00	0,39	0,67	0,04	0,09	0,02	0,32	0,00	0,00	

ков — в выборках из популяций Новосибирской и Томской областей. Их достоверные отличия найдены при сравнении со всеми исследованными популяциями за исключением Березинского заповедника и Брянской области. Семь популяций характеризуются повышенным уровнем флуктуирующей асимметрии, превышающем 20-типроцентный рубеж. Из них животные Березинского и Мордовского заповедников лишь незначительно превышают эту отметку — 20,9 и 22% соответственно. Наибольшие значения асимметрии — в популяциях Центрально-Лесного заповедника и Восточной части Польши. Поэтому вполне прогнозируемо отличие животных именно этих популяций от большинства выборок, исключая лишь те, где значения показателя асимметрии также существенно превышает 20-процентный порог.

Автохтонные популяции характеризуются меньшим уровнем флуктуирующей асимметрии дискретных признаков, среднее значение в Воронежском и Березинском заповедниках — 16,3%. Однако у животных рецентных популяций из бассейнов Немана и Сожа флуктуирующая асимметрия — 26,5% при средней экспрессивности 0,26. Сочетание фенетических показателей, вероятно, указывает на то, что выборки, по крайней мере, двух бассейнов представляли малочисленные группы особей, сохранивших морфологическое и генетическое своеобразие при выраженной метапопуляционной структуре населения вида, а в результате инсу-

ляризации и неизбежного близкородственного скрещивания характеризуются низким полиморфизмом и высокой частотой проявления редких фенотипов. В неманской популяции отмечали 48,1% меланистов, в сожской — 21,6% (Самусенко, Фоменков, 1983). Черная окраска бобров — рецессивный признак (Лавров, 1948), таким образом, в этих популяциях относительно много рецессивных аллелей, что отразилось на низком значении внутривидового разнообразия и количестве редких фенотипов. Отмеченные особенности белорусских животных являются свидетельством новейшей истории вида и, учитывая современную численность бобра на территории республики (Козло и др., 2011), скорее всего, представляют исторический артефакт. Усредненное значение флуктуирующей асимметрии во всех реинтродуцированных популяциях — 22,9%. Характерно, что наивысший показатель зарегистрирован в популяции Центрально-Лесного заповедника — 27,5%. Эта популяция отличается малым количеством основателей (восемь бобров), реинтродуцированных в субоптимальные условия окружающей среды.

Таким образом, исходя из полученных значений, пенетрантности флуктуирующей асимметрии неметрических признаков можно выделить три группы популяций бобров, достоверно различающихся значениями этого показателя. Во-первых, популяции, где флуктуирующая асимметрия ниже 20%. Во-вторых, популяции со средними значениями более 20, но менее 25%, и выборки, где асимметрия найдена более, чем у 25% животных.

Трактовка причин изменчивости частоты встречаемости особей с асимметричными признаками в популяциях базируется как на новейшей истории формирования популяционных групп этих животных, так и особенностях влияния факторов окружающей среды. Бобры автохтонной популяции Воронежского заповедника, длительное время находятся под охраной, их численность относительно стабильна, а экологические условия обитания близки к оптимальным. Таким образом, низкую величину флуктуирующей асимметрии в этой группе животных можно объяснить тремя причинами: а) животные не подвергались транслокациям; б) стабильная численность на протяжении нескольких десятилетий; в) отсутствие воздействия стрессовых внешних факторов. Популяция Березинского заповедника, — также автохтонная, однако, уровень асимметрии, практически в два раза превышает значения для популяции Воронежского заповедника. Условия обитания животных в этой популяции по сочетанию климатических факторов и обильной кормовой базы хорошие. Однако плотность населений выше, чем в Воронежском заповеднике, что приводит к повышенной частоте агрессивных взаимодействий между резидентными и мигрирующими особями. Кроме того, гидрологический режим водоемов здесь менее стабилен, чем в Воронежском заповеднике — высока амплитуда уровня воды в осеннее и особенно весеннее половодье. Поскольку численность этой популяции была высока, повышенный уровень флуктуирующей асимметрии не связан с близкородственным скрещиванием.

Реинтродуцированные популяции неоднородны по частоте проявления флуктуирующей асимметрии, во многих случаях достоверно отличаются как между

собой, так и от автохтонных бобров. С точки зрения новейшей истории причинами возрастания флуктуирующей асимметрии у них могут быть: а) вселение в новые условия обитания: транслокации и последующие акклиматизационные процессы; б) прохождение через узкое «бутылочное горлышко» в результате вселения небольшой группы особей; в) близкородственное скрещивание в изолированной группе; г) воздействие факторов окружающей среды. В целом здесь не прослеживаются взаимосвязи между уровнем асимметрии и количеством особей-основателей. Так, повышенный уровень флуктуирующей асимметрии в популяции Центрально-Лесного заповедника может быть связан с малой группой животных-основателей, состоящей из восьми бобров. Однако при формировании других реинтродуцированных популяций количество вселенных животных было значительно большим, хотя показатели асимметрии немногим меньше или превосходят уровень, обнаруженный в Центрально-Лесном заповеднике.

Гипотеза генного дисбаланса из-за гибридогенного происхождения популяций в результате скрещивания автохтонных подвидов или аборигенных бобров может быть применена к животным в популяциях Восточной Польши, Псковской и Брянской областей. Именно в этих популяциях достаточно высок уровень асимметрии фенетических признаков, а история их формирования связана с участием бобров белорусского, восточноевропейского подвидов и аборигенных животных. Вероятно, в каждой изученной популяции преобладает тот или иной из перечисленных факторов, однако общий уровень асимметрии определяется не отдельно взятой причиной, а их комплементарным воздействием в различных сочетаниях. Рассматривая уровень флуктуирующей асимметрии дискретных признаков с точки зрения проявления микроэволюционных преобразований, можно отметить повышенную интенсивность изменчивости в реинтродуцированных популяциях. Особенно четко это прослеживается в сериях черепов Окского, Центрально-Лесного заповедников, и Брянской области и Восточной Польши. Примечательно, что эта тенденция имеет место в изменчивости краниометрических признаков, что также подтверждает активные микроэволюционные преобразования реинтродуцированных бобров, при сравнении с аборигенными популяциями.

Вселение небольшого числа особей, взятых из многочисленной популяции, приводит к некоторому снижению гетерозиготности потомков основателей. Однако, как показывают многочисленные примеры транслокаций млекопитающих, инбредная депрессия среди таких популяций встречается не часто, что указывает на адаптивные механизмы, помогающие преодолеть инбридинг (Sjöberg, 1996).

2.2.1. Экогенетические и филогенетические причины изменчивости неметрических признаков в популяциях бобра

Географическая изменчивость морфологических признаков животных — предмет исследования, освещенный в обширном списке классических биогеографических работ. Хорошо известны публикации, лежащие в основе формулирова-

ния общеизвестных биогеографических правил (например, правило Бергмана), трактуемых как эмпирические обобщения в силу многих исключений, обнаруженных за последние десятилетия (Huston, Wolwerton, 2011). В целом, как справедливо заметила О.Л. Россоломо (1979), работы, предметом которых служит географическая изменчивость, можно разделить на те, где основной причиной морфологической изменчивости представляется градиент условий окружающей среды, и те, в основу, которых положена история формирования популяций или ареала вида. В силу сложной природы географической морфологической изменчивости все чаще исследуется совместное действие на особей географических популяций совокупностей внешних и внутренних факторов, формирующих полиморфизм в географическом пространстве.

Анализ причин изменчивости фенетических признаков исследуют с точки зрения влияния как филогенетических, так и экологических факторов. Этот методический подход широко используется в изучении популяционной изменчивости млекопитающих различных систематических групп, например, зайцеобразных (Suchentrunk et al., 1998), хищных (Szuma, 2004, 2007, 2011; Virgos et al., 2011). В частности, F. Suchentrunk и соавторы выделяют ряд факторов, значимо влияющих на полиморфизм популяций. В отличие от онтогенетических модификаций вариации неметрических признаков могут зависеть от различных типов естественного отбора, таких как адаптации, к особенностям окружающей природной среды, так называемые «экогенетические причины изменчивости», или селективно нейтральных процессов, таких как дрейф генов и иных стохастических факторов, что в терминологии цитируемого автора именуется «филогенетическими причинами изменчивости». Исследование изменчивости популяций на основе неметрических маркеров в некоторой степени затрудняется ограничением использования инструментов прикладной статистики — многомерных параметрических методов из-за отклонения распределения частот дискретных признаков от нормального. Преодолеть эти методические трудности помогает нормализация данных, для чего исходные частоты признаков преобразованы арксинусной трансформацией, рекомендуемой для процентов и долей от единицы. Нами использована формула (4) (Markova et al. 2010; Szuma, 2011):

$$X'_i = \arcsin \sqrt{X_i}, \quad (4)$$

где X'_i — преобразованное значение вариации признака, а X_i — преобразуемое значение вариации признака. Таким образом, к трансформированным значениям частот признаков стало возможным применить методы традиционного параметрического многомерного анализа. В дальнейшем нами использованы два методических приема, опробованных в подобных исследованиях: многомерный факторный анализ и многомерный регрессионный анализ.

Филогенетические причины изменчивости. В факторном анализе в качестве предиктора использовано географическое происхождение выборки, а зависимыми переменными выступают вариации признаков. Общее варьирование

частот признаков в изученных популяциях бобра описывается девятью факторными координатами. Наибольший процент объясненной изменчивости составляют первые четыре фактора с собственным значением корреляционной матрицы (Eigenvalue) 17,5–7,6, они описывают 68,1% изменчивости (табл. 10).

Таблица 10. Общая характеристика осей факторного анализа

Номер оси	Собственное значение	% объясняемой изменчивости	Накопленное собственное значение	Суммарный % изменчивости
1	17,51	25,02	17,51	25,02
2	14,32	20,46	31,83	45,47
3	8,29	11,84	40,12	57,31
4	7,55	10,79	47,67	68,10
5	6,08	8,69	53,75	76,79
6	5,31	7,58	59,06	84,37
7	4,43	6,33	63,49	90,70
8	3,64	5,19	67,12	95,89
9	2,88	4,11	70,00	100,00

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены наиболее значимые факторы, здесь и далее.

Содержательная интерпретация факторов заключается в выявлении фенетических признаков, в наибольшей степени коррелирующих с полученными осями. Эта информация обобщена в таблице 11.

С первым фактором в наибольшей степени связаны 12 вариаций 7 признаков (*USOs*, *FSPs*, *FSPI*, *FLZa*, *FLZd*, *FHPq*, *FMPc*, *FMPs*, *CMPa*, *CMPd*, *FPAc*, *CMMc*). Второй фактор тесно коррелирует с 7 вариациями 6 признаков (*CIFp*, *CIFh*, *FCBd*, *FHPd*, *SSPa*, *SSPd*, *NMMe*). Третий фактор — с 9 вариациями 4 признаков (*CFOf*, *CFOl*, *CFTs*, *CFTq*, *FHPt*, *NMMu*, *NMMd*, *NMMt*, *NMMq*), и, наконец, четвертый фактор — с 8 вариациями 4 признаков (*FSPr*, *FSPf*, *CFTe*, *CFTt*, *FCBl*, *FCBt*, *FMDa*, *FMDd*). Высокая положительная и отрицательная корреляция с факторами выявлена у 13 признаков из 22, однако все они в большей или меньшей степени проявили значимую связь с выделенными факторами.

Таким образом, получены четыре фактора, аккумулирующие изменчивость частот вариаций неметрических признаков черепа в популяциях бобра. На следующем этапе анализа популяции представлены в векторном пространстве, образуемом первым и вторым факторами, описывающими наибольший процент изменчивости (рис. 17).

На представленном графике положение популяций хорошо согласуется с филограммой, и, по существу, является её проекцией на координатной сети. Так, группа популяций Окского, Воронежского, Центрально-Лесного заповедников занимает локальную область графика в правом нижнем секторе, а популяция Мордовского заповедника, несколько дистанцированная от них, расположена в правом верхнем секторе. Аналогично, эти выборки на филогенетической дендрограмме формируют компактный кластер с примыкающей к нему популяцией

Таблица 11. Факторная нагрузка (корреляция фенетических признаков) с осями факторного анализа

Вариации признаков	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
CFNp	0,559	0,568	-0,482	0,190
CFNh	-0,559	-0,568	0,482	-0,190
CIFp	0,453	-0,802	0,178	-0,195
CIFh	-0,457	0,797	-0,186	0,202
OAI d	0,620	-0,516	0,413	-0,145
OAI a	-0,619	0,519	-0,415	0,150
USOs	0,662	0,436	0,175	0,219
USOp	-0,400	0,185	-0,142	0,449
USOn	-0,445	-0,498	-0,095	-0,423
CFOf	0,404	0,287	-0,622	0,057
CFOI	-0,223	-0,323	0,584	-0,120
CFOc	-0,491	-0,357	0,413	-0,072
CFOf	0,288	0,119	0,397	0,025
FSPs	-0,813	0,120	-0,269	-0,289
FSPr	0,270	-0,294	0,207	0,649
FSPf	0,470	-0,184	-0,028	0,584
FSPi	0,803	-0,049	0,180	-0,297
CFTs	0,399	0,591	0,591	0,294
CFTc	-0,628	0,167	0,472	0,124
CFTr	0,071	0,191	-0,086	0,360
CFTd	0,231	-0,649	-0,341	0,266
CFTg	0,510	-0,354	0,523	-0,379
CFTe	-0,140	-0,063	-0,429	-0,526
CFTq	-0,074	-0,576	-0,679	-0,345
CFTt	-0,401	-0,249	0,356	0,568
FLZa	-0,780	-0,281	-0,109	0,052
FLZd	0,809	0,447	0,060	-0,083
FIOu	-0,525	0,171	-0,205	-0,149
FIOd	0,471	-0,145	0,144	0,212
FIOi	0,444	-0,202	0,461	-0,421
FCBu	-0,573	-0,473	-0,157	-0,160
FCBd	-0,261	-0,729	0,336	-0,013
FCBI	0,242	-0,564	-0,198	-0,539
FCBe	0,534	0,623	0,052	0,127
FCBt	0,310	-0,510	-0,044	-0,545
FHPu	0,466	-0,398	-0,580	0,276
FHPd	0,066	0,759	0,222	-0,183
FHPt	-0,347	-0,613	0,593	0,326
FHPq	-0,830	-0,209	0,082	-0,179
FHPi	0,318	0,402	-0,092	-0,063

Окончание табл. 11

Вариации признаков	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
FMDa	-0,127	0,499	0,275	-0,719
FMDd	0,121	-0,482	-0,291	0,739
FMPc	-0,920	0,180	-0,078	0,195
FMPr	-0,519	0,039	0,220	0,431
FMPs	0,887	-0,148	-0,075	-0,290
CMPa	-0,806	0,093	-0,097	0,271
CMPd	0,793	0,006	0,200	-0,203
FPAc	-0,724	-0,036	-0,356	-0,453
FPAr	0,634	-0,165	0,198	0,161
FPAc	0,442	0,340	0,496	0,464
FFPa	-0,560	0,446	0,227	0,002
FFPd	0,587	-0,434	-0,270	0,097
FFPs	-0,447	0,141	0,459	-0,720
FSCa	0,394	-0,472	-0,038	0,032
FSCd	-0,394	0,472	0,038	-0,032
SSPa	-0,108	0,915	-0,102	-0,168
SSPd	0,095	-0,909	0,090	0,183
FSTm	0,096	0,598	0,077	-0,421
FSTa	-0,163	-0,545	-0,107	0,419
FSTl	0,127	-0,720	-0,027	0,409
PFBa	-0,609	-0,071	0,448	0,208
PFBd	0,447	0,599	0,500	0,192
CMMc	-0,892	0,193	0,175	0,209
CMMr	-0,207	0,115	-0,201	0,199
CMMs	0,688	-0,190	0,007	-0,250
NMMu	-0,147	-0,485	-0,607	-0,007
NMMd	-0,322	-0,598	0,567	0,173
NMMe	0,335	0,838	0,152	0,072
NMMt	-0,267	-0,101	0,716	-0,508
NMMq	0,148	-0,150	-0,616	-0,335

бобров Мордовского заповедника. Таким образом, бобры восточноевропейского подвида располагаются в правой части графика.

Популяции бобров из Белоруссии, Польши, Новосибирской и Брянской областей занимают правую часть координатного поля графика. Среди них наиболее компактно расположены животные Новосибирской области и Восточной Польши, в то время как бобры Березинского заповедника и Брянской области находятся на некотором удалении. На дендрограмме, построенной по критерию сходства, эта группа популяций также формировала отдельный кластер.

Наиболее дистанцированы популяции Псковской и Томской областей, первая занимает левый нижний, а вторая — правый верхний сектора графика. По-

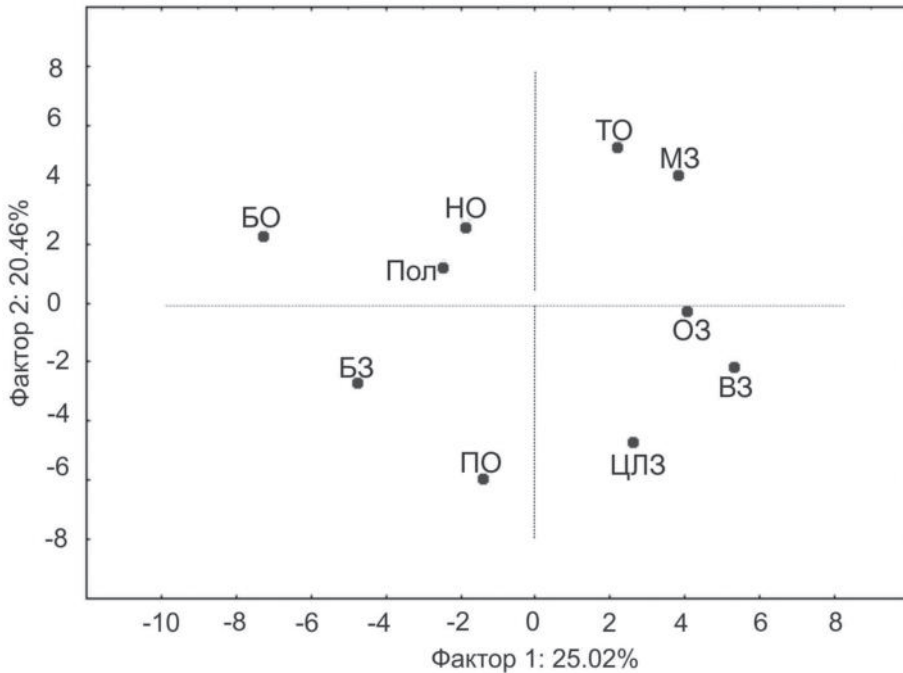


Рис. 17. Положение выборок в пространстве первых двух осей факторного анализа на основе неметрических признаков черепа бобра.

ложение этих популяций на филограмме в виде отдельного кластера с большой дистанцией примыкающего к остальным популяциям поддерживает общее сходство двух методов статистической интерпретации неметрической изменчивости черепа.

При анализе графиков, полученных с использованием алгоритма анализа филогенетических отношений популяций, и факторного анализа обнаруживается, что положение выборок указывает на подразделенность популяций по признаку их происхождения.

Кластеры филограммы и положения отдельных выборок в осях факторного анализа соответствуют восточноевропейской и белорусской подвидовым формам *Castor fiber*. При этом дочерние реинтродуцированные популяции уклоняются от исходных материнских на дистанцию, пропорциональную их отличиям по комплексу неметрических признаков черепа. В то же время на обоих графиках обнаруживаются выборки, занимающие либо промежуточное положение, либо сильно дивергировавшие (рис. 16). В отношении бобров выборки Псковской области, занимающей наиболее удаленное положение на филограмме и в значительной мере дистанцированной в осях двух первых факторов, можно объяснить подобные отличия гибридизацией восточноевропейских, белорусских бобров и живот-

ных неясного таксономического происхождения, полученных из Смоленской области (Иванов и др., 2006). Причины значительной дивергенции бобров Томской области интерпретировать сложнее из-за недостаточной информации об истории формирования популяции. Информация, сопровождающая коллекцию черепов этой выборки, указывает на «белорусское» происхождение, однако неметрическая изменчивость их черепа обнаруживает высокие и достоверные отличия от автохтонов бассейна Березины. Считаем, что к животным, существенно отличающимся от автохтонных популяций с устоявшейся внутривидовой таксономией, может применяться паллиативное наименование, предложенное для таких популяций А.П. Савельевым — *C. f. introductus*.

Прошедшие 40–60 лет с момента реинтродукции бобров в новые места обитания теоретически достаточны для формирования популяций подвидового уровня. Это обстоятельство подтверждается обнаруженным уровнем дивергенции автохтонных и транслоцированных популяций соболя на большом географическом пространстве (Ранюк, Монахов, 2011). По мнению авторов в течение 30–40 лет некоторые акклиматизированные популяции приобрели морфологические особенности подвидового уровня. Также быстрые микроэволюционные морфологические изменения найдены в популяциях ондатры, акклиматизированных в Сибири, что позволяет трактовать подобный тип изменчивости с позиций адаптаций животных к новым экологическим условиям (Васильев и др., 2014).

Однако вывод о присвоении животным таких популяций подвидового статуса нуждается в подтверждении различными методами морфологического, молекулярно-генетического и экологического анализа.

Экогеографические причины изменчивости. Для определения экологических факторов, оказывающих достоверное влияние на изменчивость неметрических признаков черепа животных, были использованы 23 переменные, характеризующие географическое происхождение выборки, а также основные климатические характеристики среды обитания (табл. 12).

Географические координаты популяций выражены в градусах и минутах, температура в градусах Цельсия, а значения осадков представлены в миллиметрах. Годовая амплитуда температур (разность между максимальной температурой самого теплого периода и минимальной самого холодного) определяет контрастность или континентальность климата. Климатические данные получены из открытых источников по наиболее близко расположенной к месту сбора черепов метеорологической станции (мировая база данных климата <http://www.worldclimate.com>; www.worldclim.org), для некоторых популяций — из летописей природы заповедников.

Географические координаты получены из геоинформационной системы «Россия» и «Европа» масштаба 1 : 1 000 000 в системе настольной картографии MapInfo как географические центры для каждой выборки.

В исследовании влияния климата на морфологические особенности животных традиционно ведущее значение отводится контрасту самого теплого и холод-

ного времени года, а также годовой сумме осадков, как ведущим абиотическим факторам, упорядочивающим географический градиент среды обитания видов (Россоломо, 1979; Пантелеев и др., 1990; Пантелеев, 2000). Нами добавлены обобщенные характеристики квартальной температуры и влажности наиболее контрастных сезонов и температурные и влажностные характеристики апреля и октября. Как было показано в предыдущих исследованиях, эти факторы оказывали значимое влияние на популяционную динамику бобра (Korablev et al., 2011).

Таблица 12. Абиотические факторы среды, используемые при анализе фенетической изменчивости черепа бобра

Климатические	
Температура	Осадки
Среднегодовая температура	Осадки самого влажного месяца
Годовая амплитуда температура	Осадки самого сухого месяца
Средняя температура самой влажной четверти	Осадки самой влажной четверти
Средняя температура самой сухой четверти	Осадки самой сухой четверти
Средняя температура самой теплой четверти	Осадки самой теплой четверти
Средняя температура самой холодной четверти	Осадки самой холодной четверти
	Годовая сумма осадков
Средняя температура апреля	Сумма осадков апреля
Средняя температура октября	Сумма осадков октября
Средняя температура января	Сумма осадков января
Средняя температура июля	Сумма осадков июля
Географические	
Долгота	Широта

Влияние факторов внешней среды на фенетическую изменчивость млекопитающих различных отрядов — перспективное направление современных морфо-экологических исследований. Очевидно, что сравнительный анализ влияния климатических и географических факторов на функционально значимые структуры черепа уместно проводить в больших географических масштабах с контрастными климатическими характеристиками. Такие исследования предпринимали для представителей отряда хищных: *Vulpes vulpes* (Szuma, 2008), *Alopex lagopus* (Szuma, 2011), *Nyctereutes procyonoides* (Korablev, Szuma, 2014), *Neovison vison* (Корablёв и др., 2015, 2016); грызунов *Microtus* (Markova et al., 2010), зайцеобразных (Suchentrunk et al., 2000).

Методика расчетов включала проведение следующих статистических процедур. На первом этапе для преодоления мультиколлинеарности (сильной корреляции между климатическими факторами) предикторов исходные географические и климатические переменные обработаны методом главных компонент (principal components analysis — PCA) в соответствии с рекомендациями (Virgos et al., 2011). Аналогично эта процедура используется для «снижения размерности пространства внешних переменных» (Пузаченко и др., 2011). В дальнейшем анали-

зе использованы только те факторы, собственные значения (Eigenvalue) которых составляли ≥ 1 . Полученные таким образом компоненты, обобщающие макроклиматические факторы, впоследствии использовали как независимые переменные (предикторы) в многомерном регрессионном анализе, в то время как факторы, суммирующие неметрическую изменчивость частоты морфотипов, анализировали как зависимые переменные. Дальнейшая содержательная интерпретация главных компонент заключается в выявлении отдельных макроклиматических факторов, в наибольшей степени коррелирующих с ними. Затем, главные компоненты с наибольшей информационной нагрузкой (коррелирующие с абиотическими факторами среды), используются при построении регрессионной модели.

Были получены 10 факторов, объясняющих полное варьирование абиотических переменных (табл. 13).

Таблица 13. Оценка значимости факторов, характеризующих географические и климатические переменные

Номер оси	Собственное значение	% объясняемой изменчивости	Накопленное собственное значение	Суммарный % изменчивости
1	13,23	57,51	13,23	57,51
2	4,38	19,06	17,61	76,57
3	3,85	16,75	21,46	93,31
4	1,01	4,38	22,47	97,69
5	0,29	1,26	22,76	98,95
6	0,14	0,60	22,90	99,55
7	0,06	0,26	22,96	99,81
8	0,02	0,11	22,98	99,92
9	0,01	0,06	22,99	99,98
10	0,01	0,02	23,00	100,00

Опираясь на собственные значения и суммарный процент объясненной дисперсии в модели регрессионного анализа будут использованы первые четыре фактора, обобщающие абсолютное большинство изменчивости внешних геоклиматических переменных (табл. 14).

Максимальные корреляции с географическими и климатическими переменными обнаружены для первого фактора. Среди них в значительной степени зависимость проявили тринадцать признаков, из которых большая часть связана с показателями осадков.

Корреляция второго фактора несколько слабее, чем первого, так, значения факторных нагрузок подтверждают сильную корреляцию с пятью переменными, четыре из которых связаны с температурными показателями. В абсолютном выражении среднее значение корреляции по модулю составляет 0,72, в то время как аналогичный показатель для первого фактора составил 0,917. Первый и второй факторы существенно коррелируют также с географической долготой и широтой.

Таблица 14. Факторная нагрузка (корреляция) географических и климатических переменных с осями факторного анализа

Факторы среды	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Долгота	-0,979	-0,138	0,061	0,101
Широта	0,578	0,661	0,022	-0,467
Средняя температура самой влажной четверти	0,198	-0,671	0,705	-0,014
Средняя температура самой сухой четверти	0,944	-0,176	0,152	-0,118
Средняя температура самой теплой четверти	-0,009	-0,744	0,659	-0,011
Средняя температура самой холодной четверти	0,905	-0,242	-0,339	0,063
Осадки самого влажного месяца	-0,857	-0,396	-0,288	-0,134
Осадки самого сухого месяца	0,971	-0,013	-0,184	0,054
Осадки самой влажной четверти	-0,862	-0,295	-0,395	-0,003
Осадки самой сухой четверти	0,965	-0,012	-0,216	-0,034
Осадки самой теплой четверти	-0,860	-0,292	-0,402	-0,003
Осадки самой холодной четверти	0,982	0,002	-0,087	-0,063
Среднегодовая температура	0,776	-0,470	-0,357	0,218
Годовая сумма осадков	0,322	-0,574	0,088	-0,708
Годовая амплитуда температур	-0,840	0,083	0,478	-0,105
Сумма осадков января	0,983	0,039	-0,007	-0,117
Сумма осадков апреля	-0,491	-0,563	-0,657	-0,002
Сумма осадков июля	-0,849	-0,372	-0,305	-0,186
Сумма осадков октября	-0,448	-0,039	-0,728	-0,322
Ср. температура января	0,926	-0,218	-0,299	0,030
Ср. температура апреля	0,651	-0,741	0,125	0,047
Ср. температура июля	-0,333	-0,527	0,777	-0,037
Ср. температура октября	0,444	-0,784	-0,403	0,137

Примечание. Жирным шрифтом выделены признаки, наиболее тесно связанные с факторами.

Третий фактор определяет в наибольшей степени варьирование пяти макроклиматических переменных, три из которых связаны с температурой, а два — с осадками. Среднее значение модуля корреляции несколько меньше, чем у первых двух факторов, и составило 0,705. Четвертый фактор главным образом определяет варьирование лишь годовой суммы осадков со значением факторной нагрузки 0,708.

Факторный анализ, выполненный для фенетических признаков, представлен выше. Отметим, что общая изменчивость частоты встречаемости фенетических признаков в популяциях бобра описывается девятью факторами, из которых только первых четыре объясняют около 70% неметрической изменчивости черепа. С точки зрения математической логики лучше использовать первых шесть факторов, полученных при анализе фенетических признаков, что дает более 80% объясненной изменчивости.

На следующем этапе применяли многомерную регрессионную модель, позволяющую оценивать влияние факторов внешней среды на неметрическую из-

менчивость черепа бобров в отдельных популяциях. Предикторами выступают первые четыре фактора, объясняющие основную долю варьирования внешних геоклиматических переменных, а зависимыми переменными выступают первых шесть факторов, обобщающих большую долю варьирования неметрических признаков черепа.

Результаты многомерного регрессионного анализа указывают на достоверную зависимость двух первых факторов, обобщающих изменчивость неметрических признаков черепа, от географических и климатических переменных. Значения коэффициента корреляции $R = 0,646-0,653$ и коэффициента детерминации $R^2 = 0,417-0,426$ для первого и второго факторов соответственно. Критерий Фишера $F = 3,22-3,34$, оба фактора статистически значимо зависели от предикторов $p < 0,05$. Параметры регрессионной модели для первого и второго факторов близки. В частности, коэффициент корреляции указывает на значимую зависимость проявления частот фенетических признаков от степени воздействия на них анализируемых географических и климатических переменных. Вместе с тем значения коэффициента Фишера свидетельствуют хотя о значимом, однако относительно невысоком вкладе регрессионной модели в описание варьирования фенетических признаков.

Для определения достоверности влияния факторов на неметрическую изменчивость черепа бобра построены гистограммы с использованием коэффициентов Парето, позволяющих оптимизировать графическое представление результатов (рис. 18).

Биологическая интерпретация графиков заключается в анализе факторной нагрузки отдельных географических и климатических показателей, их корреляции с осями главных компонент. Корреляционные зависимости географических и кли-

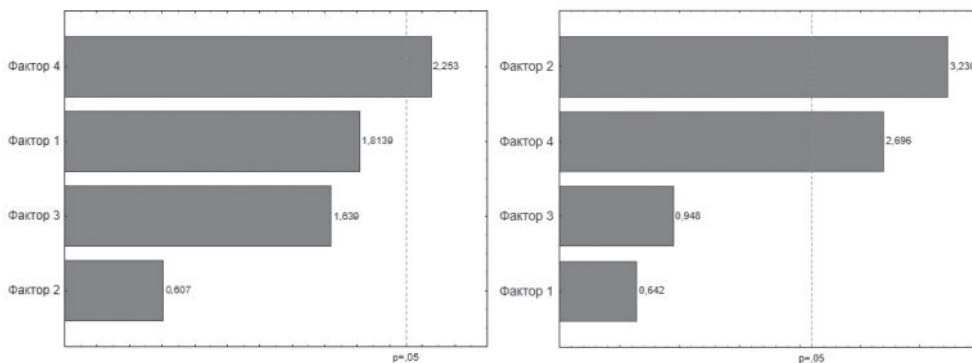


Рис. 18. Зависимость фактора 1 (фен 1, левый рисунок), и фактора 2 (фен 2, правый рисунок), объясняющих изменчивость некоторых неметрических признаков черепа бобра, от географических и климатических переменных.

Цифры за столбцами — значения коэффициентов Парето, пунктирная линия — порог достоверных значений.

матических факторов, а также фенетических признаков, обобщенных координатами главных компонент, обнаруживших достоверную зависимость в модели регрессионного анализа, и представлены в таблице 15.

Таблица 15. Предикторы и зависимые признаки, факторные нагрузки которых указывают на существенную корреляцию с осями главных компонент

Предиктор	Обобщенные факторы	Зависимый фактор	Обобщенные признаки
Фактор 4	Географическая широта в меньшей степени, годовая сумма осадков в большей степени	Фен 1	<i>USOs, FSPs, FSPi</i>
Фактор 2	Географическая широта, средняя температура самой влажной четверти года, средняя температура самой теплой четверти года, средняя температура апреля, средняя температура октября, годовая сумма осадков	Фен 2	<i>FHPd, FCBd</i>

Зависимость от внешних географических и климатических факторов проявили пять вариаций четырех признаков, из них три перфоративных, и один признак кодирует форму шва между костями черепа.

Для выявления тенденций зависимости фенетических признаков от географических и климатических факторов данные частоты встречаемости вариаций признаков и факторов, которые в модели регрессионного анализа проявили достоверную зависимость, были подвергнуты стандартизации и представлены графическим способом. На рисунке 19 показано соответствие частоты встречаемости фенетических признаков влиянию абиотических факторов среды. Выборки упорядочены в направлении с запада на восток, значения всех переменных стандартизированы. Показаны только те признаки, зависимость встречаемости которых от макроклимата значима.

Для феновариаций двух признаков *USOs* (кодирует характер соединения чешуйчатой и затылочной костей) и *FSPi* (описывает конфигурацию клино-небного отверстия) обнаруживается тенденция соответствия их частоты силе влияния одних и тех же макроклиматических факторов: средней температуры апреля и октября и годовой суммы осадков. Для признака *USOs* общая тенденция соответствия климатических параметров и частоты встречаемости неметрической вариации прослеживается достаточно четко, за исключением популяции Томской области, где высокая встречаемость фена наблюдается на фоне снижения значений климатических факторов. Во втором случае частота признака в популяциях Польши, Березинского и особенно Мордовского заповедников уклоняется в противоположном направлении, то есть при снижении влияния абиотических факторов частота встречаемости фена *FSPi* увеличивается. Сопоставление данных таблицы и графиков дает основания считать, что географические и макроклиматические факторы влияют на изменчивость фенетических признаков совместно. Большую роль играют контрастные значения температуры весеннего и осеннего месяцев, а также годовая сумма осадков. Географическое положение выборки значимо не влияет на частоту встречаемости фенетических признаков. Вероятно, некоторый

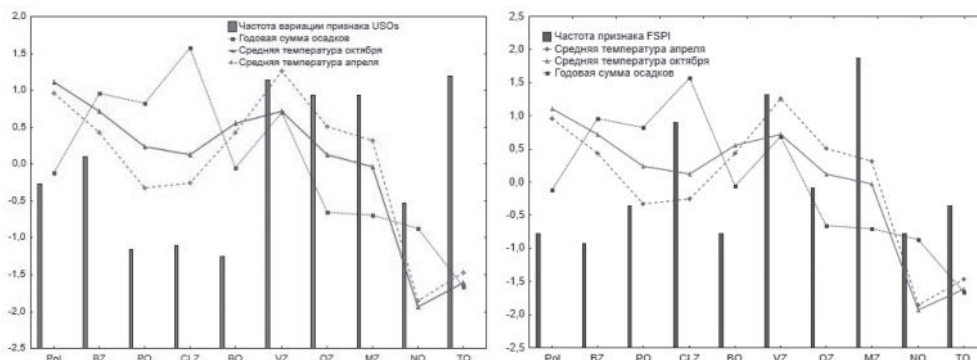


Рис. 19. Соответствие динамика частот фенетических признаков макроклиматическим факторам в популяциях бобра.

эффект оказывает географическая долгота, но упорядоченной изменчивости фенетических признаков этот фактор не формирует.

Согласованность динамики частоты вариаций признаков с макроклиматическими факторами обнаруживается лишь на уровне тенденции, однако, не во всех случаях очевидной. Представляется неслучайной высокая степень участия именно суммы осадков и температуры второго осеннего и весеннего месяцев в формировании тренда изменчивости неметрических признаков. Бобр тесно контактирует с водной средой обитания и во многом именно этот абиотический фактор является критически значимым для данного вида. В то же время ряд исследований подчеркивает важность влияния осенних и весенних климатических характеристик. Так, в Чехии была обнаружена связь демографических показателей популяции бобров с питательной ценностью кормов, которая, в свою очередь, зависела от температурно-влажностных характеристик весеннего периода. Обнаруженная связь репродуктивных характеристик популяции бобров с питательной ценностью основного корма косвенно определялась климатическими характеристиками весеннего периода (Nolet et al., 2005). Нами обнаружена взаимосвязь численности бобров на территории Центрально-Лесного заповедника с соотношением температуры и осадков в течение марта и апреля (Korablev et al., 2011).

В сравнительно невысокой корреляции фенетических признаков и климатических параметров следует усматривать несколько причин. Одна из них, — сложно прогнозируемая прямая зависимость условий окружающей среды и морфологических признаков, не имеющих очевидной функциональной нагрузки, их вариации не компенсируют изменения условий среды или не в полной мере могут быть интерпретированы. Одной из немногих работ, где рассматривается географическая изменчивость частоты встречаемости перфоративных признаков черепа соболя (отверстия в районе мышелка), является публикация В.Г. Монахова (2001). Вариации проявления этого признака значимо зависели от географических координат выборки. Более того, последние исследования 57 популяций соболя, по-

казали значимую отрицательную корреляцию этого фенетического признака с размером черепа и светлой окраской меха (Монахов, 2015). Таким образом, есть основания говорить о скоррелированности фенетических признаков с важными с точки зрения адаптации к окружающей среде морфологическими особенностями животных. В то же время известны примеры устойчивой корреляции факторов окружающей среды и признаков, связанных, в первую очередь, с морфологическими особенностями строения жевательной поверхности зубов у хищных млекопитающих и фитофагов. В частности, обнаружена статистически достоверная зависимость формы жевательной поверхности хищнических зубов у лисицы, песца и енотовидной собаки от географических и климатических факторов. Механизм реализации этой тенденции связан с пищевой адаптацией животных в широком географическом пространстве (Szuma, 2008, 2011; Haba et al., 2008; Korablev, Szuma, 2014). Что касается аналогичных исследований по млекопитающим-фитофагам, для представителей нескольких широко распространенных видов рода *Microtus* было установлено, что степень усложнения жевательной поверхности (форма дентин-эмалевых петель) зависела от климатических факторов и при некоторых их сочетаниях в выборках преобладал тот или иной тип формы петель. Авторы связывают это явление с действием направленного отбора, благоприятствующего формированию и закреплению признаков, наиболее адекватно отвечающих условиям окружающей среды (Markova et al., 2010). Исследования жевательной поверхности коренных зубов представителей рода *Lepus*, населяющих Израиль, не обнаружили существенной геоклиматической компоненты в морфологической изменчивости этих признаков (Suchentrunk et al., 2000). Однако некоторые отличия формы жевательной поверхности зайцев юга и севера Израиля позволили предположить наличие адаптации к более влажному или более сухому климату, обуславливающему преобладание в рационе гигроморфной или ксероморфной пищи. Не являясь непосредственной причиной морфологических изменений зубной системы, географические и климатические факторы определяют доступный спектр объектов питания, который может варьировать в широких пределах. Однако в этом случае речь идет, прежде всего, о пищевой специализации или диверсификации кормового рациона.

В нашем случае анализируется зависимость перфоративных признаков, кодирующих форму, конфигурацию и число мелких отверстий на черепе для прохождения сосудов и нервов, и лишь в одном случае конфигурации шва между костями черепа. Можно предположить, что это признаки, наследуемые не самостоятельно, а в результате плейотропного эффекта сцепленные с другими, функционально значимыми адаптациями. На это, в частности, указывает сложная форма наследования фена *USO*, частота вариаций которого уклоняется от ожидаемой в соответствии с уравнением Харди-Вайнберга.

Анализ жевательной поверхности зубов бобра затруднителен, поскольку одонтологические признаки этого вида подвержены существенной возрастной изменчивости. Мы исследовали рисунок жевательной поверхности зубов бобра

($n=120$) на основе разработанного каталога, включающего 40 признаков с 80 вариациями. Анализ частот распределения фенотипов в двух возрастных группах: — от 0 до 2,5 лет, и от 2,5 лет и старше, — позволяет полагать, что с возрастом петельчатый узор жевательной поверхности коренных зубов претерпевает значительные изменения. В частности, лингвальные складки бобров второй возрастной группы приобретают извилистость, петли чаще имеют форму островков, и в целом рисунок жевательной поверхности усложняется. Поэтому пригодными для анализа оказались лишь 27 из 40 признаков, зависимость которых от возраста животных недостоверна (Кораблев, 2003. Рукопись в архиве Центрально-Лесного заповедника). В качестве примера, успешного использования рисунка жевательной поверхности коренных зубов бобра, можно привести работу румынских исследователей, в качестве методического подхода ими использована геометрическая морфометрия (Vejenaru et al., 2013).

Экогенетические изменения в популяциях могут не проявиться за относительно небольшой период времени, прошедший с момента реинтродукции животных в новые места обитания. Но это предположение не подтверждается уровнем дивергенции популяций, обсуждаемым в главе «филогенетические причины изменчивости». А.Г. Васильев и соавторы (1999) отмечали быструю и относительно глубокую дивергенцию по комплексу размерных и неметрических признаков черепа ондатры, которая произошла в интродуцированных популяциях за непродолжительное время.

Как было указано выше, даже незначительные микроэволюционные изменения в популяциях, статистически подтвержденные на большом материале, заслуживают внимания и анализ их причинной обусловленности — задача для дальнейших работ. Классические фундаментальные исследования лишь подтверждают важность намеченной проблематики, по мнению А.Г. Васильева и В.Н. Большакова (1994), эволюция представляет собой глубоко экологический процесс и все элементарные эволюционные явления в популяциях необходимо трактовать с точки зрения специфических условий окружающей среды. Продолжая рассуждения цитируемых авторов, отметим, что любая популяция обладает уникальными, присущими только ей чертами адаптации. Наша задача, — по возможности выявить основные факторы, лежащие в основе формирования своеобразия особей, формирующих популяции различного ранга.

С учетом проведенного исследования считаем, что наблюдаемая изменчивость качественных неметрических признаков в популяциях бобра в большей мере связана с историей формирования популяций и сопутствующими популяционно-генетическими процессами. Климатические факторы оказывают влияние на характер проявления лишь немногих фенетических признаков. В то же время необходимо отметить, что микроэволюционные процессы, оцениваемые на основе фенетических маркеров, имеют адаптивную природу и направлены на формирование фенотипа наиболее оптимального в конкретных условиях, а неметрические признаки служат подтверждением такой адаптивной изменчивости.

2.2.2. Краниометрический анализ популяций бобра

2.2.2.1. Онтогенетическая внутривидовая аллометрия автохтонных и реинтродуцированных популяций бобра

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 между собой. 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 изменчивостью размерных полиморфизмов особей данной возрастной группы (Klingenberg, 2014). Основа изучения различных типов аллометрии — термодинамический подход. Аллометрия — фундаментальная наука, — широко применяется, например, в прогнозе роста сельскохозяйственных животных (Лебедев, 2012).

Математические уравнения, моделирующие ростовые процессы, использовались при изучении возрастной краниометрической изменчивости различных видов грызунов: нутрии *Myocastor coypus* Molina (Россолимо, 1958) и сусликов — рыжеватого *Citellus mayor* Pall., и 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 евроазиатского бобра изучалась многими исследователями (Lönnberg, 1909; Лавров, 1981; Савельев, Ставрова, 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; Ставрова, 1986; Frahnert, 2000;

Rosell et al., 2010; Korablev et al., 2011). Среди 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).

В настоящем разделе мы исследовали онтогенетическую аллометрию в популяциях евразийского бобра *Castor fiber*, а также рассматривали гипотезу влияния абиотических факторов среды на темпы роста черепа.

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 (таблица 16 и рис. 20).

В период сбора черепов популяции бобров характеризовались следующей плотностью населения: в Воронежском заповеднике — одно поселение на 0,7–0,9 км русла (Николаев, 1997), Центрально-Лесном заповеднике — одно поселение на 2,3 км русла, Окском заповеднике — одно поселение на 1,7 км русла (Кудряшов, 1975, Панкова, Панков, 2009), Мордовском заповеднике — одно поселение на 3 км русла (Бородина, 1966), Хабаровском крае — одно поселение на 1,6 км русла (Олейников, Савельев, 2009).

Таблица 16. Характеристика изученных выборок черепов бобра

Подвид	Номер выборки	Место сбора	Объем / Годы сбора / Период интродукции
<i>Castor fiber belorussicus</i>	1	Белоруссия, бассейны рек Березина, Сож, Неман	81 / 1952–1975
	2	Хабаровский край, реки Немта и Мухен	119 / 1977–1986 / 1964
<i>Castor fiber orientoeuropaeus</i>	3	Район Воронежского заповедника, бассейн реки Воронеж	52 / 1975–1998
	4	Район Окского заповедника, река Пра	123 / 1968–1987 / 1937–1940
	5	Район Центрально-Лесного заповедника, бассейн рек Волги и Западной Двины	152 / 1982–1997 / 1936, 1937
	6	Район Мордовского заповедника, река Мокша	53 / 1963–1972 / 1936–1940

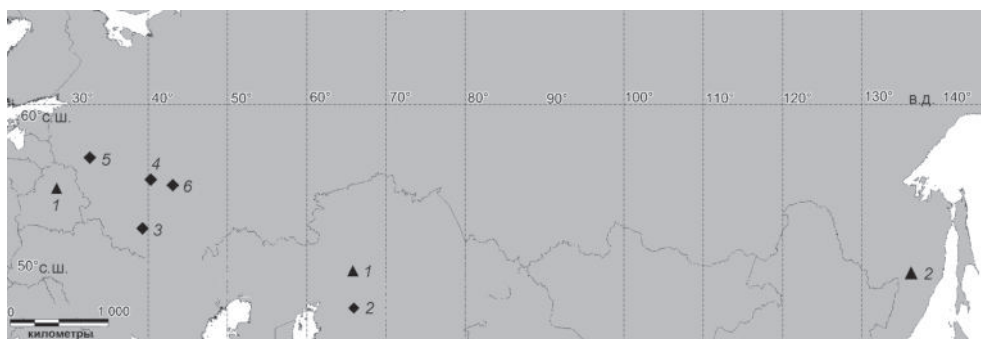


Рис. 20. Карта регионов сбора черепов бобра. Номера выборок соответствуют таблице 16. В нижней части карты фигурами обозначены: 1 — *C. f. belorussicus*, 2 — *C. f. orientoeuropaicus*.

В автохтонной популяции бассейна Березины плотность населения на пике численности варьировала в пределах одно 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).

Обработанный материал находится в фондах Центрально-Лесного, Воронежского и Березинского заповедников, Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва), Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства им проф. Б.М. Житкова (Киров).

Для описания онтогенетической аллометрии использовали шесть промеров, характеризующих общие размеры черепа, снятые штангенциркулем с точностью до 0,1 мм: 1) общая (наибольшая) длина черепа; 2) длина носовых костей; 3) скуловая (наибольшая) ширина; 4) длина верхней диастемы; 5) длина верхнего ряда коренных зубов (по альвеолам); 6) ширина 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, Корablёв, 2014). К такому выводу пришел и Лавров (1981), проводивший биометрическую обработку выборок, дифференцированных 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 чере-

па не был подтвержден (Dillman, Barnet, 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. Это позволило: а) получить «макропеременные» — небольшое количество осей (в нашем случае две), описывающих изменчивость сразу всех размерных признаков; б) использование многомерной непараметрической статистики снимает методически сложно разрешимые математические ограничения на использование параметрических методов многомерного анализа, например, метода главных компонент, широко используемого в зарубежной практики (LaBarbera, 1989; Klingenberg, 1996; Wilson et al., 2010). Ранее подобный методический подход был опробован при изучении онтогенетической аллометрии млекопитающих различных отрядов, в частности, грызунов *Spalax microphthalmus* (Пузаченко, 2001) и использован нами для изучения размерного полиморфизма *Castor fiber* (Кораблев и др., 2015).

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

1. Формула Л. фон Берталанфи (Bertalanffy, 1938), предложенная как обобщенное уравнение аллометрической изменчивости позвоночных (4):

$$y = L_{\infty} \times [1 - \exp(k \times (x + b_0))], \quad (4)$$

где в нашем случае y — размерный признак, L_{∞} — асимптотический размер переменной, \exp — экспонента, 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 — стартовый размер переменной.

2. Уравнение двухмерной (возраст–размер) аллометрии со степенным коэффициентом Дж. Гексли (5) (Huxley, 1932)

$$y = b_0 \times x^{b_1}, \quad (5)$$

где, b_1 — коэффициент роста, является показателем интенсивности роста и мерой увеличения признака. Кроме того, известно, что широкий круг биологических явлений, связанный с изменением во времени размеров тела, массы и продуктивности, может быть описан степенной зависимостью $y = \beta \times x^a$ (Кофман, 1981). Этот методический прием был использован в сравнительном изучении морфологического разнообразия современных (Кораблев и др., 2015) и исчезнувших (Komosa et al., 2007; Кораблев, Зиновьев, 2014; Zinoviev, Korablev, 2017) популяций *Castor fiber*. Несмотря на некоторые ограничения использования двухмерного 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

процент описываемой возрастной изменчивости, пороговое значение которого мы установили на уровне не менее 65%. При использовании выборок черепов большого объема (>500) оправдано применение формулы (4) (три моделируемых переменных), в то время как для небольших выборок использовали уравнение (5) 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).

Внутривидовая статическая аллометрия. В ходе многомерного неметрического шкалирования на основе дистанции Евклида морфологическая изменчивость черепа бобра описана двумя осями многомерного шкалирования. Первая ось значимо коррелирует со всеми измеренными признаками и хорошо описывает основную долю всей морфологической изменчивости черепа в используемой схеме промеров (табл. 17).

Таблица 17. Анализ зависимостей признаков от осей многомерного шкалирования (ОМШ) и взаимозависимость самих осей на основе коэффициента корреляции Спирмена

Признак	Длина черепа	Длина носовых костей	Длина ряда зубов	Длина диастемы	Межглазничная ширина	Скуловая ширина	ОМШ 1	ОМШ 2
Длина черепа		0,88	0,87	0,88	0,82	0,88	0,98	0,06
Длина носовых костей	0,88		0,86	0,88	0,82	0,87	0,93	0,04
Длина ряда зубов	0,87	0,86		0,84	0,79	0,85	0,90	0,03
Длина диастемы	0,88	0,88	0,84		0,80	0,85	0,92	-0,05
Межглазничная ширина	0,82	0,82	0,79	0,80		0,83	0,86	-0,05
Скуловая ширина	0,88	0,87	0,85	0,85	0,83		0,95	-0,10
ОМШ 1	0,98	0,93	0,90	0,92	0,86	0,95		0,00
ОМШ 2	0,06	0,04	0,03	-0,05	-0,05	-0,10	0,001	

Примечание. Статистически значимые значения корреляции выделены полужирным шрифтом.

Вторая ось незначительно и отрицательно коррелирует лишь с одним признаком — «скуловая ширина», в то время как изменчивость остальных признаков ею не обобщается. Дальнейшим анализом первой оси многомерного шкалирования выявлена тесная корреляция с возрастом ($r = 0,74$; $p > 0,05$), что, следуя математической логике, позволяет использовать ее для изучения возрастной аллометрии.

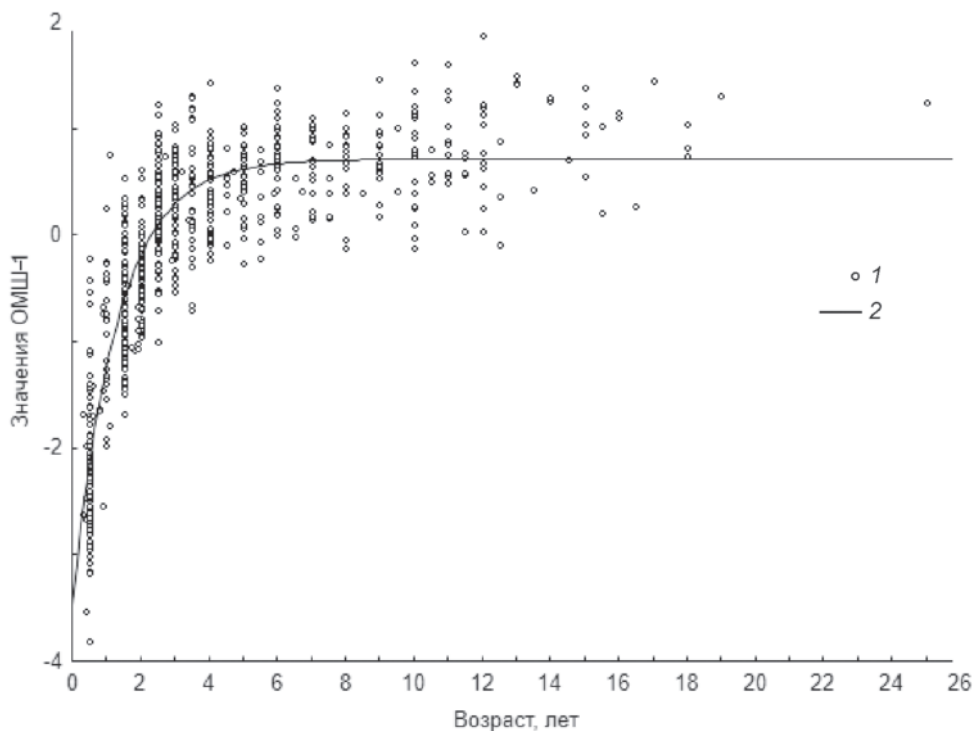


Рис. 21. Тренд роста черепа евразийских бобров (линия) на фоне индивидуальной изменчивости особей (точки).

Возраст исследованных особей варьировал от 3 мес. до 25 лет; рекордное значение этого показателя 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 (3). 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. 21).

Этот график вполне типичен для генеральной кривой роста млекопитающих (Лебедько, 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 пер-

вых 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 коэффициент детерминации (R^2) взаимозависимости «признак — возраст», полученный с использованием формулы (4), составил 0,85. В отдельных признаках значения R^2 варьировали от 0,80 (ширина межглазничного промежутка) до 0,87 (длина носовых костей).

Значения параметров модели возрастной аллометрической изменчивости по формуле (5) для отдельных размерных признаков черепа показаны в таблице 18.

Модель двухмерной 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 общей длины черепа, длины носовых костей и скуловой ширины доля объясняемых аллометрических преобразований достигает 77%.

Таблица 18. Общая характеристика модели возрастной аллометрической изменчивости черепа бобра

Номер признака	Расчетные коэффициенты	Среднее значение \pm ошибка	t-критерий	Уровень достоверности p	Нижний доверительный интервал	Верхний доверительный интервал	% объясняемой изменчивости
1	b0	122,56 \pm 0,41	302	0,00	121,76	123,36	75
	b1	0,079 \pm 0,002	34,31	0,00	0,074	0,083	
2	b0	50,85 \pm 0,21	245,57	0,00	50,44	51,25	77
	b1	0,098 \pm 0,003	35,317	0,000	0,093	0,104	
3	b0	29,45 \pm 0,11	279,04	0,00	29,25	29,66	65
	b1	0,076 \pm 0,002	30,40	0,000	0,071	0,081	
4	b0	39,05 \pm 0,16	244,30	0,00	38,73	39,36	69
	b1	0,093 \pm 0,003	33,336	0,000	0,088	0,099	
5	b0	24,92 \pm 0,08	296,99	0,00	24,76	25,09	62
	b1	0,069 \pm 0,002	29,245	0,000	0,064	0,073	
6	b0	88,08 \pm 0,30	292,38	0,00	87,49	88,68	75
	b1	0,085 \pm 0,002	35,868	0,000	0,080	0,089	

Примечание. Доверительный интервал 95,0%.

С несколько худшим качеством объясняется возрастная изменчивость длины верхней диастемы, верхнего ряда коренных зубов и ширины межглазничного промежутка. Доля описываемой возрастной изменчивости этих признаков варьирует от 62 до 69%.

Межпопуляционная онтогенетическая аллометрия. С использованием уравнения (5) рассчитаны начальные размеры (для животных младшей возрастной группы, до года) и скорость роста животных в разных популяциях. Характеристика параметров модели представлена в таблицах 19 и 20, оценка статистической значимости различий между популяциями показана в таблице 21.

Таблица 19. Значения начальных размеров черепа бобров исследованных популяций \pm статистическая ошибка (мм). Номера в заголовке таблицы соответствуют номерам выборок, помещенным в таблице 16

Признаки	Популяции					
	1	2	3	4	5	6
Общая длина черепа	119,70 \pm 1,00	114,88 \pm 0,57	125,99 \pm 1,65	126,86 \pm 0,88	124,17 \pm 1,05	121,52 \pm 1,03
Длина носовых костей	50,07 \pm 0,59	48,19 \pm 0,32	53,70 \pm 0,90	52,73 \pm 0,43	49,74 \pm 0,53	50,84 \pm 0,52
Длина верхнего ряда коренных зубов	29,75 \pm 0,25	26,86 \pm 0,16	31,46 \pm 0,36	30,78 \pm 0,19	29,50 \pm 0,25	30,00 \pm 0,23
Длина верхней диастемы	39,42 \pm 0,44	36,85 \pm 0,38	38,57 \pm 0,79	39,10 \pm 0,28	38,99 \pm 0,40	38,55 \pm 0,39
Межглазничный промежуток	24,71 \pm 0,23	23,92 \pm 0,16	25,60 \pm 0,33	25,62 \pm 0,18	24,65 \pm 0,26	24,99 \pm 0,31
Скуловая ширина	86,14 \pm 0,80	83,82 \pm 0,52	91,23 \pm 1,48	88,98 \pm 0,68	88,86 \pm 0,83	88,02 \pm 0,84

Таблица 20. Коэффициенты скорости роста бобров в исследованных популяциях \pm статистическая ошибка

Признаки	Популяции					
	1	2	3	4	5	6
Общая длина черепа	0,078 \pm 0,006	0,088 \pm 0,003	0,062 \pm 0,007	0,065 \pm 0,006	0,078 \pm 0,005	0,072 \pm 0,005
Длина носовых костей	0,103 \pm 0,009	0,115 \pm 0,004	0,054 \pm 0,009	0,076 \pm 0,007	0,127 \pm 0,006	0,079 \pm 0,007
Длина верхнего ряда коренных зубов	0,054 \pm 0,006	0,089 \pm 0,004	0,036 \pm 0,007	0,055 \pm 0,005	0,092 \pm 0,005	0,062 \pm 0,005
Длина верхней диастемы	0,093 \pm 0,008	0,112 \pm 0,007	0,086 \pm 0,011	0,082 \pm 0,006	0,113 \pm 0,006	0,084 \pm 0,006
Межглазничный промежуток	0,075 \pm 0,007	0,077 \pm 0,005	0,043 \pm 0,008	0,057 \pm 0,006	0,085 \pm 0,006	0,044 \pm 0,008
Скуловая ширина	0,082 \pm 0,007	0,101 \pm 0,004	0,061 \pm 0,009	0,081 \pm 0,006	0,092 \pm 0,005	0,069 \pm 0,006

Таблица 21. Оценка уровня значимости различий между популяциями по начальным размерам черепа (над диагональю) и скорости роста (под диагональю). На отсутствие достоверных различий указывает прочерк

Выборки	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	

В большинстве парных сравнений размеры черепа бобря-сеголетков из разных популяций достоверно различаются, Исключение составляют пары Белоруссия – Окский и Мордовский заповедники, а также Воронежский – Окский заповедники. Начальные показатели длины и ширины черепа бобров белорусского подвида меньше, чем у восточноевропейских, в среднем на 6%. Среди сеголетков восточноевропейских бобров равнозначно более крупные животные обитают в Воронежском и Окском заповедниках, несколько мельче бобрята в Окском 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 восточноевропейских бобров растут реинтродуцированные животные района 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 ситуация сейчас складывается в Республике Тыва, куда из прилежащих районов Красноярского края и Хакасии через Саянский водораздел проникли гибридные (*C. f. orientoeropaesus* × *C. f. belorussicus*) бобры европейского происхождения. Плодовитость и темпы роста молодняка засаянских иммигрантов выше, нежели у автохтонных бобрят азасской популяции, внесенных в Красную книгу Российской Федерации. В частности, по экстерьерным признакам такие различия достигают 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.

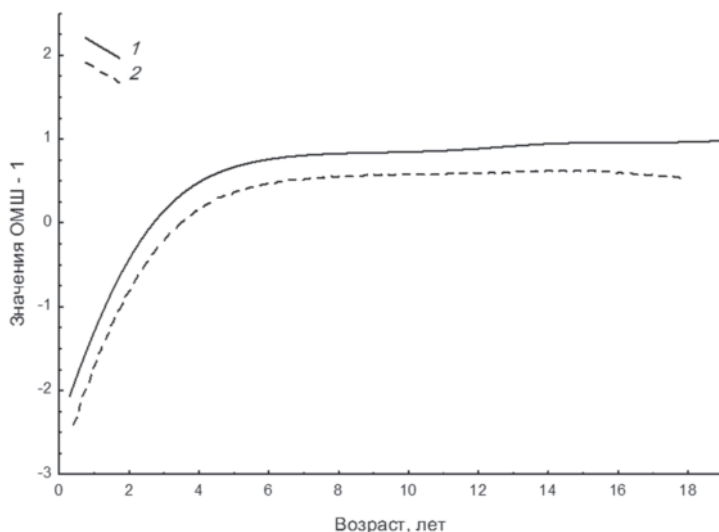


Рис. 22. Динамика роста животных в автохтонных и транслоцированных популяциях, относящихся к подвидам: 1 — *Castor fiber orientoeuropaeus*, 2 — *C. f. belorussicus*.

На рисунке 22 представлена динамика роста черепа, обобщенная через первую ось многомерного шкалирования 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 в начальных размерах черепа между подвидами, скорость роста животных во многих автохтонных и реинтродуцированных популяциях достоверно не различается.

Морфоэкологический межпопуляционный анализ. Многомерный регрессионный анализ определил значимое влияние внешних геоклиматических факторов на темпы роста черепа бобров (b_1). Значения коэффициента корреляции $R = 0,725$; коэффициента детерминации $R^2 = 0,525$; критерия Фишера $F(5) = 6,64$; уровень статистической достоверности $p = 0,0001$.

Начальные размеры черепа не обнаружили достоверной зависимости от абиотических факторов, в то время как темпы роста связаны с комплексом анализируемых переменных по множественному коэффициенту корреляции $R = 0,73$. Однако значения F критерия не высоки, что позволяет утверждать о силе влияния факторов лишь на уровне тенденции. Значения коэффициентов Парето (α) свидетельствуют о наиболее выраженном влиянии географической долготы ($\alpha = 0,50$), а также трех макроклиматических переменных: средняя температура воздуха самой сухой четверти ($\alpha = 1,76$), средняя температура воздуха самой влажной четверти ($\alpha = 1,26$), средняя температура воздуха самой теплой четверти ($\alpha = 0,45$). Влияние перечисленных абиотических факторов статистически значи-

мо ($p > 0,05$). На графиках (рис. 23) 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 — уравнение $b_1 = 0,2521 - 0,0099x$. Географические факторы также оказывают влияние на темпы роста: $b_1 = 0,0669 + 0,0002x$.

Обобщая влияние температурного фактора на скорость роста, можно сделать заключение, что в условиях более холодного и сурового климата млекопитающие имеют относительно высокие темпы возрастной морфологической изменчивости, а в более теплом и мягком климате, наоборот, — снижают интенсивность роста, что соответствует более растянутому во времени онтогенезу.

Географические факторы интегрируют множество макроклиматических и иных экологических переменных, поэтому объяснить их влияние достаточно

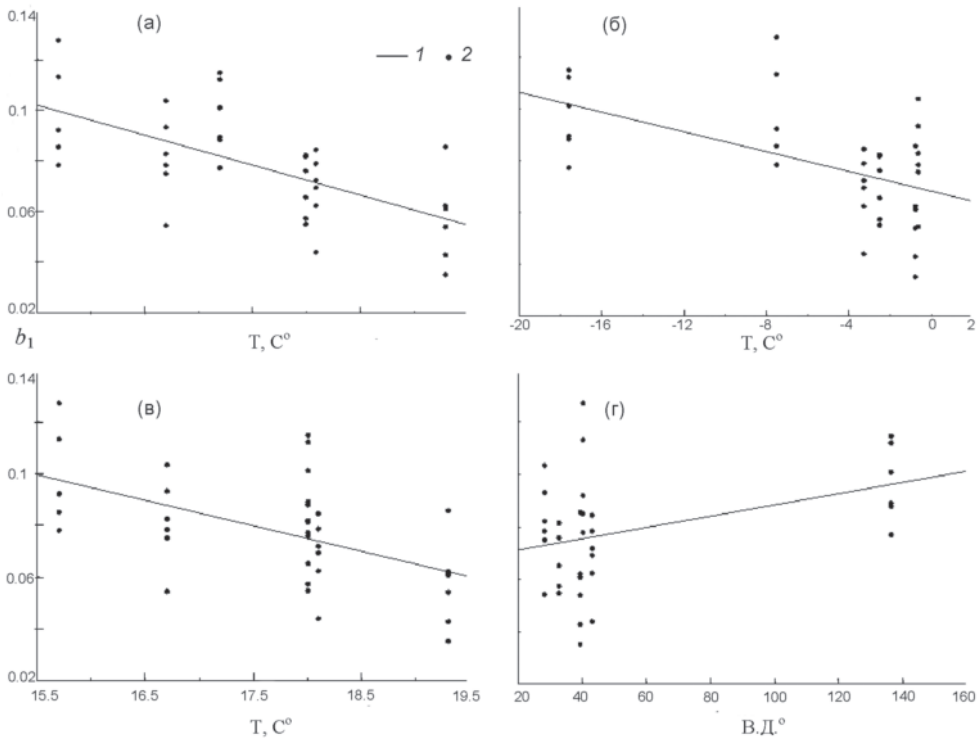


Рис. 23. Зависимости скорости роста бобров от температур самой влажной, самой сухой и самой теплой четверти года (а–в) соответственно и географической долготы (г). 1 — тренд, 2 — значения b_1 .

сложно. Но очевидно, что долгота в нашем случае более значимо влияет на темпы роста, поскольку наиболее географически 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.

Формирование облика черепа заканчивается у бобра в возрасте 2–3 лет (Лавров, 1981; Ставровский, 1986), однако некоторые исследователи отмечали, 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 (длина и ширина черепа) до 0,79 (межглазничная ширина и длина верхнего ряда коренных зубов). Средние значения корреляции были ниже для межглазничной ширины, длины верхней диастемы и верхнего ряда коренных зубов при их парных сравнениях с другими признаками. Параметры зубной системы, как было показано на примере 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 как следствие слабой интегрированности в структуру изменчивости общих пропорций черепа. Впрочем, этого недостатка лишена макропеременная — первая ось многомерного шкалирования, обобщающая латентные факторы морфологической изменчивости, включая возрастную аллометрию. Все степенные коэффициенты роста b_i , полученные для *Castor fiber*, имеют положительный знак, что свидетельствует о позитивной аллометрии, то есть увеличении относительно их начальных размеров (Klingenberg, 1996).

Нелинейная зависимость от возраста длины и ширины черепа у бобра была показана в работе Rosell et al. (2010), где, в частности, указывается на то, 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 двухмерная 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 *C. f. belorussicus* уже на ранних стадиях онтогенеза отличаются меньшими размерами черепа, однако растут несколько быстрее, чем *C. f. orientoeuropaeus*, что справедливо 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 и др., 1990; Пантелеев, 2000). Особо подчеркнем, что именно температурный фактор рассматривается как один из главных предикторов морфологической изменчивости грызунов (Пантелеев и др., 1990; Пантелеев, 2000). Исследования воздействия 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 евроазиатского бобра в различных частях его современного ареала. Некоторые свидетельства в этом отношении получены в норвежской популяции (Campbell et al., 2013).

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 С.С. Шварцем в 1959 г. Он считал, что переселяемые 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 — гипоте-

за 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 благоприятных для данной внутривидовой единицы. Автохтонные популяции превосходят транслоцированные по начальным размерам черепа, но 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 по отношению к евразийскому бобру, испытывавшему в своей истории сильнейшее воздействие человека, может быть применима с большими ограничениями.

Темпы онтогенеза не зависели от числа основателей, поскольку в популяциях с малым числом первично вселенных животных (например, в Центральном-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).

2.2.2.2. Морфологическое разнообразие черепа бобра в постнатальном онтогенезе

Исследования внутривидовой аллометрической изменчивости организмов основаны на термодинамическом подходе. Таким образом, для выражения возрастной динамики могут быть использованы информационные параметры, характеризующие морфологическое разнообразие. Теоретическая база, позволяющая применять методы статистической физики в биологии, последнее время активно

разрабатывается отечественными учеными (Пузаченко, 2009). Применительно к морфологической изменчивости подобную информацию можно найти в работах Б.М. Медникова (1969), А.Ю. Пузаченко (2013).

Для информационной характеристики морфологического разнообразия во временном аспекте использовали выборки черепов бобров из трех географически изолированных популяций Воронежского, Центрально-Лесного и Окского заповедников, принадлежащих к подвиду *C. f. orientoeuropaeus* (Пузаченко, Корablёв, 2014; Puzachenko, Korablev, 2016). Было выделено семь возрастных классов. Первый возрастной класс (JV1) образуют особи с возрастом около полугода до года, второй (JV2) — особи с возрастом от 1 до 2 лет, третий (SAD) — особи с возрастом от 2 до 3 лет, четвертый (AD1) — особи с возрастом от 3 до 4 года, пятый (AD2) — особи с возрастом от 4 до 5 лет, шестой (AD3) — особи с возрастом от 5 до 7 лет и седьмой (AD4) — особи с возрастом старше 7 лет. Количество возрастных классов ограничивалось количеством особей разного возраста в исходной выборке и минимальным объемом выборки, необходимым для расчета переменных морфологического разнообразия (около 30 особей). Расчетно-математический аппарат этого исследования описан в цитируемой выше работе (Пузаченко, Корablёв, 2014).

В процессе исследования проверялась гипотеза: структурная организованность (организованность разнообразия) черепа прогрессивно и последовательно нарастает в процессе постнатального онтогенеза. Эта гипотеза базируется, в частности, на представлениях, что процессы, подобные «целенаправленному росту», в результате работы регуляторных механизмов должны приводить к снижению дисперсии значений признаков в онтогенезе (Zelditch et al., 2004, 2006; и др.).

С помощью дисперсионного анализа исследовали два фактора морфологического разнообразия: пол животных и географическое происхождение популяции.

У бобра половой диморфизм отмечен только у неполовозрелых особей, преимущественно в группе полугодовалых животных. Максимальный вклад этого фактора составляет около 30%. То, что половой диморфизм у бобра наблюдается в раннем возрасте, а у взрослых животных нивелирован, противоречит положению В.А. Геодакяна (1991) о том, что с возрастом межполовые различия должны усиливаться. Данный факт примечателен, потому что остальные используемые нами системы признаков размерной и дискретной изменчивости черепа взрослых бобров, а также методы их обработки не выявили полового диморфизма в популяциях этого вида.

Влияние на дисперсию осей многомерного шкалирования принадлежности к разным популяциям наблюдается в разной степени во всех возрастных классах, что мы обнаруживали также при анализе факторов морфологического разнообразия в популяциях бобров.

Очевидно, в процессе онтогенеза при аллометрических преобразованиях черепа происходит перестройка структуры корреляций между промерами черепа. На это указывают изменяющиеся в широких пределах информационно-статисти-

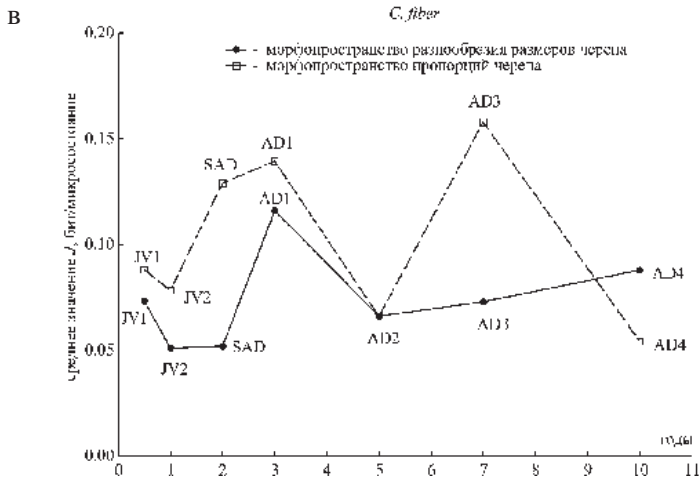
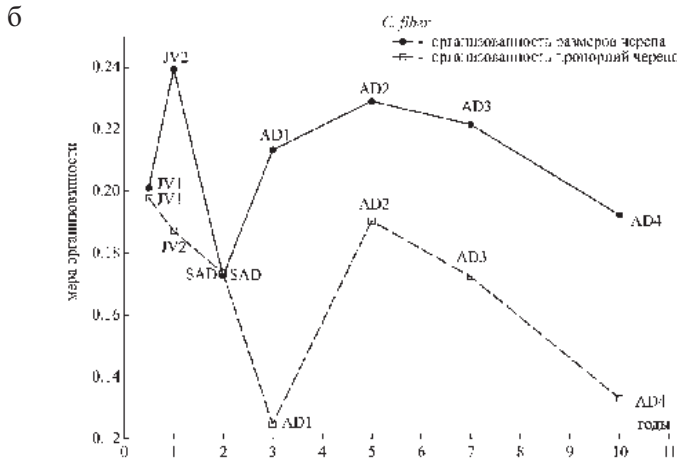
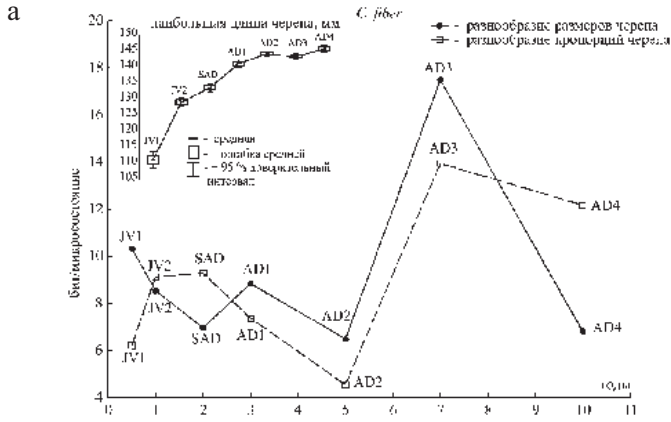
ческие параметры: энтропия, мера организованности и расхождение Кульбака-Лейблера (рис. 24).

У бобра параметры морфологического разнообразия не демонстрируют значимых корреляций. На графиках видно, что у взрослых животных синхронно изменяется энтропия моделей разнообразия размеров и пропорций черепа, мера организованности, а у неполовозрелых — расхождение Кульбака-Лейблера. Для проверки гипотезы о росте организованности в постнатальном онтогенезе черепа и преобладании процессов самоорганизации морфосистемы существенно, что ни один из трех параметров морфологического разнообразия не демонстрирует устойчивого временного тренда, что не подтверждает гипотезу о росте организованности морфосистемы черепа во времени. Эти результаты согласуются с аналогичными исследованиями возрастной динамики морфосистем черепа зубра (*Bison bonasus* L., 1758) и лесной куницы (*Martes martes* L., 1758) (Пузаченко, 2013). Во всех случаях возрастная динамика морфосистем черепа состоит из череды состояний с разной степенью организованности, разнообразия и отклонения от «стационарной модели». Таким образом, первоначально сформулированная гипотеза о возрастании организованности структур черепа в процессе онтогенеза в результате эпигенетической канализации не объясняет эмпирические данные. Очевидно, наблюдаемая динамика информационно-статистических показателей характеризует «морфосистему черепа» как динамическую и нелинейную. Новая, переопределенная рабочая гипотеза для будущих исследований формулируется нами следующим образом: морфосистема черепа млекопитающих в период постнатального онтогенеза претерпевает закономерные переходы между более организованными и менее организованными состояниями, периодически приближаясь и удаляясь от «стационарного состояния» (Пузаченко, Кораблёв, 2014).

Причина аллометрии — неравномерные скорости роста церебрального и висцерального черепа. В аллометрической модели взрослых животных доминирует изометрия при четких различиях между популяциями бобров по параметрам роста. Результаты подтверждают влияние онтогенетической аллометрии на морфологическую изменчивость черепа бобров в разных популяциях (Пузаченко, Кораблев, 2014; Puzachenko, Korablev, 2016).

2.2.2.3. Современные и субфосильные бобры в контексте закона необратимости эволюционных процессов Долло

Изменения краниометрических пропорций в популяциях бобров носят сложный и отчасти противоречивый характер. Например, не наблюдается закономерных и согласованных изменений в одном направлении у реинтродуцированных животных. Ранее, попытку выявить вектор морфологических изменений, предпринял В.А. Соловьев (1991), сравнивая различные популяции евроазиатских бобров. Им были выделены три группы признаков, которые после интродукции: а) уклонялись в сторону аборигенных популяций; б) противоположные



им; в) консервативные. Беря за точку отсчета позднеголоценовых автохтонных бобров, некогда населявших Европу, можно попытаться выявить вектор морфологических преобразований в восстановленных популяциях, занявших место вымерших. В странах Европы такие исследования предпринимались в отношении неолитических и современных бобров, населяющих Британские острова и континентальную Европу (Kitchner, Lynch, 2000), Польшу (Komosa et al., 2007), мезолитических — средневековых животных Румынии (Bejenaru et al., 2013) и средневековых бобров, населявших Белоруссию (Александрович, 2014). В России исследованием костных останков бобров вымерших популяций занимались П.А. Косинцев (1983) и позднее В.В. Гасилин (2009).

В прошлом бобр был более распространенным и многочисленным видом, чем сейчас, на это указывают материалы археологических раскопок. Относительно простая технология добычи и востребованность продукции бобрового промысла привели к стремительному сокращению численности популяций животных, последующему их угасанию и исчезновению. Результаты археологических раскопок в Балтийском регионе и Вологодской области свидетельствуют, что рубежным периодом, после которого началось стремительное сокращение вида, является вторая половина XII в., в Белоруссии максимум добычи бобра приходится на XIII век (Александрович, 2014). Последнее достоверное упоминание о «бобровых гонах» в Новгородской области относится ко второй половине XVI в. (Кеппен, 1902). С этого же времени он перестает встречаться в культурном слое (А.Б. Савинецкий, личн. сообщ.). В XX в., благодаря усилиям по реинтродукции животных и восстановлению прежнего ареала обитания вида, последовало увеличение численности бобра (Сафонов, Павлов, 1973). Однако, в силу весьма ограниченного племенного материала (фактически для реинтродукции использовалось два автохтонных подвида) исходные подвидовые формы, вероятно имевшие важные адаптивные особенности, восстановлены не были.

При исследовании ДНК из субфоссильного материала и сравнении с генетикой современных бобров было подсчитано, что из-за «бутылочного горлышка» мировой популяцией евроазиатских бобров утеряно не менее четверти уникальных гаплотипов (Horn et al., 2009). В связи с этим даже единичный, но хорошей сохранности, археозоологический материал предоставляет уникальную возможность судить в сравнительно-морфологическом аспекте об особенностях бобровых популяций прошлого, населявших территории, занятые в настоящее время

Рис. 24. а) возрастная динамика энтропии моделей морфопространств разнообразия размеров и пропорций черепа евроазиатского бобра; б) возрастная динамика меры организованности моделей морфопространств разнообразия размеров и пропорций черепа евроазиатского бобра; в) возрастная динамика средних значений расхождения Кульбака-Лейблера осей многомерного шкалирования моделей морфопространств разнообразия размеров и пропорций черепа евроазиатского бобра (по Пузаченко, Короблёв, 2014).

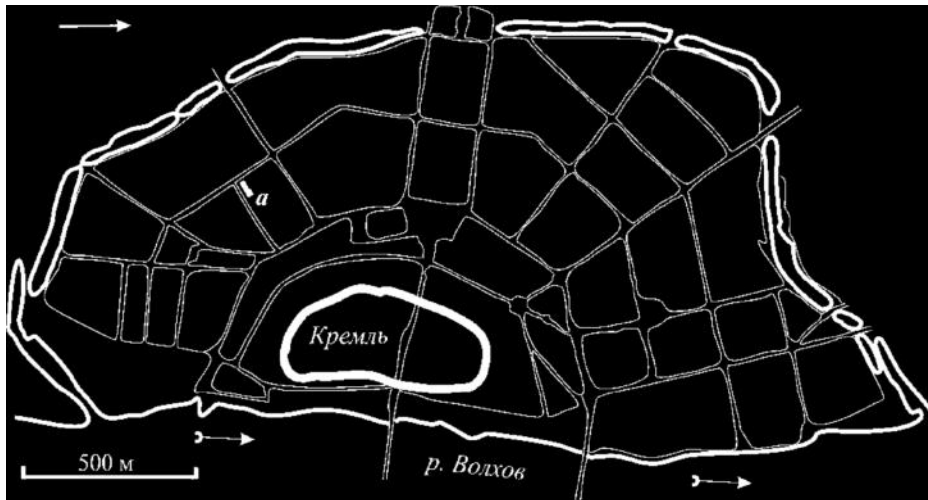


Рис. 25. Положение Десятинного-4 (а) раскопа на схеме западной половины средневекового Новгорода.

реинтродуцированными формами. Поэтому нами предпринято сравнительное краниометрическое исследование в отношении черепа бобра из средневековых слоев Новгорода Великого. В предшествующих работах по археозоологии Новгорода содержатся лишь упоминания о находке небольшого числа костей бобра, среди которых не упоминается череп, а морфометрические данные отсутствуют (Молтби, Гамильтон-Даер, 1996; Maltby, Hamilton-Dyer, 2001).

В работе использован череп бобра (далее «новгородский бобр») хорошей сохранности, без нижней челюсти и с утраченными в процессе раскопок зубами (Корablёв, Зиновьев, 2014; Zinoviev, Korablev, 2017).

Череп извлечен из слоя XII в. в ходе работ на Десятинном-4 раскопе (рис. 25), выполняемых Новгородской археологической экспедицией Института археологии РАН. Вероятность попадания в указанный слой черепа бобра, привезенного из «далеких земель», ничтожно мала. На дальние расстояния доставлялись только шкуры животного.

В качестве материала для сравнения использованы 725 черепов бобров известного возраста. Подробная информация о выборках содержится в предыдущих разделах работы. Размеры черепа оценивали по шести морфометрическим параметрам, измеренным штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Изображение черепа и схема промеров показаны на рисунке 26.

Нами использовались два методических подхода, позволяющих сопоставить размеры «новгородского бобра» и современных животных как данного, так и других возрастных классов. Для этого в основу статистической обработки была положена возрастная аллометрическая морфологическая изменчивость черепа. Её оценка выполнена с помощью нелинейного моделирования по формуле (5).

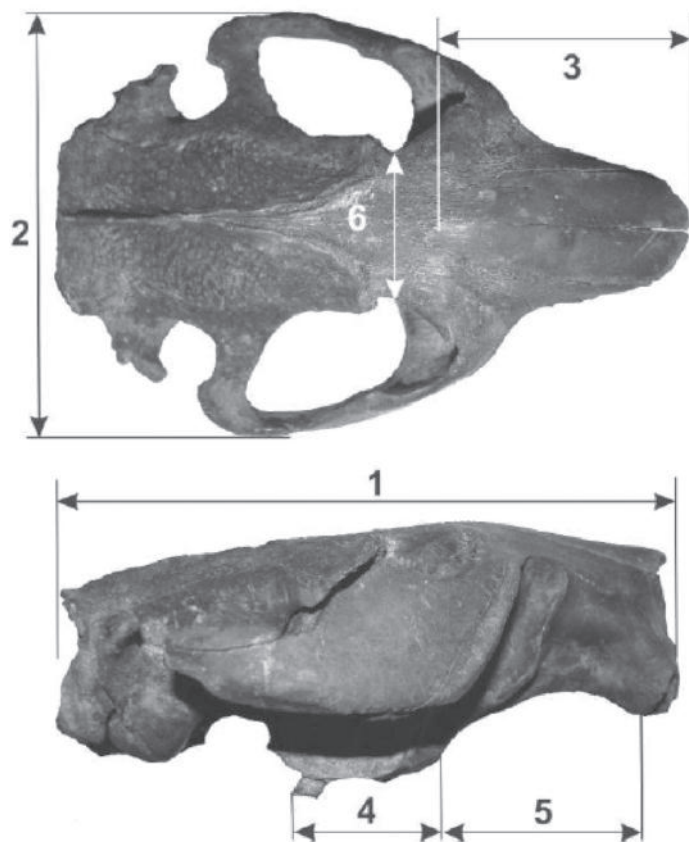


Рис. 26. Схема промеров черепа новгородского бобра, использованных в настоящей работе. 1 — общая (наибольшая) длина; 2 — скуловая (наибольшая) ширина; 3 — длина носовых костей; 4 — длина верхнего ряда коренных зубов (по альвеолам); 5 — длина верхней диастемы; 6 — межглазничный промежуток.

Для сравнения размеров «новгородского бобра» с животными современных популяций аналогичного возрастного класса использованы методы описательной статистики: получение средней арифметической, её статистической ошибки, дисперсии, верхнего и нижнего лимита, характеризующих каждый рассматриваемый промер черепа.

Судя по размерам черепа, сформированности зубной системы и состоянию швов, «новгородский бобр» на момент смерти относился к возрастной группе 2, 2+, т.е. был двухлетком или несколько старше.

Далее мы приводим результаты сравнительно анализа черепа данного бобра с таковыми животными из современных популяций отдельно для каждого размерного параметра.

1. Общая длина. Статистические параметры и графическое изображение модели возрастной аллометрической изменчивости длины черепа приведены в таблице 22 и на рисунке 27.

На графике аллометрической изменчивости длина черепа «новгородского бобра» находится на верхней границе размеров современных бобров данной возрастной группы.

Ниже представлена описательная статистика рассматриваемого морфометрического параметра современных бобров, собранных на большом географическом пространстве Евразии (табл. 23).

Таблица 22. Статистические параметры модели аллометрической изменчивости для общей длины черепа

	Значения	Стат. ошибка	t-value df = 714	p-level	Нижн. дов. инт.	Верх. дов. инт.
a^*	122,41	0,408	299,8	0,001	121,61	123,22
b	0,0795	0,002	34,53	0,001	0,0749	0,0840

Примечание. * здесь и далее в этом разделе a — начальные размеры признака у сеголеток, мм; b — коэффициент скорости роста признака.

Общая длина найденного черепа — 140,73 мм, что существенно больше среднего значения этого параметра у современных бобров Европы автохтонных по-

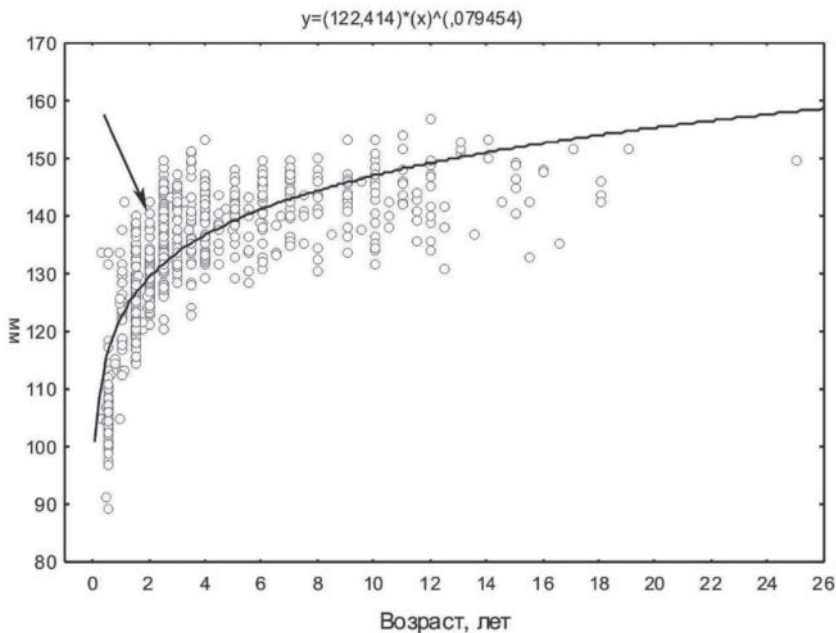


Рис. 27. График возрастной аллометрической изменчивости длины черепа.

Кружки — особи, линия — тренд возрастной изменчивости. Стрелкой указано положение «новгородского бобра»; над графиком — уравнение модели.

пуляций бассейна Дона, Березины, Сожа и Немана, а также потомков этих животных, реинтродуцированных в центральных южных и северо-западных регионах европейской части России.

Таблица 23. Статистическая характеристика длины черепа бобров из современных популяций возрастной группы 2 и 2+

Признак	Объем выборки	Среднее значение	Min	Max	σ
Длина черепа, мм	66	130,16±0,52	121,5	142,4	4,25

Максимальная длина черепа в просмотренных нами коллекциях найдена у бобра из реинтродуцированной популяции бассейна Иртыша в Новосибирской области. Эта популяция ведет начало от животных, взятых из бассейна Березины в Белоруссии.

2. Скуловая ширина. Статистические параметры и графическое изображение модели возрастной аллометрической изменчивости скуловой ширины черепа приведены в таблице 24 и на рисунке 28.

Таблица 24. Статистические параметры модели аллометрической изменчивости для скуловой ширины черепа

	Значения	Стат. ошибка	t-value df = 714	p-level	Нижн. дов. инт.	Верх. дов. инт.
<i>a</i>	88,02	0,304	289,71	0,001	87,43	88,62
<i>b</i>	0,085	0,002	35,84	0,001	0,080	0,090

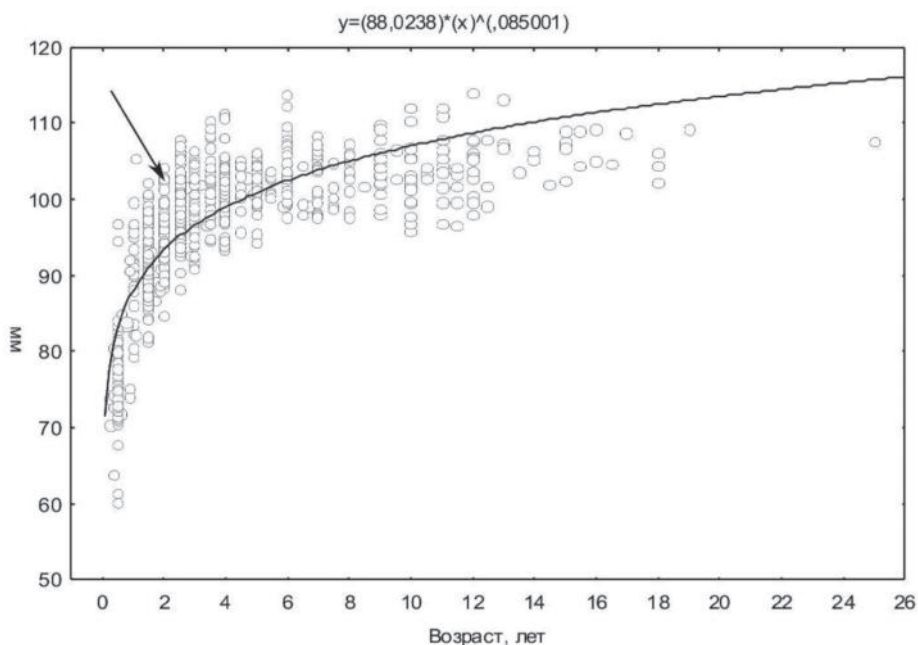


Рис. 28. График возрастной аллометрической изменчивости скуловой ширины черепа.

Максимальная ширина черепа, измеренная в наиболее широкой части скуловых дуг, у найденного в Новгородской области экземпляра составила 102,64 мм. Статистические показатели этого параметра современных бобров даны в таблице 25.

Максимальная ширина черепа у современных бобров изученных популяций найдена в коллекции Воронежского заповедника; она составила 104,10 мм.

Таблица 25. Статистическая характеристика скуловой ширины черепа бобров из современных популяций возрастной группы 2 и 2+

Признак	Объем выборки	Среднее значение	Min	Max	σ
Скуловая ширина, мм	65	94,14±0,48	84,60	104,10	3,87

Череп принадлежал двухлетней самке из автохтонной популяции бобров восточноевропейского подвида. В целом необходимо отметить, что такие значения ширины черепа встречаются у животных старше 4 лет.

3. Длина носовых костей. Статистические параметры и графическое изображение модели возрастной аллометрической изменчивости скуловой ширины черепа приведены в таблице 26 и на рисунке 29.

Таблица 26. Статистические параметры модели аллометрической изменчивости для длины носовых костей

	Значения	Стат. ошибка	t-value df = 714	p-level	Нижн. дов. инт.	Верх. дов. инт.
<i>a</i>	50,83	0,21	245,67	0,001	50,43	51,24
<i>b</i>	0,099	0,003	35,507	0,001	0,093	0,104

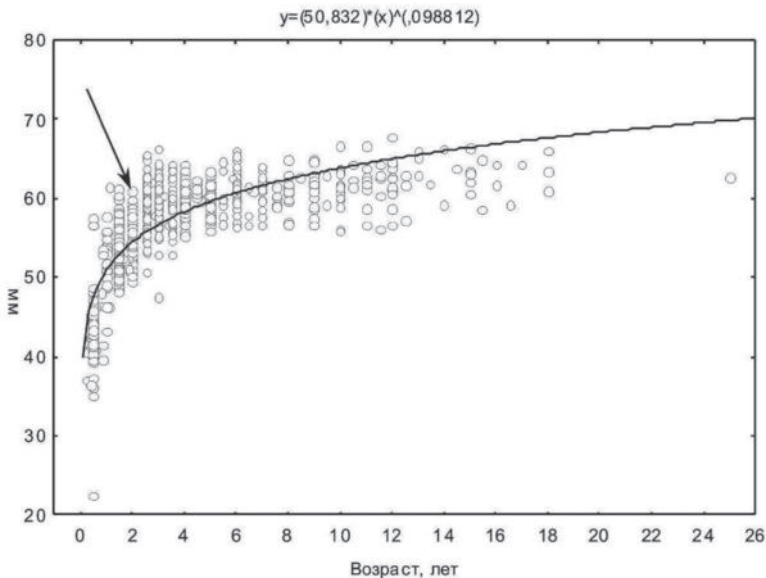


Рис. 29. График возрастной аллометрической изменчивости длины носовых костей.

Длина носовых костей у найденного черепа бобра также находится у верхней границы изменчивости этого признака для бобров возрастного класса 2 года и равна 59,85 мм.

Для современных животных этой возрастной категории характерны следующие статистические величины данного признака (табл. 27).

Таблица 27. Статистическая характеристика длины носовых костей бобров из современных популяций возрастной группы 2 и 2+

Признак	Объем выборки	Среднее значение	Min	Max	σ
Длина носовых костей, мм	66	55,17±0,31	49,60	60,90	2,49

Максимальное значение длины носовых костей найдено у двухлетней самки из Окского заповедника; эта популяция ведет начало от реинтродуцированных бобров воронежского происхождения.

4. Длина верхнего ряда коренных зубов. Статистические параметры и графическое изображение модели возрастной аллометрической изменчивости скуловой ширины черепа приведены в таблице 28 и на рисунке 30.

Таблица 28. Статистические параметры модели аллометрической изменчивости для длины верхнего ряда коренных зубов

	Значения	Стат. ошибка	t-value df = 714	p-level	Нижн. дов. инт.	Верх. дов. инт.
<i>a</i>	29,46	0,11	279,40	0,001	29,25	29,66
<i>b</i>	0,076	0,003	30,43	0,001	0,071	0,081

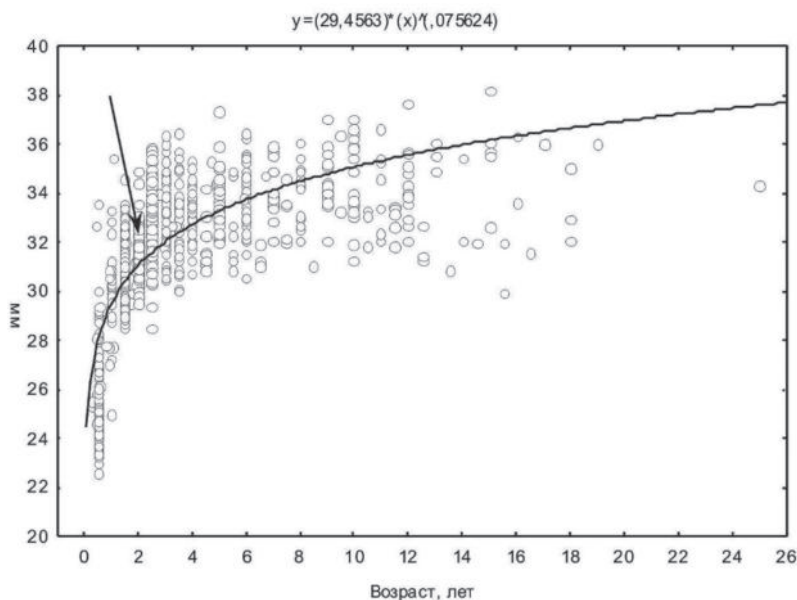


Рис. 30. График возрастной аллометрической изменчивости длины верхнего ряда коренных зубов.

Длина верхнего ряда коренных зубов «новгородского бобра» — 31,84 мм, что находится близко к среднему значению этого параметра современных бобров данной возрастной группы (табл. 29).

Максимальное значение длины зубного ряда обнаружено у двухлетней самки реинтродуцированной популяции северо-востока Псковской области. Эта популяция бобров смешанного происхождения образовалась в результате выпуска животных из Белоруссии, Смоленской и Воронежской областей.

Таблица 29. Статистическая характеристика длины верхнего ряда коренных зубов бобров из современных популяций возрастной группы 2 и 2+

Признак	Объем выборки	Среднее значение	Min	Max	σ
Длина зубного ряда, мм	67	31,66±0,13	29,53	34,90	1,031

5. Длина диастемы. Статистические параметры и графическое изображение модели возрастной аллометрической изменчивости скуловой ширины черепа приведены в таблице 30 и на рисунке 31.

Таблица 30. Статистические параметры модели аллометрической изменчивости для длины верхнего ряда коренных зубов

	Значения	Стат. ошибка	t-value df = 714	p-level	Нижн. дов. инт.	Верх. дов. инт.
<i>a</i>	39,06	0,160	243,9791	0,001	38,74	39,37
<i>b</i>	0,093	0,003	33,2491	0,001	0,088	0,099

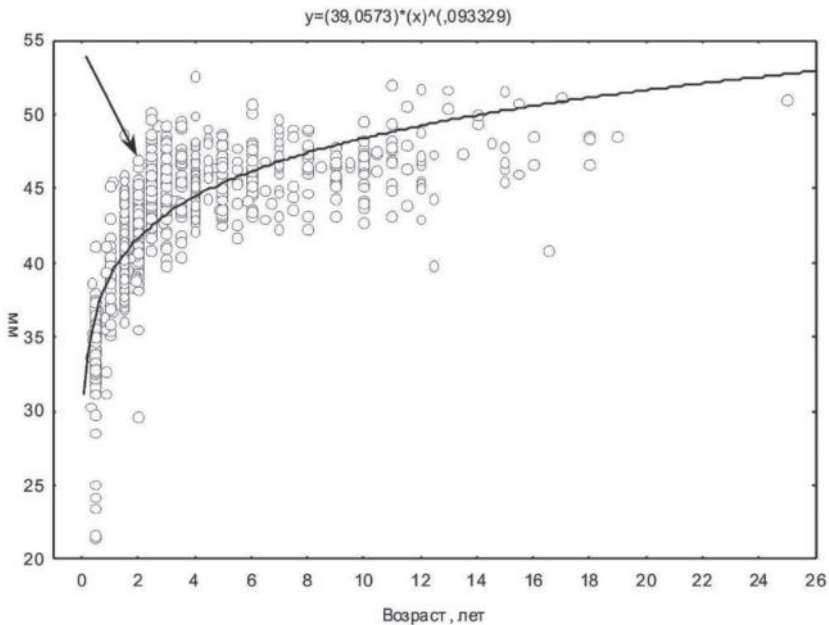


Рис. 31. График возрастной аллометрической изменчивости длины верхнего ряда коренных зубов.

Длина диастемы найденного черепа составила 46,91 мм, что превосходит максимальные значения этого параметра у современных бобров соответствующей возрастной группы (таблица 31).

Таблица 31. Статистическая характеристика длины диастемы из современных популяций возрастной группы 2 и 2+

Признак	Объем выборки	Среднее значение	Min	Max	σ
Длина диастемы, мм	67	41,90±0,33	29,60	46,38	2,67

Среди современных черепов самой длинной диастемой обладают бобры из бассейна реки Березины в Белоруссии.

6. Ширина межглазничного промежутка. Статистические параметры и графическое изображение модели возрастной аллометрической изменчивости скуловой ширины черепа приведены в таблице 32 и на рисунке 32.

Таблица 32. Статистические параметры модели аллометрической изменчивости для ширины межглазничного промежутка

	Значения	Стат. ошибка	t-value df = 714	p-level	Нижн. дов. инт.	Верх. дов. инт.
<i>a</i>	24,93	0,08	296,28	0,001	24,76	25,09
<i>b</i>	0,069	0,002	29,120	0,001	0,064	0,073

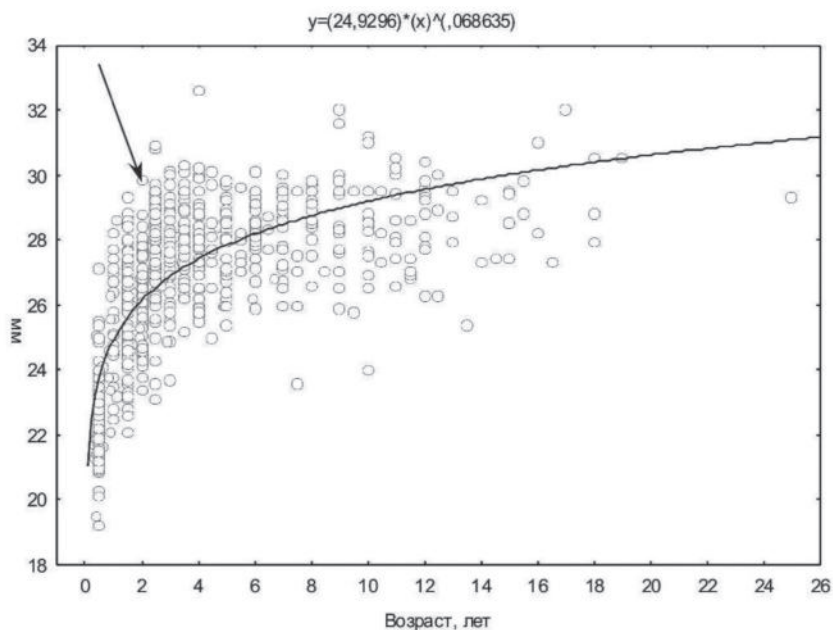


Рис. 32. График возрастной аллометрической изменчивости ширины межглазничного промежутка.

Ширина межглазничного промежутка у черепа «новгородского бобра» составила 29,85 мм, что существенно выше, чем среднее значение признака для современных животных того же возрастного класса. На графике аллометрической изменчивости положение этой особи заметно выделяется среди других бобров возрастного класса два года (табл. 33).

Таблица 33. Статистическая характеристика ширины межглазничного промежутка бобров из современных популяций возрастной группы 2 и 2+

	Объем выборки	Среднее значение	Min	Max	σ
Межглазничный промежуток, мм	67	26,18	23,40	28,75	1,19

У бобров современных популяций максимальное значение данного морфометрического признака отмечено у двухлетней самки автохтонной популяции из бассейна Березины.

Очевидно, что до повсеместного исчезновения бобра из экосистем Евразии, континент населяли животные различных подвидов с хорошо выраженными морфологическими особенностями (см. Kitchner, Lynch, 2000). Сравнение двух черепов бобров, датируемых неолитической эпохой, населявших западную часть Польши, и современных бобров, обитающих в этом регионе, показали, что животные вымершей популяции были крупнее (Komosa et al., 2007). Исследование фрагментов скелета и зубной системы бобров, населявших юг Восточной Европы (Румыния, Молдавия) в период с начала каменного века до их исчезновения в XIX в. показало достоверную внутривидовую изменчивость животных в географическом и временном аспектах (Vejenagu et al., 2013). В частности, особенности строения жевательной поверхности третьего моляра достоверно отличались при сравнении неолитических бобров с животными периода железного века. Авторы связывают такую изменчивость с влиянием факторов окружающей среды и географической изоляцией. Вероятно, причиной хронографической изменчивости жевательной поверхности бобров можно считать и антропогенный фактор, формируемый интенсивной охотой.

Согласно палеозоологическим данным П.А. Косинцева (1983) бобр, имевший, скорее всего, сплошной ареал в послеледниковой Европе, подразделялся на три морфы, отличавшиеся по размерам. Самые мелкие бобры населяли таежную зону Восточной Европы, особи средних размеров обитали в Прибалтике, Западной Белоруссии, среднем Поднепровье и Северном Причерноморье. Бобры самого крупного размера обитали в бассейне Верхнего Дона. В Верхневолжье и бассейнах Оки обитали бобры средние по размерам между первой и второй, и второй и третьей группами. Есть данные, что изменчивость размеров скелета бобров в некоторых регионах восточной Европы, в частности, Белоруссии, на протяжении голоцена была недостоверной, при сравнении их с рецентными животными (Александрович, 2014). Также животные Урало-Поволжья в среднем и позднем голоцене по размерам отдельных элементов скелета достоверно не отличались от бобров Среднего Урала и лесостепи Западной Сибири; особи этого региона были

достоверно меньше бобров Молдавии и Среднего Поднепровья. Северный бобр среднего и позднего голоцена был мельче бобров, обитавших в Восточной Европе западнее р. Волги (Гасилин, 2009). Такое разнообразие позволяет признать достоверную географическую изменчивость вида на протяжении значительных промежутков времени и предположить обитание в трех географических зонах, очерченных Косинцевым, подвидов бобра, различавшихся размерами. «Новгородский бобр» из восточной части балтийского бассейна подтверждает это предположение. В связи с этим интересна поимка в 2005 г. в Холмском районе Новгородской области двухлетнего самца бобра, превосходившего по большинству размерных пропорций черепа, за исключением межглазничной ширины, бобра, обитавшего в новгородских землях более 800 лет назад.

«Новгородский бобр» обладал крупным черепом, общие размеры которого практически не уступали самым крупным современным животным аналогичного возрастного класса некоторых автохтонных и реинтродуцированных популяций Евразии, а по отдельным размерам, превосходил их. Принимая во внимание единичность находки, и соблюдая необходимую в этом случае осторожность в выводах, предполагаем, что в XI–XII вв. в бассейне р. Волхов могла обитать крупная раса бобров, с размерами черепа, превосходившими таковые многих популяций современных особей, восстановленных в пределах значительной части прежнего ареала. Среди современных животных близкими общими размерами обладают бобры из верховьев Дона, Волги и среднего течения Оки, население которых сформировались благодаря выпуску бобров автохтонной воронежской популяции. В таксономическом плане эти животные принадлежат к подвиду *Castor fiber orientoeuropaicus*. По некоторым признакам, характеризующим челюстной аппарат и ширину межглазничного промежутка, бобр из средневекового Новгорода соответствует самым крупным промерам животных автохтонного подвида *C. f. belorussicus* или их реинтродуцированным потомкам.

Опираясь на эти сведения, можно сделать некоторые выводы. Аборигенные популяции бобров Березинского и Воронежского заповедников по соотношению размеров черепа совпадают с данными, основанными на изучении субфоссильных остатков. Малые размеры черепа березинских бобров и крупные Воронежского заповедника, позволяют предположить, что животные этих популяций являются потомками позднеголоценовых бобров. Впоследствии их ареал был инсуляризован до малочисленных изолированных популяций. После расселения, во вновь созданных популяциях произошли разнонаправленные изменения краниометрических признаков. Действительно, в ряде случаев вектор преобразований совпал с чертами аборигенных форм, наблюдается своеобразная реверсия. Например, уменьшился череп бобров Центрально-Лесного заповедника (бассейн Верхней Волги), в Мордовском заповеднике (бассейн Оки) уменьшение черепа более существенно. Однако в популяции Окского заповедника таких изменений не произошло, наоборот, по некоторым параметрам черепа стали больше. В березинской линии бобров краниальные преобразования сопровождаются увеличени-

ем общих размеров. Таким образом, далеко не всегда вектор изменений направлен в сторону аборигенных форм. Это заставляет полагать, что морфологические сдвиги, произошедшие в реинтродуцированных популяциях, не во всех случаях являются адаптивными, на что ранее указывалось в литературе (Соловьев, 1991). Ряд признаков проявили определенный консерватизм в реинтродуцированных популяциях, среди них: межглазничная ширина, высота нижней челюсти. И, наконец, многие краниометрические признаки, в отдельных популяциях, уклонились в противоположную аборигенным формам сторону. Примечательно, что В.Г. Монаховым (1999), при изучении акклиматизированных популяций соболя, была отмечена похожая закономерность. Автор пришел к выводу, что в процессе расселения животные приобрели морфологические черты, отличающие их как от материнских популяций, так и от аборигенных. Дальнейшие исследования этого вида на большем географическом пространстве, позволили определить вероятные пути постгляциальной радиации соболя, основываясь на размерной, дискретной изменчивости черепа и окраске меха, приняв во внимание совпадение направлений клинальной изменчивости с ходом видовой радиации, а также правила роста животных в филогенетических ветвях Копа-Депере (Монахов, 2015).

Ранее Самнер (Sumner, 1924, цит. по: Яблоков, 1966) отмечал, что при переносе популяции в условия обитания другого подвида морфологические изменения транслоцированных животных не направлены в сторону автохтонных.

Подводя итог, обратим внимание на точку зрения, высказанную R. Lewontin (из Соловьев, 1991). Новая популяция, занявшая место вымершей, того же вида, не копирует ее генный комплекс, а развивается по своему пути. Это утверждение хорошо согласуется с известным правилом Долло, формулирующим необратимость эволюционного процесса. Продолжая эту мысль, считаем необходимым высказать предположение, что морфологическое своеобразие восстановленных популяций во многом определяется исходным генотипом особей-основателей. Есть сведения, что изменения краниометрических показателей у интродуцированных бобров могут наступать уже спустя два с половиной десятка лет с момента выпуска. Это наблюдалось у амурских акклиматизантов *Castor canadensis*, череп которых стал длиннее и шире, увеличилась диастема (Савельев, 2003). У бобров бассейна р. Вычегода, по сравнению с материнской воронежской популяцией, череп стал короче, но выше (Соловьев, 1991). Из этого следует, что приобретение новых черт транслоцированной группой животных происходит, по крайней мере, уже во втором, третьем поколении.

2.2.2.4. Факторы размерного полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях бобра

В свете недавних публикаций, в которых демонстрируется зависимость размеров тела и степень внутривидовой изменчивости от факторов внешней среды, альтернативных эмпирическому обобщению — правилу Бергмана (Huston, Wol-

verton, 2011; Yom-Tov, Geffen, 2011; Virgos et al., 2011), исследование адаптивного характера пространственной морфологической изменчивости приобретает существенный интерес. Поэтому автохтонные популяции евроазиатского бобра и их потомки, расселяемые в градиенте контрастных значений факторов окружающей среды, представляют удобные объекты для морфо-экологических исследований. По виду-викариату — североамериканскому бобру *Castor canadensis* — нам известно лишь единичное исследование географической изменчивости краниометрических параметров ряда популяций вдоль широтного градиента тихоокеанского побережья Северной Америки (Dillman, Barnett, 1984).

Исследования морфологической изменчивости в реинтродуцированных популяциях бобра показали, что возрастание диверсификации адаптивных норм в восстановленном ареале вида может быть в целом объяснено адаптацией популяций к разным экологическим условиям. Также была показана высокая устойчивость морфологической изменчивости автохтонных популяций разных подвидов, использовавшихся для расселения (Кораблёв, Кораблёв, 2012). Вместе с тем обнаруженный полиморфизм, при всей очевидности механизмов, лежащих в его основе, поставил задачу поиска факторов, определяющих характер и масштаб варьирования признаков. Поэтому нами проверяются следующие гипотезы полиморфизма в популяциях евроазиатского бобра: влияние возрастной морфологической изменчивости, половой диморфизм, принадлежность к географической популяции, в том случае, если последняя существует, то проверяется гипотеза о ее возможной природе (наследственные особенности популяции-основателя или условия среды).

Таблица 34. Характеристика изученных выборок черепов бобра

Номер выборки	Место сбора	Объем, шт.
1	Белоруссия, бассейны рек Березина, Сож, Неман (БЗ)	81
2	Хабаровский край, бассейн реки Немта (ХК)	119
3	Воронежская область, район Воронежского заповедника, бассейн реки Воронеж (ВЗ)	85
4	Рязанская область, район Окского заповедника, река Пра (ОЗ)	255
5	Тверская область, район Центрально-Лесного заповедника, бассейны рек Волга и Западная Двина (ЦЛЗ)	155
6	Республика Мордовия, район Мордовского заповедника, бассейн реки Мокша (МЗ)	73
7	Брянская область, бассейн реки Десна (БО)	13
8	Новосибирская область, бассейн реки Иртыш (НО)	48
9	Псковская область, бассейн реки Великая (ПО)	72
10	Томская область, бассейн реки Васюган (ТО)	25
11	Восточная Польша, бассейн реки Нарев (Пол)	18

Цель данного раздела работы — исследовать влияние происхождения восстановленных популяций, макроклиматических и географических факторов на



Рис. 33. Исследованные популяции бобра. Обозначения выборок соответствуют приведенным в таблице 34.

микроэволюционные процессы, формирующие морфологическое разнообразие черепа бобров *Castor fiber* в границах современного ареала вида.

Материалом для этой части исследований послужили коллекции черепов бобров известного пола из одиннадцати географически изолированных популяций, общим количеством 944 экземпляра (табл. 34, рис. 33).

Для описания морфологической изменчивости использовали шесть промеров черепа, показанных на рисунке 26, снятых штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Информация, включающая описательную статистику всех остальных промеров, представлена в таблице 41.

Предпочтение отдавали показателям, интегрирующим ряд морфологических структур меньшего размера и описывающих общие пропорции черепа. Используемые признаки имеют хорошие точки привязки, что минимизирует технические ошибки измерений.

Исторические факторы. Рассматривали с учетом новейшей истории популяций (Сафонов, Павлов, 1973). Материал разделяли на пять групп: 1) *C. f. orientoeuropaicus* автохтонной популяции бассейна р. Воронеж; 2) *C. f. belorussicus* автохтонные популяции, населяющие бассейны рек Березина, Сож, Неман; 3) потомки *C. f. orientoeuropaicus*, реинтродуцированные в Центрально-Лесном, Окском и Мордовском заповедниках; 4) потомки *C. f. belorussicus*, реинтродуцированные в Новосибирской, Томской областях и Хабаровском крае; 5) популяции, образовавшиеся в результате гибридизации между автохтонными формами и, возможно, аборигенными бобрами, населявшими районы реинтродукции — Псковская и Брянская области, Восточная Польша.

Географические и макроклиматические факторы. Выбор внешних абиотических факторов был основан на предыдущих исследованиях географической изменчивости млекопитающих различных систематических групп, например, грызунов и хищных. В качестве предикторов (абиотических экологических переменных) традиционно используются средние значения температуры по сезонам, сезонные суммы осадков и показатель континентальности климата, рассчитываемый как разность средних температур самого теплого и самого холодного месяцев (Szuma 2008, 2011; Virgos et al., 2011; Korablev et al., 2011). Географические факторы, в первую очередь — широта, являются ключевыми в формировании тенденций изменчивости, обобщаемых правилом Бергмана (Meiri et al., 2004; Virgos et al., 2011). Наименование используемых нами абиотических переменных среды приведено в таблице 12.

Статистический анализ. Обобщенное представление о варьировании морфологических признаков черепа получали методом многомерного неметрического шкалирования всего массива измерений. В качестве меры морфологической дистанции между особями применяли дистанцию Евклида, которая воспроизводит размерные различия между особями, на основе чего рассчитывали корреляционную матрицу между отдельными экземплярами в соответствии с рекомендациями, изложенными в работах А.Ю. Пузаченко с соавторами (Пузаченко, 2001; Abramov et al., 2009). Для определения размерности (структуры) морфометрического пространства и подбора оптимального количества осей многомерного шкалирования (ОМШ) использована программа для статистического анализа экологических данных PC-ORD V6.08. Данный методический подход получил широкое распространение в современных исследованиях морфологической изменчивости млекопитающих различных систематических групп (Пузаченко, 2000, 2003; Пузаченко, Загребельный, 2008; и др.) и опирается на математическую базу, разработанную для исследовательских задач в социальных науках, а позже адаптированный для экологических исследований (Kruskal, Wish, 1978; Clarke, 1993; McCune, Grace, 2002; Пузаченко, 2004). Многомерное неметрическое шкалирование имеет ряд преимуществ перед традиционными параметрическими методами статистики, например, возможность использования объектов, характеризующихся нелинейной изменчивостью в смысле её возрастной аллометрической составляющей (Звычайная, Пузаченко, 2009). Полученные таким образом ОМШ использовали как макропеременные, в последующем проводя их содержательный анализ.

Биологическую интерпретацию ОМШ осуществляли корреляционным анализом, с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена и теста Краскела-Уоллиса. Проверка независимых гипотез морфологической изменчивости осуществлялась эвристическим анализом, в качестве инструмента исследования макропеременных применяли обобщенную модель двухфакторного дискриминантного анализа (General Discriminant analysis), позволяющего комбинировать две группы предикторов (факторов): непрерывные и дискрет-

ные с учетом их возможного взаимодействия (<http://www.statsoft.com/textbook/general-discriminant-analysis/>). Половой диморфизм исследовали с использованием комбинации факторов: регион (популяционная принадлежность) × пол особей; влияние исторического фактора на морфологическую изменчивость: регион × исторический тип популяции, влияние макроклиматических факторов: регион×макроклиматические переменные.

Для исследования влияния макроклиматических факторов на варьирование размеров черепа остаточную изменчивость признаков преобразовывали из непрерывной в дискретную. Необходимость этого продиктована комплиментарным влиянием факторов, среди которых высока роль исторического и географического. Классы размерной изменчивости выделяли на основе характеристики статистического распределения по наблюдаемой частоте. Затем кодированные значения признаков использовали как зависимые переменные в модели двухфакторного дискриминантного анализа с учетом влияния региона как фактора географической изменчивости и макроклиматических характеристик среды. Расчеты выполнены в программе Statistica 7.1 в соответствии с описанием методов, изложенным в руководстве пользователя.

Варьирование промеров черепа бобра описывается двумя ОМШ. В серии предыдущих исследований установлено, что «в среднем» для млекопитающих размерность морфологического пространства для описания разнообразия размеров черепа может быть охарактеризована тремя ОМШ, для описания разнообразия пропорций (формы черепа) — четырьмя ОМШ. В целом, размерность морфологического пространства для черепа млекопитающих варьирует от 1 до 9 ОМШ (Пузаченко, 2001; и др.).

На следующем этапе анализа осуществляли оценку частной корреляции признаков с ОМШ посредством многомерного регрессионного анализа (табл. 35).

Результаты регрессионного анализа указывают на статистически значимую связь двух осей с морфометрическими признаками черепа и хорошо описывают их варьирование: значения коэффициента детерминации (R^2) составляют от 0,74 для признака «межглазничная ширина» до 0,96 для общей длины черепа. Значения коэффициентов модели регрессии (β) для большинства промеров положительны, лишь вторая ось определяет варьирование длины диастемы, межглазничной и скуловой ширины с отрицательными значениями.

Коэффициент корреляции Спирмена (r) указывает на существенную и достоверную связь первой ОМШ с общими линейными размерами черепа, в меньшей степени — с признаком «ширина межглазничного промежутка». Вторая ОМШ достоверно, но крайне слабо коррелирует с признаками «общая длина черепа», «длина зубного ряда», «скуловая ширина», в остальных случаях значения корреляции не достоверны (табл. 36).

Таблица 35. Структура степени участия отдельных размерных признаков черепа в формировании ОМШ

Переменная	R ²	β		Уровень значимости p	
		ОМШ 1	ОМШ 2	ОМШ 1	ОМШ 2
Длина черепа	0,963	0,980±0,006	0,047±0,006	0,000001	0,000001
Длина носовых костей	0,870	0,932±0,012	0,043±0,012	0,000001	0,00026
Длина верхнего ряда зубов	0,816	0,903±0,014	0,028±0,014	0,000001	0,04422
Длина диастемы	0,849	0,920±0,013	-0,049±0,013	0,000001	0,00010
Межглазничная ширина	0,741	0,859±0,017	-0,049±0,017	0,000001	0,00317
Скуловая ширина	0,908	0,948±0,010	-0,100±0,010	0,000001	0,000001

Таблица 36. Значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена промеров черепа с ОМШ

Переменная	ОМШ 1	ОМШ 2
Длина черепа	0,98	0,09
Длина носовых костей	0,90	-0,02*
Длина верхнего ряда зубов	0,84	0,10
Длина диастемы	0,89	0,00*
Межглазничная ширина	0,79	-0,05*
Скуловая ширина	0,94	-0,13

Примечание. * $p > 0,05$, остальные $p < 0,05$.

Методом двухфакторного дискриминатного анализа проверяли гипотезу влияния пола на размеры с учетом популяционной принадлежности животных. Результаты ($F = 0,02-0,07$; $p > 0,05$) не подтверждают наличие полового диморфизма на черепе евразийского бобра в различных пунктах ареала и на большом статистическом материале, что согласуется с результатами других исследователей (Лавров, 1981; и др.) и было показано нами в серии предыдущих работ.

Поэтому в качестве основных предикторов морфологической изменчивости, определяющих биологический смысл ОМШ, рассматривали возраст и географическое происхождение выборок (табл. 37).

Таблица 37. Вклад возраста и географического происхождения выборок в изменчивость ОМШ

Номер оси	Корреляция Спирмена (r)		Тест Краскела-Уоллиса (KW-H)	
	Возраст	Популяция	Возраст (16 групп)	Популяция
1	0,82*	-0,19*	210,11**	220,05**
2	-0,05	-0,19*	0	85,54**

Примечание. * $p \leq 0,05$; ** $p < 0,001$.

Из тестов следует, что основная компонента изменчивости ОМШ 1 объясняется возрастной аллометрией черепа, анализ которой выполнен в вышеизложенной главе. ОМШ 2 достоверно не связана с возрастной изменчивостью черепа, в то же время устанавливается невысокая, но статистически значимая её связь с

регионом, дополнительно проведенный пошаговый линейный дискриминантный анализ (Частный Вилкоксон-Ламбда = 0,979, $F = 2,00$; $p < 0,03$), подтверждает географическую составляющую изменчивости этой макропеременной.

На следующем этапе исследовали роль фактора исторического происхождения животных в формировании ОМШ 2, двухфакторный дискриминантный анализ определил статистически значимую связь с происхождением популяции (Частный Вилкоксон-Ламбда = 0,984; $F = 3,78$; $p = 0,0047$). Автохтонные Воронежская и Белорусская популяции по второй оси различаются статистически недостоверно ($F = 0,33$; $p = 0,57$), в то время как реинтродуцированные распознаются слабо, но статистически значимо ($F = 4,295$; $p = 0,01$). Среди акклиматизированных популяций евроазиатского бобра по второй оси достоверно различаются лишь потомки *C. f. belorussicus* (тест значимости квадратичных дистанций Махаланобиса $p = 0,004$). Таким образом, из таблицы 38 и ряда проведенных дополнительных анализов следует гипотеза, что вторая ось описывает некоторую часть изменчивости, независимую от общих размеров черепа.

Учитывая, что вторая ось из-за низкой информационной нагрузки не может быть использована как полноценная макропеременная, рассматривали географическую составляющую первой оси. Поскольку ОМШ 1 определяет, главным образом, возрастную аллометрическую составляющую, она была «очищена» от её влияния регрессионным анализом (табл. 38).

Таблица 38. Результаты регрессионного анализа отдельных размерных признаков черепа от переменной «возраст»

Признак	$\beta \pm$ ошибка	$B \pm$ ошибка	R^2	Уровень значимости p
Длина черепа	0,980±0,006	11,63±0,08	0,96	<0,001
Длина носовых костей	0,932±0,012	5,70±0,07	0,87	<0,001
Длина верхнего ряда коренных зубов	0,903±0,014	2,59±0,04	0,82	<0,001
Длина диастемы	0,920±0,013	4,19±0,06	0,85	<0,001
Межглазничная ширина	0,859±0,017	1,90±0,04	0,74	<0,001
Скуловая ширина	0,948±0,010	8,58±0,09	0,90	<0,001

Таким образом, пространственная (географическая) изменчивость обобщена в остаточной (residuals) доле необъясненной изменчивости ОМШ 1, она и послужила предметом последующего анализа.

Влияние фактора исторического происхождения популяции на морфологическую изменчивость. Для исследования филогенетического фактора в формировании полиморфизма размерных признаков черепа бобров рассматривали остаточную изменчивость измеренных переменных с учетом популяционного типа.

Результаты двухфакторного дискриминантного анализа (значения χ^2 двух первых осей канонического анализа составили 79,63–298,51 при $p < 0,001$) подтверждают достоверное влияние наследственного фактора на размеры черепа животных. Оцениваемая по величине критерия Фишера мощность наследственного

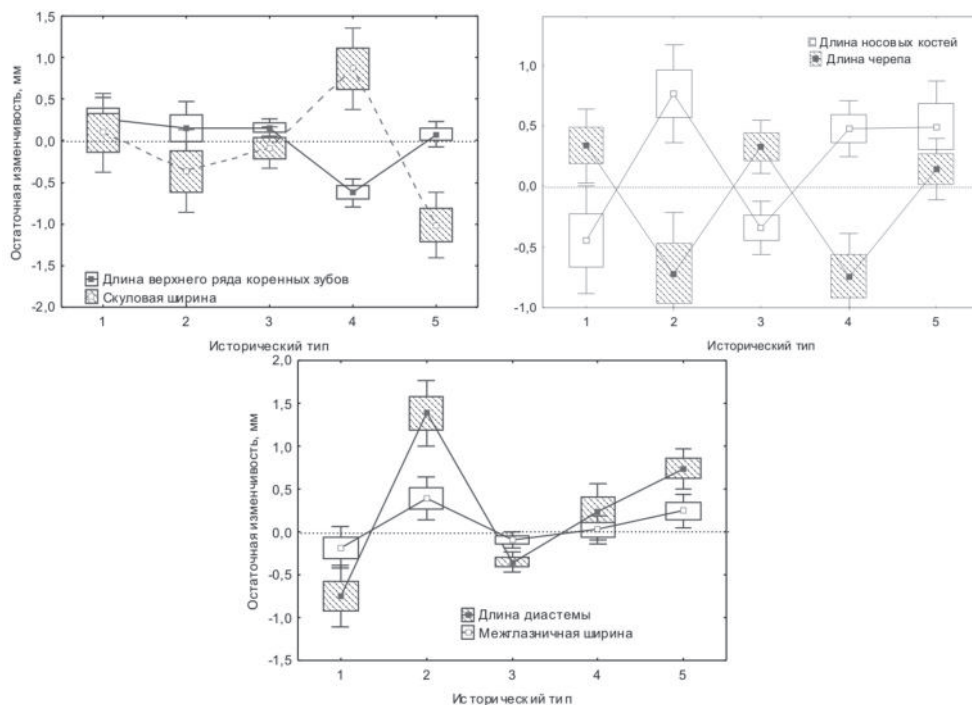


Рис. 34. Изменчивость краниометрических признаков в зависимости от происхождения популяции. Здесь и далее на коробчатых графиках указаны: точки — средние значения, квадрат — \pm статистическая ошибка, верхний и нижний пределы — \pm дисперсия.

фактора для отдельных признаков варьировала от 3,495 (межглазничная ширина) до 28,176 (длина верхнего ряда коренных зубов). На рисунке 34 показана изменчивость признаков, сгруппированных попарно.

Значения теста Краскела-Уоллиса и критерия Фишера для длины верхнего ряда коренных зубов составили $KW-H(4;944) = 74,53$ и $F(4;939) = 17,75$ при уровне значимости $p = 0,00001$. Для второй скуловой ширины $KW-H(4;944) = 56,72$; $F(4;939) = 8,65$ при аналогичном уровне значимости. В атохтонных популяциях и реинтродуцированных *C. f. orientoeuropaeus* длина зубного ряда и скуловая ширина имеют размеры, близкие к средним, наибольшая диспропорция, то есть увеличение ширины черепа при одновременном укорочении зубного ряда, отмечаются в реинтродуцированных популяциях *C. f. belorussicus*. В популяциях, образовавшихся в результате гибридизации, длина зубного ряда имеет средние значения, в то время как скуловая ширина существенно уменьшилась. Учитывая, что эти промеры черепа связаны с челюстным аппаратом и значительно изменились только у бобров, реинтродуцированных в Сибири и на Дальнем Востоке, можно предположить влияние на них географического и макроклиматического факторов.

Статистическая характеристика изменчивости длины носовых костей и длины черепа: $KW-H(4;944) = 79,0034$; $p = 0,00001$; $F(4;939) = 10,53$; $p < 0,0001$; $KW-H(4;944) = 101,61$; $p = 0,00001$; $F(4;939) = 10,35$; $p < 0,0001$ для первого и второго соответственно. Длина черепа — признак, имеющий выраженную наследственную природу, он проявляет высокую стабильность в ряду автохтонные — реинтродуцированные популяции и уклоняется от общих тенденций в гибридных популяциях. Сходная тенденция прослеживается в характере варьирования длины носовых костей.

Основные статистические тесты подтверждают достоверную изменчивость длины диастемы и межглазничной ширины, составляя $KW-H(4;944) = 161,88$; $p = 0,0001$; $F(4;939) = 30,57$; $p = 0,0001$; $KW-H(4;944) = 24,39$; $p = 0,00007$; $F(4;939) = 5,36$; $p = 0,0003$.

Хорошо прослеживается наследуемость этой пары признаков в ряду автохтонных и реинтродуцированных *C. f. orientoeuropaeus*. На основании признака «длина диастемы» выделяются автохтоны *C. f. belorussicus*, а реинтродуцированные популяции этого подвида имеют значительно меньшие размеры, в то время как межглазничная ширина — признак относительно стабильный во всех популяциях. В гибридных популяциях диастема и межглазничная ширина больше средних значений признаков, их размеры практически соответствуют реинтродуцированным потомкам белорусских автохтонных бобров. Таким образом, сохранение черт автохтонных популяций более выражено у реинтродуцированных восточноевропейских. В линии *C. f. belorussicus* изменчивость реинтродуцированных популяций проявляется сильнее.

Комбинированное влияние на морфологическую изменчивость исторического и географического факторов — исследовали двухфакторным дискриминантным анализом. Такое сочетание факторов статистически значимо, но сила влияния на отдельные признаки несколько меньше, чем с учетом только исторического фактора: значения критерия Фишера варьировали от 3,45 (межглазничная ширина) до 9,17 (длина верхнего ряда коренных зубов), χ^2 первых двух осей канонического анализа изменялся от 212,03 до 501,1 при $p < 0,001$. В этом случае влияние фактор происхождения популяции проявляется исключительно четко ($F = 657,63$; $p < 0,0001$), следовательно, собственно географическая изменчивость черепа евроазиатского бобра выражена существенно меньше, чем наследственно обусловленные морфологические особенности. Среднее качество различия особей из разных выборок, оцененное по проценту корректно классифицированных в априори заданные классы-популяции, составило 35,7%. Наиболее высок процент распознавания животных Окского заповедника — 79,61%, и Хабаровского края — 62,18%. С несколько худшим качеством классифицируются бобры Центрально-Лесного заповедника — 23,87% и Белоруссии — 22,22%. Животные Томской и Псковской областей правильно распознаются лишь в 4,17 и 8% случаев, остальные популяции не распознаются.

Для оценки собственно географической изменчивости акклиматизированных популяций исследовали влияние региона и популяционного типа (историче-

ский фактор), исключая из анализа автохтонных бобров Воронежа и Белоруссии. χ^2 первых осей канонического анализа — 412,04 и 150,39. F критерий относительно высокий 3,43 (длина черепа) — 11,06 (длина верхнего ряда коренных зубов) при высокой статистической значимости всех переменных ($p \leq 0,002$). В рамках анализа вычисляли относительную географическую изменчивость признаков животных в популяциях и статистическую характеристику их варьирования (табл. 39).

Изменчивость признаков, представленных в таблице, имеет статистически достоверный характер. Диапазон их варьирования в реинтродуцированных популяциях различен и составляет от 0,68 мм для межглазничной ширины до 2,79 мм для скуловой ширины. Относительная изменчивость признаков в исследованных популяциях представлена на рисунке 35.

Таблица 39. Относительные размеры (отклонения от средних значений размерных признаков всей совокупности черепов, мм) для реинтродуцированных популяций

Признак	Пол	ПО	ЦЛЗ	БО	ОЗ	МЗ	ТО	НО	ХК	KW-H	F	p
Длина черепа	-0,13	0,09	0,16	0,79	0,56	-0,14	-0,18	-0,11	-1,12	173,0	5,88	<0,001
Длина носовых костей	-0,96	0,98	-0,72	-0,19	-0,13	-0,29	-0,70	0,09	0,87	133,7	7,89	<0,001
Длина верхнего ряда зубов	-0,27	0,16	0,03	0,10	0,12	0,57	-0,10	0,33	-1,12	145,3	15,42	<0,001
Длина диастемы	1,04	0,67	0,09	0,68	-0,70	-0,08	-0,06	-0,20	0,47	228,2	15,90	<0,001
Межглазничная ширина	0,35	0,19	-0,21	0,40	0,04	-0,33	0,06	-0,19	0,11	37,0	3,37	<0,001
Скуловая ширина	0,14	-1,18	0,30	-1,65	-0,39	0,16	1,09	0,08	1,14	82,4	5,11	<0,001

Размерные пропорции черепа евразийского бобра характеризуются следующими особенностями. Животные автохтонной воронежской популяции обладают крупным черепом: общая длина и скуловая ширина превосходят средние значения признаков. В то же время они имеют относительно меньшие длину носовых костей, диастемы и межглазничного промежутка. Длина зубного ряда больше средних значений. Бобры популяции Центрально-Лесного заповедника в целом сохраняют черты предковой воронежской популяции, однако у них более короткие носовые кости, и узкий межглазничный промежуток, но более длинная диастема и средней длины зубной ряд.

Бобры Окского заповедника, сохраняют относительно длинный череп, но существенно более узкий в области скуловых дуг, их носовые кости и диастема укорочены, межглазничная ширина имеет средние размеры, а зубной ряд несколько выше средних значений.

Бобры Мордовского заповедника в отличие от автохтонов имеют более короткий череп, однако он остается широким. Межглазничная ширина, длина диастемы

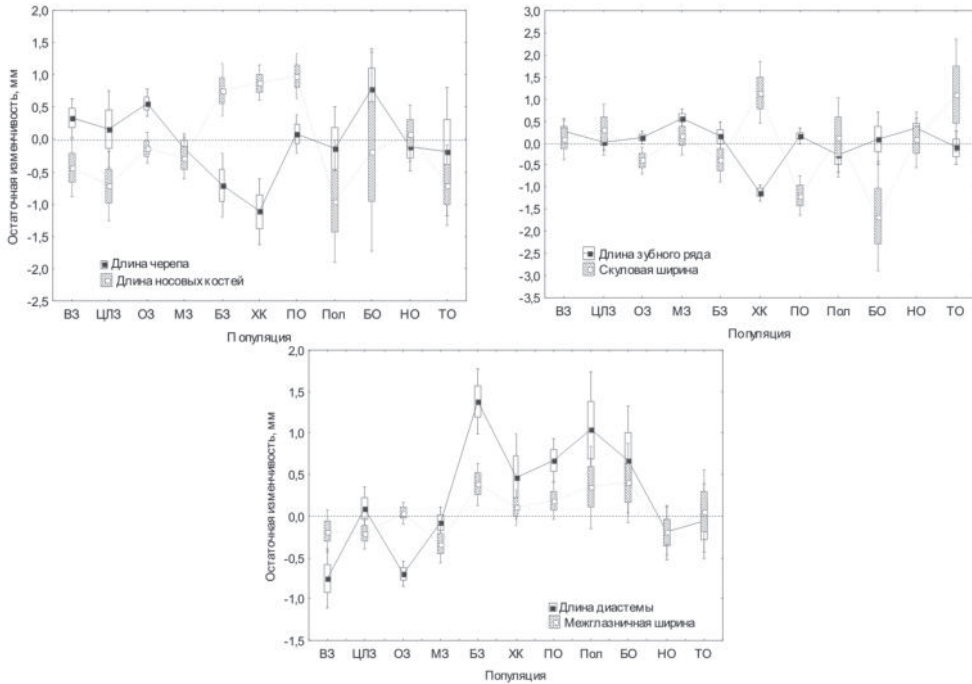


Рис. 35. Относительная изменчивость длины черепа и носовых костей в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евроазиатского бобра.

мы и носовых костей ниже средних значений признака, что типично для подвида восточноевропейских бобров, а длина зубного ряда наибольшая среди всех популяций. Таким образом, в линии восточноевропейских бобров преобладают крупные общие размеры черепа и относительно короткие носовые кости и диастема.

Бобры автохтонного белорусского подвида отличаются черепом небольших размеров, его длина и ширина значительно меньше общих средних значений. Вместе с тем другие размерные признаки: — межглазничная ширина, длина носовых костей и особенно диастемы — существенно превышают средние значения. Длина верхнего ряда коренных зубов несколько больше средних значений признака. Бобры белорусского происхождения, реинтродуцированные в Новосибирской области, стали несколько крупнее: у них увеличилась общая длина черепа, хотя остается ниже среднего значения. Существенно больше череп стал в области скуловых дуг, в то время как диастема приобрела более компактные очертания, а длина зубного ряда, наоборот, возросла. Длина носовых костей уменьшилась, но продолжает сохранять размеры выше средних, межглазничный промежуток существенно уменьшился.

Бобры Томской области — потомки реинтродуцированных белорусских животных. Общие размеры их черепа увеличились более значительно, особенно в

области скуловых дуг. Уменьшились следующие размеры: длина носовых костей и диастемы, длина зубного ряда и менее значительно — межглазничная ширина.

Хабаровский край — самая восточная часть видового ареала *Castor fiber*, с устойчивой популяцией, сформированной потомками реинтродуцированных в 1964 г. белорусских (березинских) бобров. Животные этой популяции обладают самым коротким, но в то же время самым широким черепом. У них сравнительно длинная диастема и короткий зубной ряд. Длина носовых костей по сравнению с бобрами материнской популяции незначительно возросла, а межглазничных промежутков уменьшился.

Популяция северо-востока Псковской области имеет смешанное (гибридное) происхождение, она образовалась в результате выпуска белорусских и воронежских бобров. По общим размерным пропорциям животные этой популяции ближе к белорусским автохтонам: у них средние размеры длины черепа, но он заметно уже в области скул, обладают длинными носовыми костями и длинной диастемой. Длина зубного ряда практически идентична таковой белорусских бобров, а межглазничный промежуток несколько уже.

Бобры Брянской области также смешанного происхождения, в формировании деснянской популяции приняли участие белорусские и воронежские животные, и, возможно, сохранившиеся аборигенные (Алейников, 2010). Они имеют самый длинный, но в то же время узкий череп, с длинной диастемой и широким межглазничным промежутком. Длина зубного ряда незначительно больше средних значений.

В пределах северо-восточной части Польши местные бобры, принадлежавшие к подвиду *C. f. vistulanus* Matschie, 1907, были полностью истреблены к 1945 г. (Dzięciołowski, Gozdziwski, 1999). Современная популяция бобров сформирована в основном иммигрантами из прилежащих районов Белоруссии (бассейн Немана), а также из Литвы и Калининградской области. Эти звери являются потомками автохтонной неманской популяции, что недавно было продемонстрировано генетическими (Senn et al., 2014) и эктопаразитологическими (Vochkov et al., 2012) данными. Кроме того, в заселении территории восточной Польши принимали участие бобры, разводимые на зверофермах, имеющие долю кровности *C. f. orientoeuropaesus* (Komosa et al., 2007), таким образом, современные животные в этом пункте ареала гибридного происхождения. Череп бобров с территории Польши имеет средние размеры длины и ширины, длинную диастему и широкий межглазничный промежуток. Длина носовых костей и ряда коренных зубов меньше средних значений.

Влияние макроклиматических факторов на полиморфизм признаков. Следует отметить, что для каждого признака выделено не менее четырех дискретных классов, в каждом из которых, представлено более десяти особей. Номера классов пропорциональны размерам животных — минимальный класс соответствует наименьшим размерам, а максимальный — наибольшим размерам. Таким образом, дифференцировали влияние собственно климатических факторов и геогра-

фической составляющей морфологической изменчивости черепа. В итоге преобразования длина диастемы, межглазничная ширина, длина черепа и верхнего ряда коренных зубов кодируется пятью размерными классами, длина носовых костей и скуловая ширина — четырьмя. Результаты анализа обобщены в таблице 40. Зависимость размеров признаков от макроклиматических факторов продемонстрирована на рисунке 36.

Таблица 40. Роль географических и макроклиматических факторов в формировании изменчивости черепа евроазиатского бобра

Переменная	Критерий Вилкоксона-Ламбда	Дискриминирующий признак	F-критерий	Область переменной для наибольшего размера признака
Длина черепа	0,761	Регион	6,596	Брянская область
Длина носовых костей	0,857	Осадки самого влажного месяца	34,543	Мало осадков
		Средняя температура самой влажной четверти	3,224	Высокая температура
Длина диастемы	0,706	Регион	6,739	Белоруссия
Межглазничная ширина	0,971	Сумма осадков апреля	2,950	Мало осадков
		Годовая сумма осадков	2,438	Много осадков
Скуловая ширина	0,949	Сумма осадков июля	6,016	Много осадков
		Годовая сумма осадков	3,636	Мало осадков
		Средняя температура самой сухой четверти	1,056	Низкая температура
Длина ряда зубов	0,862	Осадки самого влажного месяца	34,543	Мало осадков
		Средняя температура самой влажной четверти	3,224	Высокая температура

Влияние макроклиматических факторов на размеры черепа комплиментарно и в большинстве случаев нелинейно. На четыре из шести рассматриваемых в работе метрических признаков черепа достоверное влияние оказывают два-три климатических параметра. Влияние сумм осадков — годовой и апреля — на межглазничную ширину по мощности практически идентично. Значения теста Краскала-Уоллиса составили $KW-H = 11,41-19,81$ при $p \leq 0,02$ для первого и второго факторов соответственно.

Значения Вилкоксона-Ламбда довольно высоко, но в целом процент корректно классифицированных особей в размерные классы с учетом этих факторов составил 44,7%, что, учитывая пять размерных групп, дает хороший результат распознавания. Для максимальных значений признака благоприятно контрастное сочетание обилия годовой суммы осадков, более 620 мм и небольшой суммы осадков апреля, менее 40 мм, что способствует накоплению в популяциях животных с максимальными размерами признака.

Сумма осадков самого влажного месяца и средняя температура самой влажной четверти года оказывают различное по силе, но статистически значимое влия-

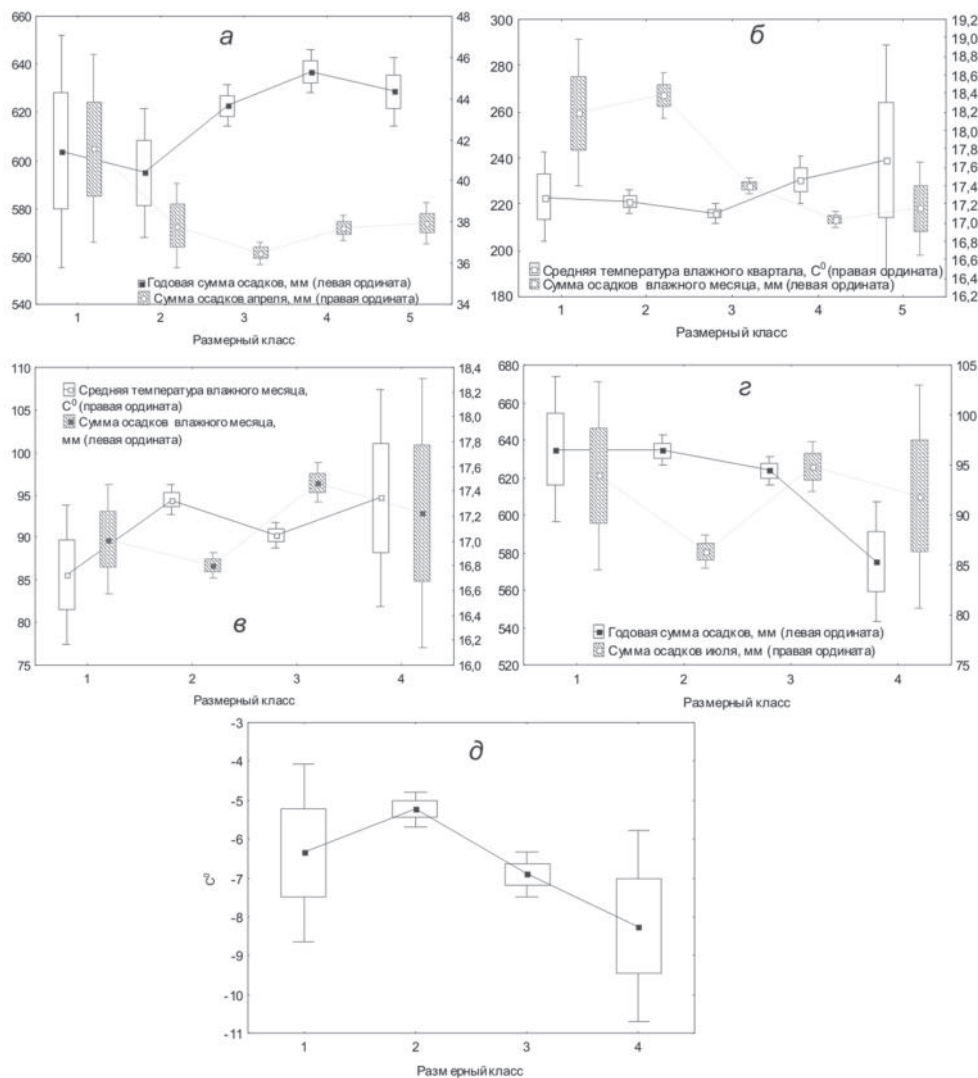


Рис. 36. а — зависимость размеров межглазничной ширины от макроклиматических факторов. Годовая сумма осадков, мм (левая ордината), сумма осадков апреля, мм (правая ордината); б — зависимость длины зубного ряда от макроклиматических факторов. Средняя температура самого влажного квартала, °С (правая ордината), сумма осадков самого влажного месяца, мм (левая ордината); в — зависимость длины носовых костей от макроклиматических факторов. Средняя температура самого влажного месяца, °С (правая ордината), сумма осадков самого влажного месяца, мм (левая ордината); г — зависимость скуловой ширины от количества осадков. Годовая сумма осадков, мм (левая ордината), сумма осадков июля, мм (правая ордината); д — зависимость размеров скуловой ширины от средней температуры самого сухого квартала года, °С.

яние на длину зубного ряда. Значения Краскела-Уоллиса $KW-H = 49,31$ для первого и $10,49$ для второго фактора при $p \leq 0,04$.

Невысокое значение критерия Вилкоксона-Ламбда согласуются с высоким процентом корректно классифицированных особей (67,5%). Благоприятно для формирования наибольших размеров признака сочетание малого количества осадков в течение самого влажного месяца, менее 220 мм, и высокой средней температуры самого влажного квартала года, более $17,2$ °С, однако осадки влияют на вариабельность признака значительно сильнее, чем температура.

На скуловую ширину более влияет сумма осадков июля ($KW-H = 23,39$), чем годовая сумма осадков ($KW-H = 4,61$), но оба фактора статистически значимы $p \leq 0,003$. Кроме осадков на скуловую ширину оказывает влияние средняя температура самого сухого квартала года $KW-H = 19,24$, $p = 0,0002$.

Критерий Вилкоксона-Ламбда относительно высокий, что, впрочем, заметно не снижает качество распознавания классов, которое в среднем составило 55,5%. Зависимость скуловой ширины от суммы осадков июля близка к квадратичной полиномиальной. При маргинальных значениях осадков в популяциях могут преобладать животные как с наименьшими, так и с наибольшими размерами признака. Годовая сумма осадков влияет линейно: малое их количество (менее 600 мм) способствует увеличению признака. Высокая средняя температура самого сухого квартала, более -6 °С, соответствует преобладанию в популяциях второго размерного класса признака, её понижение до -6 °С вызывает уменьшение скуловой ширины, но значения от -7 °С и ниже способствуют увеличению признака вплоть до максимальных значений.

Увеличение суммы осадков самого влажного месяца года оказывает положительное влияние на длину носовых костей, $KW-H = 24,23$; $p = 0,00002$. Значения фактора в 94–96 мм благоприятны для увеличения признака. Градиент температуры формирует более сложную тенденцию изменчивости. Диапазон значений $7,2$ – $17,4$ °С отвечает преобладанию в популяциях второго и четвертого, максимального размерного класса, температура от 17 до $17,2$ °С способствует формированию размеров признака выше средних значений, $KW-H = 22,75$; $p = 0,00005$. Сила влияния осадков более выражена, а совместное действие факторов при невысоком значении Вилкоксона-Ламбда обеспечивает хорошее качество распознавания размерных классов, в среднем 60,4%.

Длина черепа и диастемы не зависят от макроклиматических факторов, но имеют достоверную географическую изменчивость. Критерий Краскела-Уоллиса составил $KW-H = 172,98$ и $228,18$ при $p \leq 0,00001$ для первого и второго признаков. Значения относительной изменчивости признаков для популяций, упорядоченных в направлении географической долготы с запада на восток, представлены на рисунке 37.

Изменчивость признаков в географическом пространстве подчинена определенным тенденциям. Общая длина черепа в долготной градиенте изменяется согласно полиномиальному квадратичному тренду: остаточная изменчивость

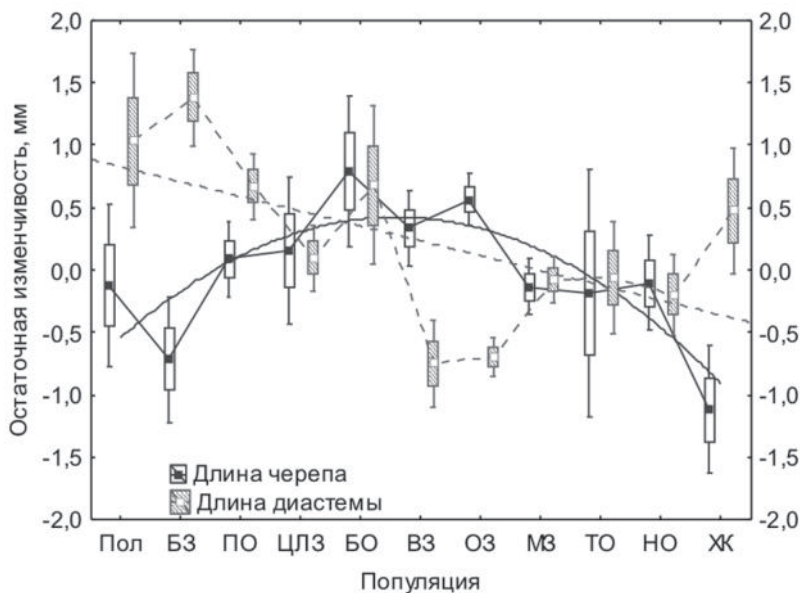


Рис. 37. Географическая изменчивость длины черепа и длины диастемы в популяциях евразийского бобра.

признака = $-1,0058 + 0,5114 \times x - 0,0457 \times x^2$, ($r_{\text{Пирсона}} = -0,18$; $p < 0,05$). Изменчивость длины диастемы соответствует линейной зависимости, уменьшаясь с запада на восток согласно формулы: остаточная изменчивость признака = $0,9442 - 0,1188 \times x$, что формально подтверждается статистически значимой корреляцией при сверхнизком значении критерия ($r_{\text{Пирсона}} = 0,08$; $p < 0,05$).

Бобр — один из наиболее ярких примеров, подтверждающих закономерность, что более социализированным видам млекопитающих присущ низкий уровень полового диморфизма. Таким образом, отсутствие полового диморфизма на черепе бобра можно связать с моногамным семейным образом жизни и слабо выраженным половым отбором, аналогично отсутствие различий между полами характерно для нутрии *Myocastor coypus* (Россолимо, 1958), образующей постоянные пары. Другими значимыми факторами полового диморфизма являются емкость экологической ниши и конкурентные отношения в многовидовых сообществах. Евразийский бобр, возможно, один из немногих видов, у которого нет явно выраженных естественных конкурентов. В качестве непрямых конкурентов можно рассматривать лося *Alces alces* Gray, 1821, иногда поедающего кору и ветки сваленных бобром деревьев (в основном осин), что наблюдалось нами на территории Центрально-Лесного заповедника. Однако специальное изучение ценологических связей лося с другими животными, в том числе и с бобром, показало, что этот аспект взаимоотношений не имеет большого значения (Wolfe, 1974).

К тому же трофическая ниша является лишь одной гранью взаимоотношений видов в широком спектре конкурентных отношений, в рамках генеральной экологической ниши (Одум, 1986). По своим биологическим особенностям бобр — типичный стенобионт.

Эврибионтность и стенобионтность — характеристики, от которых зависит ёмкость экологической ниши — лимитирующего фактора полового диморфизма. У стенобионтов возможности расширения экологического пространства, за счет большей дивергенции ниш самцов и самок, очень ограничены и появление экологически близких видов вызывает острую борьбу за жизненно важные ресурсы среды, развивающиеся по известному принципу конкурентного исключения (Gauze, 1932). По такому сценарию складываются отношения евроазиатского и североамериканского *Castor canadensis* бобров в зоне контакта двух видов. Причем, на юго-западе Финляндии рост численности *Castor canadensis* стал причиной демографической депрессии *Castor fiber* (Lahti et al., 1974, 1980). Напротив, на юге Карелии североамериканский бобр, который появился здесь в результате естественного расселения из Финляндии и преднамеренных выпусков, замещается евроазиатским бобром, проникающим с прилегающих территорий (Данилов и др., 2008). Выявление причин столь разных результатов взаимоотношения видов не входит в задачи настоящего исследования, тем не менее, отметим, что при полном совпадении экологических ниш бобры-викариаты имеют различия в морфологии и биологии развития. *Castor fiber* имеет более крупный череп и размеры тела, а *Castor canadensis* — более плодовит (Каньшиев, 1998; Данилов и др., 2008), то есть каждый вид имеет определенное преимущество, которое может оказаться решающим в конкретной экологической обстановке. Важно отметить, что не зарегистрированы факты совместного длительного проживания двух видов на одной территории.

Однако мы не исключаем полностью возможные гендерные различия вида в некоторых пунктах его ареала, учитывая, что половой диморфизм как биологическое явление имеет географическую и временную динамику (Монахов, 2009). Более того, как показала динамика морфологического разнообразия, выраженная через меру неупорядоченности — энтропию, половые различия у бобров младшей возрастной группы все же существуют (Пузаченко, Кораблёв, 2014).

Анализируя влияние макроклиматических факторов на полиморфизм признаков черепа, заметим, что: во-первых, одни из наиболее важных параметров среды — сумма осадков годовая и самого влажного месяца (абсолютно доминирующий по силе влияния фактор). Также значимым эффектом обладают суммарные значения осадков апреля и июля. Во-вторых, температурный фактор, его влияние в абсолютных величинах меньше, чем суммы осадков, но статистически значимо в контрастном сочетании: средние температуры наиболее влажного и сухого кварталов года.

Отдельно необходимо рассмотреть особенности зависимостей некоторых размеров черепа от климатических факторов. На длину носовых костей и длину

верхнего ряда коренных зубов влияют одни и те же параметры макроклимата, более того, их одинаковое сочетание вызывает положительный отклик признаков в смысле увеличения размеров, поэтому логично считать, что климатические переменные влияют на изменчивость челюстного аппарата, учитывая высокую корреляцию этих частей черепа ($r_{\text{Пирсона}} = 0,86$; $p < 0,05$).

Для скуловой и межглазничной ширины общий значимо влияющий фактор — годовая сумма осадков. Корреляция между указанными промерами черепа несколько ниже, чем в предыдущей паре, но все же высока ($r_{\text{Пирсона}} = 0,83$; $p < 0,05$). Скуловые дуги — места прикрепления массетеров, их ширина определяет мощность мускулатуры. Межглазничный промежуток — область прикрепления височных мышц. Перечисленные мышцы-аддукторы определяют силу сжатия челюстей (Никольский, 1997). Японскими учеными (Naba et al., 2008) была предложена модель обратной корреляции ширины межглазничного промежутка и мощности височных мышц. Поэтому увеличение ширины скуловых дуг и сужение межглазничного промежутка суммарно увеличивают силу сжатия челюстей, что, вероятно, имеет адаптивное значение при переходе бобров к питанию более грубым кормом.

Среди факторов изменчивости длины диастемы следует указать на её адаптивный характер, в частности, эта функционально важная структура черепа может отражать преимущественное использование того или иного типа корма, характеризующегося различными линейными размерами, например, преобладающей диаметр ствола древесных растений.

Изменчивость длины черепа интерпретировать сложнее, но в некоторых случаях — это наследуемый признак, что было установлено на примере реинтродуцированных *C. f. orientoeuropaeus*. Также длина черепа может отражать адаптацию к определенным условиям среды как абиотического, например, рельеф и гидрологический режим, так и биотического характера, в числе которых первичная продуктивность экосистем и напряженность внутривидовой конкуренции (Huston, Wolverton, 2011).

Варьирование размеров черепа достоверно зависит от шести макроклиматических факторов, что дает основания считать такую изменчивость адаптацией к локальным условиям обитания, тем более, что чувствительные к ним признаки черепа имеют функциональное значение в питании животных. Сила влияния абиотических факторов на географическую изменчивость размеров черепа близка к значениям, полученным для размерных признаков зубов енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides* из различных частей ареала (Korablev, Szuma, 2014), и качественных одонтологических признаков песца *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758 (Szuma, 2011). Это позволяет говорить о достоверной тенденции, степень выраженности которой сопоставима с другими систематически не родственными видами млекопитающих.

Во многих исследованиях, посвященных влиянию макроклимата на морфологическую изменчивость, ведущее значение отводится температурному факто-

ру (Россолимо, 1979; Пантелеев, 2000; Yom-Tov et al., 2003; Szuma 2011; и др.). Бобры в силу биологических особенностей тесно связаны с водной средой обитания, поэтому факторы климата, в частности, интегрирующие значения сумм осадков, оказывают наиболее мощное влияние на характер изменчивости размеров черепа. Подтверждением этого служат исследования, вскрывающие роль климатических факторов в динамике численности и демографических показателей популяций этого вида, где совместное влияние осадков и температуры оказывает наиболее ощутимый эффект на временную динамику и возрастную структуру популяций (Korablev et al., 2011; Campbell et al., 2012).

Несколько иные результаты следовало ожидать с позиций концепции теплообмена. Так, по мнению П.А. Пантелеева (2000), значение температурного фактора возрастает по мере увеличения степени гидробионтности популяций. В качестве примера приводится увеличение размеров воронежских бобров, реинтродуцированных в бассейне Печоры. Наши материалы также указывают на тенденцию увеличения скуловой ширины черепа бобров по мере понижения зимних температур, но все же совместное влияние влажности и суммы осадков на размеры тела более значительно, чем только температуры, что подтверждено для некоторых видов млекопитающих (Yom-Tov, Geffen, 2006).

В формировании тенденций изменчивости важная роль принадлежит первичной продуктивности экосистем, которая зависит от ведущих абиотических факторов: температуры и влажности (Пузаченко, Санковский, 2005). Для статистически приемлемого описания варьирования важнейших параметров, таких как чистая продукция экосистем, достаточно знание средней температуры и суммы осадков для четырех месяцев — января, апреля, июля, октября, поскольку они характеризуют сезонность в инсоляции, циркуляции тепла и влаги в масштабах планеты (Puzachenko et al., 2011). Высказывается предположение, что макроклиматические факторы так же могут влиять и на макропараметры морфологического разнообразия животных (как элементов «экосистем»), выступая относительно некоторых из них в качестве управляющих параметров (Пузаченко, 2013). Поэтому можно прогнозировать опосредованное влияние ключевых факторов макроклимата на морфологическую изменчивость животных через биотический компонент среды. Обобщение результатов морфо-экологических исследований свидетельствует, что первичная продуктивность экосистем — один из ключевых факторов, влияющих на линейные и объемные показатели тела, как облигатных фитофагов, так и других экологических групп организмов (Huston, Wolverton, 2011), поэтому обилие доступной и доминирующей пищи выступает важным предиктором морфологической изменчивости.

Обобщая анализ географической изменчивости, необходимо отметить, что в исследованных популяциях обнаруживаются две противоположные тенденции: в одних удлинение черепа с одновременным сужением его в области скуловых дуг, в других — происходят морфологические изменения обратной направленности. Указанные тенденции в разных частях видовой ареала *C. fiber* выражены неоди-

наково. Наиболее контрастно они проявляются в популяциях бобров Брянской области (самый длинный и узкий череп) и Хабаровского края (короткий и широкий череп). С позиций биомеханики такое строение челюстного аппарата обеспечивает меньшую и большую силу сжатия челюстей, что можно связать с адаптацией к более твердой и менее твердой пище. У грызунов с относительно длинным и узким черепом сила сжатия челюстей ниже, чем у зверей с черепом более коротким, но широким в области скуловых дуг. Это хорошо согласуется с тем фактом, что в Хабаровском крае бобры — как евразийский, так и североамериканский — перешли практически на круглогодичное питание древесными кормами (при дефиците травянистых), что, видимо, повлекло не только макроморфологические изменения краниологических параметров, но и привело к снижению четкости проявления годовых слоев в цементе зубов грызунов-вселенцев, а также может быть одной из причин высокой частоты зубных и челюстных аномалий (Сафонов, Савельев, 1984; Saveljev, 1989).

Однако основная роль в формировании морфологического своеобразия черепа евразийского бобра принадлежит историческим причинам. На устойчивое наследование размерных пропорций у реинтродуцированных бобров, ведущих происхождение от автохтонных популяций и не испытывающих гибридизацию с другими подвидами, указывалось ранее. В целом автохтонные популяции евразийского бобра обладают хорошими диагностическими признаками черепа. *C. f. belorussicus* и *C. f. orientoeuropaeus* по размерным и дискретным признакам в среднем отличаются на 6%. Сравнение автохтонных популяций Западной Европы установило высокие статистические различия краниометрических признаков между бобрами Германии (*C. f. albicus* Matschie, 1907), Франции (*C. f. galliae* Geoffroy, 1803), Скандинавии (*C. f. fiber* (L., 1758)) и субфоссильных бобров Англии (результаты дискриминантного анализа: Вилкоксон-Ламбда = 0,0064, $p < 0,00001$, процент корректного распознавания популяций 95–100%, в среднем 97,2%) (Kitchner, Lynch, 2000). Дополнительно проведенные исследования полиморфизма ядерной ДНК позволили установить высокие статистически достоверные отличия между *C. f. albicus* и *C. f. galliae*. В то же время молекулярно-генетические отличия *C. f. belorussicus* и *C. f. orientoeuropaeus* были существенно менее выражены (Senn et al., 2014). Таким образом, данные по изменчивости морфологических и молекулярно-генетических маркеров различных подвидов евразийских бобров хорошо согласуются.

Хотя целью нашего исследования не является проверка соответствия морфологической изменчивости бобров правилу Бергмана, все же следует указать, что результаты не подтверждают достоверной зависимости краниометрических признаков от географической широты. С одной стороны, это можно объяснить большей протяженностью ареала исследованных популяций в направлении долготы, чем широты (черепа собраны между 50 и 60° с.ш., и 60–140° в.д), однако даже на сравнительно небольшом широтном градиенте упорядоченной изменчивости краниометрических признаков мы не обнаружили. Отмеченная линейная зависи-

Таблица 41. Краниометрические показатели взрослых (2,5 лет и старше) евроазиатских бобров из разных популяций

Популяция	Показатель	Номер промера														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ВЗ	M±ER	141,32±1,08	62,50±0,52	59,70±0,64	33,89±0,29	45,56±0,50	108,89±0,93	28,82±0,37	27,47±0,35	102,87±0,87	48,72±0,25	78,09±0,64	37,96±0,18	111,89±0,80	102,95±0,86	62,91±0,55
	min-max	132,40-151,00	57,50-69,25	50,85-64,20	30,05-36,30	42,20-50,30	101,20-118,55	22,10-32,00	20,80-30,10	97,70-113,00	46,50-52,20	73,00-84,10	36,90-39,40	107,25-118,70	98,05-110,45	58,55-67,35
	σ	5,41	2,58	3,16	1,35	2,44	4,65	1,83	1,76	4,27	1,27	3,13	0,73	3,47	3,75	2,38
	CV	3,83	4,13	5,29	3,98	5,35	4,27	6,36	6,42	4,15	2,60	4,00	1,91	3,10	3,64	3,79
	M±ER	140,64±0,63	63,91±0,44	60,43±0,38	33,71±0,16	46,63±0,25	102,04±1,25	29,00±0,22	28,04±0,16	102,43±0,49	49,18±0,18	77,99±0,42	36,52±0,22	110,68±0,56	101,88±0,60	63,68±0,30
ЦЛЗ	min-max	129,60-151,80	56,03-71,60	54,70-66,40	31,25-36,35	42,15-52,59	76,45-120,45	26,30-36,00	24,90-29,73	91,40-110,70	46,30-52,90	69,29-84,30	33,73-38,40	100,73-120,55	91,33-113,45	58,02-68,65
	σ	5,07	3,43	2,93	1,27	1,97	9,73	1,79	1,27	3,85	1,48	3,24	1,30	4,07	4,60	2,28
	CV	3,61	5,37	4,85	3,76	4,23	9,53	6,16	4,53	3,76	3,00	4,15	3,56	3,68	4,51	3,57
	M±ER	144,18±0,32	65,01±0,24	61,16±0,17	34,44±0,10	46,17±0,14	111,02±0,30	31,01±0,11	28,43±0,10	103,70±0,31	49,91±0,12	79,14±0,26	37,66±0,11	114,75±0,33	105,45±0,27	64,08±0,20
	min-max	132,20-156,80	56,65-72,60	54,10-67,65	31,75-38,20	39,75-51,90	101,25-121,55	27,60-35,50	24,60-32,60	80,80-113,90	43,10-54,40	63,60-88,20	34,80-40,45	102,45-123,85	93,65-114,45	56,95-70,50
ОЗ	σ	4,14	3,12	2,17	1,22	1,78	3,88	1,46	1,23	3,94	1,55	3,27	1,21	3,84	3,18	2,35
	CV	2,87	4,79	3,54	3,55	3,86	3,49	4,71	4,34	3,80	3,11	4,13	3,21	3,35	3,02	3,67
	M±ER	138,71±0,68	59,95±0,41	58,76±0,35	33,68±0,18	44,94±0,29	107,68±0,55	29,41±0,19	27,19±0,18	100,23±0,58	48,43±0,23	77,00±0,46	36,83±0,36	109,39±0,71	100,19±0,80	61,31±0,44
	min-max	130,00-153,00	52,50-67,15	52,95-65,15	30,45-36,20	41,45-50,95	100,25-117,95	26,70-32,20	23,70-30,00	90,80-111,60	45,30-52,10	70,10-85,40	34,75-39,05	103,50-114,80	95,10-109,25	57,00-66,20
	σ	4,76	2,87	2,34	1,24	2,04	3,84	1,31	1,24	4,05	1,62	3,23	1,35	2,92	3,38	2,32
МЗ	CV	3,43	4,78	3,98	3,69	4,54	3,57	4,44	4,55	4,04	3,35	4,19	3,66	2,67	3,38	3,84
	M±ER	140,53±0,68	62,19±0,39	60,97±0,42	33,59±0,14	46,38±0,27	108,16±0,47	29,72±0,20	28,03±0,18	100,47±0,63	48,09±0,19	74,96±0,45	36,51±0,19	111,65±0,63	101,85±0,45	63,12±0,34
	min-max	130,50-149,50	55,90-67,60	54,40-66,65	30,70-35,60	41,65-50,50	100,50-113,80	25,60-32,50	23,60-30,90	88,10-113,70	45,40-51,70	65,50-81,40	32,60-39,40	100,00-119,55	95,20-107,40	58,60-67,65
	σ	4,87	2,84	3,04	1,96	2,98	3,41	1,46	1,29	4,43	1,38	3,06	1,37	3,95	3,04	2,35
	CV	3,47	4,57	4,99	2,91	4,22	3,15	4,91	4,60	4,41	2,87	4,08	3,74	3,54	2,98	3,72
ПО	M±ER	134,83±0,65	59,61±0,34	58,69±0,38	32,38±0,15	45,42±0,34	104,90±0,47	28,77±0,20	27,56±0,20	97,74±0,40	47,17±0,18	74,07±0,59	36,03±0,18	106,82±0,59	96,99±0,59	60,19±0,58
	min-max	127,04-147,33	54,45-65,58	47,70-63,45	29,53-34,79	35,07-49,65	97,93-112,94	26,40-32,81	22,58-31,02	89,06-102,59	43,74-50,72	65,37-96,06	32,98-39,80	100,27-114,85	89,16-106,25	53,69-79,70
	σ	4,64	2,42	2,73	1,10	2,47	3,34	1,48	1,42	2,85	1,30	4,02	1,22	3,75	3,93	3,78
	CV	3,44	4,05	4,66	3,39	5,43	3,19	5,16	5,16	2,91	2,75	5,43	3,58	3,51	4,05	6,28
	M±ER	134,83±0,65	59,61±0,34	58,69±0,38	32,38±0,15	45,42±0,34	104,90±0,47	28,77±0,20	27,56±0,20	97,74±0,40	47,17±0,18	74,07±0,59	36,03±0,18	106,82±0,59	96,99±0,59	60,19±0,58

Окончание табл. 41

Популяция	Номер промера															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
БО	Показатель	144,21±	63,96±	61,56±	34,16±	47,31±	110,97±	29,48±	28,76±	103,00±	49,46±	77,72±	37,23±	115,48±	106,34±	63,70±
	M±ER	1,49	0,44	0,48	0,44	0,72	1,06	0,48	0,50	2,03	0,65	1,06	0,47	0,95	0,90	0,70
	min-	138,50-	62,40-	60,25-	32,40-	44,20-	105,75-	26,80-	25,40-	94,30-	46,20-	72,30-	35,05-	113,45-	104,55-	63,00-
	max	151,60	65,30	64,05	36,00	50,65	116,05	31,30	30,50	109,20	52,80	83,50	38,40	118,40	109,65	64,40
	σ	4,47	1,18	1,27	1,32	2,15	1,43	1,43	1,50	4,97	1,95	3,17	1,16	2,13	2,02	0,99
НО	Показатель	141,59±	62,21±	60,64±	34,12±	45,77±	108,81±	30,21±	27,74±	102,34±	48,57±	77,02±	37,69±	113,43±	102,47±	62,70±
	M±ER	0,75	0,44	0,40	0,24	0,27	0,67	0,18	0,21	0,70	0,27	0,44	0,32	1,21	0,92	0,73
	min-	130,40-	57,15-	54,70-	31,60-	42,35-	96,95-	28,50-	25,60-	96,00-	45,30-	71,00-	36,35-	108,05-	99,15-	58,95-
	max	151,40	67,85	66,25	37,65	48,75	116,75	32,50	30,20	111,70	52,00	82,30	38,95	119,70	108,55	66,00
	σ	4,25	2,48	2,26	1,35	1,58	3,84	1,02	1,22	3,98	1,53	2,52	1,01	3,82	2,92	2,30
ТО	Показатель	142,11±	62,56±	59,60±	33,76±	46,06±	109,16±	30,33±	28,14±	103,89±	49,03±	77,24±	37,39±	112,03±	102,36±	63,01±
	M±ER	0,72	0,45	0,34	0,20	0,37	0,67	0,28	0,36	0,75	0,27	0,72	0,57	1,37	1,53	1,16
	min-	136,70-	59,15-	57,50-	32,25-	43,05-	102,10-	28,30-	24,30-	98,80-	46,20-	73,80-	36,10-	108,65-	97,25-	59,55-
	max	147,20	67,30	63,60	35,40	49,40	114,05	32,50	31,40	112,40	50,90	84,00	38,80	114,85	105,35	64,40
	σ	2,97	1,86	1,50	0,88	1,60	2,93	1,22	1,55	3,00	1,14	2,79	1,15	2,73	3,43	2,32
Пол	Показатель	137,28±	61,53±	57,39±	32,66±	45,41±	106,61±	29,18±	27,70±	99,72±	46,87±	72,81±	36,45±	108,63±	96,29±	61,45±
	M±ER	1,55	0,87	0,84	0,38	0,74	1,36	0,47	0,41	1,50	0,36	0,81	0,43	1,55	1,25	0,65
	min-	127,52-	56,09-	51,93-	30,53-	40,42-	97,51-	25,88-	24,32-	90,83-	44,43-	68,06-	34,16-	99,68-	89,50-	57,48-
	max	146,78	68,22	63,21	34,98	49,91	113,73	31,73	30,41	110,76	49,17	76,99	38,84	117,32	103,56	65,30
	σ	5,99	3,46	3,24	1,54	2,98	5,43	1,89	1,60	5,61	1,36	2,93	1,61	5,81	4,68	2,45
ХК	Показатель	134,26±	59,21±	56,55	31,43±	45,29±	100,43±	27,51±	27,51±	99,72±	46,87±	72,81±	36,45±	108,63±	96,29±	61,45±
	M±ER	0,79	0,42	0,42	0,14	0,33	0,20	0,53	0,20	0,53	0,36	0,81	0,43	1,55	1,25	0,65
	min-	120,70-	50,70-	48,50-	28,50-	39,70-	90,83-	23,10-	20,30-	89,50-	44,43-	68,06-	34,16-	99,68-	89,50-	57,48-
	max	145,00	65,00	63,00	34,20	50,70	108,90	30,30	30,50	109,20	52,80	83,50	38,40	118,40	109,65	64,40
	σ	5,80	3,07	3,07	1,01	2,45	1,48	1,48	3,90	3,90	1,48	2,45	1,48	3,90	3,90	1,48
CV	Показатель	4,32	5,18	5,18	3,23	5,41	5,38	3,88	3,88	5,63	2,90	4,03	4,40	5,35	4,86	3,99
	M±ER	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	min-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	max	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	σ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Номера промеров соответствуют рис. 5. M±ER — среднее значение признака и величина статистической ошибки; min-max — лимиты изменчивости признака; σ — среднеквадратичное отклонение; CV — коэффициент вариации.

мость длины диастемы от географической долготы не имеет прямой связи с климатическими факторами. Этот признак лишь отчасти связан с наследственными особенностями животных, вероятно, может отражать пищевую специализацию бобров в различных пунктах ареала. Ранее американские исследователи, рассмотрев краниометрические признаки бобров *Castor canadensis* от Калифорнии до Аляски, не обнаружили достоверной изменчивости этого вида в широтном градиенте (Dillman, Barnett, 1984). Авторы связывают столь неожиданные результаты с противоположно направленными векторами отбора: с одной стороны, оптимизация терморегуляции благоприятствует увеличению размеров животных высоких широт, с другой, низкая продуктивность экосистем способствует накоплению в популяциях бобров с малыми линейными размерами тела.

Таким образом, по силе воздействия на формирование паттернов популяционного полиморфизма факторы на основе средних значений критерия Фишера (F) можно представить следующим порядком:

1. Исторический ($F = 16,74$);
2. Географический ($F = 8,93$);
3. Макроклиматический ($F = 7,14$).

Воздействуют они не изолированно, а комплементарно, в целом не уклоняясь за рамки изменчивости автохтонных подвидовых форм при условии «чистоты» происхождения реинтродуцированных популяций. Анализ морфометрической изменчивости черепа в автохтонных и искусственно созданных популяциях евроазиатского бобра указывает как на адаптивную, так и наследственную ее природу. Из двух типов морфологической изменчивости адаптивная как в абсолютных, так и относительных величинах имеет меньшее значение, чем наследственно закрепленные морфологические особенности популяций, имеющих эволюционно длительную историю существования.

2.2.2.5. Анализ асимметрии краниометрических признаков в популяциях бобра

Известно, что черепа млекопитающих, обычно, характеризуются билатеральной симметрией. Исключения составляют лишь случаи травматического повреждения или незначительные индивидуальные отклонения от нормы (Howell, 1925). Также, причиной возникновения асимметрии, могут быть аномалии в строении и патологические отклонения, повлекшие искривления костей черепа, а по времени возникновения асимметрия может быть врожденной или приобретенной в течение жизни (Кораблев, Лихотоп, 1990; Агуан, 1993).

Для анализа типа асимметрии метрических признаков черепа и зубной системы использовали методический подход, предложенный В.М. Захаровым (1987). В качестве базовой характеристики асимметрии оперировали значениями среднего различия между сторонами тела (M_d). Показатель вычисляли по формуле (6):

$$M_d = \sum d_{l-r} / n, \quad (6)$$

где d_{l-r} — различие между значениями признака на разных сторонах тела у отдельной особи, n — число особей в выборке. Для оценки статистической значимости отличия Md от 0 использовали t -критерий. При его вычислении применяли формулу (7):

$$t_{M_d} = Md / m_d, \quad (7)$$

где $m_d = \sigma_d / \sqrt{n}$, $\sigma_d = \sqrt{\sum (d_{l-r} - Md)^2 / n - 1}$.

Нами были добавлены показатели, позволяющие получить дополнительные характеристики этого явления, среди них: \lim — пределы значений асимметрии, var — дисперсия. Получив первичную информацию о проявлении асимметрии признаков и ее величины, проведена оценка статистической значимости различия между популяциями с использованием различных вариантов дисперсионного анализа (Bechshoft et al., 2008). Апостериорные парные сравнения популяций осуществляли с помощью дополнительных возможностей дисперсионного анализа (post-hoc сравнения). Целесообразность использования данных статистических процедур при изучении типов и направленности асимметрии неоднократно подчеркивалась в публикациях по этой теме (Moller, Swaddle, 1997; Van Dongen et al., 1999; Козлов, 2001) и применение которого детально описано в литературе (Ким, Мюллер, Клека, 1989; Пузаченко, 2004).

Обработка результатов измерений билатеральных признаков черепов, выявила наличие асимметрии во всех исследованных популяциях (табл. 42–51). Проведенный анализ типа асимметрии краниометрических параметров показал, что в популяции бобров Центрально-Лесного заповедника преобладает суммарное накопление искривленности черепа влево относительно сагиттальной плоскости (табл. 42).

Направленность искривления черепов влево статистически подтвердилась для шести признаков: длина лицевой части ($d_{l-r} = -47,4$; $P = 99,9$), длина носовых костей ($d_{l-r} = -24,5$; $P = 95,0$), длина верхней челюсти ($d_{l-r} = -26,3$; $P = 95,0$), общая длина нижней челюсти ($d_{l-r} = -29,6$; $P = 98,0$), длина нижней челюсти ($d_{l-r} = -27,8$; $P = 95,0$). Для признака «высота нижней челюсти» подтвердилась правосторонняя асимметрия ($d_{l-r} = 30,1$; $P = 98,0$). Длина верхней челюсти интегральный показатель, включающий несколько частных признаков. Поэтому асимметрия, затрагивающая длину верхней челюсти, проявляется на всем черепе животного. Длина лицевой части, по отношению к длине верхней челюсти является субпризнаком, но она может характеризовать состояние симметрии роstralного отдела черепа. Остальные признаки характеризуются флуктуирующей асимметрией, особенно выраженной для признака «длина верхнего ряда коренных зубов». Диапазон изменчивости ненаправленной асимметрии относительно высокий.

Таблица 48. Характеристика направленности асимметрии краниометрических признаков бобров Брянской области

Параметр	Признаки																	
	2	3	4	5	11	12	13	14	15	2	3	4	5	11	12	13	14	15
n	10	10	12	12	12	9	9	9	3	10	10	12	12	12	9	9	9	3
d _{lr}	-0,40	1,70	1,40	2,00	-1,80	2,60	3,20	-3,70	-1,70	-0,40	1,70	1,40	2,00	-1,80	2,60	3,20	-3,70	-1,70
lim	-0,90 0,90	-0,50 0,90	-0,30 0,50	-0,40 1,30	-1,90 1,50	-0,10 0,80	-1,10 2,20	-1,90 0,00	-2,40 1,00	-0,90 0,90	-0,50 0,90	-0,30 0,50	-0,40 1,30	-1,90 1,50	-0,10 0,80	-1,10 2,20	-1,90 0,00	-2,40 1,00
M _d ± m _d	-0,04±0,19	0,17±0,14	0,12±0,08	0,17±0,16	-0,15±0,31	0,29±0,11	0,36±0,31	-0,41±0,20	-0,57±0,99	-0,04±0,19	0,17±0,14	0,12±0,08	0,17±0,16	-0,15±0,31	0,29±0,11	0,36±0,31	-0,41±0,20	-0,57±0,99
var	0,35	0,21	0,08	0,30	1,12	0,11	0,88	0,36	2,94	0,35	0,21	0,08	0,30	1,12	0,11	0,88	0,36	2,94
σ	0,59	0,45	0,29	0,54	1,06	0,33	0,94	0,60	1,72	0,59	0,45	0,29	0,54	1,06	0,33	0,94	0,60	1,72
t _{md}	0,00	0,05	0,03	0,05	0,04	0,10	0,12	0,14	0,33	0,00	0,05	0,03	0,05	0,04	0,10	0,12	0,14	0,33
P (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 49. Характеристика направленности асимметрии краниометрических признаков бобров Новосибирской области

Параметр	Признаки																	
	2	3	4	5	11	12	13	14	15	2	3	4	5	11	12	13	14	15
n	47	47	48	48	48	11	11	11	11	47	47	48	48	48	11	11	11	11
d _{lr}	11,50	-5,00	10,70	-0,40	1,10	-5,20	-2,20	-7,50	-2,70	11,50	-5,00	10,70	-0,40	1,10	-5,20	-2,20	-7,50	-2,70
lim	-1,10 3,10	-1,70 3,30	-0,90 2,00	-1,00 1,00	-1,70 1,10	-2,10 0,60	-5,20 1,20	-2,50 0,80	-1,00 0,40	-1,10 3,10	-1,70 3,30	-0,90 2,00	-1,00 1,00	-1,70 1,10	-2,10 0,60	-5,20 1,20	-2,50 0,80	-1,00 0,40
M _d ± m _d	0,24±0,10	-0,11±0,13	0,22±0,08	-0,01±0,07	0,02±0,09	-0,47±0,23	-0,20±0,53	-0,68±0,28	-0,25±0,13	0,24±0,10	-0,11±0,13	0,22±0,08	-0,01±0,07	0,02±0,09	-0,47±0,23	-0,20±0,53	-0,68±0,28	-0,25±0,13
var	0,51	0,79	0,30	0,24	0,36	0,60	3,11	0,84	0,19	0,51	0,79	0,30	0,24	0,36	0,60	3,11	0,84	0,19
σ	0,71	0,89	0,55	0,49	0,60	0,77	1,76	0,92	0,44	0,71	0,89	0,55	0,49	0,60	0,77	1,76	0,92	0,44
t _{md}	2,36	-0,82	2,81	-0,12	0,26	-2,03	-0,38	-2,46	-1,86	2,36	-0,82	2,81	-0,12	0,26	-2,03	-0,38	-2,46	-1,86
P (%)	95,0	—	95,0	—	—	—	—	95,0	—	95,0	—	95,0	—	—	—	—	95,0	—

Для всех промеров серии черепов из Окского заповедника характерна флуктуирующая асимметрия с количественным преобладанием признака на правой стороне (табл. 44). В отличие от бобров Центрально-Лесного заповедника наибольшее суммарное значение асимметрии в этой выборке характерно для признаков: длина верхней челюсти ($d_{l-r} = -38,6$), длина нижнего ряда зубов ($d_{l-r} = -35$), длина нижней челюсти ($d_{l-r} = -92,1$). Диапазон изменчивости асимметрии относительно высокий.

Череп бобров из Воронежского заповедника отличаются присутствием флуктуирующей асимметрии в большинстве промеров (табл. 44). Количественное преобладание признаков чередуется между левой и правой сторонами, изменчивость этого показателя умеренная. Направленная правосторонняя асимметрия подтверждена для длины нижнего ряда коренных зубов ($d_{l-r} = 14,3$; $P = 99,9$).

Череп бобров из Стругоокрасненского района Псковской области по большинству промеров характеризуются флуктуирующей асимметрией, с количественным преобладанием признаков на правой стороне (табл. 45). Диапазон изменчивости асимметрии для некоторых признаков достаточно высок. Лишь такой интегральный признак, как длина нижней челюсти, демонстрирует ярко выраженную правостороннюю асимметрию, ($d_{l-r} = 72,5$), что подтверждается высоким статистическим уровнем значимости ($P = 99,9$).

В популяции бобров Мордовского заповедника для четырех промеров отмечена левосторонняя асимметрия (табл. 46). Затрагивает она субпризнаки: длину носовых костей ($d_{l-r} = -25,7$; $P = 99,9$) и длину нижнего ряда зубов ($d_{l-r} = -1,5$; $P = 99,9$), в то время как нижняя челюсть асимметрична в двух плоскостях: горизонтальной (длина нижней челюсти $d_{l-r} = 14,3$; $P = 99,9$) и вертикальной (высота нижней челюсти $d_{l-r} = -2,6$; $P = 99,9$). Правосторонняя асимметрия в этой серии проявляется в признаках: длина лицевой части ($d_{l-r} = 9,4$; $P = 99,9$) и общая длина нижней челюсти ($d_{l-r} = 14,3$; $P = 99,9$). Последний признак вызывает особый интерес, поскольку два других, описывающих параметры нижней челюсти, имеют левостороннюю асимметрию. Объяснением тому, почему интегральный промер «общая длина нижней челюсти» уклоняется в противоположную сторону, может служить то, что угловой отросток нижней челюсти несколько отклоняется от оси симметрии в противоположном двум другим признакам направлению. Флуктуирующая асимметрия с минимальным суммарным значением и низкой изменчивостью для длины верхнего ряда зубов и диастемы.

В автохтонных популяциях бобров Белоруссии преобладание значения признака на правой и левой сторонах черепа распределилось приблизительно поровну (табл. 47). Наибольшее значение суммарной правосторонней асимметрии ($d_{l-r} = 30,5$; $P = 99,0$) подтвердилось для признака «длина лицевой части». Для остальных промеров характерна относительно невысокая по суммарным значениям флуктуирующая асимметрия, однако амплитуда её изменчивости значительна.

В деснянской популяции бобров Брянской области флуктуирующая асимметрия выражена незначительно, учитывая специфику суммарного показателя на-

копленной асимметрии, это связано с небольшим объемом выборки (табл. 48). Однако и диапазон изменчивости асимметрии, на фоне остальных популяций, невысок.

В популяции бобров Новосибирской области направленная асимметрия подтвердилась для трех промеров (табл. 49). Правосторонняя характерна для признаков «длина лицевой части» ($d_{l-r} = 11,50$; $P = 95,0$) и «длина верхнего ряда коренных зубов» ($d_{l-r} = 10,70$; $P = 95,0$). Левосторонняя — для длины нижней челюсти ($d_{l-r} = -7,50$; $P = 95,0$). Остальные признаки характеризуются низкой суммарной флуктуирующей асимметрией с высоким диапазоном изменчивости этого показателя.

Население бобров исследованной популяции Томской области в большинстве краниометрических признаков отмечается умеренной флуктуирующей асимметрией (табл. 50). Только для признака «длина лицевой части» подтверждена правосторонняя асимметрия ($d_{l-r} = 7,30$; $P = 95,0$).

В популяции бобров восточной части Польши отмечается наличие исключительно флуктуирующей асимметрии с невысокими суммарными значениями и умеренной амплитудой изменчивости (табл. 51).

Популяционные различия асимметрии билатеральных размерных признаков исследованы методом одномерного дисперсионного анализа. В качестве зависимых переменных использованы значения разности сторон (левая минус правая) для каждого билатерально симметричного признака. Популяционная принадлежность выступала предиктором (табл. 52).

Таблица 52. Одномерный дисперсионный анализ для выявления популяционных различий асимметрии (жирным шрифтом выделены значимо различающиеся признаки)

Признак	Сумма квадратов межгрупповая	Число степеней свободы	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Число степеней свободы	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости
2	37,50	9,00	4,17	409,74	781,00	0,53	7,94	0,00
3	7,79	9,00	0,87	506,83	770,00	0,66	1,32	0,23
4	5,50	9,00	0,61	288,53	781,00	0,37	1,66	0,10
5	3,61	9,00	0,40	333,98	798,00	0,42	0,96	0,47
11	12,31	9,00	1,37	744,32	793,00	0,94	1,46	0,16
12	10,14	9,00	1,13	184,11	578,00	0,32	3,54	0,00
13	33,34	9,00	3,70	659,54	574,00	1,15	3,22	0,00
14	17,37	9,00	1,93	540,92	618,00	0,88	2,21	0,02
15	14,97	9,00	1,66	456,28	630,00	0,72	2,30	0,02

Результаты указывают, что межпопуляционная изменчивость асимметрии проявилась у пяти из десяти признаков. Они описывают варьирование длины ли-

цевой части и всех промеров нижней челюсти. Наиболее очевидна эта тенденция для первого признака, величина F-критерия которого наибольшая. Из краниометрических показателей, достоверность различия которых в популяциях полностью подтвердилась, все, за исключением длины нижнего ряда зубов, являются интегральными признаками. Поэтому есть основания полагать, что общие тенденции искривленности черепов являются популяционными характеристиками, и асимметрия этих структур отражается на облике всего черепа. Этот факт подтверждается тем, что практически во всех рассматриваемых сериях черепов встречались экземпляры с ярко выраженной направленной асимметрией. Такие черепа нетрудно заметить — направление сагиттального гребня по дорсальной стороне черепа у них сильно отклоняется от медиальной линии, роstralная область также уклоняется в латеральном направлении. При отсутствии явных травматических повреждений, их асимметрия является врожденной или сформированной в ранний постнатальный период.

На следующем этапе важно получить уточнения, касающиеся статистической достоверности различий между конкретными популяциями. Апостериорные парные сравнения выборок по первому признаку указывают на достоверные отличия бобров Центрально-Лесного заповедника от животных популяций Воронежского заповедника, Псковской, Новосибирской, Томской областей и Белоруссии.

Асимметрия длины нижнего ряда зубов достоверно отличается у бобров Новосибирской области от Воронежского заповедника и Брянской области, а асимметрия общей длины нижней челюсти отличает бобров Томской области от популяций Мордовского заповедника и Брянской области.

Асимметричные проявления длины нижней челюсти достоверно различаются у животных восточной Польши и бобров, населяющих Мордовский заповедник и Новосибирскую область, в то время как асимметрия высоты нижней челюсти отличается только в паре популяций: Центрально-Лесной заповедник – Брянская область.

Как следует из анализа типов асимметрии, основные отличия популяций связаны с присутствием направленной и флуктуирующей асимметрии, которые создают контраст значений суммарного показателя, среднего и варьирования изменчивости.

Анализируя имеющийся в нашем распоряжении материал, нет оснований говорить о критическом пороге величины флуктуирующей асимметрии как в автотонных, так и реинтродуцированных популяциях, вероятно, мы наблюдаем фоновое ее проявление для бобра.

Направленная асимметрия некоторых размерных признаков черепа подтверждена во многих выборках из десяти популяций бобров. Это явление отмечалось также у других отрядов млекопитающих, таких как копытные: лось, кабан *Sus scrofa* L., 1758, дзюрен *Procapra gutturosa* Pallas, 1777; хищные: волк *Canis lupus* L., 1758, европейская лесная кошка *Felis silvestris* Schreber, 1777 (Кораблев, Лихотоп, 1990), калан *Enhydra lutra* L., 1758 (Aryan, 1993), рукокрылые *Steno-*

derma rufum Desmarest, 1820 (Gannon et al., 1992). Анализируя асимметрию черепов калана из разных популяций его ареала, автор приходит к выводу, что разнонаправленная асимметрия, встречающаяся в нескольких популяциях, явилась следствием того, что каждая из местных популяций берет начало от группы основателей со слегка различными размерами черепов справа и слева и является следствием «эффекта основателя».

Таким образом, она наследственно детерминирована и присутствует уже с момента рождения животных. Предпочтительное, статистически устойчивое использование двигательной активности одной из сторон тела в биологии получило название моторная асимметрия (латерализация моторных функций), либо применительно к манипулятивной активности конечностей — рукость (Гилёв и др., 2016). Считается, что феномен рукоости связан с влиянием асимметрии коры головного мозга на латеральные проекции двигательной системы. Первоначально моторная асимметрия предписывалась лишь человеку, однако дальнейшие исследования обнаружили предпочтение в использовании одной передней или задней конечности, что характерно для большого числа видов, принадлежащих к различным таксономическим группам позвоночных животных (Гилёв и др., 2016). Это способствует большему развитию и тону мускулатуры используемой стороны и требует большей поверхности кости для прикрепления мышц, что накладывает отпечаток на симметрию черепа. На такое обстоятельство указывал И.И. Барабаш-Никифоров, анализируя асимметрию черепов калана (Barabash-Nikiforov, 1962). В отдельных природных группировках животных могут преобладать «левши» или «правши», что и определяет направленность асимметрии на статистическом уровне.

В некоторых случаях, направленную асимметрию в анализируемых сериях черепов бобра, можно считать наследуемыми реинтродуцированными популяциями особенностями. В частности, это прослеживается на примере левосторонней асимметрии длины лицевой части белорусских бобров и образованных этими животными популяций Новосибирской и Томской областей. Это, с невысокой корреляцией, но статистически значимо, подтверждается и результатами регрессионного анализа ($R = 0,12$; $F = 7,32$; $p = 0,007$). Однако на примере популяций, образованных бобрами Воронежского заповедника, такой тенденции не прослеживается.

Оказывают ли влияние на проявление асимметрии абиотические факторы среды на уровне макроклиматических параметров? Ответить на этот вопрос позволяет совместный анализ асимметричного проявления признаков и факторов окружающей среды. Учитывая чувствительность краниометрических признаков евроазиатских бобров к определенным макроклиматическим переменным, мы оценивали влияние годовой суммы осадков, средней температуры самого сухого квартала, средней температуры самого влажного квартала и годовой амплитуды температур (разность между самым холодным и самым теплым месяцами года). Исследование осуществляли по общей модели многофакторного регрессионного анализа. На первом этапе рассматривали все размерные признаки. Результаты представлены в таблице 53.

Таблица 53. Оценка значимости влияния макроклиматических факторов на асимметрию размерных признаков черепа евразийского бобра

Переменная	Критерий Вил-коксон-лямбда	F-критерий	Степени свободы df	Уровень значимости p
Средняя температура самого влажного квартала	5,48	–	4	–
Средняя температура самого сухого квартала	0,84	33,79	4	>0,000
Среднегодовая температура	0,94	11,41	4	>0,000
Среднегодовая осадков	0,92	16,03	4	>0,000
Среднегодовая температур	1,05	–	–4	–

Из пяти макроклиматических переменных достоверное влияние на асимметричные проявления признаков оказывают три.

Сложность оценки влияния абиотических переменных на отдельные признаки черепа заключается в различных типах их асимметрии, которые создают высокий контраст значений. Так, коэффициент корреляции асимметрии признаков с макроклиматическими факторами варьирует от 1 до 0,38, а в среднем составляет 0,69 ($p > 0,000$ во всех случаях).

Анализ значений коэффициентов Парето (α), указывает, что наибольшее влияние оказывает средняя температура самого сухого квартала на проявление асимметрии длины нижнего ряда коренных зубов ($\alpha = 34,86$; $p > 0,05$) и длины нижней челюсти ($\alpha = 11,28$; $p > 0,05$). Влияние других абиотических факторов на экспрессию асимметрии всех краниометрических признаков также достоверно, но характеризуется существенно меньшими значениями α .

Анализ характера проявления этих зависимостей выполнен с помощью графиков (рис. 38). При их построении учитывали тип асимметрии, в анализ включали только те популяции, асимметрия признака в которых была ненаправленной.

Асимметрия длины нижнего ряда коренных зубов проявляет линейную зависимость от средней температуры самого сухого квартала, вид формулы, описывающей изменчивость этого признака: $y = -6,4993 - 1,5298 \times x$. По мере снижения температуры происходит увеличение асимметрии признака, в то время как более высокие температуры приводят к снижению этого показателя. Зависимость этого признака также имеет линейный характер: $y = 32,5624 + 0,8473 \times x$. В отличие от длины нижнего ряда коренных зубов, асимметричность длины нижней челюсти возрастает по мере увеличения температуры.

Таким образом, в популяциях евразийского бобра некоторые абиотические факторы (среди них ведущую роль играет температурный) значимо влияют на экспрессию асимметрии признаков черепа. Следует предполагать их комплементарное воздействие, которое, однако, не характеризуется однонаправленной тенденцией.

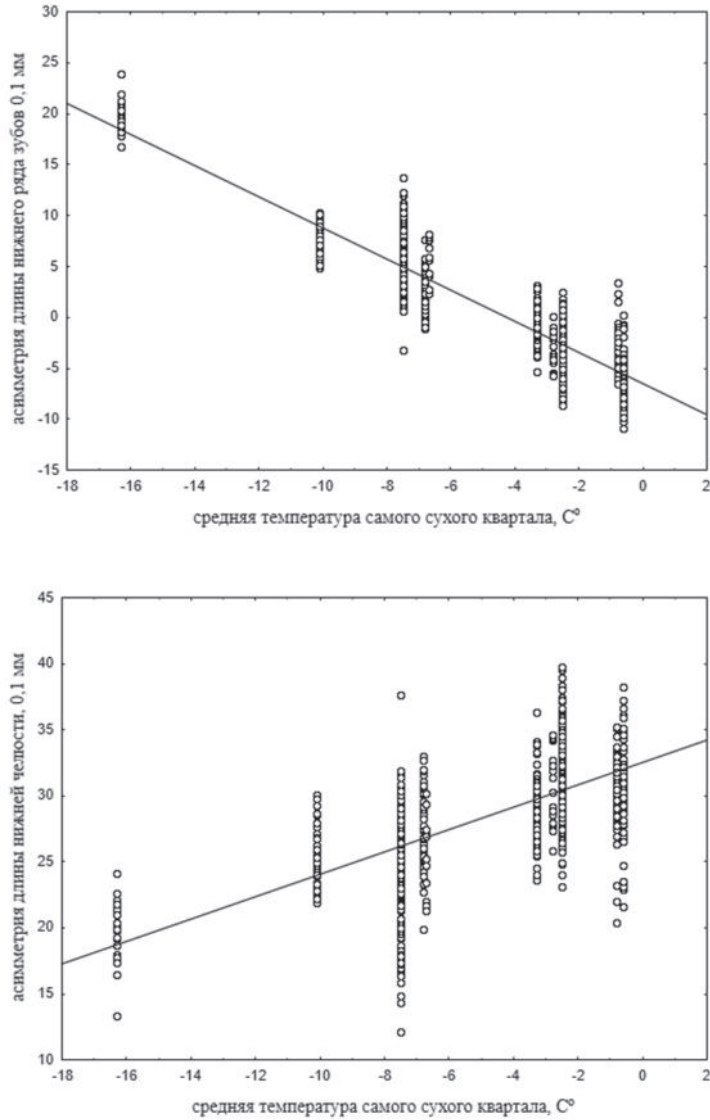


Рис. 38. Зависимость экспрессии асимметрии длины нижнего ряда коренных зубов от средней температуры самого сухого квартала года (левый график) и асимметрии длины нижней челюсти от средней температуры самого сухого квартала года (правый график). Линия — тренд изменчивости, точки — значения величины асимметрии.

2.2.2.6. Морфофизиологическое состояние популяций бобра

Морфофизиологическое состояние популяций оценивали по следующим критериям: частоте встречаемости травм, патологий, аномалий на черепахах. За патологию принимали изменение морфологических структур, вызванное заболеванием животного. Аномалия — врожденный дефект структур, отклонение от нормального развития, выходящее за рамки фенетической изменчивости. Травма — повреждение костной ткани черепа с нарушением целостности и функций, вызванное внешним воздействием (Орлов, 1983).

При описании локализации отклонения (травмы, патологии) в зубной системе, использована следующая схема: общепринятое обозначение типа зуба с цифрой в виде индекса, соответствующей положению зубной аркады, где обнаружено отклонение. При осмотре коллекций была выявлена следующая картина (табл. 54).

Таблица 54. Частота встречаемости аномалий, травм, патологий в выборках черепов бобра

Выборка	Показатель	ВЗ	ЦЛЗ	ОЗ	МЗ	ПО	Бел	НО	Пол
Аномалии	Абс	11	0	6	2	0	4	2	0
	%	12,9	0	2,4	2,7	0	4,9	4,2	0
Травмы	Абс	5	2	9	4	1	4	2	1
	%	5,9	1,7	3,5	5,5	1,4	4,9	4,2	5,5
Патологии	Абс	7	1	21	4	0	6	0	0
	%	8,2	0,9	8,2	5,5	0	7,4	0	0

Среди аномалий зубной системы в воронежской популяции обнаружены: непропорциональное стирание верхних и нижних резцов, неправильный прикус. Кроме того, встречены аномалии костной системы: отсутствие костной трубки наружного слухового прохода, стертость затылочных мышечков до пологих углублений, укорочение правого суставного отростка нижней челюсти наполовину по отношению к левому.

Среди травм зубной системы отмечены: скол передней части премоляра и утеря зуба при жизни. Причем, в последнем случае, альвеола M_1 зарастает, а оставшиеся зубы сближаются жевательными поверхностями, практически замещающая утерянный зуб. Такая картина наблюдалась в двух случаях. На одном черепе зафиксирована потеря резца (левый нижний), при этом левый верхний резец стерт заметно меньше правого. Обнаружен один случай травмы костей — перелом вечных отростков нижней челюсти, впоследствии они срослись под измененным углом, что явилось причиной неправильного прикуса.

Среди отмеченных патологических изменений зубной системы: кариес, пародонтит. Кариес наблюдался у трех животных. Пародонтит проявляется в виде дегенеративно-дистрофических процессов зубных альвеол, что впоследствии может приводить к расшатыванию и потере зуба. Альвеолярный остеомиелит отмечен

в одном случае. Многие травмы, прежде всего, зубной системы, встреченные в популяции бобров Воронежского заповедника, приобретены животными во время их содержания на ферме. Сюда следует отнести повреждения резцов, вызванные тем, что животные в условиях неволи травмируют их о металлические и бетонные части вольеров. Подобные травмы, полученные животными в природе, как правило, приводят их к гибели, что неоднократно наблюдалось при реакклиматизационных работах, в частности, после выпуска белорусских бобров в бассейн реки Ангары Иркутской области в 1951 г. (Граков, 2001). Для популяции Окского заповедника известны три случая, в которых повреждения резцов в результате заболевания или территориального конфликта были столь значительны, что это привело к гибели двух бобров, которые были лишены возможности питаться (Кудряшов, 1975). Аналогичные травмы отмечались и у других представителей Rodentia, например, краснохвостой песчанки *Meriones libycus* Lichtenstein, 1823 (Ткаченко, 1990). Потеря резцов не приводила к гибели зверьков, но противоположные зубы были гипертрофированы и упирались в челюстную кость. Для бобра такие травмы практически фатальны, учитывая темпы и величину роста его резцов. В этой связи уместно рассмотреть случай добычи в юго-восточной Норвегии бобра в возрасте 3 лет и весом 20 кг, в хорошем физическом состоянии, но с ненормально развитым резцом на нижней левой челюсти (Rosell, Kile, 1998). Его длина достигала 13,5 см, и он был лишен типичной для бобров оранжевой окраски эмали. Характерно, что три других резца присутствовали на месте и имели нормальное строение. Ситуация находки бобра с такой одонтологической аномалией, вероятно, чрезвычайно редкое событие, поскольку при гипертрофии резцов повреждаются мягкие ткани ротовой полости и животные испытывая болезненные ощущения отказываются от пищи и со временем погибают, на что указывают неоднократные наблюдения в природе и неволе (Żurowski, Krzywiński, 1974).

Фотографии и описания девиаций, обнаруженных на черепах бобров из разных популяций помещены в приложение А.

Анализ морфофизиологического состояния популяций по частоте девиаций черепа показал, что основной причиной заболевания является пародонтит. Во многих сериях черепов среди старшей возрастной группы встречались животные, болеющие артрозом.

Травмы, обнаруженные на черепах бобров, можно классифицировать на две группы: естественного характера и антропогенные. Что касается последних, то по многолетним данным, полученным специалистами ВНИИОЗ, свыше 32% бобров, отловленных на промысле в трех областях: Кировской, Тверской и Вологодской, имели следы огнестрельных ранений (Акклиматизация и биотехния..., 2001). Черепа с явными следами повреждения дробью были встречены нами в сериях, собранных в районе и на территории Мордовского и Окского заповедников, Томской области, Восточной Польши. Черепов с такими повреждениями было отмечено 4,1% в выборке из Мордовского заповедника и 2,3% в выборке из

Окского заповедника. Причем большинство из них носили следы обширного поражения дробью, все это говорит о том, что животные уходили подранками. Если учесть, что черепа собраны до 1988 г., когда был отменен запрет на добычу полуводных зверей с помощью огнестрельного оружия, то становится очевидным, что речь идет о браконьерском промысле. В качестве косвенного доказательства негативного воздействия на бобра прямого преследования является тот факт, что на охраняемых территориях различного статуса, где запрещена добыча этого вида, плотность заселения бобрами водоемов значительно выше, чем на неохраняемых территориях (Броздяков и др., 1997).

Травмы, естественного характера, — это повреждения, полученные животными в процессе кормодобывания или строительной деятельности, а также последствия территориальных конфликтов в результате антагонистических взаимоотношений животных из разных семей. Последний показатель возрастает в популяциях с повышенной плотностью населения животных.

Морфологические аномалии зубной системы часто рассматриваются как нарушения онтогенеза под воздействием генетических и внешних факторов (Wolsan, 1984; Szuma, 1999), также возможной причиной указывается близкородственное скрещивание (Bouwmeester et al., 1989). Аномалии зубной системы диагностировали с большей частотой у бобров аборигенных популяций, 12,9% в Воронежском и 8,2% в Березинском заповедниках. В реинтродуцированных популяциях средняя частота аномалий составила 2,6%. Во всех случаях девиации проявляются в нарушении нормальной зубной формулы (олигодонтия) и топографии зубов в аркадах.

Глава 3. ЕНОТОВИДНАЯ СОБАКА *NYCTEREUTES PROCYONOIDES*. СОВРЕМЕННАЯ ТАКСОНОМИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ РОДА *NYCTEREUTES*

Енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* — в настоящее время один из наиболее многочисленных хищников Евразии, населяющий территорию России и более 10 европейских государств (Kauhala, Kowalczyk, 2011). Современный естественный ареал енотовидной собаки охватывает большую часть Китая, северо-восточный Индокитай, Корею, Дальний Восток России, Монголию и Японские острова (Kauhala, Saeki, 2004). В современной систематике обычно выделяют шесть подвидов енотовидной собаки: *N. p. procyonoides* (Gray, 1834) населяет большую часть Китая и северный Вьетнам, *N. p. orestes* (Thomas, 1923) распространена в горной части Китая; *N. p. koreensis* (Mori, 1922) населяет Корейский полуостров, *N. p. viverrinus* (Temminck, 1838) обитает на японских островах за исключением Хоккайдо, и *N. p. albus* (Beard, 1904) населяет остров Хоккайдо (Kauhala, Kowalczyk, 2011). Комплексные исследования вскрыли глубокие морфологические и цитогенетические отличия енотовидных собак японских островов от материковых подвидов. Хромосомный набор материковых енотовидных собак ($2n = 54 + Bs$) и японских ($2n = 38 + Bs$). Это позволило предложить группе исследователей из Южной Кореи и Японии подвиды *N. p. viverrinus* и *N. p. albus* классифицировать как новые виды с присвоением им соответствующих латинских наименований *Nyctereutes viverrinus viverrinus* и *Nyctereutes viverrinus albus* (Kim et al., 2015). Различия между видами объясняются их длительной филогенетической историей — изоляцией от метриковых популяций, и влиянием комплекса природно-климатических особенностей Японских островов, в частности, биогеографической преградой линией Блэкистона.

Территорию юга Дальнего Востока России и северный Китай населяют животные подвида *Nyctereutes procyonoides ussuriensis* Matschie, 1907 (Юдин, 1977). Морфологические различия между подвидами хорошо выражены, это определяется высоким контрастом природно-климатических условий, градиент которых формируется в ареале вида (Kauhala, Saeki, 2004). Карта автохтонного азиатского ареала енотовидной собаки представлена на рисунке 39.

Для интродукции в европейской части России были взяты животные с территории Дальнего Востока, относящиеся к подвиду *Nyctereutes procyonoides ussuriensis* (Юдин, 1977). Естественный ареал енотовидной собаки в пределах России до XX века ограничивался югом Дальнего Востока (Юдин, 1977). Однако в силу хозяйственной востребованности этот вид был вовлечен в процесс «обогащения» промысловой фауны Сибири и Европы.

Если в Западной и Восточной Сибири интродукция животных не закончилась их акклиматизацией, то на обширных пространствах Европы эврибионтная ено-



Рис. 39. Ареал енотовидной собаки в Азии (показан серой заливкой).

Источник: официальный сайт МСОП <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=14925>

товидная собака успешно акклиматизировалась, активно расширяет ареал, осваивает новые климатические пояса, наблюдается процесс ее натурализации (Павлов и др., 1974; Юдин, 1977; Машкин, 2007; Бобров и др., 2008; Данилов, 2009).

История расселения вида на европейской части России известна лишь в общих чертах. Согласно протоколированным данным по выпуску животных, донорской популяцией послужила Амурская область, то есть животные, относящиеся к подвиду *Nyctereutes procyonoides ussuriensis* (Novak, 1993 по Ansorge et al., 2009). Ареал уссурийской енотовидной собаки сейчас охватывает европейскую часть России, северную и восточную Европу (рис. 40), этот подвид хорошо адаптирован к сезонному климату с длительным холодным периодом, характерной особенностью во многих местах интродукции является зимний сон.

Интродукция вида происходила поэтапно, поскольку первоначально практиковалось клеточное содержание животных на зверофермах (Павлов, 1974; Бобров и др., 2008), и лишь потом частично прирученных енотовидных собак выпускали в природу.

Первые выпуски 415 беременных самок осуществлены в 1928–1929 гг. в Закавказье, они не увенчались успехом (Kauhala, Kowalczyk, 2011). Более интен-



Рис. 40. Ареал енотовидной собаки в Европе (по: Kauhala, Kowalczyk, 2011).

сивное преднамеренное расселение енотовидных собак началось с середины 1930-х гг. в Ленинградской, Новгородской, Рязанской, Московской областях, на северном Кавказе, в Киргизии и на Украине. Позже их выпускали в Астраханской области (1936–1939 гг.), Молдавии (1949–1954 гг.). В 1950-е гг. осуществляли выпуск в Эстонии, в 1963 г. не менее сотни животных интродуцировали в Белоруссии (Kauhala, Kowalczyk, 2011). Общее количество выпущенных енотовидных собак можно оценить лишь приблизительно, около 10 000 (Машкин, 2007). Однако в действительности, видимо, существенно больше, поскольку много зверьков выпускали из зверосовхозов во Вторую мировую войну (Насимович, 1985). Несмотря на относительно активную инвазию, экологическая ниша, занятая интродуцентом, не создает повсеместно острой конкуренции с близкими по экологии видами — лисицей и барсуком (Бобров и др., 2008), однако тесно соприкасается

с ними (Kowalczyk et al., 2008). Есть прямые наблюдения участия енотовидной собаки в носительстве и распространении вируса бешенства (Дгебуадзе и др., 2009). Особенно часто пассажи вируса происходят в местах тесного контакта енотовидной собаки с лисицей (Макаров и др., 2009). Помимо освоения новой экологической ниши, в интродуцированных популяциях енотовидной собаки происходят формообразовательные процессы, отражающиеся на ее морфологическом облике.

На территории Тверской области 50 особей енотовидной собаки, до этого содержавшихся на звероводческой ферме, были выпущены в Вышневолоцком районе в 1934 г. Уже в течение первого десятилетия наблюдался «акклиматизационный взрыв» и сформировавшаяся популяция достигла промысловой численности, при этом значительно расширив исходный ареал в соседние области (Сорокин, 1956; Павлов и др., 1974). Расселяющаяся енотовидная собака преодолевает за год расстояние около 50 км, а нередко и больше — от 80 до 250 км (Козлов, 1952; Данилов, 2009).

Современная плотность вида в западных и центральных областях России составляет 3–10 особей на 10 км², что существенно больше, чем плотность аборигенного хищника — лисицы в тех же регионах (Макаров и др., 2009). Поскольку не существует надежных методик определения численности этого вида, часто используют косвенные показатели — данные по количеству добытых особей. По нашим данным в 2002–2008 гг. в Удомельском районе Тверской области было добыто 287 енотовидных собак, в то время как лесной куницы — 169, американской норки — 127. Это свидетельствует об относительно высокой численности акклиматизированного вида.

Согласно данным всероссийских учетов енотовидной собаки её численность в 2009 г. в европейской части России, включая Урал, составляла 88 350 особей, в Сибири и на Дальнем Востоке — 21 420 особей, а всего на территории страны — 109 770 (Губарь, 2011). Однако, следует учитывать, что часто используют метод экспертных оценок численности, дающий весьма приблизительные результаты.

3.1. Краниометрическая изменчивость автохтонных и инвазионных популяций енотовидной собаки: взгляд на транслокацию с морфологической точки зрения

Цели данного этапа исследования: (1) изучить тенденции размерной изменчивости черепа енотовидной собаки в автохтонных популяциях и местах интродукции, (2) определить отдельные промеры черепа, которые наилучшим образом отражают внутрипопуляционное и гендерное морфологическое разнообразие вида, (3) выявить внешние экологические факторы, определяющие полиморфизм размерных морфологических признаков енотовидной собаки на современном ареале.



Рис. 41. Географические пункты сбора черепов енотовидной собаки. (1) Амурская область (Amur); (2) Хабаровский край (Khabarov); (3) Центральная часть Тверской области (С Tver); (4) юг Вологодской области (S Vologda); (5) запад Тверской области (W Tver); (6) северо-восток Тверской области (NE Tver); (7) восточная Польша (E Poland).

Морфометрические исследования выполнены на выборке, включающей 532 черепа (257 самцы, 247 самки и 28 неизвестного пола) енотовидных собак из 7 популяций, две из которых представлены автохтонными, а пять — интродуцированными на европейской территории России и восточной Польши (рис. 41; табл. 55).

Исследованный материал находится в фондовых научных коллекциях Зоологического Музея московского государственного университета, Тверского государственного университета, Краниологической лаборатории Центрально-Лесного заповедника и Института исследования млекопитающих Польской академии наук в Беловеже.

При отборе черепов для измерения определяли возрастную группу по признакам скелета (Клевезаль, 2007). Обращали внимание на общие размеры черепа, смену и рост зубов, степень облитерации швов и развитие гребней на затылочной части черепа (*crista sagittalis* и *crista occipitalis*). Используя эти системы диагностики возрастных групп, в морфометрическую обработку не включались черепа особей в фазе активного роста. В.Г. Юдиным (1977) на большом статистическом материале было показано, что наибольшие возрастные изменения черепа енотовидных собак наблюдаются до 10-месячного возраста. Дальнейшие изменения затрагивают в основном затылочный и сагиттальный гребни. Таким образом, возможные возрастные изменения нивелируются используемой нами системой промеров, не затрагивающих эти структуры. Использованы только черепа животных известного пола.

Таблица 55. Географическое положение, период сбора и количество черепов каждого пола в исследованных выборках

Обозначение популяции	Место сбора	Период сбора	Самцы	Самки	Всего
Амурская область	Южные районы области	1968–1972	83	74	157
Хабаровский край	Южные районы края	1972–1975	10	9	19
Центральная часть Тверской области	Вышневолоцкий район	1947–1949	18	33	51
Юг Вологодской области	Охранная зона Дарвинского заповедника	1960–1964	13	13	26
Запад Тверской области	Охранная зона Центрально-Лесного заповедника	2003–2010	59	51	110
Северо-восток Тверской области	Удомельский район	2003–2008	40	41	81
Восточная Польша	Преимущественно польская часть Беловежской пуши	1960–2007	33	31	82

Поскольку Псовые характеризуются выраженным размерным половым диморфизмом краниологических и одонтологических признаков (Szuma, 2008; Hartova-Nentvichova et al., 2010), самцов и самок анализировали отдельно.

При измерении черепов мы пользовались схемой, предложенной Г.А. Новиковым (1956), а также принимали во внимание исследования В.Г. Юдина по автохтонным популяциям енотовидной собаки Дальнего Востока (Юдин, 1977). Использовали только промеры с хорошими точками привязки (рис. 42). Это позволило свести к минимуму техническую ошибку при измерении черепов. Измерения выполнены электронным штангенциркулем с точностью до 0,01 мм. Промеры билатеральных признаков, измерялись на правой и левой сторонах черепа, всего использованы 21 размерная переменная. При сравнении популяций по морфометрическим признакам использовали среднее значение промеров правой и левой сторон черепа, чтобы нивелировать возможное влияние направленной асимметрии черепа (Кораблев и др., 2011, 2012).

Для общей морфологической характеристики популяций использовали элементы описательной статистики: среднее значение, его ошибка, максимальные и минимальные значения признака, коэффициент вариации, индекс полового диморфизма, которые рассчитывали для каждого промера черепа. Достоверность различия коэффициента вариации между самцами и самками, а также при межпопуляционных сравнениях оценивали с помощью непараметрического теста Вилкоксона для зависимых выборок (Meiri et al., 2005).

Индекс размерного полового диморфизма (ИПД) рассчитывался как отношение среднего значения размера признака самца к аналогичному признаку самки (M_m/M_f) (Stevens, Kennedy, 2005; Szuma, 2008). Средние значения ИПД в популяциях рассчитывались на основе всех размерных признаков. Статистическая достоверность различий ИПД в межпопуляционных сравнениях оценивалась с использованием одномерного дисперсионного анализа (ANOVA). В этом

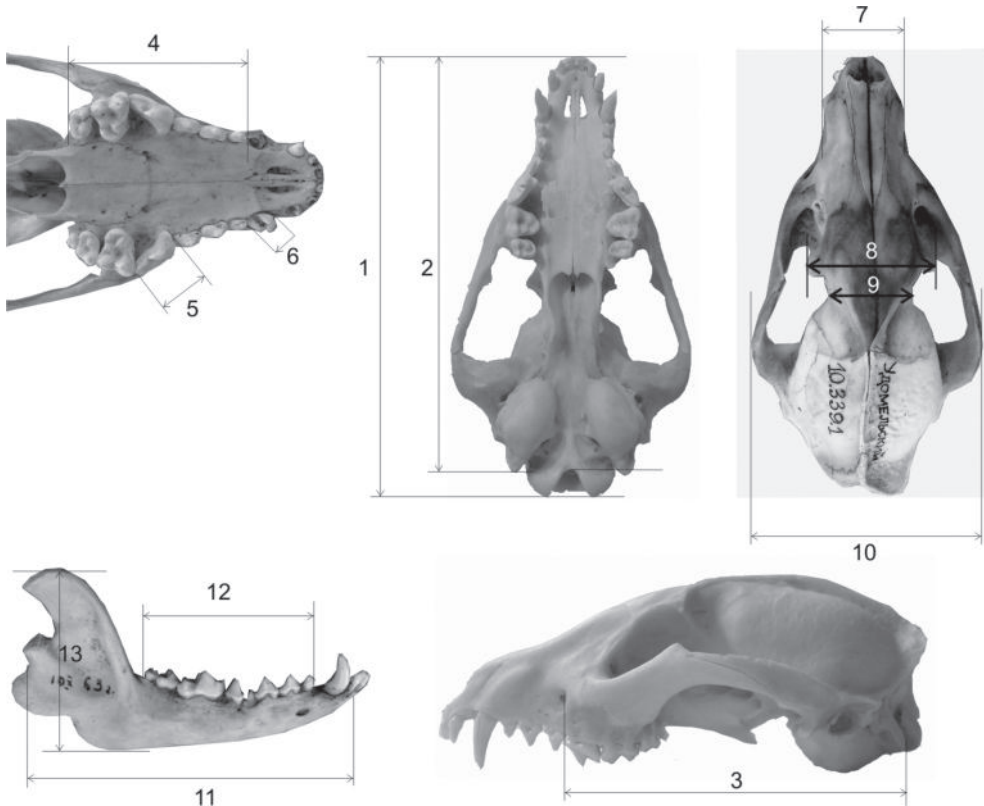


Рис. 42. Схема промеров черепов енотовидной собаки.

1 — кондиллобазальная длина черепа (CBL); 2 — расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости (MTL); 3 — расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия (ITL); 4 — длина верхнего ряда коренных зубов (UTL); 5 — коронарная длина P⁴ (P4L); 6 — ширина верхнего клыка у основания (C1L); 7 — ширина верхней челюсти над клыками (RW); 8 — расстояние между латеральными краями заглазничных отростков (SOW); 9 — ширина заглазничного сужения (POW); 10 — скуловая ширина (ZW); 11 — длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (*proc. condiloides*) и угловым (*proc. angularis*) отростками (ML); 12 — длина нижнего ряда коренных зубов (LTL); 13 — наибольшая высота венечного отростка (RH).

случае географическое происхождение выборки использовано в качестве предиктора.

Многомерный статистический анализ применен для оценки степени сходства и различия размерных признаков в отдельных популяциях, а также для выявления тенденций краниометрической изменчивости енотовидной собаки. Для оценки различий между популяциями на основе всех размерных признаков черепа применяли комбинацию одномерного (ANOVA) и многофакторного дисперсионного

анализа (MANOVA) с учетом взаимодействия двух факторов, потенциально влияющих на морфологическую изменчивость: географического и полового. Статистическую значимость различия морфометрических признаков в популяциях в парных сравнениях оценивали с использованием Пост-Хок методов (LSD — теста наименьшей значимости различий).

Дискриминантный анализ черепов енотовидной собаки позволил определить «вес» каждого признака в размерной морфологической дифференциации популяций. Нами использован пошаговый (forward stepwise) дискриминантный анализ с предустановленными значениями пороговой чувствительности F -критерия: 1 на «входе» и 0 на «выходе». Традиционно в подобного рода статистических расчетах использовали показатель дискриминации Вилкоксона-Ламбда, критерий Фишера (F), квадрат дистанций Махаланобиса (D^2) и процент корректного распределения особей в априори заданные классы-популяции. Также значения D^2 для центроидов выборок использовали при построении матрицы морфологических дистанций между популяциями. На основе матрицы дистанций выполнено построение иерархической классификации выборок с использованием кластерного анализа по методу Варда. Дендрограмма обобщает краниометрические особенности отдельных популяций, в то время как канонический дискриминантный анализ и график рассеивания первых двух его осей визуализирует результаты дискриминантного анализа (Mazak, 2010).

Анализ главных компонент, с учетом половой принадлежности животных (Principal Component Analysis — PCA) использовали для анализа паттернов географической изменчивости вида. В качестве предикторов морфологической изменчивости тестировали следующие независимые абиотические переменные: географические широту и долготу, среднегодовую температуру, показатель континентальности климата, рассчитываемый как разность температур между наиболее теплым (июль) и наиболее холодным (январь) месяцами года и среднегодовую сумму осадков (Szuma, 2008). Все макроклиматические переменные получены из базы данных открытого доступа WorldClimate database. Для каждого географического локалитета характеристики климата усредняли за несколько десятилетий в зависимости от долготы временного ряда метеорологических наблюдений. Географические координаты определяли как центроиды для каждого места сбора материала, они представлены в градусах и минутах в программе настольной картографии MapInfo. В общей сложности оперировали семью географическими и макроклиматическими факторами. Все статистические расчеты выполнены в программах Statistica и Excel.

Индекс полового диморфизма (ИПД). ИПД различался статистически достоверно при сравнении отдельных популяций енотовидной собаки. Значимо различались двенадцать из тринадцати краниометрических признаков ($F = 4,47-42,47$, $p \leq 0,005$) за исключением межглазничной ширины. Тем не менее, половой диморфизм краниометрических признаков енотовидной собаки не достигает столь большого значения в абсолютных величинах (табл. 56).

Таблица 56. Значения ИПД краниометрических признаков еотовидной собаки из семи популяций

Признак/ популяция	NE Tver	W Tver	C Tver	S Vologda	Amur	Khabarov	E Poland
CBL	1,01	1,01	1,02	1,02	1,01	1,01	1,01
MTL	1,01	1,01	1,02	1,03	1,01	1,03	1,01
ITL	1,01	1,01	1,02	1,02	1,01	1,03	1,00
UTL	1,01	1,01	1,02	1,02	1,00	1,01	1,00
P ⁴ L	1,01	1,01	1,00	1,04	1,00	1,02	1,03
C ⁴ L	1,05	1,04	1,03	1,03	1,01	1,11	1,06
RW	1,01	1,01	1,03	1,01	1,02	1,04	1,01
SOW	1,03	0,99	1,03	1,07	1,03	1,05	1,03
POW	1,00	0,99	1,02	0,97	1,03	0,99	1,04
ZW	1,01	1,00	1,02	1,04	1,02	1,02	1,01
ML	1,01	1,01	1,03	1,02	1,01	1,01	1,01
LTL	1,01	1,01	1,03	1,03	1,00	1,03	1,00
RH	1,02	1,01	1,04	1,02	1,02	1,00	1,02
Среднее	1,01	1,01	1,03	1,02	1,02	1,03	1,02

Наибольшее значение ИПД характерно для одонтологических признаков, например, ширина клыка самцов превосходит аналогичный признак самок от 3 до 7% в отдельных популяциях. Сравнительно низкий ИПД найден для таких краниометрических признаков как кондиллобазальная длина, длина нижней челюсти и расстояние от барабанной камеры до верхнечелюстной кости.

Одномерный дисперсионный анализ значений ИПД позволил выявить статистическую значимость отличия ширины клыка, например, северо-восток Тверской области ($F = 12,21, p = 0,0008$), запад Тверской области ($F = 8,87, p = 0,003$). На юге Вологодской области статистически значимые гендерные различия подтверждены для двух размерных признаков: коронарной длины четвертого премоляра ($F = 5,28, p = 0,03$) и скуловой ширины ($F = 4,42, p = 0,05$). В популяции восточной Польши значимые различия в ИПД найдены для признаков коронарной длины четвертого премоляра, ширины клыка, межглазничного сужения ($F = 4,61-12,55, p \leq 0,03$).

Наиболее выраженный половой диморфизм наблюдался в популяции еотовидной собаки Вышневолоцкого района Тверской области. В частности, для признаков: кондиллобазальная длина черепа, расстояние от барабанной камеры до верхнечелюстной кости, расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия, длина верхнего ряда зубов, длина и высота нижней челюсти — достоверно различались у самцов и самок ($F = 5,01-12,16, p \leq 0,03$). Также гендерные различия вида хорошо выражены в автохтонной популяции Амурской области, в частности, для признаков: кондиллобазальная длина черепа, расстояние от барабанной камеры до верхнечелюстной кости, расстояние от барабанной камеры до под-

глазничного отверстия, длина и высота нижней челюсти, межглазничное сужение, скуловая ширина ($F = 4,76-13,87, p \leq 0,03$). В то же время в автохтонной популяции Хабаровского края статистически достоверно половой диморфизм не выражен.

В целом по всем морфометрическим признакам самцы крупнее самок. Также межполовые отличия найдены по величине коэффициента вариации, у самцов он составил в среднем ($CV = 4,99 \pm 0,36$), в то время как у самок его величина несколько меньше ($CV = 4,71 \pm 0,34$) при уровне достоверности различий $p = 0,02$.

Меж- и внутривидовая морфологическая изменчивость. Основные морфометрические характеристики выборок из популяций енотовидной собаки (средние значения признаков, коэффициент вариации и лимиты изменчивости) находятся в таблице 65.

Результаты одномерного дисперсионного анализа выборки самцов позволили выявить достоверную географическую изменчивость 8 из 13 размерных признаков черепа. Мощность фактора географической изменчивости, оцененная по величине F-критерия для отдельных размерных признаков черепа составила: кондилобазальная длина ($F = 3,47, p = 0,003$), расстояние от барабанной камеры до верхнечелюстной кости ($F = 3,23, p = 0,005$), ширина роострума ($F = 8,93, p = 0,0001$), длина ($F = 5,57, p = 0,0001$) и высота нижней челюсти ($F = 6,24, p = 0,0001$). Для одонтологических признаков значения статистики были следующие: длина верхнего ($F = 3,77, p = 0,001$) и нижнего ряда коренных зубов ($F = 2,45, p = 0,03$), коронарная длина четвертого премоляра ($F = 3,75, p = 0,001$).

Многофакторный дисперсионный анализ также позволил выявить достоверное влияние географического фактора в формировании размерного полиморфизма в популяциях енотовидной собаки обоих полов (Wilks' Lambda = 0,318; Rao's R = 3,426; $p > 0,05$). Результаты проведенного анализа в части апостериорных сравнений и графических данных содержатся в таблице 57 и на рисунке 43.

Результаты указывают, что общие размерные пропорции черепа самцов крупнее в северо-восточных и западных районах Тверской области. Более мелкими размерами черепа характеризуются животные автохтонной популяции Амурской области, а также интродуценты из восточной части Польши. Наименьшая ширина роострума обнаружена у енотовидной собаки в Амурской области, в то время как наибольшие значения признака в интродуцированных популяциях Тверской, Вологодской областей, у автохтонных животных Хабаровского края.

Изменчивость одонтологических признаков варьирует в широких пределах: наименьшей длиной коронки четвертого премоляра характеризуются енотовидные собаки северо-восточной части Тверской области у них же наибольшие значения длины верхнего и нижнего ряда коренных зубов. Наиболее короткий зубной ряд у животных восточной части Польши и Амурской области.

В выборке самок изменчивость 10 из 13 морфометрических признаков черепа достоверно определяется географическим фактором. Результаты многомерного дисперсионного анализа и парные апостериорные сравнения популяций отражены в таблице 58 и на рисунке 44.

Таблица 57. Результаты апостериорных парных сравнений выборок (MANOVA) на основе теста наименьших различий (LSD) морфометрических признаков черепа и зубной системы самцов енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*). Выше диагонали матрицы уровень статистической значимости различий, ниже — порядковый номер признаков

	NE Tver	W Tver	C Tver	S Vologda	Amur	Khabarov	E Poland
NE Tver		0,000–0,030	ns	0,013–0,02	0,000–0,022	0,001	0,001–0,006
W Tver	5		ns	0,010–0,030	0,003–0,010	ns	0,008–0,014
C Tver	5	–		ns	0,001	ns	0,026
S Vologda	5–7	6–8	–		0,040	ns	
Amur	1–7, 11–13	1, 2, 6, 7, 11–13	7, 11–13	7, 11–13		0,000–0,032	0,002
Khabarov	5, 13	13	–	–	7, 12		0,016
E Poland	1–5, 10, 11	1–3, 11, 12	4	10	7, 12, 13	4, 12	

Наиболее выражена межпопуляционная изменчивость самок енотовидной собаки в размерах ширины роострума ($F = 13,58$, $p = 0,0001$), высоты нижней челюсти ($F = 9,26$, $p = 0,0001$), кондиллобазальной длины ($F = 7,59$, $p = 0,0001$), длины нижней челюсти ($F = 5,90$, $p = 0,0001$), расстоянии от барабанной камеры до резцовой кости ($F = 5,93$, $p = 0,0001$), расстоянии от барабанной камеры до подглазничного отверстия ($F = 4,39$, $p = 0,0001$), скуловой ширины ($F = 4,02$, $p = 0,001$), и межглазничного промежутка ($F = 3,40$, $p = 0,003$). Также достоверная межпопуляционная изменчивость обнаружена для двух признаков зубной системы: длины коронки четвертого премоляра ($F = 3,90$, $p = 0,001$) и длины нижнего ряда коренных зубов ($F = 2,96$, $p = 0,009$). Сопоставление масштабов размерного полиморфизма, оцениваемого по величине F-критерия, свидетельствует о более высокой изменчивости самок, чем самцов.

Парные сравнения популяций на основе коэффициента вариации демонстрируют достоверные различия самцов северо-востока ($CV = 4,88 \pm 0,55$) и центра Тверской области ($CV = 4,09 \pm 0,79$; $p = 0,03$), запада ($CV = 4,88 \pm 0,46$) и центра Тверской области ($p = 0,02$) а также восточной Польши ($CV = 4,88 \pm 0,61$) и центра Тверской области ($p = 0,02$). У самок парные сравнения не выявили никаких достоверных различий между популяциями.

Самки из северо-восточной и западной частей Тверской области характеризуются наибольшей кондиллобазальной длиной черепа.

Лишь по ширине роострума самки популяции восточной Польши сходны с животными, населяющими Тверскую область. Высота нижней челюсти в целом не обладает высокими межпопуляционными различиями, однако на северо-востоке, западе Тверской области и восточной Польше этот признак несколько больше, чем в других популяциях (рис. 44).

Некоторые тенденции в формировании размерного полиморфизма наблюдаются в группе одонтологических признаков (рис. 44б). Наименьшая длина коронки

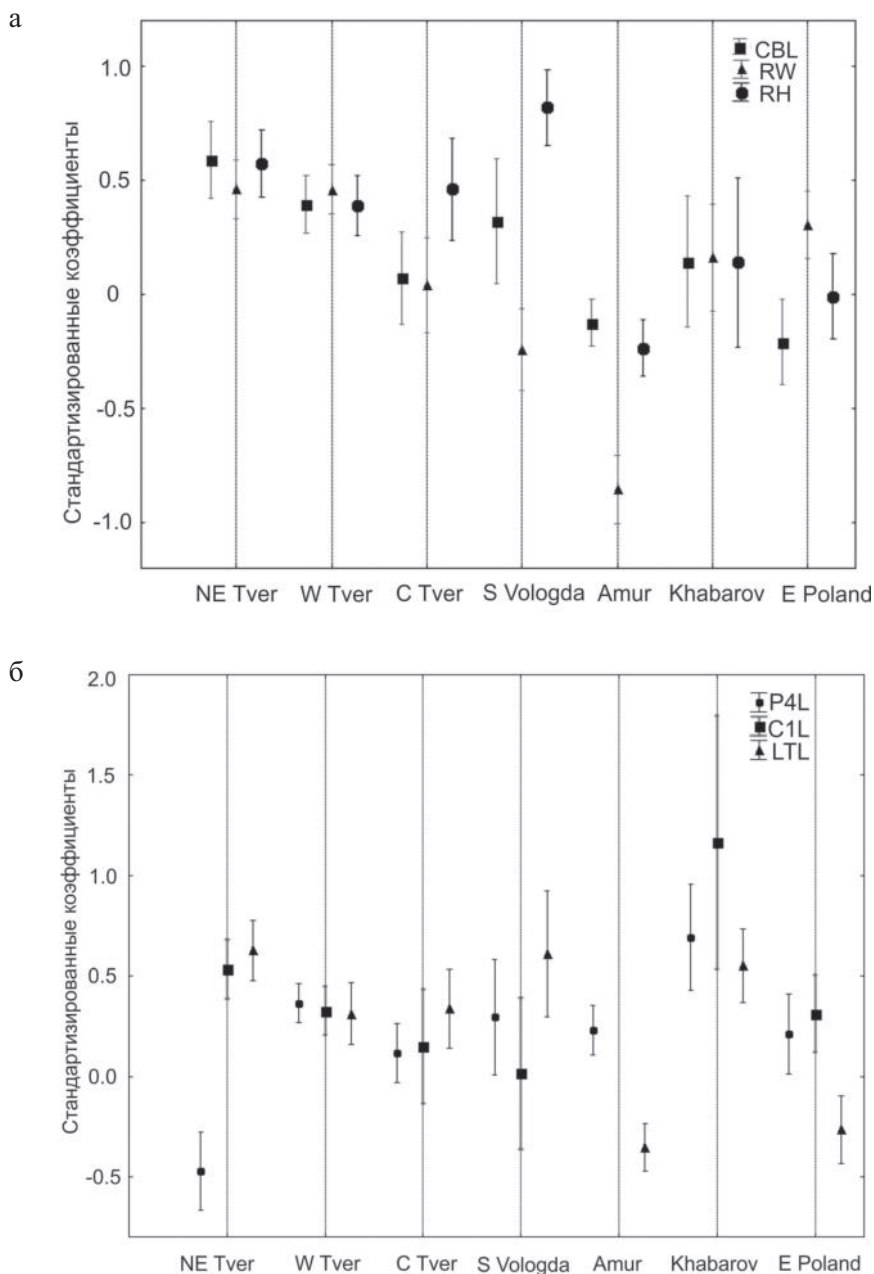


Рис. 43. Межпопуляционные различия размерных признаков черепа (а) и зубной системы (б) самцов енотовидной собаки, выраженные стандартизированными коэффициентами. На графиках показаны средние значения признаков и масштаб статистической ошибки.

четвертого премоляра у самок северо-востока Тверской области, в то время как животные западных и центральных районов Тверской области и автохтонные популяции вида отличаются наиболее крупным премоляром. Самки с территории Вологодской области и Польши характеризуются средним значением этого признака.

Таблица 58. Результаты апостериорных парных сравнений выборок (MANOVA) на основе теста наименьших различий (LSD) морфометрических признаков черепа и зубной системы самок енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*). Выше диагонали матрицы уровень статистической значимости различий, ниже — порядковый номер признаков

	NE Tver	W Tver	C Tver	S Vologda	Amur	Khabarov	E Poland
NE Tver		0,000	0,000–0,047	0,006–0,03	0,000	0,001–0,012	0,000–0,046
W Tver	5		0,0008–0,037	ns	0,000–0,01	0,007–0,008	0,002–0,034
C Tver	1–5, 7, 10–13	1–3, 7, 10		0,037	0,000	ns	0,032
S Vologda	1, 2, 5, 7, 9, 12	–	9		0,003	ns	0,001
Amur	1–3, 5, 7, 10–13	1–3, 7, 9–13	7, 10	7, 9, 13		ns	0,000–0,030
Khabarov	2, 3, 5, 7, 10	3, 7	–	–	–		0,021–0,033
E Poland	1–4, 9, 11, 12	1, 9	7	9	5, 7, 13	7	

Дискриминантный анализ позволил определить 4 из 13 морфометрических признака, значимо различающихся в популяциях самцов енотовидной собаки. Среди них ширина роострума, коронарная длина четвертого премоляра, длина верхнего ряда зубов, ширина заглазничных отростков (табл. 59).

Статистические данные, представленные в таблице, хорошо подтверждают показанными выше результатами дискриминантного, одно- и многофакторного дисперсионного анализа, апостериорными сравнениями. Наиболее выражены межпопуляционные различия у самцов енотовидной собаки северо-востока и запада Тверской области, Амурской области и Хабаровского края, равно как и различия между популяциями восточной Польши, Амурской области и Хабаровского края, северо-востока Тверской области. Также наиболее «узнаваемым» морфологическим обликом черепа обладают енотовидные собаки северо-востока, запада Тверской и Амурской областей.

Парные сравнения популяций показали, что большинство из них различаются статистически достоверно на основе четырех морфометрических признаков черепа (таблица 60).

В рамках дискриминантного анализа процент корректного распознавания животных этих популяций — 59,5, 68,8 и 80% соответственно. Остальные выборки были более изоморфны, в среднем процент правильного распознавания животных из географических популяций составил 51,7%, варьируя от 0 до 80%.

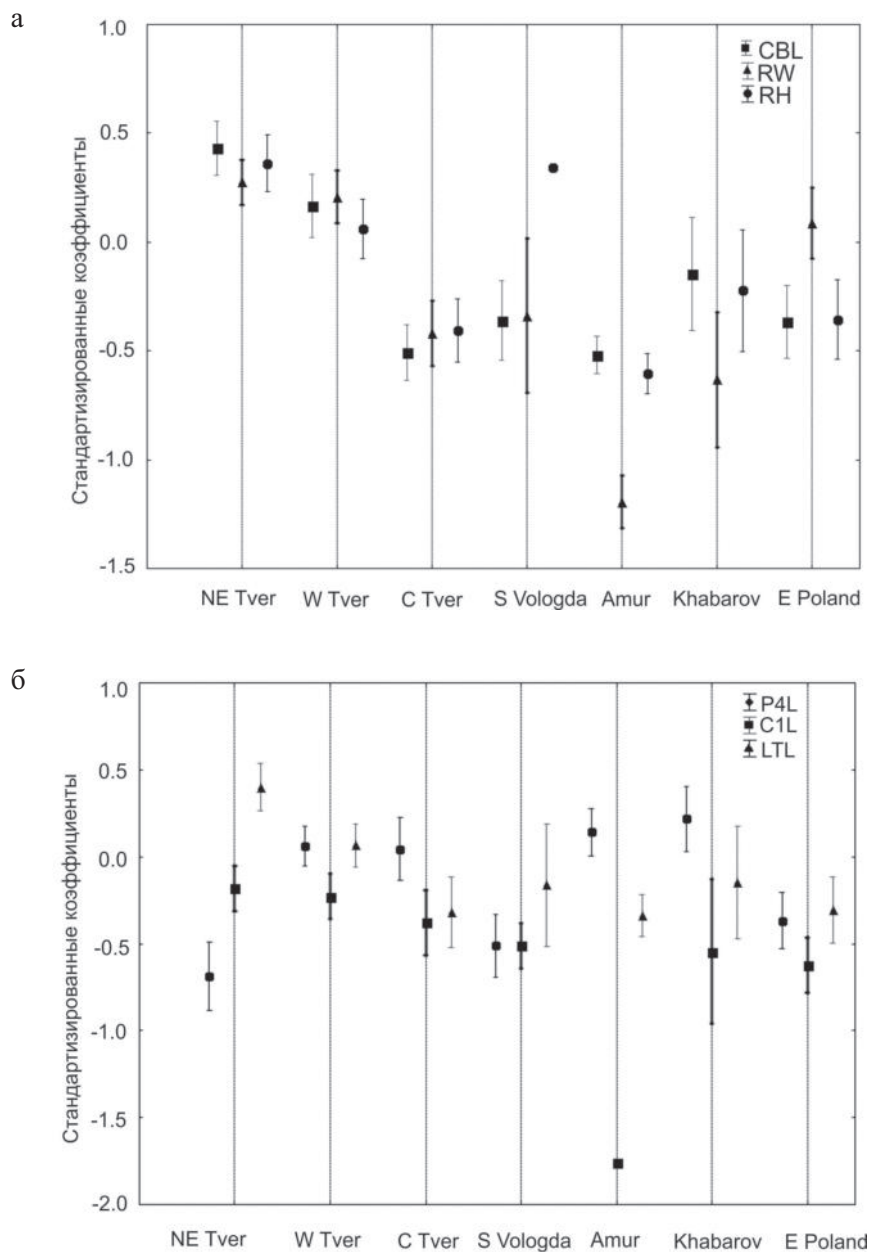


Рис. 44. Межпопуляционные различия размерных признаков черепа (а) и зубной системы (б) самок енотовидной собаки, выраженные стандартизированными коэффициентами. На графиках показаны средние значения признаков и масштаб статистической ошибки.

Таблица 59. Результаты пошагового (forward stepwise) дискриминантного анализа самцов енотовидной собаки из географических популяций

Обозначения промеров черепа	Вилкоксон-Ламбда	Частный Вилкоксон-Ламбда	Критерий Фишера (6,107)	Уровень значимости, p
RW	0,472	0,689	8,066	0,0001
P ⁴ L	0,446	0,730	6,610	0,0001
UTL	0,384	0,847	3,213	0,006
SOW	0,378	0,860	2,893	0,012
MTL	0,351	0,927	1,400	–
POW	0,349	0,932	1,298	–
RH	0,345	0,941	1,113	–

Таблица 60. Значения квадрата дистанций Махаланобиса D^2 над диагональю и уровень статистической значимости p под диагональю для выборок самцов из популяций енотовидной собаки

Выборки	NE Tver	W Tver	C Tver	S Vologda	Amur	Khabarov	E Poland	Процент корректной классификации
NE Tver	/	1,744	1,250	3,397	6,904	3,414	2,348	59,5
W Tver	0,000	/	1,136	3,329	5,427	1,991	0,606	68,8
C Tver	–	–	/	0,806	2,679	0,617	1,875	0,0
S Vologda	0,031	0,035	–	/	1,428	0,793	3,889	40,0
Amur	0,000	0,000	0,043	–	/	2,109	5,146	80,0
Khabarov	0,002	0,009	–	–	0,045	/	3,369	33,3
E Poland	0,001	–	–	0,017	0,000	0,005	/	19,2
Всего	/	/	/	/	/	/	/	51,7

Канонический дискриминантный анализ показал, что первая дискриминантная функция (ось 1) наиболее тесно коррелирует с шириной роострума, длиной коронки четвертого премоляра, расстоянием от барабанной камеры до резцовой кости и шириной заглазничных отростков, объясняя более 50% «разрешающей» способности указанных переменных. Стандартизированные коэффициенты чувствительности этой оси к размерам черепа варьировали от $-0,613$ до $1,276$, имели наибольшие значения для ширины роострума. Вторая дискриминантная функция (ось 2) объясняет, в основном, изменчивость длины коронки четвертого премоляра, длину верхнего ряда коренных зубов, межглазничное расстояние и ширину заглазничных отростков. Величины стандартизированных коэффициентов чувствительности к указанным промерам находились в диапазоне от $-0,821$ до $0,781$ с максимальными значениями для промеров зубной системы. Две первых оси наиболее значимы в распознавании популяций $\chi^2 = 65,31-125,85$, Wilks' $\lambda = 0,33-0,56$; $p = 0,0001$.

Результирующий график канонического дискриминантного анализа показывает, что выборки самцов из популяций Амурской области, Хабаровского края и центральной части Тверской области сосредоточены наиболее близко друг к другу (рис. 45).

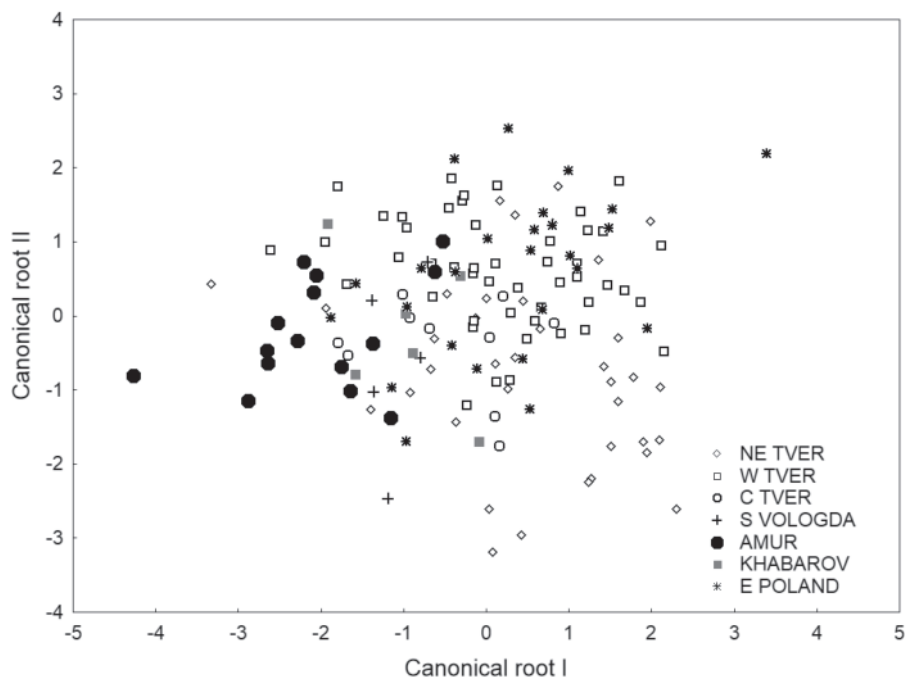


Рис. 45. Канонический анализ самцов енотовидной собаки из различных популяций на основе морфометрических особенностей черепа.

Статистическая значимость подобного взаимоотношения подтверждается величинами дистанций Махаланобиса между выборками. Тем не менее, морфологическая изменчивость самцов енотовидной собаки из различных популяций не дискретна из-за существенной интрогрессии выборок в координатном пространстве графика.

Пошаговый дискриманантный анализ самок енотовидной собаки из различных популяций выделил 6 из 13 размеров черепа, обладающих значимыми межпопуляционными различиями (табл. 61). Среди них: ширина роострума, ширина заглазничных отростков, коронарная длина четвертого премоляра, длина нижнего ряда коренных зубов, высота нижней челюсти, расстояние от барабанной камеры до резцовой кости.

Значения дистанций Махаланобиса, представленные в таблице 62, позволяют отметить наибольшие различия в парных сравнениях самок из популяций различных частей Тверской, Вологодской, Амурской областей и восточной Польши.

Наибольшие различия в размере черепа самок были подтверждены во многих популяциях за исключением центральных районов Тверской области и восточной Польши, где доля корректного распознавания составила менее 50%. В целом результаты анализа указывают на хорошее распознавание выборок самок. Для от-

дельных популяций доля корректно классифицированных особей оставляла от 46 до 100% и в среднем 60,4%, что выше, чем для самцов (51,7%).

Таблица 61. Результаты пошагового (forward stepwise) дискриминантного анализа самок енотовидной собаки из географических популяций

Обозначения промеров черепа	Вилкоксон-ламбда	Частный Вилкоксон-ламбда	Критерий Фишера (6,107)	Уровень значимости, p
RW	0,396	0,747	6,323	0,0001
POW	0,355	0,834	3,719	0,002
P ⁴ L	0,372	0,794	4,831	0,0001
LTL	0,344	0,860	3,039	0,009
MTL	0,352	0,841	3,518	0,003
RH	0,331	0,895	2,191	0,049
SOW	0,329	0,899	2,099	–

Таблица 62. Значения квадрата дистанций Махаланобиса D^2 над диагональю и уровень статистической значимости p под диагональю для выборок самок из популяций енотовидной собаки

Выборка	NE Tver	W Tver	C Tver	S Vologda	Amur	Khabarov	E Poland	Процент корректной классификации
NE Tver		1,883	3,774	8,226	9,584	7,050	2,616	70,0
W Tver	0,001		1,474	5,621	7,380	5,158	1,812	60,6
C Tver	0,000	–		6,414	3,499	3,863	2,419	47,1
S Vologda	–	–	–		11,988	8,382	10,405	100,0
Amur	0,000	0,000	0,004	0,045		9,071	7,835	100,0
Khabarov	0,018	–	–	–	0,021		5,409	100,0
E Poland	0,005	0,024	0,037	0,029	0,000	–		46,2
Всего	/	/	/	/	/	/	/	60,4

Стандартизированные коэффициенты чувствительности признаков к осям канонического анализа показали, что первая каноническая функция (ось 1) описывает преимущественно варьирование ширины роострума, коронарной длины четвертого премоляра, длины нижней челюсти и ширины заглазничных отростков. Вторая каноническая функция (ось 2) в большей мере связана с изменчивостью признаков: расстояние от барабанных камер до резцовой кости, длина нижнего ряда коренных зубов, высота нижней челюсти, межглазничное расстояние и коронарная длина четвертого премоляра. Первая и вторая оси канонического дискриминантного анализа описывают 60 и 75% изменчивости признаков. Значения стандартизированных коэффициентов чувствительности составляют от $-0,973$ до $0,673$, их наибольшие значения отмечены для ширины роострума, длины нижнего ряда зубов и коронарной длины четвертого премоляра. Так же как для самцов, в каноническом дискриминантном анализе самок наиболее значимы две первых оси, их статистика: $\chi^2 = 64,58-142,52$, $Wilks^{-1} = 0,30-0,58$ и $p = 0,000$.

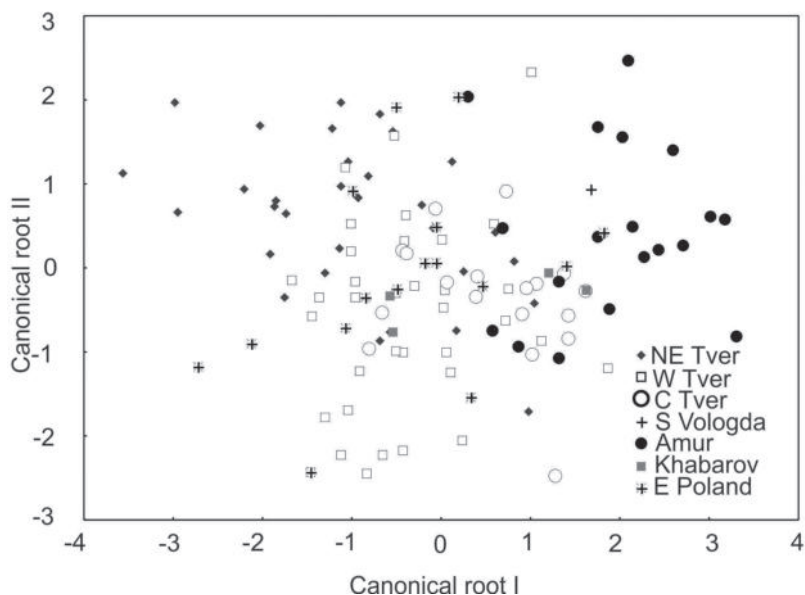


Рис. 46. Канонический анализ самок енотовидной собаки из различных популяций на основе морфометрических особенностей черепа.

По сравнению с самцами, выборки самок из популяций енотовидной собаки более морфологически дистанцированы друг от друга (рис. 46).

Так, в координатном пространстве графика популяции Амурской области северо-восточной и западной частей Тверской области занимают противоположные поля, в то время как остальные популяции сконцентрированы в центре.

Ординация исследованных популяций енотовидной собаки на основе применяемых морфометрических признаков черепа показана на двух иерархических дендрограммах (рис. 47).

Характерной особенностью графика для самцов енотовидная собаки является разделение автохтонных и акклиматизированных популяций на первом иерархическом уровне классификации.

У самок дивергенция между автохтонными и интродуцированными популяциями еще более очевидна. Это следует из пропорциональной морфологической дистанции между выборками длины ветвей кластеров. Иными словами, самки различаются большими значениями дистанции Евклида, отражающей различия между популяциями. Общей тенденцией для обоих полов служит объединение инвазионных популяций вида в единый кластер. Также прослеживается нарастающая дивергенция автохтонных животных и современных, акклиматизированных в Европе.

Влияние абиотических (макроклимат) и географических (происхождение популяции) факторов на формирование размерного морфологического разнообразия. Результаты анализа главных компонент (значения критерия Кайзера)

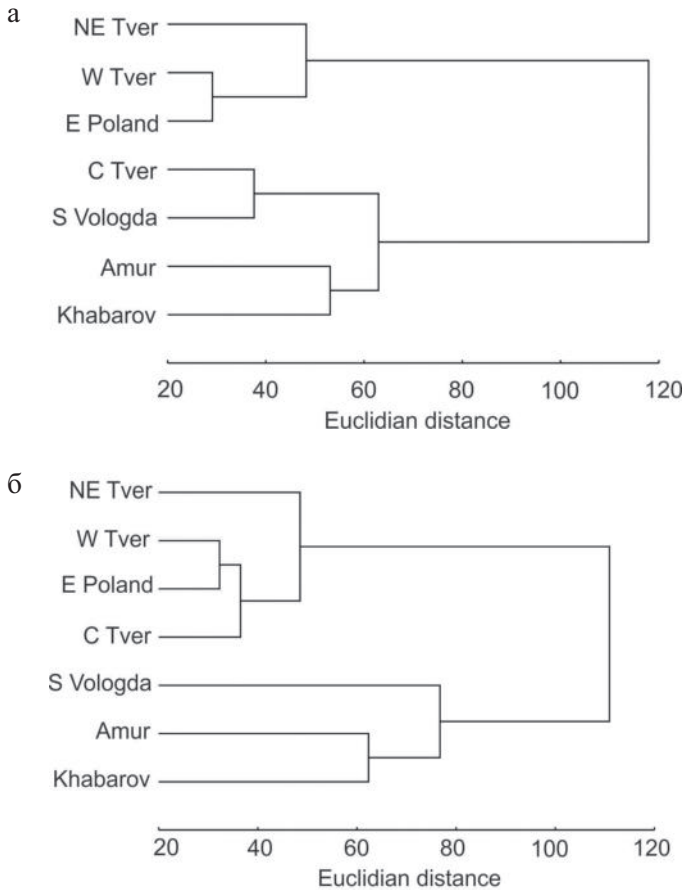


Рис. 47. Иерархическая классификация популяций самцов (а) и самок (б) енотовидной собаки. Дендрограммы сконструированы на основе матрицы квадратов дистанций Махаланобиса между центроидами выборок, полученных в ходе проведения пошагового дискриминантного анализа.

указывают, что три главных фактора объясняют большую часть межпопуляционной изменчивости черепа самцов енотовидной собаки — 76,5%. Первый фактор определяет 53,8%, второй 13,7%, третий 9% общей доли морфологической изменчивости. Из них фактор 1 достоверно коррелирует с параметрами длины черепа (кондилобазальная — 0,96, расстояние от барабанной камеры до резцовой кости — 0,90, расстояние от барабанных камер до подглазничного отверстия — 0,97, длина верхнего ряда коренных зубов — 0,85, длина нижней челюсти — 0,94, длина нижнего ряда коренных зубов — 0,73 и высота нижней челюсти — 0,76), что определяется значениями факторной нагрузки. Фактор 2 демонстрирует статистически достоверную корреляцию с признаками ширины черепа: факторная

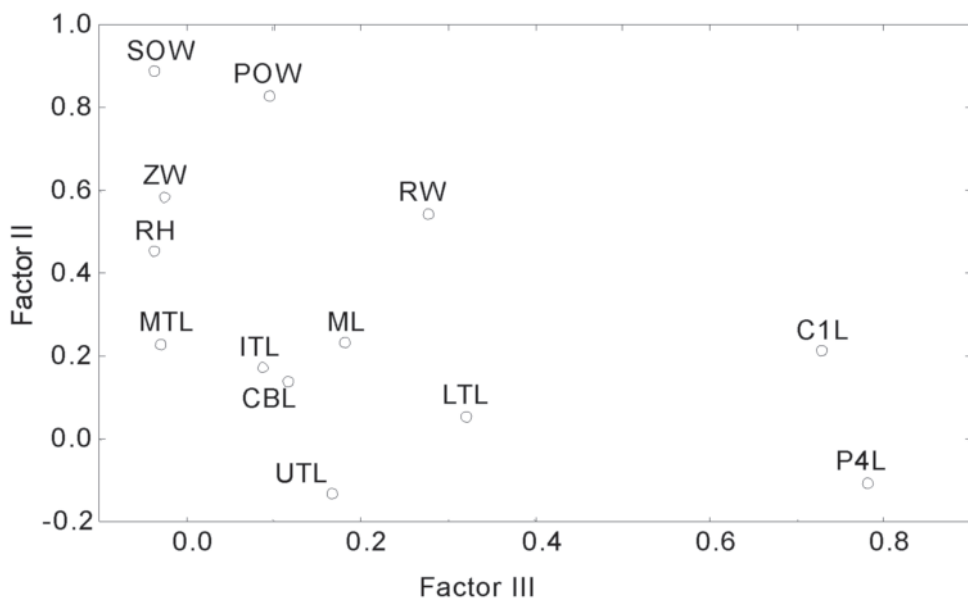
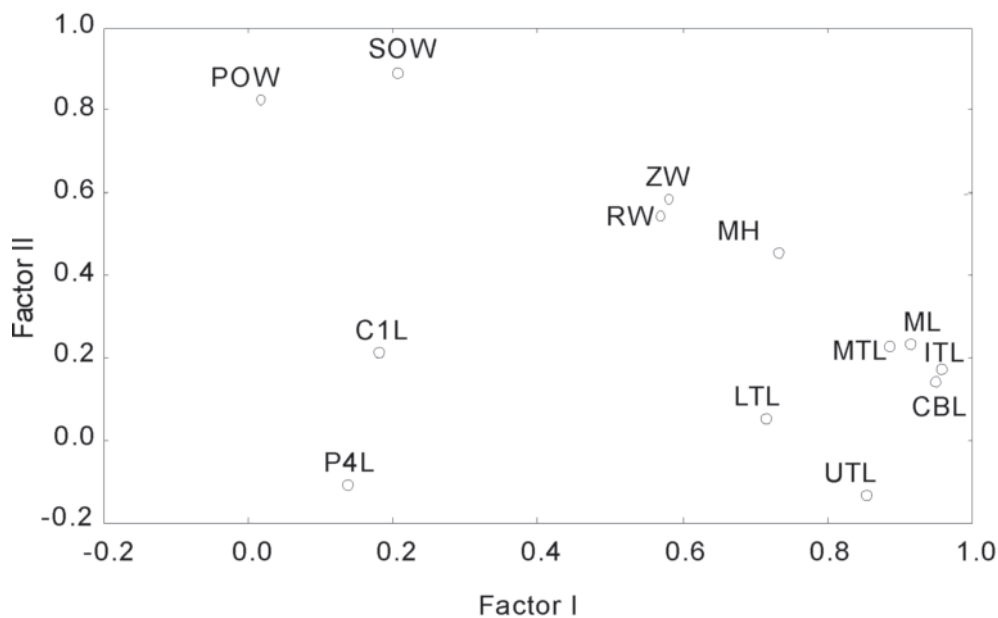


Рис. 48. Распределение факторной нагрузки признаков черепа и зубной системы самцов енотовидной собаки в осях ГК. Факторы 1 и 2 на верхнем, 2 и 3 на нижнем графиках.

нагрузка ширины межглазничной и заглазничных отростков превышает 0,7, составляя 0,86 и 0,82 (рис. 48).

Факторная нагрузка, описывающая размерную изменчивость зубной системы, достоверно коррелирует с фактором 3 (коронарная длина четвертого премоляра — 0,77, ширина клыка — 0,72).

В выборке самок три фактора, полученных в ходе анализа главных компонент, объясняют 76,5% общей межпопуляционной изменчивости размеров черепа. Из них фактор 1 суммирует 52,3%, фактор 2 — 14,0% и фактор 3 — 9,4% краниометрической изменчивости. Фактор 1, аналогично самцам, имеет наивысшую факторную нагрузку признаков, описывающих длину черепа: кондиллобазальная длина — 0,97, расстояние от барабанной камеры до резцовой кости — 0,97, расстояние от барабанных камер до подглазничного отверстия — 0,94, длину — 0,94 и высоту — 0,74 нижней челюсти.

Второй фактор наиболее выражено коррелирует с промерами ширины черепа, значения факторной нагрузки для межглазничного промежутка составили 0,79, а для ширины заглазничных отростков — 0,77 (рис. 49).

Третий фактор достоверно коррелирует с признаком коронарной длины четвертого премоляра, значение факторной нагрузки 0,78.

Макроклиматическая и географическая обусловленность размерных признаков черепа и зубной системы. Как указано выше, три основных фактора, полученных с помощью метода ГК, описывают наибольшую долю изменчивости признаков черепа и зубной системы самцов енотовидной собаки. На следующем этапе исследования осуществляли регрессионный анализ осей, обобщающих морфологическую изменчивость животных от всего набора климатических и географических переменных.

С помощью стандартного многомерного регрессионного анализа установили, что первый и второй факторы, коррелирующие с промерами длины и ширины черепа, не обнаружили статистически значимой зависимости от макроклиматических и географических переменных ($p > 0,05$) (табл. 63).

Таблица 63. Регрессионный анализ факторов, суммирующих изменчивость черепа самцов и самок енотовидной собаки от географических и макроклиматических факторов

Фактор	R		R ²		F (5, 93)		p	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
I	0,33	0,35	0,11	0,12	2,22	2,54	0,06	0,03
II	0,24	0,19	0,06	0,03	1,10	0,68	0,37	0,64
III	0,35	0,36	0,12	0,13	2,62	2,77	0,03*	0,02*

В то же время фактор 3 обнаружил достоверную зависимость ($p < 0,05$) от абиотических факторов окружающей среды. Тем не менее, если рассматривать каждую переменную, включенную в анализ, в отдельности мы не обнаружили статистически значимой взаимосвязи между ними (рис. 50).

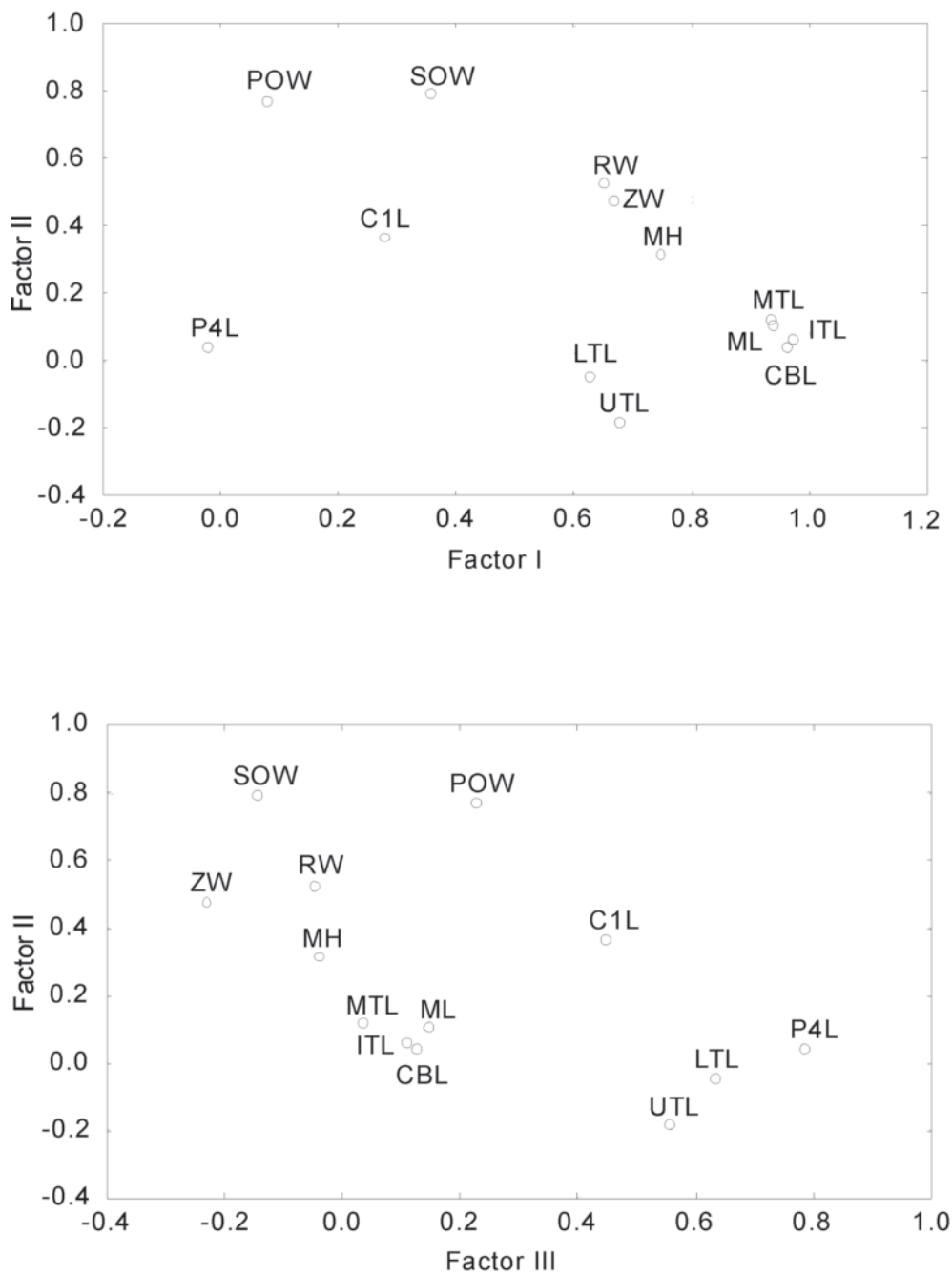


Рис. 49. Распределение факторной нагрузки признаков черепа и зубной системы самок енотовидной собаки в осях ГК. Факторы 1 и 2 на верхнем, 2 и 3 на нижнем графиках.

Подобно самцам, выборки самок демонстрируют отсутствие статистически значимой зависимости двух первых ГК (факторов) от абиотических предикторов (табл. 63). Лишь третья ГК статистически значимо связана ($p < 0,05$) с абиотическими факторами. Рассматривая отдельные предикторы, установили, что среднегодовая температура, показатель континентальности климата и географическая широта статистически значимо влияют на размер коронарной длины четвертого премоляра у самок (рис. 51).

В абсолютных значениях размеры этого признака указывают на минимальную величину коронки премоляра у самок северо-востока Тверской области ($10,67 \pm 0,11$ мм), юга Вологодской области ($10,77 \pm 0,10$) и восточной Польши ($10,85 \pm 0,09$), в то время как в остальных популяциях енотовидной собаки размер этого признака у самок варьировал от 11,07 до 11,16 мм.

Половой диморфизм в популяциях енотовидной собаки: гипотезы и факторы. Феномен гендерных различий давно привлекает внимание ученых. Еще Ч. Дарвин, объяснив морфологические различия между самцами и самками у млекопитающих с позиций полового отбора в 1871 г. в книге «Происхождение человека», вероятно, был первым исследователем, давшим научное объяснение этому явлению. С тех пор половой диморфизм изучается почти полтора столетия и по-прежнему привлекает внимание зоологов.

В XX веке помимо дальнейшего развития теории полового отбора (Давиташвили, 1961) и эволюции половых признаков (Шмальгаузен, 1968) стали рассматривать экологические аспекты полового диморфизма (Наумов, 1963; Moors, 1980; Shine, 1989; и др.), особенно продуктивно с позиций концепции экологической ниши (Van Valen, 1965; MacArthur, 1968; Одум, 1986; Dayan et al., 1989; Dayan, Simberloff, 1994; Gittleman, Van Valkenburgh, 1997). Достижением последнего периода следует считать изучение его временной и географической изменчивости в рамках основных сформулированных гипотез формирования обсуждаемого феномена (Монахов, 2009). Вместе с тем, исследователи не пришли к единому мнению о приоритетности факторов его формирования, что вызывает трудности при интерпретации полученных данных. Не случайно даже в поздних работах, опирающихся на многочисленные предыдущие исследования, указывается на необходимость дальнейшего сравнительного изучения пространственной и временной изменчивости полового диморфизма у разных видов, питания и внутривидового поведения для понимания причин этого явления (Рожнов, Абрамов, 2006).

В процессе изучения выборок енотовидной собаки наибольшие различия в размерах черепа и зубной системы между самцами и самками были отмечены в автохтонной популяции Амурской области и потомков пионерной популяции интродуцированных енотовидных собак в Тверской области. В восточной части Польши значимые межполовые различия найдены в промерах зубной системы и лишь один черепной признак — межглазничная ширина — достоверно отличается у самцов и самок. В современных популяциях западной и северо-восточной

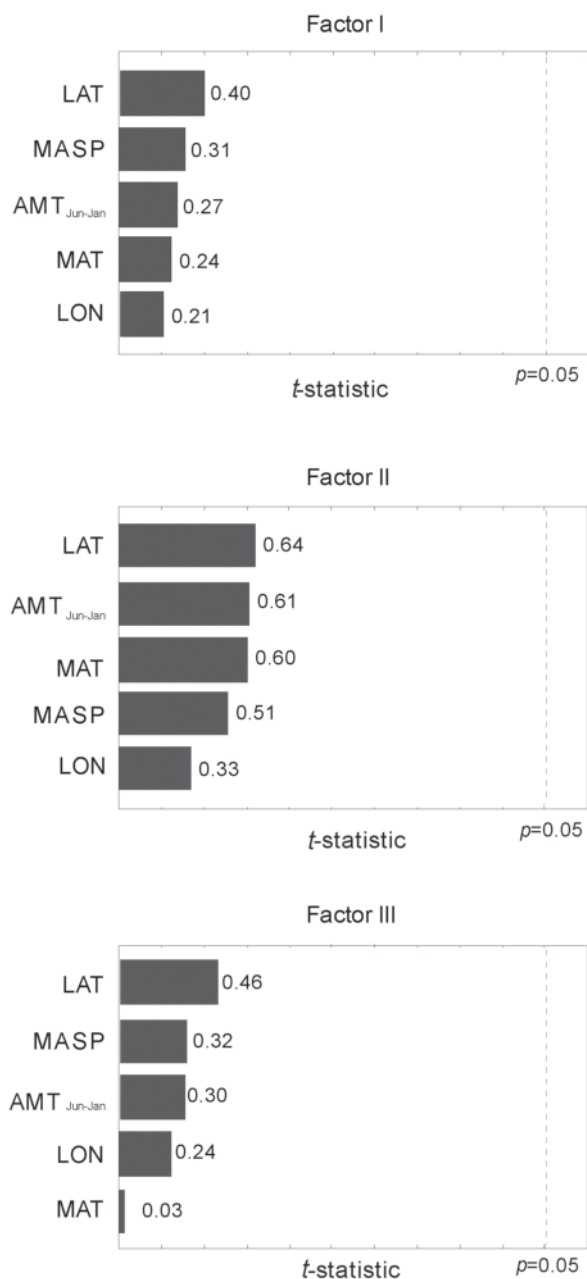


Рис. 50. Зависимость трех главных компонент (факторов), суммирующих изменчивость признаков черепа и зубной системы от макроклиматических и географических факторов самцов енотовидной собаки. Цифры около столбцов гистограммы — значения коэффициентов Парето (α).

частей Тверской области незначительный половой диморфизм обнаруживается только в ширине клыка. Общей тенденцией для всех популяций енотовидной собаки служит наибольшая степень полового диморфизма признаков зубной системы (0–7%), в то время как собственно признаки черепа характеризуются слабо выраженными гендерными различиями (0–5%).

Исследование размерного полового диморфизма енотовидных собак, населяющих Южную Корею, выявили нечетко выраженные, но статистически достоверные гендерные различия вида. В частности, сравнительно высокие различия были найдены в ширине клыков у основания — самцы превосходили самок в среднем на 8% (Kim et al., 2012). Из краниометрических признаков наиболее выражен половой диморфизм в межглазничной ширине, самцы превосходят самок на 4,4%. Остальные размерные признаки черепа, аналогичные используемым нами, также обнаружили сопоставимый уровень межполовых различий. Лишь кондиллобазальная длина черепа, его высота, и длина нижней челюсти были несколько больше у самцов, чем у самок (0,2–0,5%). Размерные половые различия были в разной мере выражены в отдельных популяциях.

Авторы связывают наблюдаемый масштаб варьирования полового диморфизма с различными механизмами естественного отбора, которые преобладают при флуктуации популяционно-демографических показателей и мозаичности окружающей среды. Изучение размерной изменчивости енотовидной собаки японских островов позволило установить отсутствие половых различий в размерах и пропорциях черепа самцов и самок из восьми популяций (Asahara, 2014).

Из систематически родственных видов такая же тенденция, выражающаяся в динамике полового диморфизма, характерна для популяций обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) из различных пунктов её ареала (Szuma, 2007, 2008).

Величину размерного полового диморфизма у животных определяет целый спектр факторов. Среди них одним из общепризнанных является половой отбор (Lynch, 1996). В частности, внутривидовой отбор подразумевает больший репродуктивный успех крупных и активных самцов, в то время как межвидовой отбор определяется предпочтениями (выбором) самки (Ritke, 1990). Для демонстрации значимости фактора полового отбора в степени выраженности полового диморфизма приведем сравнительные данные для хищников с моногамной и полигамной стратегией размножения (рис. 52).

Из графика следует, что моногамным видам млекопитающих присущ менее выраженный размерный половой диморфизм. Величина полового диморфизма исследованных популяций енотовидной собаки, среди других представителей сем. Canidae, не выглядит высокой.

Чтобы сопоставить гендерные различия енотовидной собаки с аборигенными видами, занимающими относительно близкую экологическую нишу, или находящимися в рамках одного семейства, приведем данные о размерном половом диморфизме для лисицы обыкновенной *Vulpes vulpes* и серого волка *Canis lupus*, населяющих различные районы Тверской, Смоленской и юг Вологодской областей.

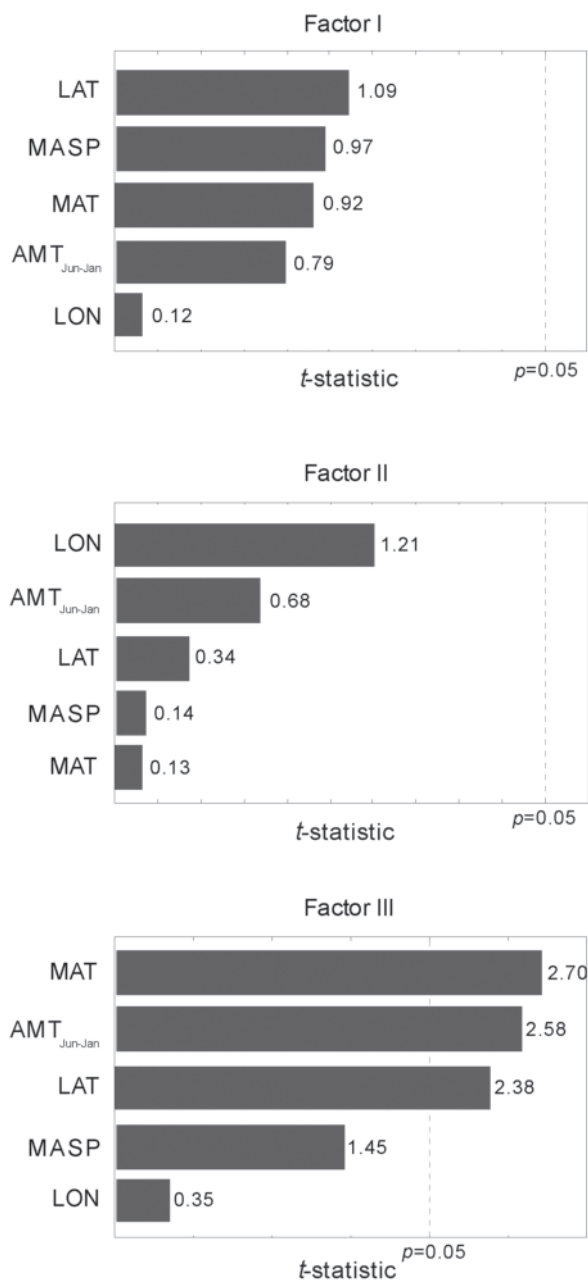


Рис. 51. Зависимость трех главных компонент (факторов), суммирующих изменчивость признаков черепа и зубной системы от макроклиматических и географических факторов самок енотовидной собаки. Цифры около столбцов гистограммы — значения коэффициентов Парето.

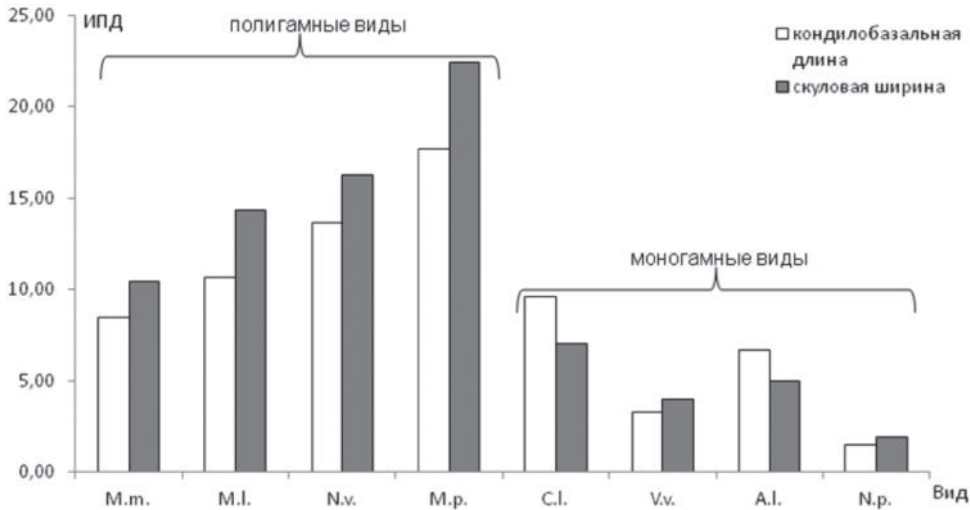


Рис. 52. Половой диморфизм у разных видов хищных млекопитающих (по: Кораблёв и др., 2014 с изменениями и дополнениями). *M.m.* — лесная куница, *M.l.* — европейская норка, *N.v.* — американская норка, *M.p.* — лесной хорь, *C.l.* — волк, *V.v.* — лисица, *A.l.* — песец, *N.p.* — енотовидная собака.

В среднем, по 19 признакам черепа самцы лисицы ($n = 77$) крупнее самок на 3,5% ($n = 67$). Самые высокие значения диморфизма в размере клыков, у самцов они превосходят самок в ширине на 5%, настолько же у самцов больше высота нижней челюсти. Лишь один размерный признак черепа — межглазничный промежуток — меньше у самцов (–1%). Также минимальные значения половых различий характерны для ширины заглазничных отростков (2,6%). Таким образом, у лисицы и енотовидной собаки наибольшие межполовые различия обнаружены в размерах клыка.

В популяциях волка, рассматриваемой географической области половой диморфизм проявляется ярче, чем у лисицы. Так, по 15 признакам черепа самцы волка ($n = 108$) превосходят размерами самок ($n = 104$) в среднем на 6,4%. Наибольшие половые различия характерны для таких признаков как: кондилобазальная длина черепа (9,56%), ширина заглазничных отростков (8,13%) и промеров нижней челюсти (7,59–9,07%). Наменьшие различия в размерах признаков самцов и самок отмечены для признаков зубной системы: длина коронки первого премоляра — 0,15% и ширина коронки второго моляра — 3,31%. В отличие от лисицы, самцы волка крупнее самок преимущественно общими размерами черепа, его длиной и шириной.

В популяциях койота *Canis latrans* Say, 1823 (Kennedy et al., 2003), лисицы обыкновенной (Hell et al., 1989; Szuma, 2007; Hartova-Nentvichova et al., 2010), и

волка (Okarma, Buchalczyk, 1993; Hills, Mallory, 1996) в различных пунктах ареала размерный половой диморфизм проявляется в больших величинах самцов относительно самок. К тому же у енотовидной собаки половой диморфизм — показатель не аддитивный, поскольку в каждой популяции он имеет свой уровень для различных морфометрических признаков, а может и вовсе отсутствовать. Это, в частности, показано для популяций енотовидной собаки, населяющей Финляндию и Японские острова (Kauhala et al., 1998; Haba et al., 2008; Asahara, 2014).

Другими факторами полового диморфизма, особенно продуктивно рассматриваемыми в контексте географической изменчивости, являются внутри- и межвидовые конкурентные отношения (Gay, Best, 1995). Гипотезы, базирующиеся на концепциях трофической экологии, объясняют половой диморфизм как явление, связанное с различием биоэнергетических потребностей у обоеполых организмов (Moorse, 1980).

Помимо полового отбора, другим объяснением гендерного диморфизма служит внутри- и межполовая конкуренция. Внутриполовая конкуренция имеет существенное влияние при полигамной стратегии размножения, обеспечивая, обычно, больший успех крупных и агрессивных самцов. Енотовидные собаки — животные моногамные и нетерриториальные (Юдин, 1977; Kauhala et al., 1993; Drygala et al., 2008b), поэтому низкая величина размерного полового диморфизма может быть следствием жизненной стратегии вида. Следовательно, давление факторов окружающей среды способствует формированию идеальных пропорций тела, общих для самцов и самок. Другое следствие относительного изоморфизма — отсутствие разделения экологических ниш самцов и самок (Drygala et al., 2008a). Известно, что дивергенция экологических ниш обоих полов происходит вследствие внутривидовой конкуренции (Dayan, Simberloff, 1994).

Меири с соавторами (Meiri et al., 2005) постулировали, что наибольший уровень размерного полового диморфизма одонтологических признаков характерен для многовидовых гильдий хищников, внутри которых наблюдается конкуренция. У енотовидной собаки различия между самцами и самками в размерах клыков могут отражать степень напряженности внутри- и межвидовой конкуренции в различных частях ареала. Клыки играют важную роль в добыче пищи, и интенсивность отбора по этому признаку может быть вызвана разными факторами. Например, таковым может быть частота агрессивных взаимодействий с конкурирующими видами. В выборке черепов из восточной части Польши, собранной преимущественно в Беловежской пуще, мы наблюдали относительно высокую частоту травм (9,8%), полученных животными в результате агрессивных внутри- и межвидовых контактов. Подтверждением этой точке зрения служит наивысший уровень размерного полового диморфизма зубных признаков, обнаруженный в этой популяции. Р. Ковальчик и соавторы (Kowalczyk et al., 2008) отмечали, что среди хищных млекопитающих, населяющих Беловежские леса, наиболее тесное взаимодействие конкурентного характера складывается между енотовидной собакой и барсуком при использовании нор и других убежищ.

Следует заметить, что большая степень полового диморфизма клыков в инвазионных популяциях хищных млекопитающих может быть следствием острых конкурентных отношений с аборигенными потенциально конкурентными видами, это не противоречит точке зрения, согласно которой величина размерного полового диморфизма в динамике отражает адаптивные микроэволюционные изменения в популяциях (Монахов, 2009). Следовательно, логично считать, что уровень полового диморфизма выше в популяциях, более интенсивно взаимодействующих с окружающей средой. Так, эта величина в популяциях лисицы была достоверно связана с увеличением плотности населения вида и ростом конкурентной напряженности в ареале (Szuma, 2007). В популяциях енотовидной собаки наибольший уровень полового диморфизма клыков мы обнаружили у животных Хабаровского края и Польши.

Экологические и морфологические различия самцов и самок предпочтительны в неблагоприятных условиях окружающей среды, что позволяет снизить негативные последствия внутри- и межвидовой конкуренции за счет дивергенции экологических ниш и более полного использования ресурсов. Средние значения коэффициента вариации у самцов и самок енотовидной собаки ($4,99 \pm 0,36$ и $4,71 \pm 0,34$, соответственно) были достаточно высоки и статистически различны, в то время как средний индекс полового диморфизма низкий (1,02, т.е. самцы крупнее самок в среднем на 2%). Коэффициент вариации применим для описания ширины экологической ниши (Patterson, 1983; Meiri et al., 2005). Поэтому, низкий уровень размерного полового диморфизма и относительно высокий коэффициент вариации являются экоморфологической характеристикой енотовидной собаки как моногамного вида с широко реализованной экологической нишей. Несколько выше значения коэффициента вариации в популяциях волка, также обнаруживается противоположная тенденция, согласно которой он в среднем выше у самок ($5,91 \pm 0,38$; lim: $4,37-9,04$), чем у самцов ($5,82 \pm 0,48$; lim: $3,92-9,62$), однако эти различия не подтверждаются статистически. Сопоставимые с енотовидной собакой значения коэффициента вариации получены нами для популяций лисицы обыкновенной Тверской и Вологодской областей: его величина, в среднем, больше у самцов $4,62 \pm 0,38$ (lim: $5,32-7,51$), чем у самок $4,37 \pm 0,39$ (lim: $4,15-8,00$), различия по критерию Вилкоксона между ними недостоверны ($p < 0,05$). В абсолютных значениях различия минимальны и, учитывая масштаб изменчивости этого показателя, можно предполагать слабое внутривидовое разделение экологических ниш между полами лисицы. Сравнение показателей, характеризующих величину полового диморфизма и сегрегацию экологических ниш инвазионного и аборигенного хищников, со сходными экологическими особенностями, свидетельствует об их высоком подобии. Различия заключаются в том, что экологическая ниша лисицы обыкновенной несколько уже, это, вероятно, приводит к более выраженным гендерным различиям, позволяющим сгладить внутривидовую конкуренцию.

Подводя итог анализу гендерных различий в популяциях енотовидной собаки, отметим, что эта величина — важный индикатор внутривидового полиморфиз-

ма, одновременно характеризует экологическую пластичность вида и дает популяционные характеристики, позволяющие оценивать качество среды обитания и интенсивность конкурентного взаимодействия с элементами многовидового сообщества в конкретной ситуации. Эти факторы критически значимы в колебаниях уровня морфологических различий между полами в популяциях.

Морфологическое разнообразие в популяциях енотовидной собаки. Интродуцированные популяции вида отличаются от автохтонных большим значением скуловой ширины черепа. Наряду с этим в современных европейских популяциях енотовидной собаки присутствует увеличение общей длины черепа. Эти тенденции хорошо описаны результатами факторного анализа, где первый фактор, объясняющий более 50% общей изменчивости черепа, коррелировал с длиной, а второй фактор, объясняющий около 15% изменчивости, с шириной черепа.

Результаты нашего исследования свидетельствуют, что подвид *N. p. ussuriensis* в пределах автохтонного ареала характеризуется морфологической гетерогенностью. Так, животные Амурской области и Хабаровского края, несмотря на незначительную географическую дистанцию между выборками, достоверно различаются двумя морфометрическими признаками: длиной нижнего ряда зубов и шириной рострума. Вероятно, это следствие влияния географического репродуктивного барьера, образованного Хинганом и Буреинскими горами, на возможное влияние этой преграды указывал В.Г. Юдин (1977), а еще ранее Сатунин (цит. по: Юдин, 1977) предложил присвоить каждой из этих популяций подвидовой статус на основе экстерьерных признаков, что, однако, не нашло поддержки у таксономистов.

В исследованных популяциях мы не обнаружили упорядоченной географической изменчивости в размерах черепа и зубной системы. Было найдено некоторое сходство между выборками, взятыми в северной части исследованного региона, отдельных размерных признаков черепа. Енотовидные собаки северо-востока Тверской и Вологодской областей сходны с животными южной Финляндии (Kauhala et al., 1998). Например, аналогичные промеры, взятые на черепах популяций северо-востока Тверской области и юга Финляндии, характеризуются следующими отношениями (мм): кондилобазальная длина — 121,7/122,0, ширина рострума — 22,9/22,8, ширина заглазничных отростков — 33,2/33,8, межглазничная ширина — 20,3/19,8, скуловая ширина — 69,4/70,9, высота нижней челюсти — 50,9/51,3. По двум промерам черепа енотовидные собаки юга Вологодской области сходны с выборкой южной Финляндии: скуловая ширина — 69,8/70,9 и высота нижней челюсти — 51,1/51,3.

Для многих представителей Псовых линейные размеры тела демонстрируют «широтную» зависимость и соответствуют правилу Бергмана (Meiri, Dayan, 2003). Однако в последнее десятилетие были предложены новые подходы к исследованию пространственно-временной морфологической внутри- и межвидовой изменчивости животных. Одним из ключевых предикторов, влияющих на размеры тела, выступает первичная продуктивность экосистем (Huston, Wolverton, 2011; Virgos et al., 2011). В обзорной работе, основанной на обширном фак-

тическом материале, продемонстрировано, что первичная продуктивность экосистем в смысле обилия доступной пищи влияет в большей мере на объемные и линейные размеры тела животных, чем правило Бергмана, базирующееся на энергетическом балансе организма, а размеры тела крупных хищных млекопитающих коррелируют с размером тела их жертвы (Huston, Wolverton, 2011).

Поскольку енотовидная собака по характеру питания полифаг-собираетель, зависимость размеров её тела и первичной продуктивности экосистем не столь очевидна. Тем не менее, предложенное правило первичной продуктивности экосистем практически универсально как для облигатных фитофагов, так и для плотоядных животных, поскольку продуктивность автотрофного компонента формирует кормовую базу для консументов различных уровней. В то же время, большинство представителей сем Canidae Палеарктики в проявлении морфологической изменчивости соответствуют правилу Бергмана. В частности, размеры тела лисицы обыкновенной изменяются в зависимости от широтного градиента (Szuma, 2008), равно как проявляют зависимость от первичной продуктивности экосистем (Huston, Wolverton, 2011). В случае с енотовидной собакой, только две популяции вида, населяющие Японские острова (*N. p. albus*; *N. p. viverrinus*), проявили географическую изменчивость в соответствии с правилом Бергмана (Naba et al., 2008). М. Asahara (2014), полагает, что морфологические различия между *N. p. albus* и *N. p. viverrinus* определяются адаптивной изменчивостью к условиям окружающей среды в большей мере, чем внутривидовыми генетическими процессами, и дивергенция этих подвидов проходила быстрыми темпами.

Другое важное обстоятельство, которое может частично маскировать географическую изменчивость енотовидной собаки, — зимний сон в условиях сезонного климата ее современного европейского ареала. Однако это дискуссионный вопрос, поскольку такая поведенческая особенность связана с адаптацией к низкой доступности пищи в холодный период года, поэтому продолжительность зимнего сна больше в северных широтах, кроме того, сезонное снижение веса тела происходит из-за потери жировой массы. Размеры тела енотовидной собаки в значительной мере зависят от обилия кормовой базы в период высокой активности животных, например, в конце лета и начале осени. Поэтому первичная продуктивность экосистем, вероятно, один из значимых факторов, определяющих пространственную морфологическую изменчивость вида.

Не менее значимые факторы пространственной морфологической изменчивости заключаются в новейшей истории популяций, сформировавшихся в результате транслокаций. К таковым относятся пути расселения животных, количество особей-основателей инвазионных популяций, и трансформация среды обитания человеком. Последняя причина может приводить к фрагментации единой популяции на отдельные в разной степени изолированные группы. Среди исследованных нами выборок на микрогеографической шкале (Тверская и сопредельные области) наиболее контрастно выглядят отличия енотовидных собак района Дарвинского заповедника. Животные, добытые в этом районе, появились на границе

Тверской и Вологодской областей в результате естественного расселения из места первоначального выпуска в конце 30-х – начале 40-х годов, и являются потомками животных со звероферм (Калецкая, 1953), интродуцированных ранее в Вышневолоцком районе Тверской области.

В 1941 г. начало формироваться Рыбинское водохранилище, к 1947 г. уровень воды в нем достиг проектной отметки, что определило существенные изменения структуры биоценозов, территориальное распределение и численность млекопитающих (Калецкая, 1953). Не являясь абсолютным географическим репродуктивным барьером, чаша водохранилища значительно ограничила свободные перемещения енотовидных собак, что создало условия для формирования локальных временных групп особей, характеризующихся морфологическим своеобразием. Этому способствовало то, что животные впадают в зимний сон или существенно теряют активность к перемещению гораздо раньше, чем водохранилище покрывается льдом. Возможность возникновения подобных колоний установлена на примере расселяющихся енотовидных собак в Западной Европе. Существенные морфологические различия обнаружены у животных, населяющих Германию. Наиболее северная популяция района Мекленбурга в большой мере отличалась от остальных популяций, поскольку была сформирована животными, далеко проникшими вглубь еще не освоенной видом территории (Ansorge et al., 2009). Время существования таких «авангардов», очевидно, определяется интенсивностью расселения и нивелируется в процессе более равномерного заселения территории.

Обнаруженная изменчивость на микрогеографической шкале вполне согласуется с биологическими особенностями вида. Енотовидная собака не является строго территориальным животным, проявляя склонность к «бродяжничеству». Анализ скорости расселения этого хищника от места выпуска на примере Тверской области показывает, что за год он расселялся на расстояние около 50 км. Морфологическая изменчивость интродуцированной енотовидной собаки связана как с историей расселения животных, сопровождавшейся повторяющимися «эффектами основателя» (Ansorge et al., 2009), так и с вторичной изоляцией. При объединении отдельных поселений морфологические границы между ними оказались «размыты». Поэтому метапопуляция енотовидной собаки европейской территории России на фоне стабильно высокой численности характеризуется значительной степенью панмиксии и структурированность отдельных популяционных групп выражена слабо (Кораблёв и др., 2012).

Влияние макроклиматических факторов на размерную морфологическую изменчивость вида. Пространственная морфологическая изменчивость часто рассматривается с позиций влияния макроклимата, в том числе в контексте его исторической динамики, при этом многие исследователи сходятся во мнении, что критически значимым компонентом климата служит температура (Пантелеев и др., 1990; Пантелеев, 2000; Yom-Tov et al., 2003; Szuma, 2008). Также важными факторами, влияющими на линейные размеры тела, выступают вакантные экологические ниши, особенно это справедливо в отношении инвазионных видов,

Таблица 64. Описательная статистика самок (F) и самцов (M) в географических популяциях енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*). M±ER — среднее и стат. ошибка, max—min — пределы изменчивости, CV — коэффициент вариации

Регион		CBL	MTL	ITL	UTL	P4L	CIL	RW	SOW	POW	ZW	ML	LTL	RH	
Северо-восток Тверской области	F	M±ER	121,03±0,55	77,28±0,38	38,61±0,22	10,67±0,11	5,46±0,05	22,72±0,13	32,21±0,29	20,35±0,24	68,35±0,41	88,66±0,44	45,08±0,25	49,99±0,38	
		max—min	115,64–126,91	109,08–120,48	73,36–81,70	36,26–41,25	9,10–11,96	4,84–6,04	21,40–24,93	27,17–36,51	16,67–23,62	62,15–73,93	84,10–92,99	42,51–47,33	43,86–54,49
		CV±ER	2,7±0,32	2,93±0,34	3,01±0,35	3,60±0,41	6,42±0,74	5,24±0,61	3,58±0,41	5,62±0,64	7,22±0,82	3,78±0,43	2,96±0,35	3,25±0,39	4,67±0,54
		M±ER	121,70±0,75	115,15±0,70	77,86±0,47	38,97±0,26	10,79±0,11	5,71±0,05	22,94±0,16	33,17±0,39	20,31±0,23	69,34±0,50	89,34±0,50	45,47±0,27	50,92±0,39
		max—min	108,68–131,85	106,53–125,48	71,63–85,57	35,58–42,47	9,40–12,46	4,75–6,29	21,23–25,26	27,74–38,52	16,96–23,51	61,36–73,46	82,85–93,80	41,52–48,61	46,79–57,30
Запад Тверской области	F	M±ER	119,90±0,65	112,98±0,64	76,77±0,44	38,24±0,19	11,24±0,06	5,44±0,05	22,64±0,15	20,70±0,19	68,46±0,43	87,67±0,47	44,50±0,23	50,48±0,36	
		max—min	105,74–131,04	100,07–124,18	67,96–84,86	34,62–40,73	10,26–12,05	4,82–6,12	20,63–25,67	26,77–39,45	17,95–24,16	61,46–77,61	78,13–94,66	40,84–48,01	42,91–55,33
		CV±ER	3,74±0,38	3,82±0,40	3,94±0,41	3,49±0,35	4,01±0,41	6,11±0,62	4,79±0,47	7,72±0,79	6,27±0,63	4,30±0,44	3,81±0,38	3,40±0,36	4,97±0,50
		M±ER	120,87±0,57	114,10±0,58	77,50±0,46	38,47±0,18	11,24±0,06	5,64±0,04	22,94±0,13	32,09±0,34	20,59±0,21	68,51±0,41	88,74±0,45	44,93±0,28	50,92±0,38
		max—min	108,72–131,33	101,95–125,18	69,21–86,10	34,81–41,78	10,45–12,07	4,95–6,50	20,95–25,18	26,95–37,68	16,84–25,41	61,90–75,43	79,17–96,69	40,54–48,01	42,26–56,10
Центр Тверской области	F	M±ER	117,05±0,56	110,45±0,58	74,95±0,49	37,97±0,18	11,07±0,10	5,39±0,07	21,89±0,19	20,23±0,31	66,85±0,66	86,16±0,50	43,83±0,37	48,39±0,35	
		max—min	109,45–121,89	102,59–115,22	67,17–79,56	36,16–40,48	9,94–12,17	4,79–5,99	18,84–23,48	27,37–38,70	16,38–23,60	59,79–73,96	80,89–90,69	40,09–46,92	45,50–51,67
		CV±ER	2,55±0,34	2,75±0,37	3,41±0,46	2,61±0,34	4,82±0,66	6,37±0,90	4,64±0,61	8,69±1,16	8,22±1,08	5,30±0,70	2,71±0,41	3,85±0,59	3,44±0,52
		M±ER	119,50±0,91	113,03±0,90	76,81±0,65	38,89±0,34	11,11±0,08	5,57±0,10	22,44±0,26	32,55±0,68	20,70±0,37	68,05±0,70	88,98±0,77	44,97±0,36	50,48±0,41
		max—min	114,66–126,91	108,21–119,47	73,60–81,87	36,79–40,66	10,79–11,69	4,87–6,05	21,10–25,22	28,63–36,85	18,64–23,26	63,05–73,54	85,25–92,64	43,54–47,25	48,66–52,54
Юг Вологодской области	F	M±ER	126,91±0,54	110,85±0,86	75,97±0,72	37,80±0,18	10,77±0,10	5,34±0,05	21,99±0,45	21,28±0,45	67,03±1,09	86,58±0,68	44,10±0,64	50,03±3,35	
		max—min	113,40–123,46	106,26–116,69	71,97–81,18	36,77–38,64	10,24–11,52	5,13–5,68	19,93–25,03	26,40–38,06	19,59–25,35	63,13–74,45	82,89–89,40	42,89–45,08	46,68–53,38
		CV±ER	2,31±0,49	2,56±0,55	3,16±0,67	1,66±0,34	3,29±0,67	3,07±0,63	7,04±1,44	11,49±2,35	7,29±1,49	5,65±1,15	2,61±1,85	2,53±1,03	9,47±4,74
		M±ER	120,57±1,22	113,73±1,18	77,32±0,93	38,60±0,40	11,20±0,16	5,53±0,14	22,11±0,23	33,98±0,66	20,58±0,56	69,77±0,66	90,14±0,57	45,45±0,57	51,11±0,32
		max—min	112,00–126,56	105,47–118,75	70,57–80,82	36,74–41,05	10,18–11,92	4,85–6,18	20,67–23,82	31,18–37,49	17,68–23,98	65,76–72,07	89,25–92,32	43,96–46,93	50,20–51,81
	CV±ER	3,51±0,72	3,59±0,73	4,16±0,85	3,56±0,73	4,83±1,03	7,93±1,77	3,56±0,73	5,84±1,38	8,64±1,93	3,12±0,66	1,40±0,44	2,83±0,89	1,42±0,45	

Окончание табл. 64

Регион		CBL	MTL	ITL	UTL	P4L	CIL	RW	SOW	POW	ZW	ML	LTL	RH	
Амурская область	F	M±ER	110,80± 0,38	75,58± 0,25	38,18± 0,15	11,12± 0,08	5,39±0,05	20,97± 0,15	31,55±0,23	19,89± 0,18	66,24± 0,30	85,51± 0,32	43,79± 0,22	47,67± 0,25	
		max-min	108,96– 124,49	69,69– 80,60	35,74– 41,05	10,23– 12,29	4,81–6,07	18,87– 23,19	27,32– 37,20	17,51– 29,30	62,04– 75,93	79,07– 92,26	38,63– 47,88	41,86– 52,87	
		CV±ER	2,8±0,23	2,86±0,24	2,87±0,24	3,29±0,27	4,66±0,50	5,75±0,61	4,56±0,50	6,22±0,51	7,67±0,63	3,83±0,31	2,97±0,26	3,88±0,35	4,49±0,37
		M±ER	118,67± 0,46	112,22± 0,44	76,48± 0,32	38,33± 0,14	11,17± 0,07	5,46±0,05	21,37± 0,19	32,58±0,23	20,41± 0,21	67,83± 0,30	86,72± 0,42	43,77± 0,22	48,66± 0,29
		max-min	109,97– 128,38	103,62– 121,55	70,21– 84,86	35,50– 42,78	10,12– 12,54	4,43–5,96	18,70– 23,44	27,68– 39,38	17,25– 30,49	62,07– 74,72	79,06– 95,27	38,73– 49,48	41,34– 55,97
Хабаровский край	F	CV±ER	3,54±0,27	3,59±0,28	3,77±0,29	3,38±0,26	4,17±0,44	6,63±0,68	4,51±0,63	6,43±0,50	7,15±0,71	4,05±0,32	3,88±0,34	3,91±0,35	5,32±0,42
		M±ER	118,58± 1,17	110,29± 1,14	74,05± 0,70	38,92± 0,43	11,16± 0,11	5,33±0,15	21,64± 0,39	30,80±0,95	20,50± 0,40	66,49± 1,34	86,76± 0,95	44,12± 0,59	49,21± 1,15
		max-min	112,96– 123,86	105,84– 115,44	70,92– 76,72	36,94– 40,58	10,73– 11,61	5,18–5,49	20,30– 23,68	28,54– 37,61	18,94– 22,68	61,86– 73,76	83,28– 90,68	41,68– 46,18	44,95– 52,03
		CV±ER	2,95±0,69	2,74±0,73	2,51±0,67	3,32±0,78	2,85±0,67	4,04±2,02	5,42±2,17	5,42±2,17	5,84±1,38	6,07±1,43	2,91±0,78	3,56±0,95	5,73±1,65
		M±ER	119,81± 1,28	113,06± 1,36	76,29± 1,10	39,13± 0,35	11,42± 0,15	5,93±0,23	22,59± 0,30	32,37±1,10	20,39± 0,40	67,80± 1,18	87,93± 1,27	45,34± 0,33	49,09± 0,99
Восточная Польша	M	max-min	113,19– 124,84	105,88– 118,13	69,84– 79,96	37,63– 40,96	10,81– 12,23	5,53–6,33	21,24– 23,52	27,81– 36,99	18,63– 22,73	62,58– 73,39	83,10– 93,48	43,58– 46,43	43,62– 54,25
		CV±ER	3,21±0,76	3,39±0,85	4,06±1,02	2,87±0,64	3,93±0,93	6,75±2,76	3,92±0,92	10,19±2,40	6,15±1,37	5,23±1,23	3,81±1,02	2,21±0,52	6,35±1,42
		M±ER	117,65± 0,75	111,09± 0,73	75,54± 0,54	37,77± 0,30	10,85± 0,09	5,30±0,06	22,50± 0,21	31,96±0,40	19,59± 0,27	67,53± 0,52	86,32± 0,62	43,85± 0,35	49,56± 0,48
		max-min	112,27– 124,45	106,05– 118,11	70,37– 81,14	35,03– 41,90	9,95– 11,66	4,67–5,88	20,15– 24,44	27,91– 36,43	17,56– 23,04	63,26– 72,06	81,08– 94,21	40,28– 47,40	45,24– 53,05
		CV±ER	3,05±0,45	3,16±0,47	3,44±0,51	4,32±0,57	4,42±0,59	5,66±0,78	4,62±0,64	6,01±0,85	6,64±0,96	3,61±0,54	3,61±0,51	3,99±0,56	4,88±0,68
М		M±ER	118,31± 0,83	111,74± 0,83	75,81± 0,59	37,87± 0,30	11,16± 0,11	5,63±0,07	22,76± 0,18	32,97±0,38	20,46± 0,24	68,13± 0,47	87,45± 0,64	43,92± 0,31	50,57± 0,48
		max-min	103,64– 128,66	97,07– 122,06	65,98– 84,02	33,71– 42,48	10,20– 12,54	4,92–6,40	20,75– 24,79	28,48– 38,16	17,29– 23,56	60,28– 73,83	79,81– 95,80	41,00– 47,64	43,90– 56,67
		CV±ER	3,97±0,50	4,18±0,52	4,50±0,55	4,59±0,56	5,47±0,72	6,57±0,89	4,75±0,58	6,67±0,82	6,70±0,82	3,87±0,49	4,06±0,52	3,62±0,46	5,46±0,69

Примечание. CBL — кондлобазальная длина черепа; 2. MTL — расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; ITL — расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; UTL — длина верхнего ряда коренных зубов; P1–M2; P4L — коронарная длина P4; CIL — ширина верхнего клыка у основания; RW — ширина верхней челюсти над клыками; SOW — расстояние между латеральными краями заглазничных отростков; POW — ширина заглазничного сужения; ZW — скуловая ширина; ML — длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным и угловым отростками; LTL — длина нижнего ряда коренных зубов; P1–M3; RH — наибольшая высота венечного отростка (челюсти).

проникающих на территории, где отсутствуют их прямые конкуренты. Тенденция увеличения размеров тела отмечалась в акклиматизированных популяциях соболя *Martes zibellina* (Монахов, 1999), бобра *Castor fiber* (Савельев, 2003; Monakhov, 2010). У гомойотермных животных изменения размерных признаков могут наступать стремительно быстро, что отмечалось у видов, интродуцированных в новые места обитания, например, у домового воробья *Passer domesticus* (Selandner, Johnston, 1967) или ондатры *Ondatra zibethicus* (Васильев и др., 1999, 2014). С.С. Шварц (1959) отмечал, что пионерные интродуценты и их потомки осваивают свободные экологические ниши и, следовательно, не испытывают напряженной внутри- и межвидовой конкуренции.

Сравнительно слабо выраженная пространственная морфологическая изменчивость енотовидной собаки может определяться непродолжительной историей формирования интродуцированных популяций. И все же достоверная изменчивость онтологических признаков присутствует у самок. Сам факт различия реакции полов на действие одного и того же фактора заслуживает отдельного внимания. Как было установлено экспериментально на американских норках, подвергавшихся доместикации, самцы и самки реагировали по-разному на одомашнивание с точки зрения морфологической изменчивости. Такой «асимметричный морфогенетический ответ», следствие различий в их генетических системах (Васильев и др., 2004). Причина морфологической изменчивости самок енотовидной собаки, вероятно, вызвана пищевой специализацией животных в отдельных местах обитания. Например, у лисицы, морфологическая изменчивость жевательной поверхности хищнических зубов может отражать преимущественное использование в пищу кормов, характеризующихся различными механическими свойствами (Szuma, 2008). К. Каухала и соавторы (Kauhala et al., 1998) отмечали, что различия метрических признаков зубной системы енотовидных собак, населяющих Финляндию и Японские острова, могут быть связаны с различиями кормовых объектов, используемых этими животными. С. Хаба и соавторы (Haba et al., 2008) прямо указывают, что размеры зубов енотовидной собаки отражают адаптацию к преимущественно используемому и наиболее доступному типу пищи: хорошо развитая жевательная поверхность премоляров и моляров отмечается у животных, питающихся плодами и вегетативными частями растений.

Наиболее обстоятельный обзор спектров питания енотовидной собаки подвида *N. p. ussuriensis* содержится в работе А. Сутор и соавторов (Sutor et al., 2010). Сравнительный анализ пищевых объектов, используемых енотовидной собакой в различных пунктах её современного ареала, указывает на высокую пищевую пластичность вида, что отражается в различном сочетании долевого участия позвоночных, беспозвоночных и растений. Анализ географической изменчивости в питании выявил её зависимость от ландшафтных особенностей среды обитания и сезонности климата, что имеет очевидную связь с географическими координатами — долготой и широтой. Следовательно, значимые изменения размеров отдельных элементов зубной системы, наблюдаемые при сравнении изученных популяций, как самок,

так и самцов енотовидной собаки могут иметь определенное адаптивное значение к кормовой базе в конкретных местах обитания. Помимо «трофической» гипотезы, необходимо упомянуть макроклиматическую обусловленность размерной изменчивости енотовидной собаки, обнаруженную у животных, населяющих Японию. В частности, морфологическая изменчивость подвидов *N. p. albus* и *N. p. viverrinus* коррелировала с суммарным значением снегового покрова (Asahara, 2014).

Внутривидовая модификационная изменчивость в географическом пространстве в полной мере отражена в термине «адаптивная норма» (Медников, 1987), что подразумевает набор морфологически целесообразных изменений, отвечающих влиянию биотических и абиотических факторов в каждом пункте ареала.

Таким образом, репродуктивная изоляция интродуцированных енотовидных собак от автохтонных на протяжении более чем 70-летнего периода не привела к глубокой морфологической дивергенции размерных признаков черепа, в то время как неметрические маркеры указывают на более выраженную дифференциацию популяций (Ansorge et al., 2009). Наши данные также указывают на более выраженную изменчивость неметрических признаков черепа этого вида на микрогеографической шкале (Кораблёв и др., 2011, 2012). Наконец, мы не нашли каких-либо признаков инбредной депрессии или свидетельств глубокого инбридинга на уровне морфологической изменчивости черепа. Вероятно, из-за отсутствия выраженного эффекта «бутылочного горлышка» и множественных транслокаций, енотовидные собаки не испытывали близкородственного скрещивания. Наблюдаемая морфологическая изменчивость животных в инвазионных популяциях находится в рамках номинативного подвида *N. p. ussuriensis*.

3.1.1. Анализ асимметрии размерных признаков черепа и зубной системы енотовидной собаки

Анализ асимметрии размерных признаков енотовидной собаки выполнен по той же методической схеме, принятой в настоящем исследовании, что и для бобра *Castor fiber*.

Учитывая наличие размерного полового диморфизма, на первом этапе анализа исследовали влияние фактора половой принадлежности на количественное проявление асимметрии билатеральных признаков черепа. В применяемой нами схеме измерений таких признаков было восемь. Использовали одномерный дисперсионный анализ значений асимметрии (левая минус правая стороны черепа) как зависимые переменные, пол — как влияющий фактор. В результате выяснили, что фактор половой принадлежности достоверно влияет на проявление асимметрии одного признака — длину нижнего ряда коренных зубов ($df = 1$; $F = 4,19$; $p = 0,04$). Поэтому расчет описательной статистики асимметрии этого признака приведен отдельно для самцов и самок, в остальных случаях выборки не разделяли по половому признаку. Статистическая характеристика асимметрии каждой выборки приведена в таблицах 65–77.

Енотовидные собаки, населяющие северо-восток Тверской области (Удомельский район), отличаются направленной правосторонней асимметрией лишь одного одонтологического признака — ширины верхнего клыка у основания $d_{1-r} = -3,88$ (табл. 65). Остальные признаки характеризуются флуктуирующей асимметрией с количественным преобладанием правой или левой стороны. Наибольшее суммарное значение асимметрии характерно для общей длины нижней челюсти, остальные признаки умеренно асимметричны, их флуктуация находится в относительно узком диапазоне.

Таблица 65. Характеристика направленности асимметрии краниометрических признаков енотовидной собаки Удомельского района Тверской области

Статистический параметр	Признаки*								
	MTL	ITL	UTL	L4P	C1L	ML	LTL (самцы)	LTL (самки)	RH
n	78	78	80	79	77	73	39	34	80
d_{1-r}	-4,30	-2,70	-2,68	0,45	-3,88	-13,38	3,56	-3,77	1,25
lim	-0,93	-1,37	-1,93	-0,59	-0,49	-2,64	-1,31	-1,15	-5,31
	1,83	1,80	1,38	1,10	0,28	1,14	2,19	1,29	1,58
$M_d \pm m_d$	-0,06	-0,03	-0,03	0,01	-0,05	-0,18	0,09	-0,11	0,02
	$\pm 0,05$	$\pm 0,07$	$\pm 0,07$	$\pm 0,03$	$\pm 0,02$	$\pm 0,08$	$\pm 0,13$	$\pm 0,09$	$\pm 0,09$
var	0,23	0,37	0,40	0,05	0,03	0,44	0,65	0,31	0,65
σ	0,48	0,61	0,64	0,23	0,16	0,66	0,81	0,55	0,81
t_{md}	1,01	-0,50	-0,47	0,22	-2,78	-2,36	0,71	-1,17	0,17
P (%)	—	—	—	—	95,0	—	—	—	—

Примечание. Обозначение признаков как на рисунке 42.

Таблица 66. Характеристика направленности асимметрии краниометрических признаков енотовидной собаки западных районов Тверской области

Статистический параметр	Признаки								
	MTL	ITL	UTL	L4P	C1L	ML	LTL (самцы)	LTL (самки)	RH
n	104	105	109	100	103	106	51	44	103
d_{1-r}	-6,15	6,95	9,69	-11,63	-5,80	-2,90	5,04	3,90	-11,63
lim	-1,30	-1,60	-1,78	-0,86	-0,41	-1,61	-2,95	-1,07	-1,17
	2,30	2,72	2,37	0,69	0,48	1,67	1,39	1,36	1,78
$M_d \pm m_d$	-0,06	0,07	0,09	-0,12	-0,06	-0,03	0,10	0,09	-0,11
	$\pm 0,06$	$\pm 0,07$	$\pm 0,06$	$\pm 0,03$	$\pm 0,02$	$\pm 0,06$	$\pm 0,09$	$\pm 0,07$	$\pm 0,05$
var	0,44	0,58	0,35	0,06	0,03	0,36	0,45	0,24	0,23
σ	0,66	0,76	0,59	0,25	0,16	0,60	0,67	0,49	0,48
t_{md}	-0,91	0,89	1,56	-4,63	-3,59	-0,47	1,05	1,20	-2,40
P (%)	—	—	—	99,0	99,0	—	—	—	—

В западной части Тверской области правостороннюю асимметрию проявили два одонтологических признака: коронарная длина M_1 ($d_{1-r} = -11,63$) и ширина верхнего клыка у основания ($d_{1-r} = -5,80$). Остальные признаки характеризуются

Популяция енотовидной собаки в самой западной точке изученного нами ареала также отличается фоновыми значениями асимметрии признаков. Для одного одонтологического признака «коронарная длина P^4 » выявлена правосторонняя асимметрия с невысоким суммарным значением (табл. 71).

Таблица 71. Характеристика направленности асимметрии краниометрических признаков енотовидной собаки восточной Польши

Статистический параметр	Признаки								
	MTL	ITL	UTL	L4P	C1L	ML	LTL (самцы)	LTL (самки)	RH
n	71	73	82	70	67	70	26	25	72
d_{lr}	-3,95	-0,10	3,06	-5,35	-0,29	0,21	-2,05	-3,77	2,06
lim	-1,19 1,23	-1,30 1,20	-0,86 1,59	-0,43 0,34	-0,47 0,55	-2,06 1,80	-1,13 1,18	-2,69 0,87	-2,06 1,36
$M_d \pm m_d$	-0,06 $\pm 0,06$	0,00 $\pm 0,07$	0,04 $\pm 0,04$	-0,08 $\pm 0,02$	0,00 $\pm 0,02$	0,00 $\pm 0,08$	-0,08 $\pm 0,12$	-0,15 $\pm 0,16$	0,03 $\pm 0,07$
var	0,26	0,32	0,16	0,03	0,03	0,46	0,35	0,68	0,33
σ	0,51	0,56	0,40	0,18	0,16	0,68	0,59	0,82	0,57
t_{md}	-0,92	-0,02	0,84	-3,46	-0,22	0,04	-0,68	-0,92	0,42
P (%)	—	—	—	98,0	—	—	—	—	—

Межпопуляционная изменчивость асимметрии размерных признаков черепа и зубной системы исследована с применением одномерного дисперсионного анализа (асимметрия признаков — зависимые переменные, популяционная принадлежность — предиктор). Результаты анализа указывают, что в исследованных популяциях достоверно различается асимметрия одного признака — коронарной длины P^4 ($df = 7$ $F = 3,187$; $p = 0,003$). Парные сравнения выборок с использованием LSD-test выявили достоверные различия в популяциях северо-востока и запада Тверской области, Амурской области и запада Тверской области, восточной Польши и северо-востока Тверской области. Учитывая, что на северо-востоке Тверской и в Амурской областях этот признак характеризуется флуктуирующей асимметрией, а в двух других направленной, положительный статистический отклик мог быть связан с его контрастной экспрессивностью.

Большого интереса заслуживает анализ влияния экологических факторов на степень проявления асимметрии признаков. Для этого исследовали значимые макроклиматические переменные: среднегодовую температуру, годовую сумму осадков, среднюю температуру самого холодного (январь) и теплого (июль) месяцев, а также их разность, отражающую континентальность климата. Асимметрия признаков выступала как зависимые переменные, за исключением коронарной длины P^4 . Для анализа использовали общую многофакторную регрессионную модель. С формальной точки зрения результаты не подтверждают статистически значимого влияния факторов окружающей среды на проявление флуктуирующей асимметрии (табл. 72).

Таблица 72. Результаты многомерного регрессионного анализа влияния факторов окружающей среды на асимметрию черепа и зубной системы енотовидной собаки

Признак	R, корреляция	Число степеней свободы, df	Критерий Фишера, F	Уровень значимости, p
MTL	0,141	6	0,959	0,454
ITL	0,128	6	0,796	0,574
UTL	0,129	6	0,810	0,563
CIL	0,151	6	1,113	0,355
RW	0,198	6	1,945	0,074
LTL	0,125	6	0,752	0,608
RH	0,153	6	1,138	0,340

Только один признак, с относительно высоким уровнем корреляции находится близко к порогу статистически значимого влияния экологических факторов — длина нижней челюсти. Анализ оказываемого эффекта отдельных предикторов позволяет прийти к заключению, что статистически значимым влиянием на асимметрию этого признака обладает средняя температура января, что следует из графика коэффициентов Парето (рис. 53).

Проявление этого эффекта заключается в возрастании экспрессивности флуктуирующей асимметрии в автохтонных популяциях енотовидной собаки Амурской области и Хабаровского края, где средняя температура января ($-21 \dots -23$ °C). В европейской части ареала вида общий уровень асимметрии этого признака ниже, а январские температуры колеблются от $-4,3$ до $11,9$ °C и в это время года животные, обычно, находятся в состоянии зимнего сна.

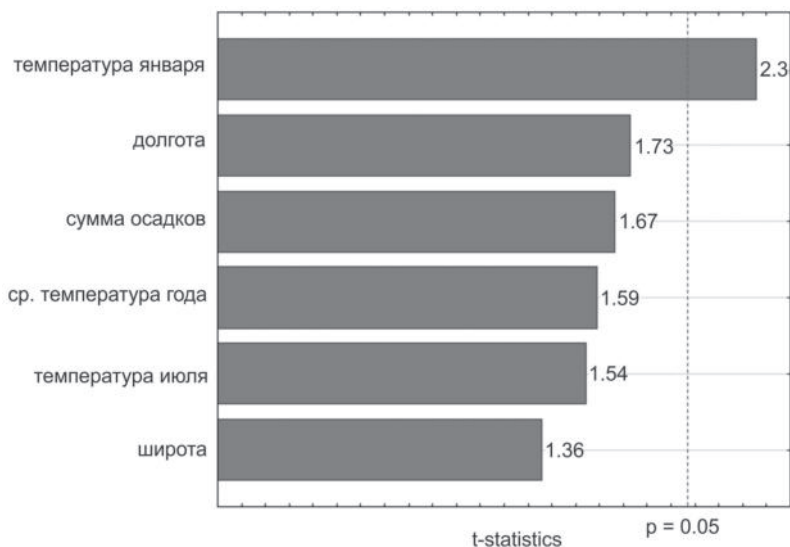


Рис. 53. Величины коэффициентов Парето влияния анализируемых экологических факторов на асимметрию длины нижней челюсти енотовидной собаки.

Резюмируя исследование феномена асимметрии в популяциях енотовидной собаки, стоит отметить, что направленный характер количественного различия признаков на сторонах черепа встречается преимущественно в зубной системе. Теоретически это можно объяснить функциональной асимметрией челюстного аппарата, преобладающей нагрузкой левой или правой зубных аркад. Отсутствие выраженной межпопуляционной изменчивости асимметрии позволяет предполагать случайный характер этого явления. Транслокации как мощный фактор, влияющий на морфологическую изменчивость видов, не оказал статистически значимого влияния на уровень флуктуирующей асимметрии в инвазионных популяциях.

Вселение вида в контрастно отличные условия окружающей среды не явилось причиной, повлекшей существенные изменения уровня экспрессивности асимметрии. Лишь в случае одного признака наметилась статистически слабо выраженная тенденция зависимости от макроклимата. Исследованные популяции енотовидной собаки характеризуются относительно стабильным фоновым значением флуктуирующей асимметрии размерных признаков.

3.2. Полиморфизм одонтологических неметрических признаков инвазионных и автохтонных популяций енотовидной собаки: влияние экогенетических факторов

Вариабельность неметрических морфологических маркеров — инструмент, удобный в исследовании генетических взаимоотношений на внутри- и межпопуляционном уровне, используется для большого спектра видов, занимающих различное систематическое положение (Berry, Berry, 1967; Животовский, 1979, 1982; Яблоков, 1987; Кораблёв и др., 1997; Ulevicius et al., 2001, 2011; Васильев, 2005; Szuma, 2004, 2011; Markova et al., 2010; и др.). Среди различных неметрических признаков зубная система млекопитающих — практически идеальная модель для экологических и эволюционных исследований (Dayan et al., 2002). Обладая функционально важным значением, зубы подвержены влиянию целого ряда фундаментальных биологических факторов, среди них экологические, генетические и филогенетические. Так, зубная система млекопитающих тесно связана с популяционной структурой (репродуктивной подразделенностью), типом питания, взаимодействием между видами и окружающей средой (Suchentrunk et al., 2000). Также одонтологические признаки находятся под выраженным генетическим контролем (Wolsan, 1989; Зубов, Халдеева, 1989; Szuma, 2003).

Как было продемонстрировано на примере мелких и средних хищных млекопитающих, одонтологические признаки характеризуются меньшей амплитудой изменчивости, чем собственно краниологические, вероятно, в результате менее выраженной нормы реакции (Кораблёв и др., 2011). В то же время анализ изменчивости зубной системы — технически не сложная процедура, заключающаяся в

визуальной оценке рельефа жевательной поверхности. Этот метод обеспечивает обобщенную оценку морфологической изменчивости, и может применяться в тех случаях, когда необходимо оценить тенденции изменчивости на внутри- или межпопуляционном уровнях в пространственно-временном аспекте.

Каталоги неметрической изменчивости морфотипов зубной системы достаточно хорошо разработаны и широко используются при исследовании хищных млекопитающих, например, волка *Canis lupus* (Кораблев, Алексеева, 1997); лисицы *Vulpes vulpes* (Szuma, 2004); и песца *Alopex lagopus* (Szuma, 2011), что делает полиморфизм зубной системы хищных объектом изучения микроэволюционных процессов в их популяциях (Wolsan, 1989; Szuma, 2002, 2003, 2004, 2011; и др.).

Некоторые аспекты пространственной морфологической изменчивости неметрических признаков черепа енотовидной собаки автохтонных и интродуцированных популяций были рассмотрены в публикации Н. Ansorge и соавторов (2009). Однако до настоящего времени не затрагивались вопросы фенетической изменчивости зубной системы вида в популяциях на макрогеографической шкале.

Таким образом, в этой главе мы осуществляем сравнительный анализ степени и структуры фенетической изменчивости одонтологических признаков в автохтонных и интродуцированных популяциях енотовидной собаки; оцениваем взаимоотношения популяций посредством анализа морфо-фенетических дистанций между выборками, а также определяем микроэволюционные тенденции в популяциях вида, зависящие от внешних (экогенетических) и внутренних (филогенетических) факторов.

Исследования морфологических особенностей жевательной поверхности зубов енотовидной собаки выполнены для восьми выборок из популяций (рис. 54).

В общей сложности исследовано 721 экземпляр, среди них: 1 — восток Польши ($n = 117$), период сбора 1960–2007 гг.; 2 — Приморский край ($n = 15$), период сбора 1949–1971 гг.; 3 — северо-восток Тверской области ($n = 271$), период сбора 2003–2008 гг.; 4 — юго-запад Тверской области ($n = 140$), период сбора 2003–2010 гг.; 5 — юг Вологодской области ($n = 42$), период сбора 1960–1964 гг.; 6 — Хабаровский край ($n = 24$), период сбора 1972–1975; 7 — Амурская область ($n = 59$), период сбора 1969–1972 гг.; 8 — центральные районы Тверской области ($n = 53$), период сбора 1947–1949 гг.

Выборки черепов были сформированы на основе коллекционных фондов следующих учреждений: Институт исследования млекопитающих Польской академии наук в Беловеже, Польша (1); Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия (2); Краниологическая лаборатория Центрально-Лесного заповедника, Тверская область, Россия (3–5), Зоологического музея Московского государственного университета, Москва, Россия (6, 7) и Тверского государственного университета, Тверь, Россия (8).

Автохтонная популяция енотовидной собаки представлена животными, населяющими Приморский и Хабаровский край, Амурскую область. Это выборка самой восточной части материкового ареала вида с координатами между 43–49° с.ш.



Рис. 54. Географическое происхождение исследованных выборок из популяций енотовидной собаки.

На карте использованы следующие обозначения: E Poland — восточная часть Польши (главным образом, сборы на территории Беловежской пуши), NE Tver — северо-восток Тверской области (европейская часть России), SW Tver — юго-запад Тверской области (европейская часть России), C Tver — центральные районы Тверской области, S Vologda — юг Вологодской области (европейская часть России), Primor'e — Приморский край Дальнего Востока России, Amur — Амурская область Дальнего Востока России, Khabarovsk — Хабаровский край Дальнего Востока России.

и 127–135° в.д. Интродуцированные популяции представлены животными, населяющими центральные и северо-восточные регионы европейской части России, а также восточную часть Польши. Енотовидные собаки из европейской части России, используемые в работе, это потомки интродуцированных в 1934 г. особей, непродолжительное время содержащихся на звероферме (Сорокин, 1956; Павлов и др., 1974). Происхождение животных с территории Польши доподлинно не известно. Впервые енотовидная собака была отмечена в этом государстве в 1955 г., куда она проникла, вероятно, в результате иммиграции из сопредельной Белоруссии, а уже 15 лет спустя стала обычным представителем местной фауны (Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Kauhala, Kowalczyk, 2011). Географические и макроклиматические факторы, влияние которых на полиморфизм тестировали, аналогичны используемым в предыдущем разделе. Географические координаты выборок определяли с точностью до 1° с помощью геоинформационной системы в программе настольной картографии MapInfo. Макроклиматические переменные получены из базы открытого доступа World Climate data base (1996–2004 Buttle and Tuttle Ltd.), размещенной по адресу <http://www.worldclimate.com>. Используя географические координаты выборок, подбирали ближайшую метеорологическую станцию из имеющихся в базе данных. Вслед за E. Szuma (2007, 2011) температурный фактор учитывали с точностью до 0,1 °C, а показатели осадков — с точностью до 0,1 мм. Расстояние между выборками варьировало от 50 до 7500 км.

Поскольку часть черепов не содержала информации о половой принадлежности животных, мы не разделяли исследованный материал на половые группы. Использование объединенных выборок продиктовано также отсутствием полового диморфизма используемых нами морфологических маркеров. Проведенное ранее сравнительное изучение распределения частот вариаций этих признаков у самцов и самок лисицы также не выявило достоверности их различий (Szuma, 2002). В работе использовали каталог неметрических вариаций (морфотипов) признаков жевательной поверхности зубов, разработанный Э. Шумой и используемый для аналогичных исследований лисицы (Szuma, 2004) и песца (Szuma, 2011). Подробное описание и иллюстрации вариантов проявления признаков содержатся в цитируемых выше работах. Всего каталог содержит 107 морфотипов, объединенных в 23 группы. Симметричные признаки учитывали на правой и левой зубной аркаде, а в дальнейшем оперировали средним значением (между правой и левой сторонами) частоты проявления каждого отдельного морфотипа.

Статистические методы анализа. За основу приняли схему анализа, используемую для исследования неметрической изменчивости в популяциях евроазиатского бобра.

Стандартную модель многофакторного регрессионного анализа использовали для оценки влияния макроклиматических факторов (после применения метода главных компонент) и географической изменчивости (реперными точками служили географические координаты) на характер проявления частот морфотипов в популяциях. Для исследования паттернов зубного полиморфизма в рассматриваемых популяциях енотовидной собаки применяли анализ главных компонент для частот морфотипов после их арксинусной трансформации. В этом случае фактор географического происхождения выборки (координаты) использовался как предиктор морфологической изменчивости.

Для оценки филогеографического взаимоотношения популяций использовали филограмму, построенную по методу ближайшего связывания (Neighbor-Joining — NJ). Построение выполнено на основе матрицы парных различий в значениях 1-го показателя сходства Животовского (применение метода см. Tamura et al., 2007; Markova et al., 2010; Mazak, 2010).

Распределение частот морфотипов в популяциях. Распределение частот морфотипов строения жевательной поверхности зубов енотовидных собак исследованных популяций представлено в таблице 73.

В целом отметим, что частоты доминирующих и редких морфотипов существенно варьируют в отдельных выборках. Однако среди флуктуирующих морф можно выделить относительно стабильные признаки.

В популяциях енотовидной собаки морфотипы $A1$ и $A2$ являются абсолютно доминирующими. В группе B морфотип $B1$ доминирует на первом верхнем (P^1) и нижнем (P_1) премолярах. Среди морфотипов группы C первый ($C1$) доминирует на P^2 и P_2 . Морфотипы $C1-C3$ мы отмечали на P^3 , а $C1-C4$ на P_3 , в то время как $C1-C5$ на P_4 . В группе D морфотип $D2$ является доминирующим, а морфоти-

пы *D1* и *D3* встречаются с меньшей частотой. Морфотип *E1* доминирует во всех популяциях, *E2* редок, а *E3* вообще отсутствует. Среди морфотипов группы *F* доминирует *F2*, но *F3* и *F1* встречаются крайне редко. В группе *G* первый морфотип доминирует, в то время как второй очень редок. Иная тенденция формируется в проявлении морфотипов группы *H*, где оба морфотипа *H1* и *H2* встречаются с одинаковой частотой. Распределение морфотипов группы *I* в популяциях демонстрирует динамику в доминировании между *I1*, *I2*. Также в группе *J* частоты доминирующих признаков изменяются во всех популяциях. В группе *K* доминирует морфотип *K2*, *K1* достаточно редок, а *K3* очень редок. Среди морфотипов группы *L* наиболее часто встречается *L1*, *L2* редок, *L3* присутствует с минимальной частотой. Со значительной динамикой изменяется частота отдельных морфотипов в группах признаков *I*, *J*, *M*. В группе *N* доминирует морфотип *N1*, напротив, в группе *O* доминирует морфотип *O2*. В наиболее обширной группе признаков *P* вариация *Pcf* характеризуется наибольшей частотой. В некоторых выборках довольно часто проявляется вариация *Pcd*, но все остальные морфотипы проявляются с низкой частотой. Для групп признаков *R* и *S* наиболее часто встречающимися морфотипами являются *R1* и *S1*.

Для оценки географической изменчивости проявления частоты морфотипов мы сравнивали доли их распределения в отдельных выборках, а значимость межпопуляционных различий оценивали по величине χ^2 (табл. 74).

Статистическая значимость различий между выборками подтверждена для 16 из 23 групп признаков: *A*, *C* (на P_2 и P_3) и *D-S*. Наибольшие значения χ^2 и соответствующий им уровень значимости отмечены для групп морфотипов *A*, *D*, *F*, *G*, *I*, *J*, *O*, и *P* ($p < 0,000$). Некоторые морфотипы (*CP²*, *CP³*, *CP₄*), и все относящиеся к группе *S* продемонстрировали отсутствие значимых различий между локалитетами. Важная роль в формировании межпопуляционной изменчивости принадлежит морфотипам, встречающимся с невысокой частотой, таким образом, их можно рассматривать как маркирующие признаки. Среди них группы: *A3*, *BP1d(2)*, *CP2g(2)*, *CP3g(2,3)* и некоторые другие. Наиболее полиморфная группа *P* характеризуется наивысшими значениями χ^2 , равно как и группы морфотипов со значительной флуктуацией частот. С точки зрения эффекта основателя ожидаемо снижения разнообразия морфотипов в интродуцированных популяциях енотовидной собаки. Однако в действительности инвазионные популяции характеризуются достаточно высоким разнообразием морфотипов с экстремально низкой частотой встречаемости ($>0,10$), например, группы признаков *P*, *J*, *F*.

Внутрипопуляционное фенетическое разнообразие. Внутрипопуляционный полиморфизм оценивали с помощью показателя фенетического разнообразия μ , его средние значения для каждой из исследованных выборок проиллюстрированы в таблице 75. Значения популяционного полиморфизма $\mu \pm$ стат. ошибка и структуры внутрипопуляционного разнообразия $h \pm$ *Std.Err* для каждой группы морфотипов содержатся в таблице 76.

Таблица 73. Частоты встречаемости морфотипов в восьми выборках из популяций енотовидной собаки. Значения рассчитаны как среднее между проявлением признака с левой и правой сторон

Группа	Морфотип	Выборка							
		E Poland	Primorie	NE Tver	SW Tver	S Vologda	Khabarovsk	Amur	C Tver
A	1	0,55	0,61	0,18	0,18	0,29	0,91	0,84	0,71
	2	0,45	0,39	0,80	0,82	0,71	0,09	0,16	0,29
	3	0,01	0	0,02	0	0	0,00	0,00	0,00
BP ¹	1	1	1	1	1	1	1,00	1,00	1,00
	2	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	3	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
BP ₁	1	0,98	1	0,99	1	1	1,00	1,00	1,00
	2	0,02	0	0,01	0	0	0,00	0,00	0,00
	3	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
CP ²	1	0,98	1	1	0,98	1	1,00	1,00	0,93
	2	0,01	0	0	0,02	0	0,00	0,00	0,07
	3	0,01	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
CP ³	1	0,68	1	0,77	0,73	0,79	1,00	0,60	0,76
	2	0,1	0	0,12	0,18	0,21	0,00	0,40	0,21
	3	0,22	0	0,1	0,08	0	0,00	0,00	0,03
	4	0	0	0,01	0,01	0	0,00	0,00	0,00
	5	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
CP ₂	1	0,91	1	0,98	0,96	0,97	0,98	0,88	0,95
	2	0,09	0	0,02	0,04	0,03	0,02	0,12	0,05
	3	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	4	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	5	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
CP ₃	1	0,54	0,65	0,59	0,45	0,6	0,36	0,30	0,41
	2	0,26	0,24	0,31	0,43	0,3	0,55	0,60	0,44
	3	0,18	0	0,08	0,11	0,1	0,10	0,10	0,15
	4	0,01	0,12	0,02	0,01	0	0,00	0,00	0,00
	5	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
CP ₄	1	0,03	0	0,02	0	0	0,02	0,00	0,00
	2	0,04	0	0,01	0,02	0	0,00	0,04	0,01
	3	0,06	0	0,08	0,07	0,03	0,23	0,15	0,24
	4	0,57	1	0,55	0,6	0,85	0,61	0,62	0,63
	5	0,29	0	0,35	0,31	0,13	0,14	0,19	0,12
D	1	0,27	0,15	0,03	0,01	0,16	0,00	0,00	0,11
	2	0,69	0,77	0,87	0,89	0,78	0,65	0,59	0,54
	3	0,04	0,08	0,11	0,1	0,05	0,35	0,41	0,34
E	1	0,93	0,92	0,98	0,94	1	0,91	0,58	0,67
	2	0,07	0,08	0,02	0,06	0	0,09	0,42	0,32
	3	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,01
F	1	0,11	0	0,03	0,03	0,03	0,17	0,06	0,08
	2	0,85	1	0,97	0,97	0,97	0,83	0,94	0,92
	3	0,04	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
G	1	0,89	1	0,99	0,97	1	0,96	0,97	0,96
	2	0,11	0	0,01	0,03	0	0,04	0,03	0,04

Окончание табл. 73

Группа	Морфотип	Выборка							
		E Poland	Primorie	NE Tver	SW Tver	S Vologda	Khabarovsk	Amur	C Tver
H	1	0,51	0,77	0,56	0,41	0,44	0,41	0,50	0,46
	2	0,49	0,23	0,44	0,59	0,56	0,59	0,50	0,54
I	1	0,12	0,5	0,79	0,49	0,97	0,87	0,96	0,60
	2	0,88	0,5	0,21	0,51	0,03	0,13	0,04	0,40
J	1	0,54	0,71	0,05	0,08	0,03	0,30	0,08	0,84
	2	0,44	0,29	0,95	0,92	0,97	0,70	0,92	0,16
	3	0,01	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	4	0,01	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
K	1	0,2	0,04	0,19	0,23	0,27	0,13	0,35	0,13
	2	0,7	0,96	0,8	0,76	0,73	0,87	0,65	0,87
	3	0,09	0	0,01	0,01	0	0,00	0,00	0,00
L	1	0,85	0,83	0,97	0,93	1	0,70	0,94	0,90
	2	0,13	0,17	0,03	0,07	0	0,30	0,05	0,10
	3	0,02	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
M	1	0,9	0,45	0,74	0,75	0,57	0,66	0,76	0,56
	2	0,1	0,55	0,26	0,25	0,43	0,34	0,24	0,44
N	1	0,98	1	0,97	0,98	0,85	1,00	0,99	0,91
	2	0,02	0	0,03	0,02	0,15	0,00	0,01	0,09
	3	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
O	1	0,18	0,07	0,05	0,13	0,05	0,07	0,09	0,91
	2	0,82	0,93	0,95	0,87	0,95	0,93	0,91	0,09
P	4 cf	0,43	0,39	0,86	0,81	0,93	0,00	0,13	0,46
	4 cd	0,4	0,39	0,11	0,11	0	0,93	0,80	0,25
	4 gf	0,01	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	4 gd	0,02	0,22	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	4 ec	0,01	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	4 id	0,03	0	0	0,01	0	0,00	0,00	0,00
	4 cid	0,01	0	0	0	0	0,00	0,00	0,29
	3 pe	0,02	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	3 pd	0,01	0	0	0	0	0,07	0,00	0,00
	3 pc	0,05	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	3 cb	0,01	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00
	2 ab	0,01	0	0	0,01	0	0,00	0,02	0,00
	2 pb	0	0	0	0	0	0,00	0,04	0,00
pl	0	0	0,01	0	0	0,00	0,00	0,00	
pi	0	0	0	0	0,07	0,00	0,00	0,00	
R	1	0,75	0,63	0,88	0,9	0,97	0,80	0,74	0,71
	2	0,25	0,38	0,12	0,1	0,03	0,20	0,26	0,29
S	1	0,92	1	0,98	0,94	1	0,93	0,94	0,91
	2	0,08	0	0,02	0,06	0	0,07	0,06	0,09

Таблица 74. Межпопуляционные различия в частоте проявления морфотипов групп А–S у енотовидной собаки

Группа морфотипов	Значения χ^2	Число степеней свободы, df	Уровень значимости
1	2	3	4
A	62,658	8	<0,000
BP1g*	ns	ns	–
BP1d	4,536	4	0,338
CP2g	6,607	4	0,158
CP3g	17,550	12	0,130
CP2d	10,449	4	0,033
CP3d	28,741	12	0,004
CP4d	25,772	16	0,057
D	80,592	8	<0,000
E	11,079	4	0,026
F	33,786	8	<0,000
G	21,778	4	<0,000
H	10,189	4	0,037
I	191,447	4	<0,000
J	164,033	12	<0,000
K	23,206	8	<0,003
L	27,569	8	0,001
M	18,823	4	0,001
N	11,029	4	0,026
O	23,254	4	<0,000
P	544,574	68	<0,000
R	19,648	4	0,001
S	9,527	4	0,049

Примечание. * Только одна вариация признака присутствует во всех выборках

Самые низкие значения внутривидового разнообразия морфотипов обнаружены в выборке с территории Восточной Польши, Приморского края, на Дальнем Востоке и южной части Вологодской области. Две выборки с территории Тверской области продемонстрировали высокие значения μ , особенно из её юго-западной и центральной частей.

Показатель фенетической структуры популяций (h), характеризующий доленое участие редких фенотипов в формировании общего внутривидового полиморфизма, указывает на существенные различия между популяциями. Структура фенотипов более насыщена редкими морфами в транслоцированных популяциях, что мы отмечали на уровне общей тенденции, когда анализировали частоту встречаемости морфотипов. Среди исследованных выборок енотовидной собаки наибольшие значения h отмечены на юге Вологодской и северо-востоке Тверской областей (более чем 0,430), наименьшие значения — в выборке из восточной ча-

сти Польши (0,332). В автохтонных популяциях значения h варьируют от 0,196 до 0,242.

Таблица 75. Средние значения эпигенетического разнообразия (μ) в популяциях енотовидной собаки, рассчитанные по 23 группам морфотипов

Выборка	$\mu \pm Std.Err$	$h \pm Std.Err$
E Poland (1)	1,593±0,164	0,332±0,044
Primor'e (2)	1,563±0,367	0,245±0,026
NE Tver (3)	1,728±0,095	0,431±0,027
SW Tver (4)	1,789±0,137	0,409±0,038
S Vologda (5)	1,522±0,291	0,490±0,083
Khabarovskij kray (6)	1,646±0,318	0,196±0,088
Amurskaja oblast' (7)	1,741±0,230	0,218±0,065
C Tver (8)	1,889±0,233	0,278±0,034
Среднее	1,684±0,229	0,325±0,051

Характер наследования неметрических вариаций признаков зубной системы. Для исследования характера наследования признаков мы использовали девять групп морфотипов: A , $B(P^1)$, $C(P^2)$, D , E , F , K , L , N (рис. 55, и табл. 77) в соответствии с требованиями формулы разложения биннома. Среди указанных признаков, морфотипы группы A описывают изменчивость поверхности коронки P^3 , B — изменчивость количества корней P^1 , C — особенности строения жевательной поверхности P^2 , P^3 , P_2 , P_3 , и P_4 , D — варианты строения передней части коронки P^4 , E — варианты строения поверхности параконида P^4 , F — буккальную поверхность коронки P^4 , K и L содержат сведения об изменчивости постерлингвальной и постербуккальной частей коронки M_1 и морфотипы группы N кодируют количество корней M_3 . Для всех групп морфотипов мы использовали частоту их встречаемости в генеральной выборке черепов.

Результаты анализа свидетельствуют, что пять групп морфотипов (B , C , E , L , N) из девяти демонстрируют соответствие между ожидаемой согласно формуле Харди-Вайнберга и наблюдаемой частотами проявления. Теоретически это может объясняться тем, что указанные группы морфотипов имеют простой характер наследования, поскольку локализованы в двух аллелях или двух группах аллелей одного гена. Иными словами, если в популяциях частоты фенетического проявления признака не уклоняются от ожидаемых, мы можем предполагать их тесную корреляцию с генетической изменчивостью. В случае, когда наблюдаемые частоты проявления признака уклоняются от ожидаемых, можно сделать вывод, о вероятном сложном характере передачи наследственной информации вследствие явлений эпистаза или наличия аллелей, локализованных в разных участках генов, при простом наследовании флуктуации частот признаков лучше отражают генетическую дивергенцию популяций.

Для графического отображения количественных различий в структуре фенотипа популяций енотовидной собаки мы применяли лепестковые диаграммы

Таблица 76. Полиморфизм и структура фенетического разнообразия в исследованных выборках енотовидной собаки для каждой группы морфотипов

Группа морфотипов	E Poland		Primor'e		NE Tver		SW Tver		S Vologda		Khabarovskij kraj		Amurskaja oblast'		C Tver	
	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$
A	1,995± 0,136	0,269± 0,045	1,976± 0,355	0,215± 0,026	2,132± 0,094	0,304± 0,031	1,768± 0,127	0,411± 0,042	1,908± 0,234	0,363± 0,078	1,575± 0,319	0,192± 0,102	1,732± 0,214	0,244± 0,080	1,907± 0,202	0,302± 0,895
BP1g	1,000± 0,161	0,667± 0,054	1,000± 0,354	0,215± 0,026	1,000± 0,096	0,667± 0,032	1± 0,122	0,667± 0,041	1,000± 0,229	0,667± 0,076	1,000± 0,302	0,000± 0,000	1,000± 0,204	0,000± 0,000	1,000± 0,198	0,000± 0,745
BP1d	1,000± 0,15	0,574± 0,05	1,000± 0,354	0,215± 0,026	1,199± 0,089	0,617± 0,03	1± 0,122	0,667± 0,041	1,000± 0,229	0,667± 0,076	1,000± 0,302	0,000± 0,000	1,000± 0,204	0,000± 0,000	1,000± 0,198	0,000± 0,745
CP2g	1,000± 0,149	0,547± 0,05	1,000± 0,354	0,215± 0,026	1,000± 0,092	0,625± 0,031	1,282± 0,134	0,573± 0,045	1,000± 0,229	0,667± 0,076	1,000± 0,302	0,000± 0,000	1,000± 0,204	0,000± 0,000	1,517± 0,216	0,172± 0,802
CP3g	1,302± 0,247	0,439± 0,049	1,000± 0,5	0,1± 0,019	2,690± 0,157	0,46± 0,031	2,729± 0,225	0,454± 0,045	1,815± 0,401	0,637± 0,08	1,000± 0,426	0,000± 0,000	1,979± 0,392	0,196± 0,077	2,277± 0,363	0,255± 1,483
CP2d	1,572± 0,245	0,686± 0,049	1,000± 0,5	0,1± 0,019	1,280± 0,14	0,741± 0,028	1,547± 0,218	0,691± 0,044	1,341± 0,367	0,736± 0,073	1,298± 0,478	0,060± 0,055	1,645± 0,376	0,129± 0,061	1,421± 0,348	0,084± 1,302
CP3d	2,786± 0,248	0,364± 0,05	2,698± 0,624	0,075± 0,016	3,060± 0,156	0,395± 0,031	3,305± 0,222	0,339± 0,044	2,685± 0,48	0,465± 0,096	2,712± 0,557	0,342± 0,152	2,697± 0,360	0,339± 0,097	2,862± 0,373	0,372± 1,999
CP4d	2,367± 0,223	0,255± 0,045	1,000± 0,5	0,1± 0,019	3,450± 0,147	0,318± 0,029	3,194± 0,225	0,361± 0,045	2,119± 0,484	0,582± 0,097	3,177± 0,502	0,435± 0,165	3,257± 0,344	0,451± 0,117	3,008± 0,369	1,402± 1,997
D	2,403± 0,114	0,196± 0,038	2,395± 0,302	0,233± 0,026	2,067± 0,086	0,329± 0,029	1,849± 0,126	0,384± 0,042	2,270± 0,201	0,233± 0,067	1,953± 0,298	0,318± 0,135	1,983± 0,205	0,328± 0,095	2,757± 0,112	0,586± 1,694
E	1,000± 0,144	0,497± 0,048	1,543± 0,375	0,208± 0,025	1,280± 0,092	0,575± 0,031	1,465± 0,135	0,512± 0,045	1,000± 0,224	0,667± 0,075	1,564± 0,312	0,188± 0,098	1,987± 0,205	0,329± 0,095	2,206± 0,189	0,402± 0,897
F	1,572± 0,13	0,293± 0,043	1,000± 0,354	0,215± 0,026	1,341± 0,091	0,553± 0,03	1,319± 0,128	0,56± 0,043	1,341± 0,235	0,562± 0,078	1,758± 0,308	0,253± 0,117	1,488± 0,202	0,163± 0,059	1,533± 0,208	0,178± 2,747
G	1,000± 0,073	0,182± 0,036	1,000± 0,25	0,375± 0,03	1,199± 0,06	0,404± 0,03	1,357± 0,08	0,322± 0,04	1,000± 0,16	0,5± 0,08	1,408± 0,190	0,204± 0,103	1,328± 0,127	0,164± 0,059	1,383± 0,128	0,191± 0,499
H	2,000± 0,002	0± 0,001	1,842± 0,135	0,433± 0,031	1,993± 0,007	0,003± 0,003	1,984± 0,015	0,338± 0,008	1,993± 0,021	0,004± 0,011	1,985± 0,036	0,492± 0,179	2,000± 0,001	0,500± 0,114	1,998± 0,010	0,499± 0,208
I	1,650± 0,072	0,177± 0,036	2,000± 0,035	0,482± 0,011	1,815± 0,035	0,09± 0,018	2± 1,544±	0± 0,614±	1,341± 0,159	0,334± 0,08	1,674± 0,154	0,337± 0,140	1,408± 0,120	0,204± 0,065	1,981± 0,027	0,491± 0,299
J	1,955± 0,194	0,36± 0,048	1,908± 0,499	0,125± 0,031	1,436± 0,118	0,639± 0,029	1,544± 0,166	0,614± 0,042	1,341± 0,444	0,668± 0,111	1,920± 0,417	0,230± 0,111	1,544± 0,260	0,136± 0,053	1,741± 0,299	0,185± 1,163

Окончание табл. 76

Группа морфотипов	E Poland		Primor'e		NE Tver		SW Tver		S Vologda		Khabarovskij kraj		Amurskaja oblast'		C Tver	
	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$	$\mu \pm S_u$	$h \pm S_h$
K	1,648±	0,151±	1,392±	0,209±	2,046±	0,337±	2,133±	0,289±	1,888±	0,372±	1,674±	0,225±	1,954±	0,318±	1,662±	0,221±
	0,113	0,038	0,374	0,021	0,089	0,03	0,122	0,041	0,324	0,108	0,311	0,109	0,202	0,092	0,236	2,312
L	1,000±	0,33±	1,751±	0,21±	1,341±	0,554±	1,521±	0,493±	1,000±	0,667±	1,920±	0,307±	1,424±	0,141±	1,607±	0,202±
	0,149	0,05	0,37	0,025	0,093	0,031	0,135	0,045	0,316	0,105	0,300	0,132	0,212	0,057	0,243	0,862
M	1,600±	0,196±	1,995±	0,487±	1,877±	0,06±	1,87±	0,065±	1,990±	0,004±	1,949±	0,000±	1,859±	0,000±	1,993±	0,496±
	0,098	0,049	0,025	0,025	0,031	0,015	0,044	0,022	0,034	0,017	0,088	0,000	0,100	0,000	0,021	0,277
N	1,280±	0,572±	1,000±	0,215±	1,341±	0,555±	1,273±	0,576±	1,714±	0,426±	1,000±	0,000±	1,231±	0,077±	1,575±	0,192±
	0,17	0,057	0,354	0,031	0,095	0,032	0,142	0,047	0,371	0,124	0,295	0,000	0,243	0,047	0,243	0,864
O	1,768±	0,12±	1,510±	0,393±	1,436±	0,277±	1,683±	0,158±	1,436±	0,283±	1,494±	0,247±	1,586±	0,293±	1,581±	0,291±
	0,063	0,032	0,214	0,026	0,055	0,027	0,063	0,032	0,188	0,094	0,181	0,116	0,106	0,081	0,126	0,509
P	1,336±	0,474±	2,952±	0,024±	1,832±	0,867±	2,25±	0,812±	1,493±	0,922±	1,494±	0,033±	2,590±	0,106±	2,950±	0,130±
	0,732	0,061	1,292	0,031	0,25	0,021	0,439	0,037	0,892	0,074	0,937	0,038	0,810	0,049	1,022	1,414
R	1,866±	0,064±	1,989±	0,469±	1,650±	0,176±	1,612±	0,194±	1,341±	0,336±	1,807±	0,403±	1,875±	0,437±	1,906±	0,453±
	0,055	0,028	0,063	0,031	0,051	0,026	0,074	0,037	0,223	0,111	0,126	0,160	0,070	0,114	0,074	0,442
S	1,543±	0,225±	1,000±	0,375±	1,280±	0,376±	1,462±	0,269±	1,000±	0,5±	1,504±	0,252±	1,479±	0,240±	1,575±	0,287±
	0,102	0,051	0,25	0,03	0,065	0,032	0,083	0,041	0,236	0,118	0,184	0,120	0,125	0,078	0,142	0,539

(рис. 55). Для построения диаграмм использовали частоты проявления морфотипов, различия которых в популяциях подтверждены высокими значениями χ^2 (11,03–544,57; $p < 0,05$) и имеют простой характер наследования.

Таблица 77. Характер наследования признаков в девяти группах морфотипов зубной системы енотовидной собаки

Группа	Морфотип	Наблюдаемая частота	Ожидаемая частота	Частоты генов	Сумма средне-квадратичных отклонений	Генотипическая обусловленность
А	1	0,362	0,460	$p = 0,678$	0,058	сложная
	2	0,634	0,438	$q = 0,322$		
	3	0,006	0,104			
ВР1d	1	0,994	0,994	$p = 0,997$	4,86	простая
	2	0,006	0,006	$q = 0,003$		
	3	0	0	$p = 0,995$		
СР2g	1	0,992	0,990025	$q = 0,005$	<0,000	простая
	2	0,006	0,00995			
	3	0,002	0,000025			
D	1	0,124	0,275	$p = 0,524$	0,136	сложная
	2	0,8	0,499	$q = 0,476$		
	3	0,076	0,227			
E	1	0,954	0,955	$p = 0,977$	<0,000	простая
	2	0,046	0,045	$q = 0,023$		
	3	0	0,001			
F	1	0,04	0,266	$p = 0,516$	0,307	сложная
	2	0,952	0,499	$q = 0,484$		
	3	0,008	0,234			
K	1	0,186	0,338	$p = 0,582$	0,139	простая
	2	0,79	0,486	$q = 0,418$		
	3	0,022	0,174			
L	1	0,916	0,914	$p = 0,956$	<0,000	простая
	2	0,08	0,084	$q = 0,044$		
	3	0,004	0,002			
N	1	0,956	0,956	$p = 0,978$	<0,000	простая
	2	0,044	0,043	$q = 0,022$		
	3	0	0,000			

Изучение наиболее изменчивых и имеющих простой характер наследования признаков позволяет лучше понять межпопуляционную изменчивость вида. Так, автохтонная популяция Хабаровского края характеризуется структурой фенонда, сходной с животными восточной части Польши. Только первый морфотип из группы I различается частотой проявления между двумя выборками. Локалитеты европейской части России демонстрируют большую дивергенцию от автохтонных, за исключением выборки из центральной части Тверской области, которая

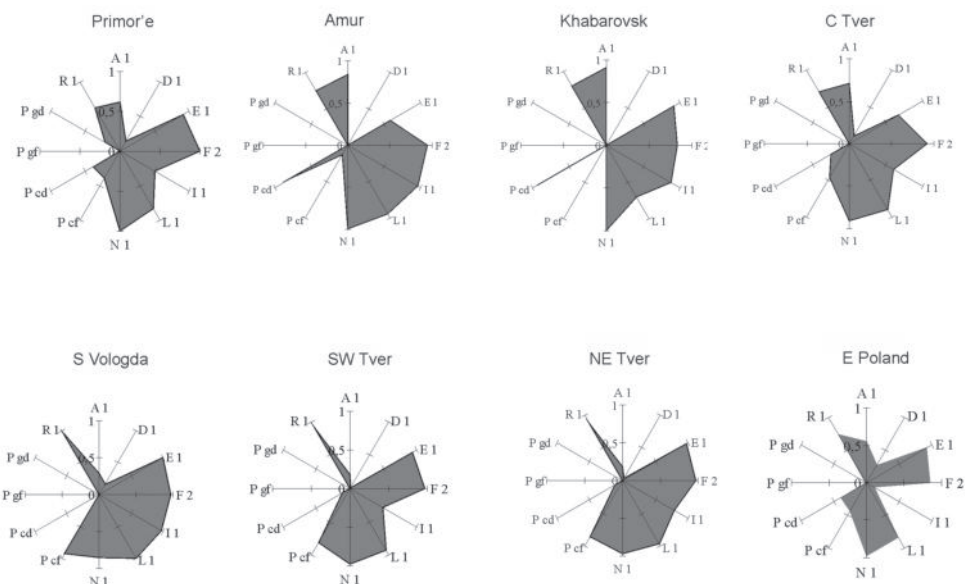


Рис. 55. Фенетическая структура автохтонных и интродуцированных популяций енотовидной собаки на основе частот встречаемости 12 морфотипов из 9 групп.

фенетически близка к животным Хабаровского края и Амурской области. Среди исследованных выборок обе современные популяции из северо-восточной и юго-западной частей Тверской области характеризуются сходством фенетической структуры, в то время как популяция юга Вологодской области отличается частотой проявления морфотипов *A1*, *I1* и *N1*. У животных этой выборки на M_3 часто встречается морфологически сложное строение корневой части зуба. Усложнение проявляется вследствие наличия особей с расщепленной апикальной частью корня (морфотип *N2*). Также следует отметить очевидные различия между популяциями Дальнего Востока. Енотовидные собаки Приморья отличаются от животных Амурской области и Хабаровского края. Количественные генетические различия популяций могут быть оценены на основе групп морфотипов *E*, *L*, *N*, поскольку они имеют простой характер наследования. В этом случае относительно высокая генетическая дифференциация отмечается в популяциях Приморья, юга Вологодской области и восточной Польши.

Анализ морфо-фенетического сходства популяций. Сходство популяций по комплексу неметрических признаков оценивали с помощью показателя сходства по полиморфным признакам (τ критерий), рассчитанного для восьми выборок енотовидной собаки. Парные сравнения популяций вскрыли их достоверную дивергенцию, значения показателя сходства и степень достоверности различий показаны в таблице 78.

Таблица 78. Средние значения показателя сходства и его статистическая ошибка, рассчитанные по всем морфотипам, для популяций енотовидной собаки (над диагональю) и степень статистической достоверности различий

Выборка	E-Poland	N-E Tver	S-W Tver	S-Vologda	Primor'e	Khabarovskij kraj	Amurskaja oblast'	C Tver
E-Poland		0,919± 0,017	0,926± 0,018	0,885± 0,025	0,944± 0,039	0,856± 0,003	0,862± 0,021	0,869± 0,024
N-E Tver	99,0		0,992± 0,004	0,932± 0,010	0,899± 0,039	0,888± 0,057	0,905± 0,020	0,926± 0,022
S-W Tver	99,9	95,0		0,926± 0,020	0,893± 0,043	0,888± 0,027	0,906± 0,025	0,937± 0,021
S-Vologda	99,9	99,9	99,0		0,892± 0,047	0,907± 0,042	0,931± 0,032	0,907± 0,029
Primor'e	95,0	95,0	95,0	95,0		0,853± 0,038	0,841± 0,042	0,844± 0,084
Khabarovskij kraj	99,0	95,0	95,0	95,0	99,9		0,970± 0,022	0,929± 0,025
Amurskaja oblast'	99,0	99,0	99,0	95,0	95,0	95,0		0,936± 0,025
C Tver	99,0	99,9	99,0	95,0	99,9	95,0	95,0	

В целом высокий уровень достоверности статистических различий (варьирует от 95 до 99,9%) наблюдается между всеми выборками. Уровень дивергенции между автохтонной популяцией Приморья и интродуцированными в европейской части России статистически значим ($p > 0,05$), однако парное сравнение Приморья с территорией Польши демонстрирует большее сходство ($p = 0,05$). Наибольшая фенетическая дифференциация наблюдается между популяциями юга Вологодской области и Польшей, эта пара выборок различается на 11,1%. Остальные парные сравнения указывают на флуктуацию уровня дивергенции, варьирующую от 0,8 до 10,8%.

Обобщенные паттерны взаимоотношения исследованных выборок енотовидной собаки показаны на филограмме (рис. 56).

На первом уровне классификации все локалитеты распадаются на две большие группы: первая включает выборки Восточной Польши, Приморья, Северо-востока и Запада Тверской области. Вторая группа содержит Амурскую область, Хабаровский край, центральные районы Тверской и юг Вологодской областей.

На филограмме хорошо виден дистанцированный от остальных кластер, включающий популяции Приморья и восточной Польши. Современные популяции, населяющие запад и восток Тверской области, образуют отдельный кластер с минимальной дистанцией между собой, они четко отграничены от животных юга Вологодской области. Ветви филограммы пропорциональны дистанции различий между популяциями, исходя из этого, можно сделать вывод о высоком морфологическом сходстве современных енотовидных собак Тверской области, разграниченных относительно небольшой географической дистанцией, и собранных в один и тот же период времени. Выборка, полученная от животных, населяющих

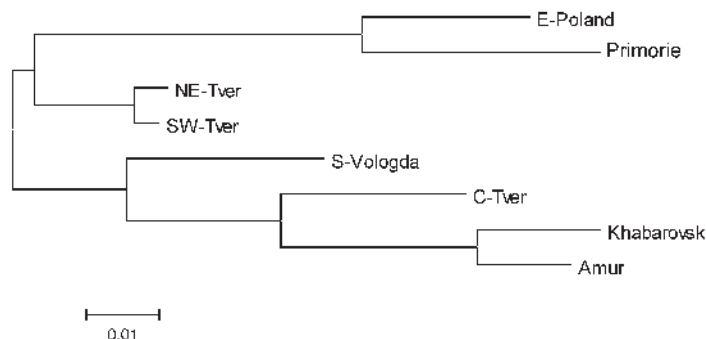


Рис. 56. NJ филограмма, сконструированная для восьми выборок енотовидной собаки, на основе матрицы различий. Оптимальная конфигурация филограммы обладает суммарной длиной ветвей (сумма различий популяций) 0,274.

Вологодскую область, отличается от енотовидных собак Тверской области, в то время как географическое расстояние между ними сравнительно небольшое. Неожиданно высокое сходство, на фоне остальных выборок обнаруживается между автохтонами Приморья и енотовидными собаками, населяющими Польшу, несмотря на значительные пространственно-временные различия.

Результаты факторного анализа указывают, что фенетическая изменчивость исследованных популяций енотовидной собаки описывается семью главными компонентами (ГК). Из них три первых ГК описывают $\approx 71\%$ изменчивости животных, а собственное значение матрицы первых трех определяют их наибольшую статистическую значимость (табл. 79).

Таблица 79. Собственные значения корреляционной матрицы и зависимая статистика

Порядковый номер ГК	Собственное значение фактора	Общий процент изменчивости
1	23,17	31,73
2	15,61	21,38
3	12,77	17,50
4	8,42	11,53
5	6,45	8,84
6	4,45	6,09
7	2,13	2,92

Учитывая значения статистики, для дальнейшего анализа применяли три первые ГК. Факторная нагрузка давала представление о максимальной детерминации выборок отдельными ГК. Одновременно их значения можно рассматривать как координаты популяций в факторном пространстве (табл. 80).

Анализ главных компонент, проведенный для морфотипов группы С, описывающих изменчивость верхних и нижних премоляров, указывает на высокую корреляцию ГК1, оцениваемую по факторной нагрузке с морфотипами P^2 ($C1$, $C2$, $C3$), P^3

(C1, C4), P₂ (C1, C2, C3), P₃ (C4, C5), P⁴ (F, G) и M₁ (K, L, P3, P4). Факторная нагрузка морфотипов I³ (A), P⁴ (D, E, F) и M₁ (P4, S) определяет их высокую корреляцию со второй компонентой (ГК2). Третий и четвертый факторы (ГК3-4) коррелируют преимущественно (R≥0,60) с P₂ (C3), M¹ (H), P⁴ (J), M₁ (K, L, R) и P² (C2), M₃ (N, O), соответственно. Аналогичный статистический анализ, выполненный для признаков P⁴ (группы D, E, F, G), указывает на высокую корреляцию первой компоненты с морфотипами D1, D2, D3, F1, F2, F3, G1, G2, в то время как вторая коррелирует с морфотипами E1, E2. Факторная нагрузка морфотипов групп H, I, J, K, L, P, и R, описывающих изменчивость M¹, P₄, и M₁, показывает корреляцию признаков H1, I2, J3, J4, K3, L1, L2, O1, O2 и P3, с первой компонентой, в то время как признаки H1, H2, K2, N1, N2 и R1 коррелируют со второй компонентой (таблица 81).

Таблица 80. Координаты выборок черепов из популяций енотовидной собаки в пространстве главных компонент

Выборка	ГК 1	ГК 2	ГК 3
E Poland	11,304	-2,061	1,410
Primor'e	-4,241	-2,783	6,655
NE Tver	-1,259	-4,202	-2,320
SW Tver	-0,534	-1,439	-2,910
S Vologda	-3,657	-3,413	-2,751
Khabarovsk	-0,894	3,660	1,806
Amur	-0,131	4,916	-3,832
C Tver	-0,588	5,321	1,942

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены наибольшие значения факторной нагрузки для каждой выборки.

Наибольшая факторная нагрузка отличает первую ГК, преимущественно она описывает изменчивость енотовидной собаки Восточной Польши, Приморского края и юга Вологодской области. Вторая ГК при меньших значениях факторной нагрузки объясняет фенотип популяций центра и северо-востока Тверской области, юга Вологодской области, Хабаровского края и Амурской области. Третья ГК определяет, главным образом, изменчивость животных популяций Приморья, запада Тверской и Амурской областей.

Таким образом, две первых ГК использованы как наиболее информативные переменные, обобщающие наибольшую долю морфологической изменчивости используемых зубных маркеров енотовидной собаки. Графическое отображение популяций в пространстве первых двух ГК показано на диаграмме рассеивания (рис. 57).

Положение популяций относительно двух первых ГК воспроизводит их ординацию по соотношению частот встречаемости 107 фенотипических вариаций 23 групп признаков. В факторном пространстве воспроизводится значительная часть фенетической вариативности (≈53%), что позволяет анализировать степень их дифференциации по всему объему признаков.

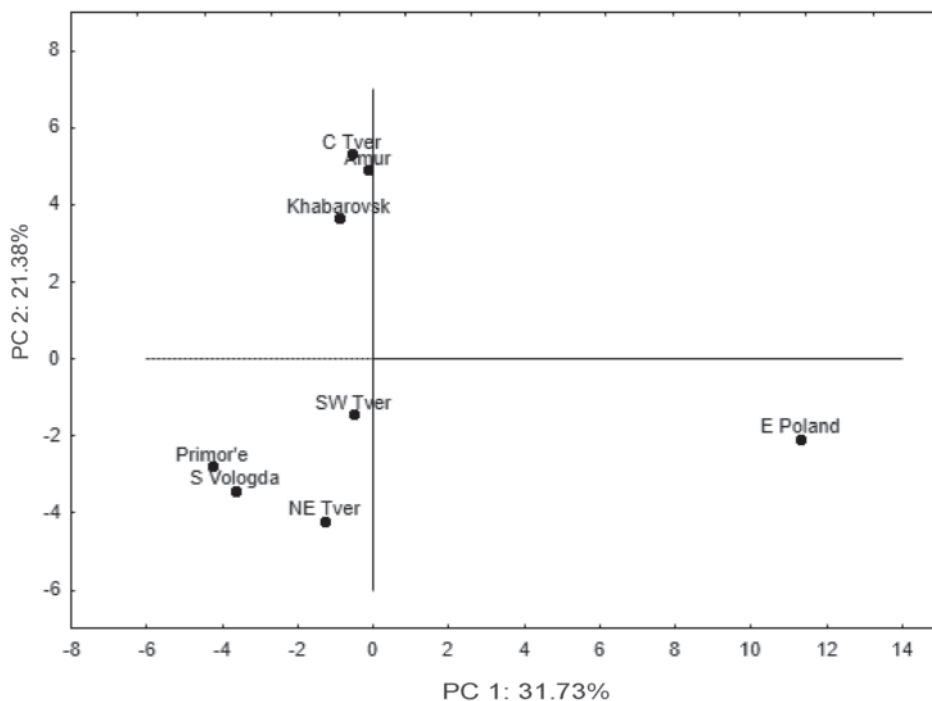


Рис. 57. Диаграмма распределения популяций енотовидной собаки в пространстве двух первых главных компонент.

В ортогональной системе координат, образованной двумя ГК, выборки из северо-востока, запада Тверской и юга Вологодской областей располагаются близко друг к другу. В верхней правой четверти поля графика компактную группу образуют выборки из популяций центральных районов Тверской, Амурской областей и Хабаровского края. Популяция востока Польши с максимальной дистанцией от других выборок занимает нижнее правое поле графика.

Взаимоотношение популяций, воспроизведенное в пространстве ГК, в общих чертах соответствует филогенетической ординации, с той разницей, что популяция Польши занимает существенно иное, обособленное, положение. Такое взаимоотношение выборок согласуется также с их количественными генетическими различиями, обнаруженными в результате изучения характера наследования признаков. Таким образом, животные из области Дальнего Востока характеризуются существенными отличиями между собой. Однако, интродуцированные популяции различаются в большей мере, в отдельных случаях проявляя сходство с автохтонными, но при этом сохраняют определенную самобытность. Факторы, определяющие дифференциацию популяций на этом этапе анализа, остаются неочевидными, их анализу посвящен следующий раздел.

Таблица 81. Значения корреляций (факторной нагрузки) морфотипов групп С, проявляющихся на P², P³, P₂, P₃, P₄ групп D, E, F, G на P⁴, H, I на M¹ группы J на P₄ групп K, L, P, R на M₁ групп M, O на M₃, и группы R на M₁ главными компонентами (PC1–4)

Признак	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
A2	0,09	0,80	0,40	-0,32
A2	-0,09	-0,80	-0,40	0,33
A3	0,35	-0,51	-0,17	-0,04
BP1d1	-0,85	0,40	-0,03	0,01
BP1d2	0,85	-0,40	0,03	-0,01
CP2g1	-0,21	-0,45	-0,17	-0,81
CP2g2	0,07	0,48	0,15	0,81
CP2g3	0,95	-0,21	0,16	0,02
CP3g1	-0,46	-0,13	0,71	-0,29
CP3g2	-0,01	0,39	-0,72	0,24
CP3g3	0,88	-0,38	-0,05	0,12
CP3g4	-0,11	-0,44	-0,45	0,01
CP2d1	-0,59	-0,45	0,44	0,02
CP2d2	0,59	0,45	-0,44	-0,02
CP3d1	-0,10	-0,90	0,33	0,21
CP3d2	-0,14	0,84	-0,38	-0,31
CP3d3	0,74	0,31	-0,33	0,38
CP3d4	-0,31	-0,40	0,72	-0,16
CP4d1	0,70	-0,21	0,10	-0,34
CP4d2	0,73	0,21	-0,38	-0,09
CP4d3	0,02	0,88	-0,04	0,05
CP4d4	-0,54	-0,32	0,51	0,04
CP4d5	0,50	-0,27	-0,65	-0,04
D1	0,52	-0,40	0,43	0,39
D2	-0,20	-0,86	-0,22	-0,13
D3	-0,16	0,95	-0,10	-0,17
E1	-0,01	-0,85	0,10	-0,12
E2	0,01	0,85	-0,11	0,11
E3	-0,05	0,54	0,22	0,78
F1	0,47	0,56	0,11	-0,29
F2	-0,64	-0,45	-0,13	0,26
F3	0,95	-0,21	0,16	0,02
G1	-0,97	-0,20	-0,09	-0,01
G2	0,97	0,20	0,09	0,01
H1	-0,19	-0,38	0,63	-0,14
H2	0,19	0,38	-0,63	0,14
I1	-0,69	0,26	-0,46	-0,23
I2	0,69	-0,26	0,46	0,23
J1	0,19	0,27	0,85	0,39

Окончание табл. 81

J2	-0,21	-0,27	-0,85	-0,39
J3	0,95	-0,21	0,16	0,02
J4	0,95	-0,21	0,16	0,02
K1	0,16	0,12	-0,91	-0,07
K2	-0,47	-0,02	0,80	0,06
K3	0,95	-0,28	0,10	0,02
L1	-0,18	-0,35	-0,66	0,50
L2	0,11	0,34	0,66	-0,49
L3	0,95	-0,21	0,16	0,02
M1	0,80	-0,03	-0,51	-0,24
M2	-0,80	0,03	0,51	0,24
N1	0,24	0,12	0,28	-0,71
N2	-0,24	-0,12	-0,28	0,71
O1	0,08	0,54	0,22	0,78
O2	-0,08	-0,54	-0,22	-0,78
P4cf	-0,17	-0,72	-0,39	0,53
P4cd	0,14	0,66	0,20	-0,70
P4gf	0,95	-0,21	0,16	0,02
P4gd	-0,27	-0,31	0,77	-0,15
P4ec	0,95	-0,21	0,16	0,02
P4id	0,93	-0,26	0,05	0,04
P4cid	-0,02	0,54	0,23	0,78
P3pe	0,95	-0,21	0,16	0,02
P3pd	0,06	0,35	0,23	-0,57
P3pc	0,95	-0,21	0,16	0,02
P3cb	0,95	-0,21	0,16	0,02
P2ab	0,41	0,30	-0,48	-0,28
P2pb	-0,01	0,50	-0,43	-0,34
P2pb	-0,11	-0,43	-0,26	-0,05
P2pi	-0,31	-0,35	-0,31	0,26
R1	-0,15	-0,40	-0,74	0,07
R2	0,13	0,39	0,75	-0,07
S1	-0,60	-0,70	0,04	-0,13
S2	0,60	0,70	-0,04	0,13

Примечание. * Жирным шрифтом выделены максимальные значения факторной нагрузки ($\geq 0,60$) здесь и далее.

Влияние внешних геоклиматических факторов на полиморфизм зубной системы. В результате применения метода главных компонент в модели факторного анализа были получены оси, обобщающие вариабельность семи внешних геоклиматических переменных (табл. 82).

Таблица 82. Факторная нагрузка отдельных геоклиматических переменных на оси главных компонент (ГК)

Переменная	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7
Географическая долгота	-0,93	0,23	-0,25	0,05	0,07	-0,04	0,00
Географическая широта	0,66	-0,32	0,67	-0,11	-0,04	-0,03	0,00
Среднегодовая температура	0,77	0,07	-0,62	0,00	-0,15	-0,02	0,00
Годовая сумма осадков	0,20	0,93	0,10	-0,30	0,00	0,00	0,00
Ср. температура января	0,96	-0,12	-0,23	-0,07	0,08	0,04	0,00
Ср. температура июля	-0,64	-0,61	-0,29	-0,36	0,00	0,00	0,00
Годовая амплитуда температур	-0,97	0,08	0,19	0,00	-0,14	0,04	0,00

Как следует из факторной нагрузки и суммарного процента объясняемой изменчивости, большую информационную ценность представляют первых четыре оси (99,11%). Но, исходя из фактических значений корреляции абиотических факторов с макропеременными — ГК, наиболее целесообразно в дальнейшем анализе использовать первых три ГК — (ГК1: Eigenvalue = 4,21 и 60,11% объясненной изменчивости; ГК2: Eigenvalue = 1,42 и 20,31%; ГК3: Eigenvalue = 1,07 и 15,34%). Собственные значения матрицы (Eigenvalues) четырех последующих ГК были существенно меньше единицы, поэтому в дальнейшем анализе не имели физического смысла.

Наибольшей факторной нагрузкой на ГК1 характеризуются географическая широта (-0,93), средняя температура января (0,96), и средняя амплитуда температур (-0,97). ГК2 в наибольшей мере воспроизводит изменчивость годовой суммы осадков (0,93) и средней температуры июля (-0,61). ГК3 наибольшей факторной нагрузкой описывает географическую долготу (0,67), среднегодовую температуру (-0,62).

Таким образом, в результате проведенного анализа получили три макропеременных, обобщающих варьирование внешних геоклиматических факторов.

В модели регрессионного анализа использовали три оси, обобщающие варьирование факторов внешней среды (предикторы Clim) и четыре оси, воспроизводящие изменчивость фенетических признаков (зависимые переменные Morph). Предикторами выступали ГК, обобщающие абиотические факторы среды (Clim), а зависимыми переменными — ГК, объясняющие вариабельность частот морфотипов (Morph). Основные параметры и факторы, влияющие на динамику частот морфотипов, представлены в таблице 83, которая может рассматриваться как диагностическая панель морфо-фенетической изменчивости енотовидной собаки.

Большинство групп морфотипов зубов коррелирует с двумя ГК, обобщающими геоклиматические факторы. Исключение составляют признаки *CP2d1-2* и

CP3g1-2, которые достоверно связаны лишь с одной ГК. Коэффициент Фишера определяет статистически значимый, но невысокий вклад в описание варьирования частот морфотипов абиотических переменных. Только группы признаков *K1-2*, *L1-2* в большей степени определяются отдельными геоклиматическими факторами. Физический смысл обнаруженной корреляции частот морфотипов с абиотическими факторами среды может рассматриваться в двух аспектах. Во-первых, географическая изменчивость животных, определяемая в пространстве долготы и широты, однако биологическая интерпретация этого типа полиморфизма заключается в локальных природно-климатических различиях, и ее можно рассматривать как проявление адаптивной изменчивости. Графические проявления этого типа полиморфизма отражены на графиках (рис. 58).

Таблица 83. Результаты многофакторного регрессионного анализа, определяющего влияние геоклиматических факторов на динамику частот морфотипов зубов в популяциях енотовидной собаки (только статистически значимые зависимости)

Группа морфотипов	R	R ²	F	P	Основные предикторы	Значения коэффициентов Парето α
A	0,954	0,911	10,23	0,04	Географическая долгота, ср. температура января	3,78–4,05
CP2d1-2	0,953	0,908	9,85	0,04	Годовая сумма осадков, ср. температура января	4,87
CP3g1-2	0,957	0,916	10,86	0,04	Географическая долгота, среднегодовая температура	5,06
CP3d3	0,960	0,921	11,65	0,04	Годовая сумма осадков, ср. температура июля, географическая долгота, среднегодовая температура	3,60–4,30
K1-2, L1-2	0,993	0,987	74,11	0,003	Географические долгота и широта, ср. температура января, годовая сумма осадков	10,06–10,68

Группа признаков *A* определяет строение коронки резцов верхней челюсти. В популяциях автохтонной части ареала признак представлен с меньшей частотой, чем в интродуцированных. Обнаруживается тенденция возрастания частоты встречаемости более сложной формы коронки в интродуцированных популяциях.

Группа признаков *C* определяет степень сложности строения коронки премоляров обеих челюстей. Признак *CP3d* кодирует строение коронки третьего премоляра. Присутствует тенденция усложнения формы жевательной поверхности этого зуба в интродуцированных популяциях, в то время как у животных Дальнего Востока, напротив, чаще встречается простая форма жевательной поверхности премоляра.

Группа признаков *K* описывает строение жевательной поверхности лингвальной стороны первого моляра нижней челюсти. На графике определяется зависимость частоты встречаемости простой формы этой поверхности от географической широты. В популяциях более высоких широт инвазионной части ареала эта морфа встречается с большей частотой, у автохтонных животных относительно

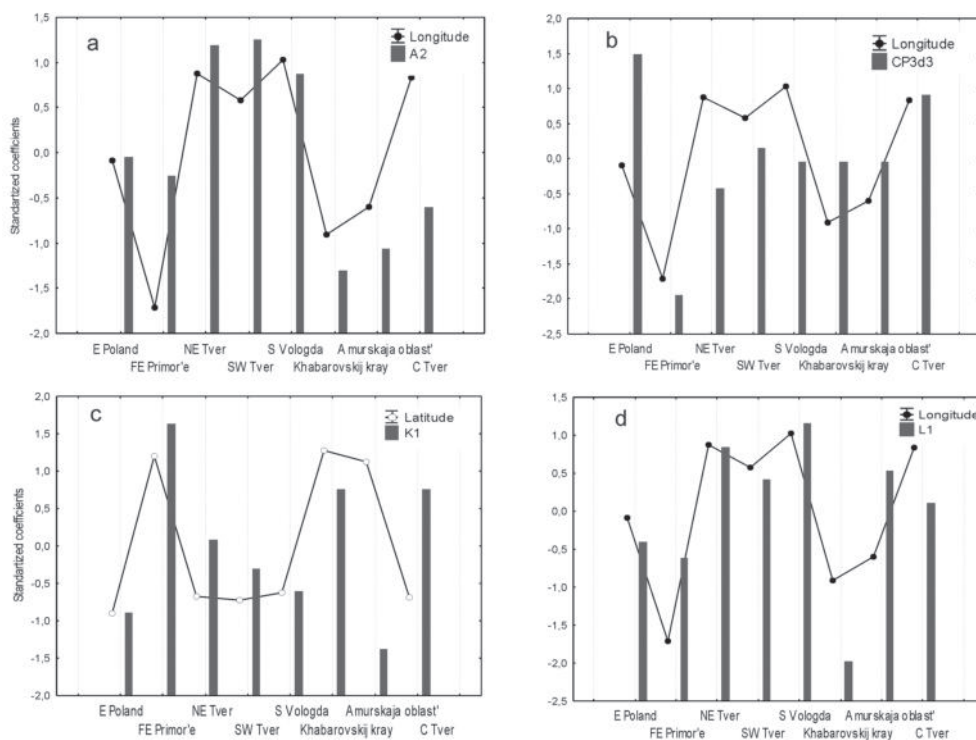


Рис. 58. а — зависимость частоты признака А2 от географической долготы, б — зависимость частоты признака CP3d3 от географической долготы, в — зависимость частоты признака K1 от географической широты, д — зависимость частоты признака L1 от географической долготы.

чаще присутствуют дополнительные элементы между метаконидом и энтоконидом. Исключением служат выборки центра Тверской и Амурской областей, распределение частоты встречаемости этого признака в них не соответствует общей тенденции.

Признаки группы *L* кодируют изменчивость этой же части зуба, но с буккальной стороны. Аналогично предыдущему признаку наблюдается увеличение частоты встречаемости дополнительных элементов между протоконидом и гипоконидом в автохтонных популяциях, в то время как интродуцированные животные характеризуются в целом более простой формой этой части зуба, без дополнительных элементов.

Вторая группа факторов, обуславливающих тенденции полиморфизма одонтологических признаков в популяциях енотовидной собаки — собственно макроклиматические переменные. В отдельных случаях среди них можно выделить температурный фактор или характеристики влажности. Однако в большинстве

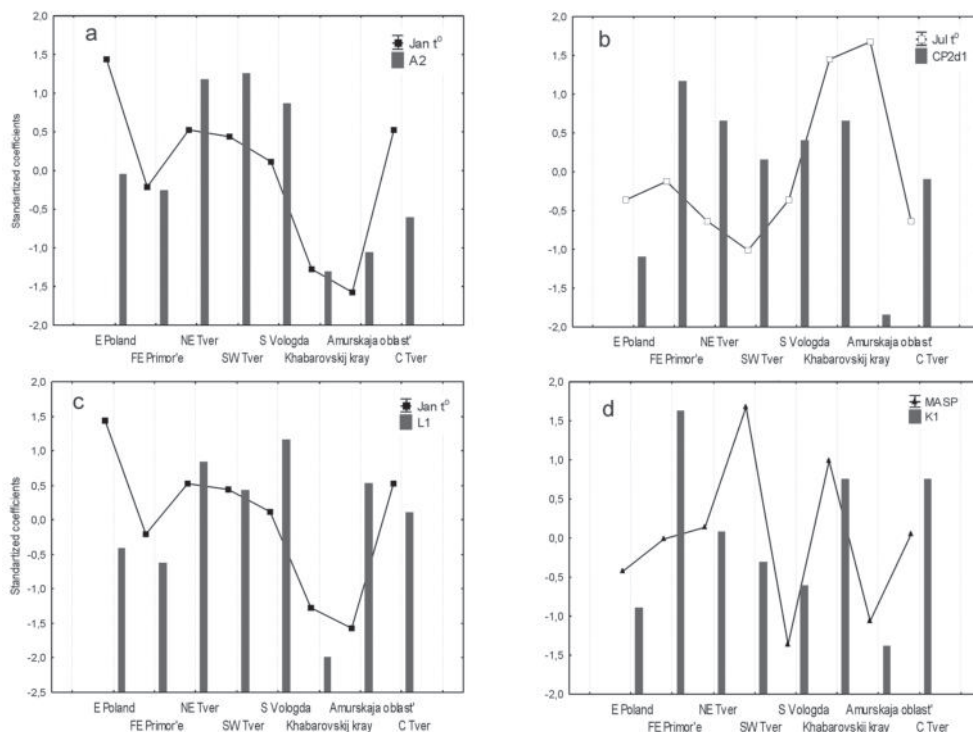


Рис. 59. а — зависимость частоты признака A2 от средней температуры января, б — зависимость частоты признака CP2d1 от средней температуры июля, с — зависимость частоты признака L1 от средней температуры января, д — зависимость частоты признака K1 от годовой суммы осадков.

своим они действуют не изолированно, а комплиментарно, взаимно усиливая друг друга. Особенность влияния отдельных факторов макроклимата на морфотипы зубов представлена на графиках (рис. 59).

От макроклиматических факторов определенную зависимость проявили четыре признака, из них три связаны со значениями температуры самого холодного и самого жаркого месяцев года, а один признак в некоторой степени ассоциируется с годовой суммой осадков. Заметно, что этой тенденции не соответствуют популяции Амурской области и центра Тверской области.

Признак A2 чаще встречается в популяциях енотовидной собаки, населяющих территории с относительно высокими январскими температурами, которые соответствуют европейской части ареала вида. Та же тенденция характерна для признака L1.

Особенности строения жевательной поверхности второго премоляра, кодируемого признаком CP2d1, проявили некоторую зависимость от средней температу-

ры июля. С увеличением значений этого фактора частота встречаемости простой формы жевательной поверхности зуба увеличивается, однако в популяциях Амурской и центральной части Тверской областей указанная тенденция нарушается.

Годовая сумма осадков оказывает достоверное влияние на частоту присутствия в популяциях признака *K1*. В более влажном климате частота встречаемости этого признака увеличивается.

Два признака: — *A1*, *L1* — проявили одинаковые тенденции изменчивости под влиянием географической долготы и температуры самого холодного месяца года, что позволяет говорить об их совместном и, возможно, взаимноусиливающем влиянии. Частота встречаемости признака *K1* зависит как от географической широты, так и от суммы осадков, что также позволяет предполагать их комплиментарное взаимодействие.

Преобладание определенной формы жевательной поверхности второго и третьего премоляров в некоторой мере определяется лишь одним фактором: географической долготой или средней температурой самого теплого месяца. Но во всех случаях обнаруженные зависимости морфотипов от абиотических факторов формируют одну и ту же тенденцию: контраст различий между автохтонными и интродуцированными популяциями.

Флуктуирующая асимметрия морфотипов зубной системы. Анализ флуктуирующей асимметрии (ФА) морфотипов зубов енотовидной собаки выполнен по стандартной для данного исследования схеме. Среди восьми выборок пригодны для анализа флуктуирующей асимметрии семь. Выборка из популяции юга Вологодской области содержала много черепов с утерянными зубами одной из сторон, что отразилось на показателе пенетрантности флуктуирующей асимметрии. Данные по этой популяции также представлены в таблице, однако в дальнейшем анализе средней частоты асимметричного проявления на признак не использованы. Информация о пенетрантности и экспрессивности — степени фенотипического выражения флуктуирующей асимметрии — помещена в таблице 84.

В целом, ФА проявлялась во всех группах признаков за исключением *BP1g*, кодирующего количество корней первого верхнего премоляра. В отдельных выборках диапазон пенетрантности существенно различается. Так, в восточной части Польши асимметричные проявления варьировали от 1,02 до 31,34%, это отразилось и на высоком среднем показателе.

В автохтонной популяции Приморья асимметрия проявлялась только на 7 признаках из 23, её значения составляли от 6,25 до 12,5%. В двух других популяциях дальневосточной части ареала средние значения пенетрантности флуктуирующей асимметрии были несколько выше в Хабаровском крае (3,92%), но ниже в Амурской области (1,99%).

На северо-востоке Тверской области енотовидные собаки характеризуются относительно высокой асимметрией (21 из 23 признаков), но диапазон изменчивости значений для отдельных признаков невелик: 0,38–4,90%, что объясняет

Таблица 84. Характеристика стабильности онтогенеза енотовидной собаки (средняя частота асимметричного проявления на признак, % и экспрессивность асимметрии)

Признак	Наименование выборки							
	E-Poland	Primor'e	N-E Tver	S-W Tver	S-Vologda	Khabarovskij kraj	Amur-skaja oblast'	C Tver
A	5,21	0	1,86	0,00	0	0,00	0,00	0
BP1g	0	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0
BP1d	1,02	0	0,47	0,00	0	0,00	0,00	0
CP2g	1,98	0	0,00	2,44	0	4,55	0,00	2,08
CP3g	14,85	6,25	4,78	7,38	2,78	9,09	8,33	6,38
CP2d	4,44	0	0,41	0,89	0	4,76	0,00	0
CP3d	17,02	6,25	4,90	7,02	2,78	5,00	2,08	11,36
CP4d	11,46	0	1,19	3,51	0	8,70	2,08	0
D	3,64	0	1,12	0,75	0	0,00	0,00	0
E	3,7	0	1,53	0,81	0	0,00	0,00	0
F	10	0	1,50	2,22	0	0,00	0,00	0
G	3,57	6,25	1,13	5,15	0	0,00	0,00	0
H	10,91	12,5	1,50	6,62	0	4,35	6,25	2
I	2,7	0	0,75	2,21	0	0,00	0,00	0
J	4,08	0	0,38	1,46	0	0,00	0,00	2,27
K	7,78	6,25	4,74	4,03	0	0,00	4,17	0
L	10,11	6,25	0,78	1,61	0	0,00	6,25	2,63
M	1,52	0	2,50	0,81	0	4,35	2,08	0
N	3,95	0	0,82	1,84	0	13,04	0,00	0
O	9,43	0	4,48	4,48	0	0,00	4,17	4,76
P	31,34	6,25	1,13	5,26	0	9,09	6,25	11,78
R	15,38	0	2,24	3,48	0	13,64	4,17	0
S	7,46	0	0,45	0,87	0	13,64	0,00	3,03
Ср. знач. (пенетрантность)	7,89±1,47	2,17±0,75	1,68±0,33	2,73±0,48	0,24±0,17*	3,92±1,03	1,99±0,56	2,01±0,73
Ср. знач. экспрессивности	0,29±0,04	0,28±0,04	0,28±0,04	0,28±0,04	0,28±0,04	0,27±0,04	0,28±0,04	0,27±0,04
Ср. знач. экспрессивности без нулевых знач.	0,38±0,05	0,60±0,06	0,41±0,05	0,42±0,05	0,60±0,06	0,56±0,06	0,49±0,05	0,46±0,05

Примечание. * Недостовечно из-за малого количества черепов с полным набором зубов; ** экспрессивность рассчитывалась как среднее арифметическое без учета нулевых значений.

самое низкое в среднем её значение. В выборке из юго-западной части области асимметричны были 20 из 23 признаков, для которых минимально — 0,75%, а максимально — 7,38% асимметричных проявлений. Животные центральной части Тверской области характеризуются средним уровнем асимметрии, по этому показателю занимают промежуточное значение между енотовидными собаками северо-востока и запада региона.

Ориентируясь на средние значения величины и степень значимости различий между популяциями можно выделить два уровня пенетрантности ФА: самая высокая вероятность асимметрии — у енотовидных собак восточной части Польши ($7,89 \pm 1,47\%$), которые отличаются от всех остальных выборок. Второй уровень асимметрии характерен для остальных исследованных популяций (рис. 60). Среди них есть выборки с несколько более высоким значением этого показателя, например, животные Хабаровского края, и низким — северо-восток Тверской области. Однако статистически значимые различия между ними отсутствуют (табл. 85).

Таблица 85. Оценка уровня значимости различий по величине (пенетрантности) флуктуирующей асимметрии между выборками енотовидной собаки. Верхняя строка ячейки — T, нижняя — Z. Под диагональю уровень значимости — p на основе критерия Вилкоксона

Выборка	E-Poland	Primor'e	N-E Tver	S-W Tver	Khabarovskij kray	Amur	C Tver
E-Poland		10,00 3,78	2,00 4,04	6,00 3,91	43,0 2,71	1,00 4,07	1,00 4,07
Primor'e	0,000		109 0,23	67,0 1,42	35,00 1,10	19,5 0,36	31,0 0,18
N-E Tver	0,000	–		42,00 2,55	87,0 1,28	104 0,40	123,00 0,114
S-W Tver	0,000	–	0,01		88,0 0,63	53,00 1,94	63,0 1,57
Khabarovskij kray	0,01	–	–	–		25,00 1,73	28,5 1,51
Amur	0,00	–	–	–	–		43,0 0,17
C Tver	0,00	–	–	–	–	–	

Экспрессивность асимметрии, то есть степень подобия сторон черепа, была проанализирована во всех исследованных популяциях. Этот показатель проявил меньшую зависимость от объема выборки и в целом более стабилен, чем величина флуктуирующей асимметрии. На графике (рис. 61) показано соотношение популяций по значениям экспрессивности асимметрии.

Анализируя график, с некоторой долей условности можно выделить два уровня экспрессивности асимметрии в исследованных выборках: более высокое подобие зубов правой и левой сторон в автохтонных популяциях и меньшее — в интродуцированных. Последние характеризуются сравнительно низким фенотипическим подобием симметричных зубов, всего 38–42%.

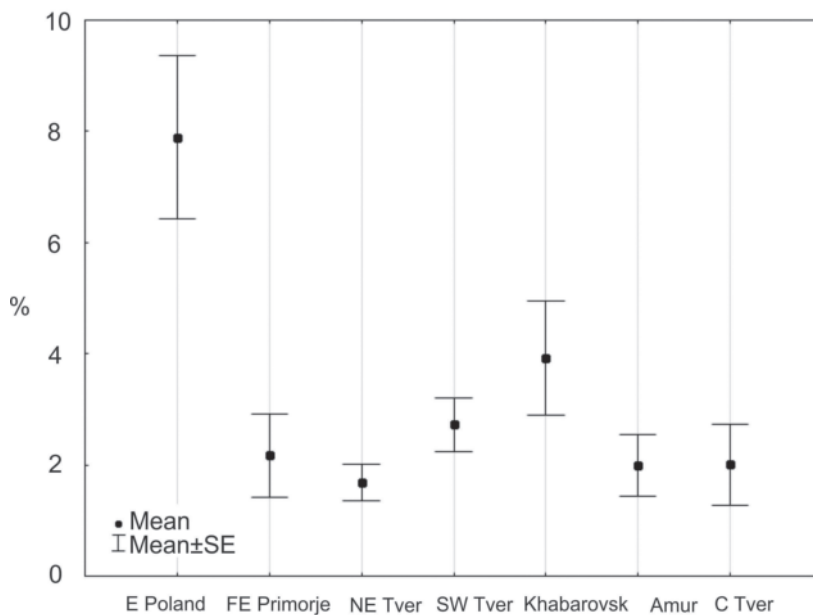


Рис. 60. Средняя вероятность и статистическая ошибка проявления ФА морфотипов в популяциях енотовидной собаки.

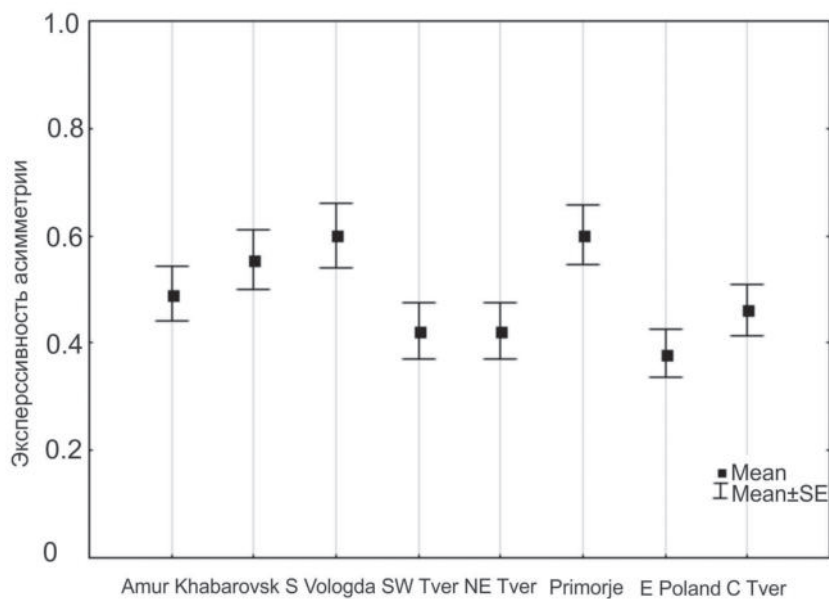


Рис. 61. Экспрессивность асимметрии в популяциях енотовидной собаки. Значения показаны в долях от единицы.

Результаты проведенного исследования морфологической изменчивости жевательной поверхности зубов в автохтонных и интродуцированных популяциях енотовидной собаки на обширном географическом пространстве позволяют трактовать полиморфизм с точки зрения влияния внутренних и внешних причин. Ряд предыдущих исследований показал, что в популяциях енотовидной собаки наблюдается относительно высокое разнообразие морфологических и генетических признаков (Юдин, 1977; Kauhala et al., 1998; Ansorge et al., 2009; Pirta et al., 2010; Korablev, Szuma, 2014).

Также отсутствуют очевидные признаки, позволяющие делать вывод о прохождении транслоцированных популяций через узкое «бутылочное горлышко» или говорить о проявлении инбредной депрессии в них. По мнению многих исследователей, наблюдаемый успех интродукции этого вида объясняется высокой экологической пластичностью енотовидной собаки и множественностью транслокаций, вероятно, осуществляемой из нескольких автохтонных популяций (Pirta et al., 2010; Корablёв и др., 2011a; Kauhala, Kowalchzyk, 2011; Drygala et al., 2016).

Изучение полиморфизма мтДНК позволяет говорить о существовании двух четко различимых генетических линий (клад) гаплогрупп, проявление которых не зависит от пространственно-временного размещения исследованных образцов. В связи с этим высказывается предположение о множественности источников племенного материала, который происходит из различных популяций нативного ареала енотовидной собаки (Pirta et al., 2010). Среди наиболее вероятных популяций, послуживших источником животных для расселения, называют население вида с территории Амурской области (Nowak, 1993).

Однако это совершенно не исключает возможность участия других дальневосточных популяций, используемых для расселения, поскольку первичное поголовье было взято из различных зверохозяйств (Павлов и др., 1974). Наши результаты, полученные на основании полиморфизма морфотипов зубов енотовидной собаки, подтверждают гипотезу интродукции вида из различных пунктов дальневосточного ареала, где обитает номинативный подвид. На это указывают, в частности, филогенетические отношения между исследованными выборками. Межпопуляционные сравнения показали, что наиболее изменчивые группы морфотипов включают *A*, *D*, *F*, *I*, *J*, *P*, которые описывают разнообразие практически всей зубной системы, за исключением верхних премоляров. Их вариации, описывающие количества корней P^1 и P_1 , достоверно не различались в межпопуляционных сравнениях. Наибольшую степень полиморфизма проявила группа морфотипов *P* (описывает разнообразие строения окклюзивной поверхности M_1), что отразилось на её высокой разрешающей способности, оцениваемой по величине χ^2 . Эта группа признаков также обладала наибольшей межпопуляционной изменчивостью у песца *Alopex lagopus* (Szuma, 2011). В случае с песцом частота морфотипов группы *A* не различалась достоверно в отдельных популяциях, напротив, особенности строения P^3 и P^4 продемонстрировали значимую межпопуляционную изменчивость, и в целом енотовидная собака характеризуется более выраженной

географической изменчивостью, чем песец. Так, сравнение этих представителей сем. Псовые на основе средних значений χ^2 позволяет отметить более высокую степень межпопуляционной изменчивости *Nyctereutes procyonoides* (A.l. 42.01 vs. N.p. 61.22).

Высокий уровень одонтологического полиморфизма енотовидной собаки наряду с выраженной географической изменчивостью подтверждается относительно высокой изменчивостью метрических признаков черепа, отмеченной в наших предыдущих работах (Кораблёв Н. и др., 2011a; Korablev, Szuma, 2014). Это позволяет говорить в целом о высоком морфологическом и генетическом полиморфизме вида. Уровень внутривидового разнообразия μ морфотипов зубов хорошо согласуется с высоким полиморфизмом мтДНК (Pitra et al., 2010; Кораблёв и др., 2011). Общие тенденции молекулярно-генетической изменчивости, обнаруженные в популяциях енотовидной собаки, интродуцированных в бассейне Верхней Волги (северо-восток и юго-запад Тверской области), позволяют отметить высокий уровень полиморфизма этих животных по сравнению с населением западной Европы (Pitra et al., 2010). При изучении полиморфизма микросателлитных локусов также обнаружена тенденция снижения генетического разнообразия в направлении с Востока на Запад. Так, аллельное разнообразие на территории России составило $A_R = 6,5$, в Финляндии и Польше — 5,6; 6,2 соответственно, в Германии — 5,4, а в Дании — лишь 4,7 (Drygala et al., 2016).

Высокий уровень полиморфизма на фенетическом и генетическом уровнях в популяциях Тверской области может быть связан с быстрым популяционным ростом, «акклиматизационный взрыв» наблюдался уже в первые десятилетия после интродукции, а также множественностью транслокаций особей-основателей из разных популяций. Низкое значение внутривидового разнообразия — μ , отмеченное у животных, населяющих южную часть Вологодской области, было вполне ожидаемым, учитывая историю формирования этой популяции, которая описана нами выше. Сравнительно низкое значение μ в популяции Восточной Польши (преимущественно территории Беловежской пуши) можно обсуждать с позиции эффекта «бутылочного горлышка». Известно, что колонизация енотовидной собакой Польши происходила позже, чем заселение европейской части России, на 20–25 лет (Kauhala, Kowalczyk, 2011).

Постепенное расселение животных и повторяющиеся стадии низкой численности и пространственной подразделенности метапопуляций могли привести к некоторому снижению уровня полиморфизма в отдельных локалитетах животных. Автохтонные популяции Дальнего Востока отличаются разным уровнем внутривидового разнообразия. Самое низкое отмечено в Приморском крае, полиморфизм этих животных существенно ниже интродуцированных в Европе. Енотовидные собаки Хабаровского края и особенно Амурской области отличаются более высоким уровнем внутривидового разнообразия.

Г. Ансорг с соавторами (Ansonge et al., 2009) на основе неметрических маркеров черепа также обнаружили в автохтонной популяции Амурской области поли-

морфизм более высокий, чем у животных, населяющих Беловежскую пушу, но не превышающий енотовидных собак западной Европы. Относительно низкий фенетический полиморфизм нередко отмечается в транслоцированных популяциях из-за эффектов основателя и бутылочного горлышка (Веггу, 1986). Однако общее внутривидовое разнообразие енотовидной собаки позволяет считать этот вид одним из наиболее полиморфных хищников в фауне Европы. Например, значения μ , полученные для 14 неметрических признаков черепа и зубной системы в девяти популяциях американской норки *Neovison vison*, колебались от 1,36 до 1,97, лесного хоря *Mustela putorius* — от 1,81 до 1,86, лесной куницы *Martes martes* — 1,14–1,24, лисицы *Vulpes vulpes* — 1,13–1,16 (Кораблёв и др., 2011; Кораблёв и др., 2016).

Структура фенетического разнообразия, выраженная через доленое участие в его формировании редких фенов, позволяет отметить значительные различия выборок енотовидной собаки. Данный показатель чувствителен к появлению новых вариаций признаков с низкой частотой. Достаточно ясно прослеживается тенденция снижения частоты проявления редких морфотипов в автохтонной и, напротив, повышения их встречаемости в интродуцированных популяциях. Похожую ситуацию мы наблюдали в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евроазиатского бобра *Castor fiber* (Кораблёв, Кораблёв, 2012). В общем, повышение уровня встречаемости редких морф в популяциях свидетельствует об использовании так называемого «мобилизационного резерва» генетической изменчивости (Дубинин, 1986), который не проявляется в стабильных условиях окружающей среды.

При попадании енотовидной собаки в новые условия обитания Европы мы вправе ожидать диверсификации адаптивных норм, того потенциала изменчивости, который был не востребован в историческом ареале. С другой стороны, в популяциях краевых участков ареала, а также прошедших стадию низкой численности, повышение встречаемости редких морфологических признаков может указывать на гомогенизацию аллелофонда в результате близкородственного скрещивания (Орлов, Окулова, 2001). В контексте нашего исследования последнее предположение уместно применить к популяции юга Вологодской области как проявление «эффекта основателя».

В случае, когда популяции характеризуются панмиксией, более реалистичным объяснением повышения частоты проявления редких морфотипов зубной системы может быть реализация спектра адаптивных норм (Медников, 1987). Что касается других инвазионных видов хищников, то доля редких фенов американской норки варьировала от 0,28 до 0,53, это вполне сопоставимо со значениями, полученными для енотовидной собаки. Величина аналогичного показателя аборигенных хищных млекопитающих составила для хоря 0,16–0,24; куницы — 0,12–0,24; лисицы — 0,19–0,26 (Кораблёв и др., 2011, 2015), то есть ниже, чем для инвазионных видов.

Уровень ФА билатеральных признаков млекопитающих часто рассматривается в контексте качества среды обитания и влияния стресс-факторов, которые

воздействуют на организм в процессе онтогенеза (Pankakoski, 1985). Наивысший уровень ФА среди изученных выборок констатировали в восточной Польше. Среда обитания енотовидных собак в Беловежской пушке (основная часть материала собрана там) благоприятна, однако именно в этой части ареала довольно высокая конкуренция с аборигенными хищниками, что могло повлиять на возрастание уровня асимметрии. Другая, не менее значимая причина столь высокого значения ФА — сравнительно низкий уровень полиморфизма и существенная дивергенция населения енотовидных собак этого региона. Цитируемый выше автор указывает на уровень дивергенции популяции и ее гетерозиготность, которые могут существенно коррелировать с уровнем ФА.

Характеристика особенностей генетического наследования морфологических признаков — удобный инструмент в исследовании микроэволюционных тенденций в популяциях, что было продемонстрировано на грызунах (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) (Орлов, Окулова, 2001). Используя этот подход, мы можем на примере групп морфотипов E, L, N с простым характером наследования, оценить количественную генетическую изменчивость в популяциях. Фенотипические проявления морфотипов указанных групп, вероятно, определяются двумя альтернативными аллелями, где в соответствии с уравнением Харди-Вайнберга — p^2 , q^2 , $2pq$ частоты первой, второй и третьей комбинации генов. Во всех группах признаков первый генотип доминирующий.

Рассматривая морфотипы с изложенной позиции количественных генотипических изменений, обнаружить устойчивые тренды в интродуцированных популяциях не удастся. Например, морфотип *E1* более часто представлен в популяциях юга Вологодской и северо-востока Тверской областей, в то время как в других популяциях встречается с одинаковой частотой. Морфотип *I1* более изменчив в парных сравнениях интродуцированных популяций с автохтонной. Частота встречаемости этого признака заметно возросла во всех интродуцированных популяциях, за исключением Польши, где изменения не достоверны. Морфотипы группы *N* флуктуируют в меньшей степени, сохраняя сходные пропорции во всех популяциях, за исключением юга Вологодской области, где эти признаки представлены с меньшей частотой. Это позволяет предположить, что в данной изолированной популяции участились случаи проявления рецессивных признаков из-за близкородственного скрещивания.

Если изменчивость частоты встречаемости отдельных морфотипов в популяциях енотовидной собаки не во всех случаях позволяет определить тенденции морфологической изменчивости, то их парные сравнения на основе показателя сходства (r) дают достаточно высокие и статистически значимые различия. Нами установлены достоверные различия популяционных группировок вида на микрогеографической шкале в пределах от 250- до 50-километровой дистанции между выборками — средние значения r для одонтологических признаков составили 0,980 (Кораблёв и др., 2011, 2012). В качестве возможной причины внутривнутрипопуляционной фенетической подразделенности указывали высокую суммарную гибель

енотовидных собак, что создавало случайные комбинации неметрических признаков без выраженной тенденции.

Увеличив географический охват территории, следует констатировать, что величина сходства или различия между популяциями по полиморфным признакам связана с новейшей историей интродуцированных популяций, поскольку наблюдается пространственно-временная зависимость этого показателя. Наиболее дивергировавшие популяции Польши и северо-востока европейской части России, фенетическая дистанция между которыми достигает 11%, одновременно являются и географически разобщенными расстоянием более 1000 км.

Выборки одной административной территории (Тверская область) разделены минимальной географической и временной дистанцией и различаются лишь на 0,8%. Ситуация с автохтонной популяцией Приморского края не столь очевидна. В парных сравнениях на основе показателя r эта выборка наиболее близка к енотовидным собакам Польши, в то время как на графике рассеяния в координатном пространстве, образованными двумя главными компонентами, эти выборки занимают противоположные области. Популяции енотовидной собаки по фенетическим признакам более дифференцированы, чем популяции евроазиатского бобра *Castor fiber* со сходной новейшей историей транслокаций, поскольку в автохтонных и реинтродуцированных популяциях бобра показатель r варьировал от 0,900 до 0,970.

Филогенетические взаимоотношения популяций, представленные на дендрограмме, подтверждаются хорошо выраженной межпопуляционной изменчивостью, аналогично, большая морфо-фенетическая дистанция между автохтонными и интродуцированными енотовидными собаками была выявлена Г. Ансорге и соавторами (Ansorge et al., 2009). Цитируемые исследователи отмечают, что глубокие различия автохтонных и транслоцированных животных могут быть вызваны как полной репродуктивной изоляцией на протяжении нескольких десятилетий, так и повторяющимися стадиями малочисленной популяции в авангардных группах расселяющихся животных. В целом мы согласны с этим заключением, однако наблюдаемые на филограмме отношения инвазионной популяции Польши с автохтонной Приморья требуют уточнения.

Относительно высокие различия в частоте встречаемости качественных морфологических признаков зубной системы между популяциями Польши и европейской части России укладываются в рамки тенденций, прослеживаемых в других популяциях вида, населяющих Европу. Например, похожие отношения демонстрируют популяции енотовидной собаки, населяющие Польшу и Германию, что вероятно, определяется историей заселения территории (Ansorge et al., 2009). Объяснением высокого сходства популяционных группировок из северо-восточной и западной частей Тверской области служит их малая пространственно-временная разобщенность. На фоне стабильно высокой численности вида это создает возможность для постоянного обмена генетической информацией между локальными группами животных. Подобие выборок наблюдается как на уровне размерных маркеров морфологической изменчивости черепа енотовидных со-

бак Тверской области, так и слабо выраженной пространственной генетической структуры популяций этого региона (Кораблёв и др., 2011, 2012).

Выборка енотовидных собак из южной части Вологодской области, формирующая на филогенетической дендрограмме самостоятельный кластер, представлена животными репродуктивно изолированной популяции. О высокой гомогенизации их генофонда говорит низкое значение внутрипопуляционного полиморфизма. Похожая ситуация наблюдалась в изолированной популяции песца Командорских островов, которая значительно отличалась от остальных выборок при использовании аналогичных морфотипов зубной системы (Szuma, 2011). Характерно, что значения *Fst* (показатель сходства полиморфизма мтДНК), полученные для выборки енотовидных собак Вологодской области, указывают на достоверные отличия от животных Тверской области.

Однако полного соответствия в тенденциях изменчивости размерных и дискретных признаков черепа не наблюдается. Полагаем, что размерные признаки черепа в большей мере зависят от факторов окружающей среды, что проявляется на уровне адаптивной изменчивости, в то время как неметрические признаки, определяются преимущественно генотипом животных.

Существенная и быстро проявляющаяся морфологическая изменчивость зафиксирована у некоторых видов млекопитающих, подвергавшихся транслокациям, например, у соболя *Martes zibellina* (Ранюк, Монахов, 2011), евроазиатского бобра *Castor fiber* (Савельев, 2003; Monakhov, 2010; Кораблёв и др., 2011, 2012), ондатры *Ondatra zibethicus* (Васильев и др., 1999), домового мыши *Mus musculus* (см. Sjöberg, 1996).

Как отмечает Питра и соавторы (Pitra et al., 2010), исследовавшие мтДНК енотовидной собаки Западной Европы, отсутствие конгруэнтности генетической и морфологической изменчивости не стало для них сюрпризом. Среди факторов, приводящих к этому, исследователи называют гибридизацию дивергентных гаплотипов, в то же время заселение новой среды обитания приводит к формированию сложных тенденций в инвазионных популяциях, часто характеризующихся диверсификацией полиморфизма. Подобные паттерны выявлены у зайцев, населяющих Израиль, где механизмами изменчивости была географическая разобщенность отдельных субпопуляций, и их адаптация к локальным природным условиям (Suchentrunk et al., 2000).

Рассмотрим особенности влияния на неметрическую изменчивость зубной системы абиотических факторов среды. Результаты регрессионного анализа позволили выявить корреляцию степени морфологической сложности окклюзивной поверхности резцов, коренных и предкоренных зубов енотовидной собаки с некоторыми макроклиматическими и географическими факторами. В ряде случаев обнаруживается упорядоченная географическая изменчивость строения жевательной поверхности зубов в широтном или долготном градиентах. Поскольку географические координаты интегрируют весь комплекс факторов окружающей среды, можно предполагать, что наблюдаемая изменчивость животных связана с

их адаптацией к локальным условиям обитания. Из этого мы можем заключить, что на протяжении современного ареала распространения инвазионных популяций в них возрастает доля особей с усложненной структурой жевательной поверхности зубов по сравнению с автохтонными популяциями. Вероятная причина этого тренда — влияние геоклиматических переменных.

Механизмом, формирующим такую тенденцию, может быть влияние факторов окружающей среды, например, средней температуры и суммарного значения осадков. Более сухой и мягкий климат в пределах современного европейского ареала вида может благоприятствовать животным с морфологически более сложным строением зубов из-за их лучшей приспособленности к местным кормовым объектам. Ф. Сачентранк и соавторы (Suchentrunk et al., 2000), исследуя представителей рода *Lepus* sp., высказали предположение, что связь климатических условий со степенью сложности жевательной поверхности зубов может быть следствием непрямого отбора, имеющего генетическую природу вследствие плейотропного эффекта.

В отличие от енотовидной собаки в популяциях песцов внешние геоклиматические факторы практически не оказывают достоверного влияния на морфологические особенности зубной системы. Только в области нижних коренных зубов (морфотипы *O1*, *O2* и *R2*) определяется влияние широты на частоту встречаемости морфотипов, а также слабая корреляция частоты встречаемости морфотипов *C1* и *C2* на третьем премоляре со значениями среднегодовой температуры и географической широты (Szuma, 2011). В популяциях песца, населяющих побережье океана, прослеживается тенденция усложнения морфологического строения жевательной поверхности P^4 , что можно рассматривать как адаптацию к более разнообразной «морской» диете.

На примере енотовидных собак, населяющих японские острова, было показано, что степень развития коренных и предкоренных зубов указывает на преобладание в их рационе фруктов и растительной пищи (Haba et al., 2008). Сравнительный анализ объектов питания енотовидной собаки, проведенный для популяций, населяющих Северо-запад России, Польшу и Белоруссию, позволяет отметить большую широту спектра питания по сравнению с автохтонным ареалом обитания подвида, и высокую долю растительной пищи, особенно в районах с развитым сельским хозяйством (Sutor et al., 2010).

Э. Шума (Szuma, 2011), отмечает, что полиморфизм жевательной поверхности зубов в популяциях лисицы, зависящий от макроклиматических факторов и географического положения, вероятно, связан с особенностями питания вида в градиенте изменяющихся экологических условий. Принимая во внимание, что енотовидная собака широко расселялась с 1920-х гг., 70-летний период существования инвазионных популяций достаточен для адаптивных морфологических изменений в новых природно-климатических условиях.

Выполненный этап исследования позволил обнаружить несколько общих тенденций, прослеживающихся в популяциях енотовидной собаки на современном

ареале, как на Дальнем Востоке России, так и восточной Европе. Во-первых, результаты изучения неметрической изменчивости зубной системы показали хорошо выраженные различия между географическими локалитетами. Причиной является, с одной стороны, новейшая история популяций, связанная с искусственным расселением вида. Она тесно связана с особенностями колонизации новой среды обитания, повторяющимися стадиями низкой численности (эффект «бутылочного горлышка»), антропогенным влиянием и современными популяционно-демографическими характеристиками: плотностью населения и способностью к самостоятельному расселению на большие дистанции. Эти факторы оказывают влияние на внутри- и межпопуляционную изменчивость и особенно значительно проявляются на микрогеографической шкале.

Другая важная причина морфологической изменчивости зубной системы енотовидных собак заключается в воздействии внешних абиотических факторов: макроклимата и иных параметров окружающей среды, обобщенных в понятии «географическая изменчивость». Абиотические факторы в различном сочетании формируют условия к освоению новых объектов питания и таким образом, изменяя кормовой спектр, создают предпосылки к адаптивной изменчивости, которая проявляется в виде диверсификации функционально значимых структур окклюзивной поверхности зубного ряда.

Таким образом, абиотические факторы создают тренды морфологической изменчивости, которые обнаруживаются на макрогеографической шкале в градиентном контрасте автохтонных и транслоцированных популяций. Результаты, обобщенные в этой главе, позволяют прийти к заключению, что, несмотря на межпопуляционную изменчивость, генетические различия между популяциями невелики, вероятно, укладываются в рамки подвидового полиморфизма, а отмеченные морфологические особенности в отдельных популяциях имеют адаптивный характер к локальным природно-климатическим условиям.

3.3. Влияние суммарной гибели на фенетический полиморфизм черепа енотовидной собаки

Сравнительный анализ фенетической структуры популяций показал себя как эффективный методический подход при изучении внутривидовой структуры млекопитающих (Васильев, 1982; Кораблёв и др., 1996; Монахов, 2001; Монахов, Ранюк, 2005), анализе микроэволюционных тенденций (Кораблёв и др., 1996, 2002, 2011), оценке состояния популяций (Васильев и др., 1996; Васильев, Васильева, 1997; Кораблёв и др., 2011) и изучении других актуальных аспектов популяционной биологии. Фенетический анализ коллекционного материала, собранного на фоне регистрируемых эколого-демографических параметров, и морфо-генетическая интерпретация данных, вероятно, являются единственным методическим подходом, учитывающим комплекс основных факторов, определяющих состояние популяций. С позиций хозяйственной эксплуатации представляет несомнен-



Рис. 62. — Схема района исследований выборок енотовидной собаки из Тверской области.

1–4 — участки сбора материала, представляющие районы: 1 — Удомельский, 2 — Нелидовский, 3 — Оленинский, 4 — Торопецкий.

ный интерес оперативный анализ состояния популяций на основе промысловых сборов черепов, позволяющий оценивать влияние охоты на структуру популяций и регулировать промысловую нагрузку. Однако для принятия управленческих решений необходимо знать диапазоны значений (норму реакции) популяционных параметров, характеризующих относительно нормальное состояние эксплуатируемых группировок. С целью получения фоновых и, возможно, предкритических значений показателей степени и структуры внутривидового разнообразия исследовали промысловые выборки енотовидной собаки на основе краниологического материала, собранного в различных районах Тверской области. Общий объем исследованного материала составил 379 экз. Расстояние между четырьмя локальными участками сбора составило 60–250 км по прямой линии (рис. 62).

Для сравнительного внутривидового анализа были сформированы шесть выборок одинакового объема по 50 черепов. С 2002 по 2007 г. в Удомельском районе собрано 287 черепов енотовидной собаки, что позволило сгруппиро-

вать их в пять выборок. Три из них характеризуют первый промысловый участок (выборки 1.1, 1.2, 1.3), две другие — второй (выборки 2.1, 2.2). Таким образом, наличие нескольких выборок черепов с одних промысловых участков дало возможность рассмотреть изменчивость популяционных показателей за короткий временной промежуток. Такой методический подход позволил нивелировать статистическую ошибку при получении средних значений внутривидовых характеристик фенотипа, что повышает репрезентативность данных за счет охвата всего массива материала при сохранении принципа выравнивания объема выборок (Кораблёв и др., 2011).

Череп охарактеризованы на основании неметрических вариаций (фенов) краниологических признаков. Подробное описание признаков и схема их расположения на черепе приведены в ранее опубликованной работе (Кораблёв и др., 2005). Фены регистрировали на правой и левой сторонах черепа, для статистических расчетов использовалась средняя частота между сторонами.

Сравнительный анализ значений фенетических дистанций между популяционными группировками показал, что енотовидная собака характеризуется высокой степенью внутривидовой дифференциации (табл. 86).

Таблица 86. Диапазон и средние значения показателя сходства популяций енотовидной собаки на основе попарного сравнения выборок (min-max/среднее)

Одонтологические признаки	Краниологические признаки	Все признаки
0,976–0,981	0,919–0,954	0,958–0,972
0,979±0,002	0,939±0,007	0,965±0,003

Причины различий между выборками далеко не очевидны. Высоко достоверные различия по комплексу одонтологических признаков обнаружены не только между черепами, собранными на расстоянии 250 км по прямой, но и между выборками материала, собранного на соседних промысловых участках одного административного района (табл. 87), и даже на одних территориях с интервалом в один год (табл. 88). При этом в выборках были представлены звери разного возраста, что фактически делало их одной совокупностью, в этой ситуации можно было бы ожидать минимальных различий.

Показатель сходства (r) между удаленными выборками черепов енотовидной собаки составил для одонтологических признаков 0,979, краниологических — 0,939. Различия по комплексу зубных признаков для выборок соседних промысловых участков Удомельского района оказались практически такими же высоко достоверными с учетом пределов ошибки (0,980–0,982). По комплексу краниологических признаков различия между этими выборками значительно уменьшились по сравнению с удаленными, и достоверность различий стала неустойчивой. Удвоение объема материала за счет объединения выборок на каждом промысловом участке повысило значение показателя сходства, но при этом повысилась достоверность различий. Дальнейшее увеличение объема одной из выборок, практиче-

ски не изменив значение показателя сходства, еще более повысило достоверность различий краниологических признаков. Таким образом, двукратное и даже трехкратное увеличение объема выборки не изменило главного вывода о высоко достоверных различиях между двумя близко расположенными, а фактически соприкасающимися, группировками енотовидной собаки.

Таблица 87. Характеристика сходства енотовидной собаки на основе попарного сравнения выборок с разных промысловых участков Удомельского района

Группа признаков	Показатели			
	r	± Sr	I	W
Удомля 1.1 – Удомля 2.1*				
Одонтологические	0,982	0,002	30,1	0,001
Краниологические	0,983	0,001	18,1	нет
Все	0,983	0,001	48,2	0,001
Удомля 1.2 – Удомля 2.2				
Одонтологические	0,980	0,001	36,1	0,001
Краниологические	0,983	0,002	16,7	нет
Все	0,981	0,001	52,9	0,001
Удомля (1.1+1.2) – Удомля (2.1+2.2)				
Одонтологические	0,988	0,001	43,2	0,001
Краниологические	0,989	0,001	22,1	0,1
Все	0,988	0,001	65,3	0,001
Удомля (1.1+1.2+1.3) – Удомля (2.1+2.2)				
Одонтологические	0,989	0,001	118,3	0,001
Краниологические	0,992	0,001	45,0	0,001
Все	0,990	0,001	163,3	0,001

Примечание. * Здесь и далее Удомля 1 и Удомля 2 указывают на первый и второй промысловый участки, сумма — объединение нескольких выборок промыслового участка собранных в разные сезоны.

Не менее примечательным представляется факт различий по комплексу одонтологических признаков между выборками черепов, собранных с интервалом в год на одних промысловых участках. Причем, объединение выборок 1.1 и 1.2, то есть двукратное увеличение объема одной из них, не изменило существенно ни значения показателей сходства, ни уровень достоверности различий. В то же время неожиданным является консерватизм краниологических признаков в выборках 1.1–1.3, то есть различия по комплексу одонтологических признаков выражены сильнее, чем по совокупности краниологических. Это входит в противоречие с обнаруженной нами ранее закономерностью, когда более высокий уровень различий между внутривидовыми группировками соответствует большему полиморфизму.

Значение показателя разнообразия краниологических признаков у енотовидной собаки, как и у других видов хищных млекопитающих, значительно выше,

чем одонтологических. Однако в структуре этого разнообразия соотношение значений резко противоположное. Доля редких вариаций одонтологических признаков не только выше, чем краниологических, но и значительно выше этого показателя у других видов, что может свидетельствовать о высокой динамике генетического полиморфизма, а, следовательно, и генетических процессов в целом. Высокая генетическая изменчивость енотовидной собаки, интродуцированной в европейской части России, подтверждена молекулярно-генетическими методами (Кораблёв и др., 2011), и превосходит таковую у куньих (Кораблёв др., 2011, 2013, 2015), результаты фенетического анализа представляются неслучайными.

Таблица 88. Характеристика сходства енотовидной собаки на основе попарного сравнения выборок с одних территорий Удомельского района

Группа признаков	Показатели			
	r	± Sr	I	W
Удомля 1.1 – Удомля 1.2				
Одонтологические	0,986	0,001	24,3	0,05
Краниологические	0,987	0,002	12,5	нет
Все	0,987	0,001	36,9	0,05
Удомля 1.1 – Удомля 1.3				
Одонтологические	0,986	0,001	24,3	0,01
Краниологические	0,989	0,002	15,0	нет
Все	0,987	0,001	39,2	0,01
Удомля 1.2 – Удомля 1.3				
Одонтологические	0,983	0,001	30,3	0,001
Краниологические	0,992	0,001	7,5	нет
Все	0,986	0,001	37,8	0,010
Удомля (1.1 +1.2) – Удомля 1.3				
Одонтологические	0,986	0,001	32,7	0,001
Краниологические	0,990	0,001	12,5	нет
Все	0,988	0,001	45,2	0,01
Удомля 2.1 – Удомля 2.2				
Одонтологические	0,981	0,001	34,5	0,001
Краниологические	0,984	0,002	15,6	нет
Все	0,982	0,001	50,2	0,01

Можно с достаточной степенью аргументации предположить, что на высоко изменчивой генетической основе у енотовидной собаки формируется фенотип, не соответствующий по уровню полиморфизма гетерогенности. Это определяется тем, что потенциальные возможности к изменчивости ограничиваются стабилизирующим или балансирующим (Алтухов и др., 1997) отбором, который формирует в популяциях «средний» оптимальный фенотип. В фенотипе никогда не выявляются сразу все возможности генотипа (Майр, 1974). Запас генетической изменчивости в природных популяциях представляет собой «мобилизационный резерв» (Дубинин, 1986), не востребованный в относительно стабильных услови-

ях среды обитания и реализуемый при значительных изменениях параметров существования популяций.

Судя по количеству сдаваемого охотниками материала, енотовидная собака — самый добываемый вид. С 2002 по 2008 г. в Удомельском районе собрано 287 черепов этого вида, в то время как лесной куницы — 169 черепов, американской норки — 127. Учитывая относительно высокий уровень гибели, не связанный с охотой, можно предположить, что суммарная гибель от различных причин у енотовидной собаки выше, чем у других видов. По нашим наблюдениям звери нередко становятся жертвами собак вблизи населенных пунктов и значительно чаще других видов диких животных гибнут на дорогах. Например, в южной Финляндии ежегодная суммарная смертность енотовидной собаки достигала 80,5% (Helle, Kauhala, 1993). В польской части Беловежской пуши было установлено, что смертность сеголетков составила 61% за первых три месяца жизни. Среди причин гибели на первом месте — естественные факторы: хищники и болезни (55%), на втором — антропогенные факторы: автотранспорт, легальная охота и браконьерство (40%). Среди хищников основное влияние на численность енотовидной собаки оказывают волк и домашняя собака, под автотранспортом погибают, главным образом, расселяющиеся молодые животные (Kowalczyk et al., 2009). Обнаруженный нами высокий процент травматизма в популяциях этого вида также косвенно свидетельствует о выраженном негативном влиянии различных внешних факторов, которые могут приводить к тяжелым увечьям, снижающим продолжительность и качество жизни енотовидной собаки.

Значительный объем изъятия животных из популяции может нарушать стабильность проявления частот фенотипов и создавать «случайные» их комбинации без выраженной тенденции, то есть вызывать некоторые отклонения от средних значений со знаком плюс и минус. На отсутствие тенденции указывает тот факт, что не выявлено различий между енотовидной собакой Удомельского и соседнего с ним Вышневолоцкого района по комплексу краниологических признаков. Хотя эти районы соприкасаются, однако, временной отрезок между сборами материала составляет около шестидесяти лет. Такая стабильность фенотипа подтверждает сделанное выше предположение о том, что его флуктуации носят случайный характер, давая нам представление о норме изменчивости фенотипа эксплуатируемых популяций енотовидной собаки (рис. 63).

Значительная плотность популяций и высокая плодовитость вида даже при значительной ежегодной гибели позволяет поддерживать внутривидовое разнообразие на стабильном и достаточном для поддержания механизмов адаптивной эволюции уровне. Вместе с тем, высокая динамика фенотипа в выборках черепов может указывать на чрезмерный уровень промысловой нагрузки на эксплуатируемую популяцию, что в перспективе может привести к нарушению механизмов поддержания разнообразия на уровне, достаточном для адаптивной эволюции. Это особенно важно иметь в виду при естественной циклической фазе низкой численности вида.

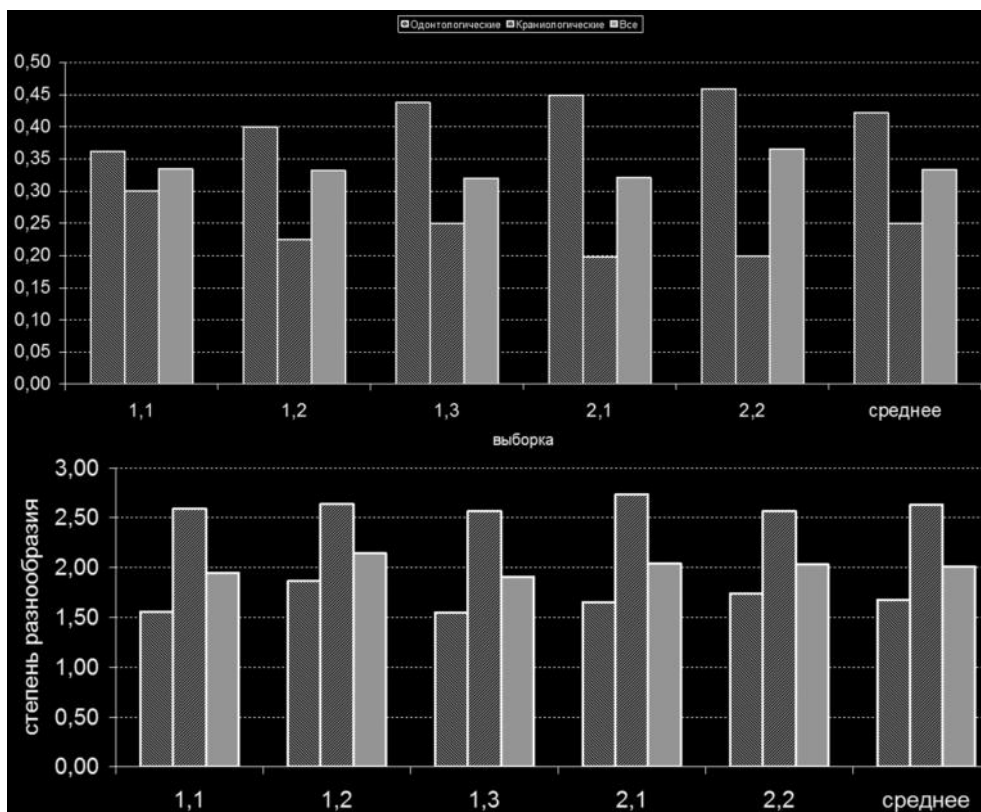


Рис. 63. Изменчивость значений популяционных характеристик в пяти выборках енотовидной собаки Удомельского района.

Вывод о флуктуирующей изменчивости фенофонда, на первый взгляд, противоречит хорошо аргументированной точке зрения на промысловую элиминацию как фактор искусственного, бессознательного, направленного отбора (Рожков, Проняев, 1994). По мнению цитируемых авторов механизмом направленного отбора является стремление охотника «максимизировать добычу и минимизировать затраты (принцип эффективности), в результате чего возникает бессознательная, направленная элиминация, которая приводит к собственно формированию отбора по определенному признаку или признаку, коррелятивно связанному с ним» (с. 256). В качестве примера последствий такого отбора приводится анализ размеров или веса копытных животных, популяции которых подвергались интенсивному промыслу, в сравнении их с предпромысловым состоянием или популяциями, не подвергающимися интенсивной эксплуатации. Оказалось, что массовая добыча животных приводит к уменьшению их размеров и ухудшению ряда морфофизиологических показателей (плодовитость, состояние рогов). Однако С. Ра-

менский с соавторами (Раменский, Смирнов и др., 1985) выявили феномен увеличения размеров черепов одновозрастных волков в XX в.

Сходный процесс укрупнения животных имел место на таких различных по климатическим условиям территориях, как Украина и северо-восток европейской части России. При этом надо иметь в виду, что волк, как никакой другой вид, подвергался тотальному преследованию со стороны человека. Черепа енотовидной собаки, собранные в 2002–2006 гг., оказались по большинству промеров крупнее черепов этого вида, собранных в 40-х годах XX в. практически на той же территории. Изучение двух выборок черепов лося Окского заповедника, собранных с интервалом более чем в двадцать лет, показало стабильность краниометрических показателей (Кораблёв и др., 1996). Примеров, подтверждающих ту или иную точку зрения, можно найти в литературе еще немало.

Возможно, такие противоречия вызваны тем, что приведенные данные, основанные на простом сопоставлении двух наблюдений, выявляют не тенденцию, а фиксируют изменения без учета всего комплекса причинно-следственных связей. Вероятно, это говорит о том, что обсуждаемое явление сложнее, чем представляется, и необходимо продолжать накапливать данные о влиянии промысла на популяции диких млекопитающих с различными пространственно-демографическими характеристиками. Очевидно, что если вид образует непрерывный ряд континуальных популяций и охотничья нагрузка на отдельных близко расположенных участках ареала будет разной интенсивности, то последствия чрезмерного промысла будут компенсироваться иммиграцией животных с соседних охотничьих участков.

В этом случае естественные внутривидовые тенденции будут преобладать над промысловой селекцией. В противном случае, если интенсивно эксплуатируется пространственно ограниченная популяция, а тем более, если прерываются миграционные потоки, то промысловая элиминация, задающая некоторый вектор искусственного отбора, может нарушать равновесную ситуацию в популяции, поддерживаемую естественным отбором. С другой стороны, человек столь долго эксплуатирует природные популяции млекопитающих, что этот фактор можно рассматривать как один из векторов естественного отбора, а не новый вектор, и речь, вероятно, необходимо вести о силе его воздействия.

Таким образом, изменчивость фенофона популяций некоторых видов промысловых животных может свидетельствовать не о тенденциях его изменения и не об устойчивых различиях между группировками, а о случайных флуктуациях частот признаков, вызванных большой суммарной гибелью животных.

При интерпретации данных сравнительного анализа структуры фенофона внутривидовых группировок млекопитающих необходимо учитывать не только динамику численности, но и уровень смертности. Уровень общего генетического разнообразия, в силу своей консервативности, поддерживаемой эффектом «генетической памяти», не может быть приоритетным структурным показателем состояния фенофона эксплуатируемых популяций. Для такой оценки необходимо учитывать стабильность структуры фенофона.

Фенетический анализ выборок черепов, основанный на сопоставлении частот встречаемости неметрических вариаций, легко диагностируемых краниологических признаков, является наиболее доступным методом выявления чрезмерной промысловой нагрузки на популяцию, до того, как её последствия могут сказаться на других морфо-физиологических показателях.

3.4. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК популяции енотовидной собаки, интродуцированной в бассейне Верхней Волги

Проведенный анализ морфологической изменчивости краниального скелета енотовидной собаки, интродуцированной в бассейне верхней Волги, показал сравнительно слабо выраженную морфологическую изменчивость этих животных, что может быть объяснено панмиксией на фоне стабильно высокой численности и значительной мобильности, свойственной виду. В то же время анализ неметрической изменчивости на основе фенетических признаков обнаружил хорошо выраженную структурированность на микрогеографической шкале, которая может быть следствием высокой промысловой нагрузки и естественной смертности животных, и проявляется в случайных комбинациях фенотипов (Кораблёв и др., 2012).

Енотовидная собака для европейской части России — чужеродный вид, широко расселившийся и глубоко интегрированный в экосистемы. Исследования молекулярно-генетической изменчивости мтДНК акклиматизированной в нашей стране енотовидной собаки проведены относительно недавно (Кораблёв и др., 2011). Имеющиеся данные по другим частям ареала ограничивались территориями преимущественно Западной и частично Восточной Европы (Pitra et al., 2010; Paulauskas et al., 2016). Анализ молекулярно-генетической изменчивости енотовидной собаки, населяющей Южную Корею был, выполнен для маркеров ядерной ДНК по 12 микросателлитным локусам (Hong et al., 2013). Недавно предпринято исследование популяционно-генетической структуры енотовидной собаки на большом географическом пространстве в северо-восточной и центральной Европе, в качестве маркеров полиморфизма использованы 16 микросателлитов (Drygala et al., 2016). Достижением последнего этапа следует считать изучение геномной структуры населения вида в местах формирования новейшего ареала на территории Западной Европы. Подобное исследование проведено в Дании, где впервые енотовидную собаку отмечали в 80-х годах XX века, а устойчивые популяции сформировались в конце первого десятилетия XXI века (Nørgaard et al., 2017).

Цель этапа настоящего исследования — изучение полиморфизма гипервариабельного участка контрольного региона митохондриальной ДНК (D-петля) енотовидной собаки, населяющей северо-восток, юго-запад Тверской области и юго-запад Вологодской области.

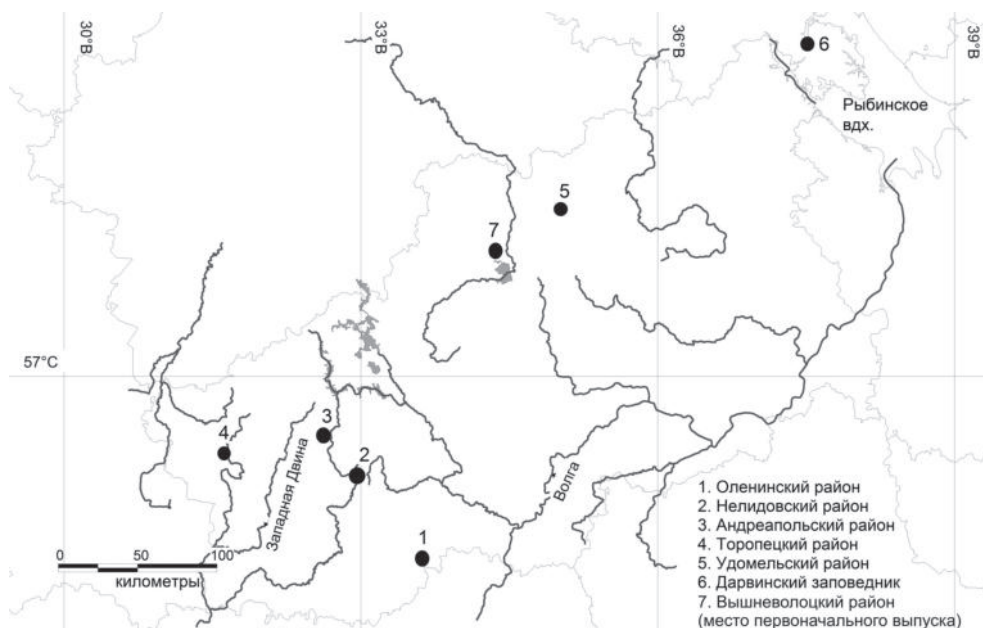


Рис. 64. Места сбора материала.

Материалом послужили образцы 72 тканей (фрагменты сухих шкурок и остеологический материал) енотовидной собаки. Тотальная ДНК выделена из 66 образцов, что подтвердилось результатами полимеразной цепной реакции, но содержание целевых фрагментов мтДНК было различной концентрации, поэтому для секвенирования оказались пригодны 42 образца. Нуклеотидные последовательности расшифрованы у 30 образцов, добытых на территории пяти административных районов Тверской области преимущественно в период с 2005 по 2009 г. и в охранной зоне Дарвинского заповедника (Вологодская область) в период с 1961 по 1968 г. (рис. 64).

Выборки были распределены следующим образом: Оленинский район — 9 экз., Нелидовский — 7 экз., Андреапольский — 3 экз., Торопецкий — 3 экз., Удомельский — 3 экз., охранная зона Дарвинского заповедника — 5 экз. Географическое расстояние между пунктами сбора составляло от 30 до 430 км.

Выделение ДНК из образцов тканей проводили с использованием набора реагентов Diatom DNA Prep 100 (ООО «Лаборатория Изоген», Москва, Россия) по протоколу производителя с некоторыми изменениями. Небольшие кусочки засушенной шкуры промывали в дистиллированной воде и измельчали, после чего термостатировали в присутствии лизирующего реагента в течение 15–18 ч при 57 °С. При работе с остеологическим материалом высверленную из полости нижней челюсти костную стружку с остатками мягких тканей помещали в лизирующий реагент и термостатировали не менее 24 ч при той же температуре, следуя в

дальнейшем инструкциям производителя. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с использованием набора Master Mix 5X Mag^{dd} MIX-2025 (Dialat Ltd, Москва, Россия).

Аmplификация фрагмента контрольного региона мтДНК выполнена с использованием специально разработанных праймеров NucDLF01 (5'-GGAGAG-CATAACCCTCCCTAA-3') и NucDLR01 (5'-ACGTGTGTACGTGCGAAAAA-3'). ПЦР проводили при следующих условиях: I: 94 °C — 3 мин; II: (94 °C — 30 с; 58,5 °C — 30 с; 72 °C — 1 мин)×30 циклов; III: 72 °C — 5 мин. Для амплификации при работе с ДНК, выделенной из костного материала, условия ПЦР были изменены: I: 94 °C — 3 мин; II: (94 °C — 30 с; 58,5 °C — 45 с; 72 °C — 1 мин) × 41 цикл; III: 72 °C — 5 мин. Очистку продукта амплификации проводили с помощью осаждающего раствора ацетата натрия в этаноле и последующей промывки 70%-ным этиловым спиртом.

Определение нуклеотидных последовательностей выполняли на автоматическом анализаторе ABI 3130 с применением набора реагентов BigDye Terminator v.3.1. (Applied Biosystems) с прямым и обратным праймерами, следуя инструкциям производителя.

Полученные последовательности выравняли с помощью программы Bioedit 7.0.9 (Hall, 1999). Дальнейшая статистическая обработка, включающая оценку отношений между полученными последовательностями на основе построения дендрограмм методом ближайшего связывания (NJ) с использованием двухпараметрической модели Кимуры, а также расчет взвешенных межгрупповых дистанций (net distance), выполнена в программе MEGA 4.0 (Tamura et al., 2007). Статистическую достоверность узлов дендрограммы оценивали на основе бутстреп поддержки (1000 реплик). Оценка показателей гаплотипического (H) и нуклеотидного (π) разнообразия, а также значений F_{ST} между выборками, производили в программе Arlequin v. 3.5 (Excoffier et al., 2005). Построение медианного сетевого дерева выполнено в программе Network 4.5.1.6 (Bandelt et al., 1999).

Для сравнительной оценки данных нами были привлечены к анализу гомологичные последовательности контрольного региона енотовидной собаки, депонированные в базе данных Генбанк под номерами FJ888513-FJ888521 (место происхождения — Западная Европа) (Pitra et al., 2010); EU642416, EU642417, EU642450-EU642457 (Российский Дальний Восток — Приморский край); EU642441, EU642443 (Китай); EU642411-EU642415, EU642418-EU642440, EU642444-EU642449 (Южная Корея); EU642442 (Вьетнам) (Park et al., Unpublished).

Было получено и использовано для анализа 30 последовательностей участка контрольного региона мтДНК длиной 599 п.н. Полученные последовательности депонированы в базе данных Генбанк (JF809818-JF809848) с указанием места происхождения. Соотношение нуклеотидов в исследованном фрагменте составило: тимин — 28,4%; цитозин — 27,9%; аденин — 26,6%; гуанин — 17,1%, что соответствует ранее полученным данным для контрольного региона мтДНК енот-

товидной собаки (Pitra et al., 2010). В анализируемом участке мтДНК обнаружено 29 вариабельных позиций, среди них 20 транзиций, 8 трансверсий и 1 делеция. Всего было выявлено 18 гаплотипов, из них 10 — ранее не описанных и не представленных в Генбанке, а 8 — общих с гаплотипами животных из разных частей современного ареала (1711Tog: EU642452 (Дальний Восток); 1795Tog: FJ888520 (Европа); 31dVol: EU642433 (Китай), FJ888521 (Европа); 41dVol: EU42451 (Дальний Восток), EU42441 (Китай); 2042Nel: FJ888513 (Европа); 1Nel: EU642450 (Дальний Восток), EU642420, EU642433, EU642435 (Южная Корея), FJ888521 (Европа); 1738Ud: FJ888515 (Европа); 2184And: EU642453-EU642456 (Дальний Восток), FJ888517 (Европа). Парные различия между гаплотипами колебались от 0,17 до 3,17%.

Среднее число парных различий между гаплотипами равнялось $8,69 \pm 4,13$. Значение гаплотипического разнообразия (H) в исследованной выборке составило $0,95 \pm 0,02$; нуклеотидное разнообразие (π) $0,015 \pm 0,0077$.

Филогенетические отношения между гаплотипами, оцененные на основе дендрограммы, построенной по алгоритму ближайшего соседа, с использованием двухпараметрической модели Кимуры, демонстрируют наличие двух клад (гаплогрупп), подтверждаемых высоким значением (>89) бутстрэп поддержки (рис. 65).

Аналогичные результаты получены при включении в анализ последовательностей из Генбанка, представляющих животных из различных частей естественного ареала. Сходные филогенетические паттерны обнаружены у западноевропейских енотовидных собак (Pitra et al., 2010). Соотношение отдельных гаплогрупп в каждом филогенетическом построении, а также их возможные родственные отношения, требуют дополнительного изучения.

Разделение гаплотипов на две группы четко проявляется и на медианной сети (рис. 66). Гаплотипы из Тверской области с одинаковой частотой представлены в двух кладах, что является следствием слабо выраженной пространственной генетической структурированности интродуцированной популяции.

Животные, добытые в охранной зоне Дарвинского заповедника Вологодской области, имеют гаплотипы, индивидуальные у каждой особи при значении нуклеотидного разнообразия $\pi = 0,0033 \pm 0,0026$ и включаются только в гаплогруппу I. Ранее нами было обнаружено некоторое морфометрическое своеобразие выборки Дарвинского заповедника, которое может быть объяснено искусственной географической изоляцией этой популяции Рыбинским водохранилищем (Кораблёв и др., 2012). Однако, значение F_{ST} равно 0,10 ($p < 0,05$), свидетельствует об отсутствии достоверных отличий на молекулярно-генетическом уровне этих животных от остальной части выборки.

Енотовидные собаки, добытые в районе Дарвинского заповедника, появились на границе Тверской и Вологодской областей в результате естественного расселения из места первоначального выпуска в конце 1930-х – начале 1940-х гг. и также являются потомками зверосовхозных животных. В 1941 г. образовано Рыбинское водохранилище, ставшее естественным географическим барьером, частично изо-

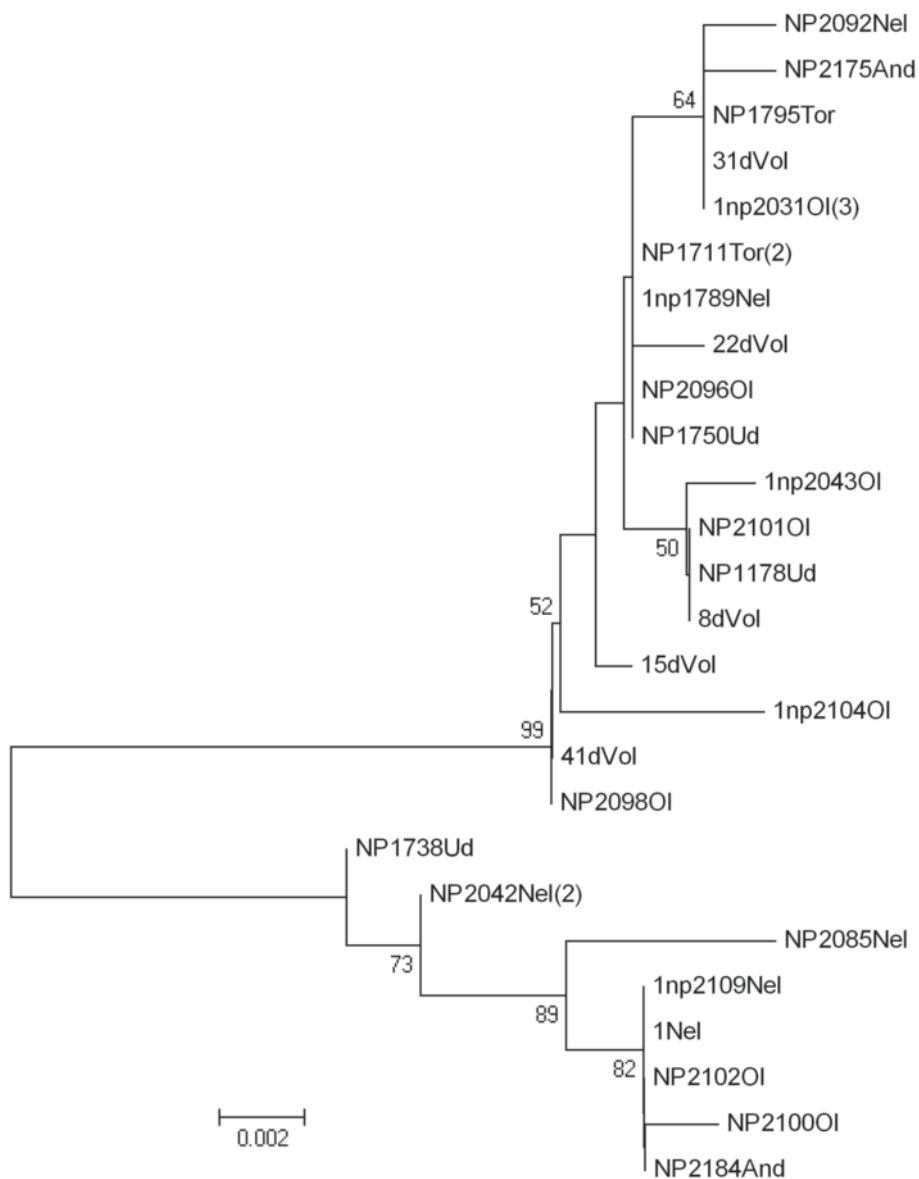


Рис. 65. Дендрограмма филогенетических отношений гаплогрупп, построенная по методу ближайшего связывания, с использованием двухпараметрической модели Кимуры. Бутстрэп поддержка оценена на основе 1000 реплик.

I, II — номера гаплогрупп. Обозначения: Nel — Нелидовский район, OI — Оленийский район, Tor — Торопецкий район, And — Андреапольский район, Ud — Удомельский район Тверской области; Vol — охранная зона Дарвинского заповедника (Вологодская область).

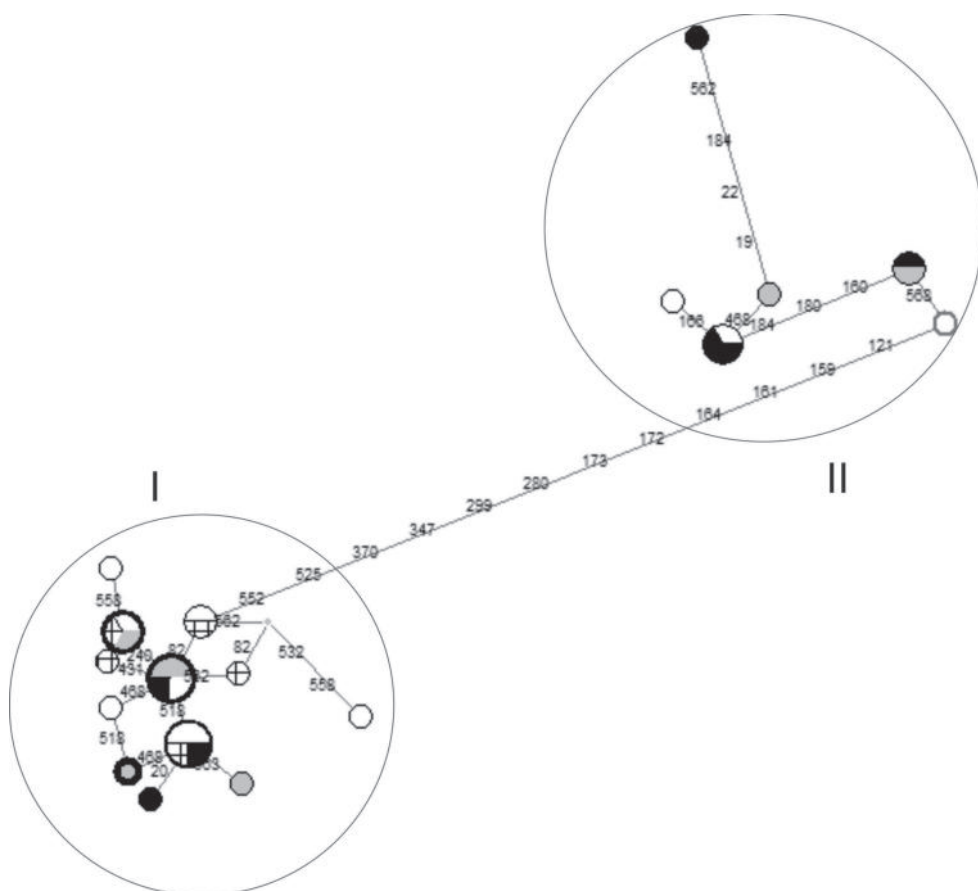


Рис. 66. Медианная сеть гаплотипов.

Черный — Нелидовский район, серый — Андреапольский район, белый — Оленинский район, серый кружок — Удомельский район, серый в черном кружке — Торопецкий район, решетка в кружке — Дарвинский заповедник. I, II — номера гаплогрупп.

лировавшим енотовидную собаку северо-восточной части Тверской и юго-западной части Вологодской области.

Полученные нами характеристики молекулярно-генетической изменчивости енотовидной собаки, интродуцированной в бассейне Верхней Волги, свидетельствуют о более высоком уровне полиморфизма по сравнению с животными Западной Европы. Так, показатель π в современных популяциях Финляндии и Германии колебался от 0,005 до 0,013, H от 0,68 до 0,84 (Pitra et al., 2010).

Генетическое расстояние между выявленными гаплогруппами существенно больше, чем дистанция между географически разобщенными выборками енотовидной собаки. Две гаплогруппы на медианном дереве (рис. 66) разделены 12 му-

тационными позициями. Гаплогруппа I более обширна и компактна, гаплогруппа II характеризуется большим количеством парных нуклеотидных различий (табл. 89).

Таблица 89. Характеристика молекулярно-генетической изменчивости двух гаплогрупп контрольного региона мтДНК енотовидной собаки

Показатели	Гаплогруппа I	Гаплогруппа II
Количество образцов	21	9
Количество гаплотипов	12	6
Число парных различий между гаплотипами	2,37±1,38	3,35±2,00
Число транзиций	5	6
Число трансверсий	4	2
Число делеций	1	1
Нуклеотидное разнообразие, π	0,0040±0,0026	0,0056±0,0038

Значение $F_{ST} = 0,85$, полученное при сравнении гаплогрупп, свидетельствует о хорошо выраженной межгрупповой дисперсии, доминирующей над внутригрупповой, что при высоком уровне значимости ($p > 0,00001$) говорит в пользу их значительной молекулярно-генетической дифференциации. Кроме того, дивергенция гаплогрупп подтверждается значением взвешенной межгрупповой дистанции (net distance), равным $2,49 \pm 0,61\%$, что существенно превышает внутригрупповые генетические дистанции. Впрочем, существование двух филогенетических клад не сказывается на пространственной географической структурированности акклиматизированной енотовидной собаки, поскольку их распределение в выборках не дискретно и гаплотипы, относимые к обоим группам, представлены совместно в каждом пункте сбора, за исключением Вологодской области.

Исходя из известных биологических особенностей животных, эврибионтность (в широком понимании) не подразумевает четко выраженной структурированности филогеографических паттернов. В частности, это прослеживается в различных экологических группах копытных животных (Холодова, 2009), а также показано на примере трех неродственных видов транслоцированных млекопитающих (Кораблёв и др., 2011). Кроме того, искусственно созданные популяции, не обладающие собственной эволюционной историей, могут не иметь определенной географической структурированности, возникающей вследствие длительной адаптации к природным условиям. Поэтому обнаруженная молекулярно-генетическая изменчивость фрагмента мтДНК енотовидной собаки связана с высокой изменчивостью донорных автохтонных популяций и с новейшей историей освоения территорий, а также определяется сложнопрогнозируемыми случайными причинами — эффектом основателя и антропогенным нарушением целостности местообитаний. Высокий полиморфизм исследованной интродуцированной популяции может объясняться относительно большой группой интродуцентов и стремительным популяционным ростом уже в первое десятилетие после выпуска. Эти факторы способствуют поддержанию высокого генетического разнообразия искусственно созданных популяций (Ланде, Бэрроуклаф, 1989; Sjöberg, 1996).

Существование двух клад может быть связано с интродукцией животных из двух пространственно изолированных автохтонных популяций, на что указывали в результатах исследований молекулярной изменчивости енотовидной собаки (Pitra et al., 2010). Наличие двух линий митохондриальной ДНК было обнаружено также в аборигенных популяциях пятнистого оленя *Cervus nippon* Temminck, 1838 Приморского края в России (Холодова и др., 2007). Различные линии митохондриальной ДНК могут существовать в автохтонных популяциях длительное время и являться следствием исторической инсультризации ареала. Для проверки этой гипотезы относительно енотовидной собаки необходимы специальные исследования потенциальных доноров в пределах естественного ареала подвида.

По результатам микросателлитного анализа населения енотовидных собак Южной Кореи аборигенного подвида *N. p. koreensis*, обнаружена пространственная генетическая подразделенность ($F_{st} = 0,034\text{--}0,071$; $p < 0,005$) между популяциями, населяющими центр, юго-запад, и северо-восток страны (Hong et al., 2013). Пространственное структурирование популяций авторы объясняют географической дистанцией между ними, также важное значение имеет характер рельефа местности, наличие репродуктивного барьера в виде горных массивов высотой от 1500 до 2000 м. В то же время существует интенсивный обмен генетической информацией между популяциями, достаточно удаленными между собой, но при условии отсутствия репродуктивных географических барьеров.

Результаты проведенного молекулярно-генетического анализа фрагмента мтДНК согласуются с морфологической метрической изменчивостью современной популяции енотовидной собаки этой географической области, которая также не имела четко выраженной пространственной структуры (Кораблёв и др., 2012).

При использовании репрезентативной выборки, включающей 332 образца из семи европейских государств, расстояние между популяциями составляло до 2000 км, было подтверждено наличие трех генетических кластеров, распределение которых соответствует Финляндии, Дании и обширной территории, простирающейся от северо-западной части России до северной Германии — центральноевропейский кластер (Drygala et al., 2016). Полученные данные позволяют предполагать одинаковую эффективную численность популяций, центральноевропейской группы. Значения F_{st} в парных сравнениях показали большие различия между Данией и Финляндией (0,071; $p < 0,001$), несколько меньшие — между Данией и центральноевропейским кластером (0,041; $p < 0,001$), а также Финляндией и центральноевропейским кластером (0,028; $p < 0,001$).

Анализ полиморфных последовательностей ядерной ДНК вида подтверждает наличие потока генов между отдельными субпопуляциями, из-за высокой мобильности животных и плотности населения. Современная метапопуляционная структура енотовидной собаки значительной части Европы характеризуется выраженной панмиксией, чему способствовал в том числе стремительный акклиматизационный взрыв, наблюдавшийся вскоре после интродукции.

Аналогично данным, полученным при изучении разнообразия одонтологических признаков енотовидной собаки, изложенным выше, при изучении генетического полиморфизма вида на основе микросателлитов обнаружена тенденция снижения генетического разнообразия в направлении с Востока на Запад (Drygala et al., 2016). Все изученные популяции, за исключением Дании, имели достаточно высокую эффективную численность ($N_e = 4440$ vs. $N_e = 367$). Как отмечали выше, эта тенденция может быть вызвана повторяющимися стадиями низкой численности, которые проходили популяции в процессе освоения новой территории.

Достоверные различия между финскими и центральноевропейскими енотовидными собаками, при отсутствии очевидной изоляции расстоянием или географическими преградами, можно объяснить их происхождением из различных популяций автохтонного ареала, что подтверждается и при изучении митохондриальных генетических маркеров, эта гипотеза также поддерживается результатами морфологических исследований.

Наблюдаемая молекулярно-генетическая и морфологическая изменчивость популяций вида в местах интродукции определяется историей транслокаций. Енотовидные собаки, населяющие Финляндию, вероятно, являются потомками интродуцентов, выпущенных в 1930-х гг. вблизи Санкт-Петербурга и на Карельском перешейке в 1953 г. В то время как центральноевропейский кластер популяций происходит, по-видимому, от животных, выпущенных в 1930-х гг. в Тверской и Новгородской областях. Кроме того, были осуществлены выпуски енотовидных собак в Псковской области (1947), Эстонии (1950) и Белоруссии (1963), следует также принимать во внимание и непреднамеренные интродукции в период Второй мировой войны. Эти факторы также могут определять различия животных инвазионных популяций.

Геномный анализ, выполненный на широкой панели, включающей 4526 однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) подтвердил наличие четырех генетических клад в популяциях енотовидной собаки, населяющей европейские страны (Nørgaard et al., 2017). Популяция Дании в этом случае формирует обособленный генетический кластер, что согласуется с результатами F. Drygala и соавторов (2016). Таким образом, генетическая структура популяций енотовидной собаки в Европе, указывает на различные источники происхождения интродуцированных животных. А высокое генетическое разнообразие и отсутствие эффекта изоляции расстоянием определяется подвижностью и отсутствием территориальности у животных. Исследование, выполненное L. Nørgaard и соавторами, определяет более сложную историю формирования отдельных европейских популяций вида. Высокие генетические отличия енотовидных собак Дании, по всей видимости, свидетельствуют об их происхождении от животных, содержащихся на зверофермах или в домашних условиях.

Несколько различные результаты, полученные при использовании маркеров митохондриального и ядерного геномов, могут объясняться поэтапной интродукцией енотовидной собаки, поскольку перед выпуском в природу животные в

течение нескольких поколений содержались на зверофермах и, вероятно, с ними проводилась племенная работа — скрещивание особей из различных частей автохтонного ареала, что повлекло исчезновение различий на уровне ядерной ДНК. Существенные отличия еотовидных собак Дании от территориально близкой Германии могут быть объяснены сценарием, рассмотренным нами на примере изолированной Рыбинским водохранилищем популяции Дарвинского заповедника или популяции района германского Мекленбурга (Ansorge et al., 2009), также характеризующихся значительным морфологическим своеобразием.

3.5. Анализ морфофизиологического состояния популяций еотовидной собаки

Несмотря на активную инвазию, экологическая ниша, занятая еотовидной собакой, интродуцированной в Европе, не создает повсеместно острой конкуренции с близкими по экологии видами — лисицей и барсуком (Бобров и др., 2008), однако тесно соприкасается с ними (Kowalczyk et al., 2008). Помимо освоения новой экологической ниши, в интродуцированных популяциях еотовидной собаки происходят формообразовательные процессы, отражающиеся на ее морфологическом облике (Ansorge et al., 2009; Korablev, Szuma, 2014; и др.). Если морфометрические и фенетические особенности животных в автохтонных и интродуцированных популяциях достаточно подробно рассмотрены, то их морфофизиологическое состояние детально не исследуется, ограничиваясь констатацией наиболее заметных морфологических девиаций.

Цель этого раздела — охарактеризовать морфофизиологическое состояние популяций еотовидной собаки путем изучения промысловых сборов черепов, учитывая, классифицируя и объясняя этиологически девиации их морфологического строения.

В процессе работы мы проводили визуальное краниоскопическое обследование 542 черепов (263 самца, 251 самка и 28 неизвестного пола) еотовидных собак из семи локалитетов, два из которых представлены автохтонными, а пять — интродуцированными животными.

Географические пункты сбора черепов еотовидной собаки: (1) Амурская область ($n = 157$); (2) Хабаровский край ($n = 29$); (3) центральная часть Тверской области ($n = 51$), (4) юг Вологодской области ($n = 26$); (5) запад Тверской области ($n = 110$); (6) северо-восток Тверской области ($n = 81$); (7) восточная Польша ($n = 82$).

Морфофизиологическое состояние особей в популяциях оценивали по частоте встречаемости травм, патологий, аномалий. Методика классификации одонтологических аномалий заимствована из публикации Е. Szuma (1999).

При оценке морфофизиологического состояния популяций использованы полные выборки черепов без разделения по полу. В анализ включены также животные, пол которых не был определен. Наиболее распространенные или же, напротив, редкие девиации задокументированы и приведены в виде фотографий.

Оценивая общую картину морфофизиологического состояния исследованных популяций, заметно, что в каждой выборке встречаются черепа с отклонениями от нормального строения. Соотношение животных с аномалиями, травмами и патологиями различно. Наличие аналогичных девиаций в исследованных выборках черепов енотовидной собаки позволило объединить их в сходные группы (табл. 90–92).

Таблица 90. Частота встречаемости в процентах травм в выборках из популяций енотовидной собаки

Локализация на черепе	Порядковый номер выборки						
	1	2	3	4	5	6	7
Лицевая часть	1,91	10,52	1,96	–	3,64	9,88	8,54
Мозговая капсула	1,27	–	–	–	0,90	9,88	–
Нижняя челюсть	1,27	5,26	–	–	3,64	14,81	2,44
Всего	4,45	15,78	1,96	–	8,18	34,57	10,98

Таблица 91. Частота встречаемости патологий в выборках из популяций енотовидной собаки

Тип патологии	Порядковый номер выборки						
	1	2	3	4	5	6	7
Пародонтит/периодонтит	–	–	1,96	7,69	0,90	6,17	–
Артроз	–	–	–	–	–	2,47	–
Остеомиелит	–	–	–	–	0,90	6,17	–
Гиперостоз	–	–	–	–	–	1,24	–
Кариес	–	–	–	–	–	1,24	1,22
Всего	–	–	1,96	7,69	1,8	17,29	1,22

Таблица 92. Частота встречаемости одонтологических аномалий в выборках из популяций енотовидной собаки

Тип аномалии	Порядковый номер выборки						
	1	2	3	4	5	6	7
Олигодонтия	12,1	10,34	3,92	–	–	–	1,22
Полидонтия	–	6,9	3,92	3,85	0,90	–	1,22
Нарушение позиции в аркаде	–	–	–	–	1,81	2,47	–
Всего	12,1	10,34	7,84	3,85	2,71	2,47	2,44

В автохтонных популяциях отсутствовали черепа с патологиями развития, в то время как в интродуцированных популяциях диагностировали большее количество таких животных. Наибольшая доля черепов с одонтологическими аномалиями найдена в выборках из Амурской области и Хабаровского края. Также относительно часто одонтологические аномалии встречались в центральной части Тверской и на юге Вологодской области. Несколько реже, но со сходной частотой такие черепа находили на западе и северо-востоке Тверской области, восточной Польше. Среди одонтологических аномалий наиболее часто встречается олигодонтия, реже полидонтия и нарушение топографии зубов.

Травмированные черепа находили во всех популяциях за исключением юга Вологодской области. Наиболее часто они встречались на северо-востоке Тверской области, Хабаровском крае и восточной Польше, значительно реже — в центре и на западе Тверской, в Амурской областях. Как следует из статистических данных, чаще травмируются роstralная часть черепа и нижние челюсти, с одинаковой частотой травмы встречаются у самцов и самок. Особо следует отметить переломы с отсутствием консолидации и вторичным остеомиелитом. Такие случаи мы диагностировали как травму, поскольку она и была первопричиной вторичного инфицирования, которое привело к наблюдаемым последствиям. В связи с отсутствием рентгенологического исследования костей черепа и информации о состоянии мягких тканей области головы в ряде случаев выводы об этиологии патологического процесса носят предположительный характер.

Патологии наиболее часто встречали в выборках северо-востока Тверской и юга Вологодской областей, при этом наибольшее разнообразие патологических изменений найдено в первой выборке. Кроме отмеченных выше девиаций встречались черепа контрастных размеров (крупные и мелкие), принадлежащие животным одного пола и возраста. Наиболее яркое проявление подобной индивидуальной изменчивости найдено в выборке из восточной Польши. Детальный анализ встреченных аномалий, травм и патологий в отдельных пунктах ареала вида помещен в Приложение Б.

Отмеченные на черепах енотовидной собаки отклонения от нормального физиологического состояния — аномалии, травмы и патологии — являются свидетельствами, позволяющими дать обобщенную характеристику животных исследованных выборок.

Анализ встречаемости патологий зубочелюстного аппарата свидетельствует о преобладании пародонтита, проявляющегося в прогрессирующем разрушении тканей, окружающих и поддерживающих зуб. Разрушение тканей пародонта, особенно периодонтальной связки и альвеолярного отростка кости, приводит к утрате зубов. Пародонтит является инфекционным заболеванием, вызываемым бактериями зубного налета, и развивающимся в ходе формирования воспалительной реакции восприимчивого организма. Для домашней собаки (*Canis lupus familiaris*) в качестве возбудителей установлены *Porphyromonas gulae*, *P. salivosa* и *P. denticalis* (Niemiec, Brook, 2013). На обследованных черепах отмечается как локальный, так и диффузный патологический процесс. Развитие пародонтита может быть запущено различными факторами: травмой пародонта, инородным телом, аномалиями прикуса, диетой с недостаточным количеством абразивных веществ и генетической предрасположенностью (Niemiec, Brook, 2013). У исследованных енотовидных собак можно отметить как незначительную степень разрушения альвеолярного отростка кости, так и глубокий дефект, оголяющий до половины корень зуба. При дальнейшем развитии патологического процесса наступает утрата зубов. Это заболевание встречено на пяти черепах или 21,7% от общего количества патологий.

У двух взрослых особей обнаружили остеоартроз височно-челюстного (*articulatio atlanto-occipitalis*) и атланта-затылочного (*articulatio temporomandibularis*) суставов. Развитие патологического процесса в данном случае может быть вызвано травмой.

Развитие остеомиелита у животных часто связано с переломом и инфицированием зубов, с наличием проникающих ранений, переломов (Niemiec, Brook, 2013) и, возможно, с прогрессирующим обширным пародонтитом.

Также к группе болезней, наиболее часто встречающиеся в выборках, относятся различные воспаления мягких тканей головы: мышц, кожных покровов, десен. Впоследствии они приводят к остеомиелиту и патологическим изменениям структуры костной ткани. Однако необходимо отметить, что первичной причиной воспалений могут быть и травмы, например, раны головы и сильные ушибы с гематомами.

Травмы, к которым, прежде всего, относятся переломы, встречаются наиболее часто и связаны, главным образом, с челюстным аппаратом. Они обнаруживаются у 3,04% черепов от общего осмотренного количества или в 36,4% среди общего количества травм. Все отмеченные переломы костей черепа и нижней челюсти получены животными в течение жизни. Это позволяет связать их с кормодобывающей деятельностью или социальным поведением — внутри- и межвидовыми агрессивными контактами. Травматические повреждения черепов можно разделить на несколько групп по причинно-следственным связям. Травмы отдельных зубов, в первую очередь, клыков и коренных зубов следует отнести к последствиям кормодобывающей активности енотовидных собак. Более обширные повреждения челюстного аппарата, такие как переломы ветви или венечных отростков нижней челюсти, могут быть получены животными и при разгрызании твердых предметов, однако более вероятно их возникновение вследствие травмирования другим хищником.

По характеру перфоративных повреждений черепа в виде отверстий овальной или округлой формы травмы могут быть определены как последствия агрессивных взаимодействий с особями своего или другого вида, что определяется по отверстиям небольшого диаметра, соответствующим диаметру коронки клыка енотовидной собаки. Другая группа подобных травм, но большего диаметра и глубины повреждений, относится к агрессивным межвидовым взаимодействиям. Сопоставление диаметра повреждений с размерами клыков дает основания отнести такие повреждения к следам покусываний барсуком и в некоторых случаях лисицей.

Наибольшее количество подобных травматических повреждений мы обнаружили в выборке из популяции восточной части Польши. Там найдены четыре черепа со следами межвидовых агрессивных контактов и два черепа имели травмы, характерные для внутривидовых антагонистических взаимодействий. В популяции северо-восточной части Тверской области — один череп со следами межвидовых и один внутривидовых агрессивных взаимодействий. Повышение частоты подобных травм наблюдается при высокой плотности енотовидных собак и по-

тенциально конкурентных видов аборигенных хищников — барсука и лисицы. В период освоения новых мест обитания и интеграции в сложившиеся экосистемы инвазионный вид может вступать в конкурентные отношения с аборигенными видами, особенно при высокой плотности популяций. По наблюдениям польских зоологов на территории Беловежской пуши (восточная Польша) наиболее напряженные отношения складываются в паре енотовидная собака – барсук, особенно в период использования нор (Kowalczyk et al., 2008). Также нельзя исключать межвидовую конкуренцию с лисицей. Изучение территориального распределения лисицы и енотовидной собаки в северо-восточной Германии позволяет предполагать, что антагонистические отношения между этими видами возникают при совместном использовании нор (Drygala, Zoller, 2013).

Травмы, полученные животными в процессе роста, впоследствии часто приводят к формированию общей направленной асимметрии черепа, что наблюдается в частности, при травмировании скуловых дуг, нижних челюстей и затылочно-теменной части головы.

В коллекциях обнаружены черепа животных с очень обширными травматическими повреждениями лицевой части, приводящими к общей деформации лицевого отдела, в том числе существенному сокращению длины зубного ряда. Тем не менее, они не являются фатальными для животных, о чем свидетельствует срастание переломов и восстановление функциональной способности челюстного аппарата. К обширным травмам также следует отнести ампутационные повреждения резцовой части нижних челюстей, что также не приводит к гибели животных. Сходная частота встречаемости травм у самцов и самок косвенно подтверждает отсутствие дифференциации их экологических ниш, на что обращали внимание немецкие исследователи, изучавшие экологию вида (Drygala et al., 2008).

Аномалии. Основная часть аномалий в строении черепа енотовидных собак связана с девиациями, обнаруживаемыми в зубной системе животных. Среди них встречаются отклонения в количестве зубов от нормальной формулы, их нехватка — олигодонтия или увеличение количества — полидонтия. Наиболее распространенным типом девиаций зубной системы обследованных выборок является неполнозубость. Во всех отмеченных случаях она связана с отсутствием третьих моляров на нижней челюсти.

Наиболее распространенным типом полидонтии является увеличение количества четвертых премоляров на нижней челюсти, всего найдены четыре таких случая. Три из них связаны также с нарушением положения дополнительных зубов относительно остальных, образующих аркаду. Похожий тип полидонтии верхних коренных зубов P^4 известен для лисицы *Vulpes vulpes* и обнаружен в Польше (Szuma, 1999), а также для трех экземпляров песца *Alopex lagopus* (Pavlinov, 1975). На втором месте по частоте встречаемости полидонтия третьего премоляра нижней челюсти (всего два черепа в выборке из Хабаровского края).

Редким случаем для енотовидной собаки является полидонтия верхней челюсти, мы нашли лишь один такой череп с дополнительным сильно редуцирован-

ным моляром. Значительно реже встречается олигодонтия, нами обнаружено два таких черепа, один из них был с симметричным отсутствием зубов. В популяциях бобров также находили олигодонтию, в том числе её симметричные проявления. По сравнению с лисицей зубная формула енотовидной собаки в изученных популяциях представляется более консервативной, поскольку отклонения от её нормального состояния встречаются с меньшей частотой (см. Szuma, 1999; Nentvichova, Andera, 2008). В противоположность лисицы, зубная формула енотовидной собаки, как следует из результатов нашей работы, проявляет тенденцию к удлинению ряда щечных зубов, за счет появления дополнительных моляров и премоляров.

В популяции енотовидной собаки подвида *Nyctereutes procyonoides viverriinus*, населяющей японские острова, аномалии зубной системы диагностировали значительно чаще — у 25% особей (Harada et al., 1989). Среди них полиодонтия встречалась у 4,5% особей, в то время как олигодонтия проявлялась более регулярно — у 20% животных. Полиодонтия была связана с появлением на верхней челюсти дополнительных резцов, третьих премоляров и первых моляров на верхней и нижней челюсти. Олигодонтия затрагивала область зубного ряда, где располагаются верхние и нижние первые премоляры или нижний третий моляр.

Среди первопричин, способных вызвать аномалии в строении зубной системы, выделяют две группы факторов: генетической и негенетической природы (Wolsan, 1984; Szuma, 1999). К факторам первой группы относят мутации, нарушения со стороны генетического контроля в процессе развития зубов, или действия «общевидового набора генов», что подразумевает фенотипическое проявление генов гипотетических предковых форм. Негенетическая основа аномалий зубной системы заключается в эмбриональном нарушении закладки зубов у плода, аномалиях прорезывания и смены зубов, механических повреждениях, изменениях кормовой базы (Фролов и др., 2006). Вероятно, случаи врожденной олиго- и полидонтии следует отнести в счет факторов генетической природы, в то время как нарушение топографии зубов или их деформация могут быть вызваны негенетическими факторами.

Анализируя морфофизиологическое состояние животных в популяциях евроазиатского бобра, мы отмечали, что случаи врожденной олиго- и полидонтии можно рассматривать как признаки близкородственного скрещивания, в том числе проводя параллели с другими видами млекопитающих. В отношении енотовидной собаки эта точка зрения также применима. Представляется неслучайным высокий процент особей с врожденными отклонениями от нормальной зубной формулы, найденных в островной популяции Японии.

Говоря о причинах контрастной внутривидовой изменчивости, яркий пример которой мы отмечали в выборке из популяции восточной Польши, укажем несколько факторов, лежащих в её основе. В главе, посвященной краниометрической изменчивости евроазиатского бобра, мы обсуждали факт присутствия в популяциях животных с различными пропорциями черепа. Было отмечено, что

вариации соотношения его длины и ширины могут иметь определенное функциональное значение и отражать пищевую специализацию животных к корму с различными механическими свойствами. Поэтому в случае с енотовидной собакой одним из объяснений индивидуальной изменчивости размеров и формы черепа может быть адаптация биомеханики челюстного аппарата к преобладающему типу корма. В целом, высокая индивидуальная изменчивость характерна и для других хищников. При изучении выборки черепов хоря *Mustela putorius* из Тверской области мы обнаруживали внутри одной половозрастной группы животных с большими размерными различиями (Кораблёв и др., 2015). Было высказано предположение, что размеры взрослых особей во многом зависят от условий обитания в первый год жизни, особенно от условий зимовки. При неблагоприятном сочетании климатических факторов и нехватке кормов часть молодых хорей погибает, а некоторые отстают в развитии. Во-вторых, по наблюдениям одного из авторов цитируемой статьи (И. Туманова) при абортации или гибели щенков в раннем возрасте самки хоря могут в тот же сезон вновь спариваться и поздно воспроизводить потомство. Несмотря на то, что в пределах всей географической области Европы, откуда происходят исследованные выборки, енотовидная собака впадает в зимний сон, вопрос о её зимнем питании не актуален, следовательно, одно лишь скудное питание не может объяснить различия размеров зверей, особенно учитывая полифагию вида. Однако такие высокие отличия в размерах могут быть следствием позднерожденных выводков. Большая часть щенков из них, вероятно, погибает, не успев накопить достаточных запасов жира перед зимним сном, а выжившие особи будут отличаться меньшими размерами от животных, родившихся в обычные сроки. В литературе, посвященной внутривидовому полиморфизму, это явление описано как поливариантность развития. В природных популяциях в целом широко представлена подразделенность особей на быстро и медленно растущие формы (Шварц, 1980).

Глава 4. АМЕРИКАНСКАЯ НОРКА. СОВРЕМЕННАЯ ТАКСОНОМИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ РОДА *NEOVISON (MUSTELA)*

Американская норка как биологический вид имеет неарктическое происхождение. Её современный ареал на территории Северной Америки доходит до Аляски и провинции Юкон. На северо-востоке Канады граница ареала примыкает к побережью Гудзонова залива и охватывает полуостров Лабрадор за исключением его северной оконечности. Запад и восток распространения американской норки соответствуют океаническому побережью материка. На юге территория, населенная видом, ограничена аридными условиями юго-западных штатов США. Самая южная граница обитания норки доходит до побережья Мексиканского залива и полуострова Флорида. Факты нахождения вида в Южной Америке, за исключением преднамеренно интродуцированных популяций, отсутствуют (рис. 67) (Larivière, 1999).

Наиболее высокая плотность американской норки отмечается в центральной части естественного ареала, а территория, населенная видом, оценивается примерно в 13,9 млн. км² (Чашухин, 2009). В пределах Неарктики хорошо выражена морфологическая изменчивость животных, вероятно, адаптивная к природно-климатическим условиям, формирующим контрастные различия на севере и юге. Современные систематики выделяют до 15 подвидов американской норки в её естественном ареале (Hall, 1981; Larivière, 1999).

Со второй половины XIX века американская норка стала объектом клеточного звероводства, и первые такие зверьки появились в Норвегии в 1927 г. (Чашухин, 2009). Необходимо отметить, что для разведения на зверофермах использовали несколько автохтонных подвидов американской норки, поэтому животные, попавшие в Евразию, имели неопределенный таксономический статус (Dunstone, 1993). Если Западноевропейские страны практиковали клеточное разведение вида, то в Восточной Европе осуществляли интродукцию американской норки в естественную среду. Первые выпуски произведены в 1933 г. в Воронежской области, всего с 1933 по 1970 г. норку выпускали в 38 областях и республиках бывшего СССР и таким образом расселили около 20,5 тыс. особей (Акклиматизация..., 1973). Также важным источником, постоянно подпитывающим популяцию дикой американской норки, служат звероводческие хозяйства, что происходит повсеместно в районах нахождения звероферм (Данилов, Туманов, 1976; Larivière, 1999; Bowman et al., 2007; Туманов, 2009; Данилов, 2009; Чашухин, 2009 и др.). Именно потомки сбежавших со звероферм американских норок колонизировали обширные пространства Центральной и Западной Европы. Современный ареал американской норки на территории России показан на рисунке 68.

На сегодняшний день американская норка прочно вошла в состав фауны 28 европейских государств (Bonesi, Palazón, 2007) (рис. 69).



Рис. 67. Ареал американской норки в Северной Америке, показан черным контуром и серой штриховкой (источник — интерактивная карта Смитсоновского национального музея естественной истории <http://nsmnh-arcgis01.si.edu/nam/>, см. также Lariviere, 1999).

Во многих регионах и странах её численность стабильно высокая и проявляет тенденцию к росту. Рядом исследователей отмечено импактное воздействие этого инвазионного вида на представителей нативной фауны (Новиков, 1939; Туманов, Терновский, 1975; Туманов, 1996; Рожнов, 2000; Sidorovich, Macdonald, 2001; Macdonald et al., 2002; Hammershøj et al., 2004; Кораблёв и др., 2013, также обзор Bonesi, Palazon, 2007).

Систематическое положение американской норки в недавнем времени неоднократно пересматривалось. Если морфологические размерные и неметрические черты строения скелета позволяют сближать её с *Mustelidae* Евразии, то биохимические особенности четко дистанцируют этот вид от куньих Старого Света. Молекулярно-генетические маркеры норок Старого и Нового света свидетельствуют



Рис. 68. Современный ареал американской норки в России (по: Хляп и др., 2011).

об их весьма отдаленном родстве. Куньи Североамериканского континента — отдельная филогенетическая ветвь семейства, надежно изолированная от Евразии Беринговым проливом на Севере и Панамским перешейком от родственных видов Южной Америки (Harding, Smith, 2009).

4.1. Факторы полиморфизма краниометрических признаков американской норки

Американская норка — яркий пример биологической инвазии, один из наиболее многочисленных интродуцированных хищников Евразии (Bonesi, Palazon, 2007), наряду с енотовидной собакой рекомендован в качестве приоритетного вида млекопитающих для исследований и контроля в европейской части России (Дгебуадзе, 2014). Помимо диких популяций существует много форм domesticiрованных американских норок, разводимых на фермах, гибридизация которых с вольно живущими давно привлекает внимание ученых (Данилов, Туманов, 1976; Туманов, 2009; Данилов, 2009; Kidd, 2008; Genovesi et al., 2009; Дгебуадзе и др., 2009). Современные исследования полиморфизма ДНК вида вскрыли масштабность этого явления (Kidd, 2008; Zalewski et al., 2011) и позволили установить макроморфологические последствия гибридизации в некоторых частях естественного ареала (Tamlin et al., 2009). Современные результаты изучения американской норки в Европе свидетельствуют о ярко выраженной пространственно-временной динамике морфологического разнообразия и обнаруживают тенденцию снижения



Рис. 69. Распространение американской норки в Европе. Ареал показан серой заливкой, черная линия обозначает границу, в пределах которой оценивался статус вида (по Bonesi, Palazon, 2007).

размеров тела у животных во временном аспекте (Zalewski, Bartoszewicz, 2012; Melero et al., 2012).

Ранее нами рассмотрены морфо-фенетические особенности американских норок в некоторых областях европейской части России, входящих в Каспийско-Балтийский водораздел (Кораблёв и др., 2012). В частности, установлена достоверная изменчивость вида на относительно небольшом географическом пространстве и высказано предположение, что она может быть связана с гибридизацией вольно живущих и разводимых в неволе зверьков.

Оценка влияния биотических факторов среды на морфологическую изменчивость черепа американской норки и других куньих позволила установить, что степень проявления полового диморфизма у представителей этого семейства, занимающих близкие экологические ниши, может зависеть от степени напряженности межвидовой конкуренции (Кораблёв и др., 2013, 2014). Высокий уровень полового диморфизма американской норки, как один из факторов внутривидового морфологического разнообразия, позволяет заполнять широкую экологическую нишу, постепенно вытесняя аборигенные виды со сходными биологическими требованиями (Кораблев и др., 2013). Для мелких видов куньих, размерный половой диморфизм — характерное явление (Шубин, Шубин, 1975; Wiig, 1982; Рожнов, Абрамов, 2006; Монахов, 2009). Поэтому фактор гендерной изменчивости американской норки мы рассматриваем как важный предиктор внутривидового полиморфизма.

Цель этого раздела работы — рассмотреть особенности проявления морфологического разнообразия черепа американских норок из разных популяционных группировок Восточной Европы и выявить факторы, формирующие диверсификацию изменчивости в популяциях этого вида.

Для решения поставленной задачи были использованы 546 черепов американской норки из девяти популяций и пространственно разобщенных группировок. Среди исследованных выборок восемь представлены дикими норками, а одна — особями, содержащимися в зверохозяйстве Тверской области (табл. 93, рис. 70).

Таблица 93. Характеристика и объем исследованного материала

№№	Место сбора	Объем, экз. всего	♂	♀	Пол не определен
1	Удомельский район Тверской обл.	40	22	18	–
2	Нелидовский район Тверской обл.	48	34	14	–
3	Оленинский район Тверской обл.	49	25	24	–
4	Торопецкий район Тверской обл.	49	25	24	–
5	Полистовский и Рдейский заповедники	36	22	14	–
6	Знаменское зверохозяйство	152	86	66	–
7	Центр и юго-запад Ленинградской обл.	121	68	46	7
8	Северо-запад Псковской обл.	16	11	5	–
9	Восточная Польша	35	25	10	–

На каждом черепе измеряли 19 признаков, включая билатерально симметричные (рис. 71).

Использованы только черепа животных старше одного года. Возраст определен визуальными методами по степени развития черепа (сагиттальный гребень, заглазничные отростки), облитерации носового шва, величине *os penis*, а также с использованием инструментальных методик по слоям цемента в апикальной части зуба (клыка) (Habermehl, 1986; Клевезаль, 2007).

Статистический анализ. Для снижения размерности морфологического пространства применяли многомерное непараметрическое шкалирование (МНШ) (Non-metric Multidimensional Scaling) к матрице морфологических дистанций между всеми парами особей выборки. Преимущество этого методического подхода заключается в возможности дифференцировать различные типы морфологического разнообразия: половую, возрастную, географическую и прочую изменчивость, часто характеризующуюся нелинейным проявлением. Основные задачи в рамках подобного анализа — определение размерности и структуры морфопространства, описывающего дисперсию признаков (Пузаченко, Загребельный, 2008). Процедура расчетов основывалась на МНШ-алгоритме, реализованном в программном продукте для статистического анализа экологических данных PC-ORD V6.08 (2011). В качестве меры различий между особями использовали дистанцию Евклида, которая описывает, в основном, варьирование размеров черепа. Применяя к полученной матрице дистанций алгоритм МНШ, получали

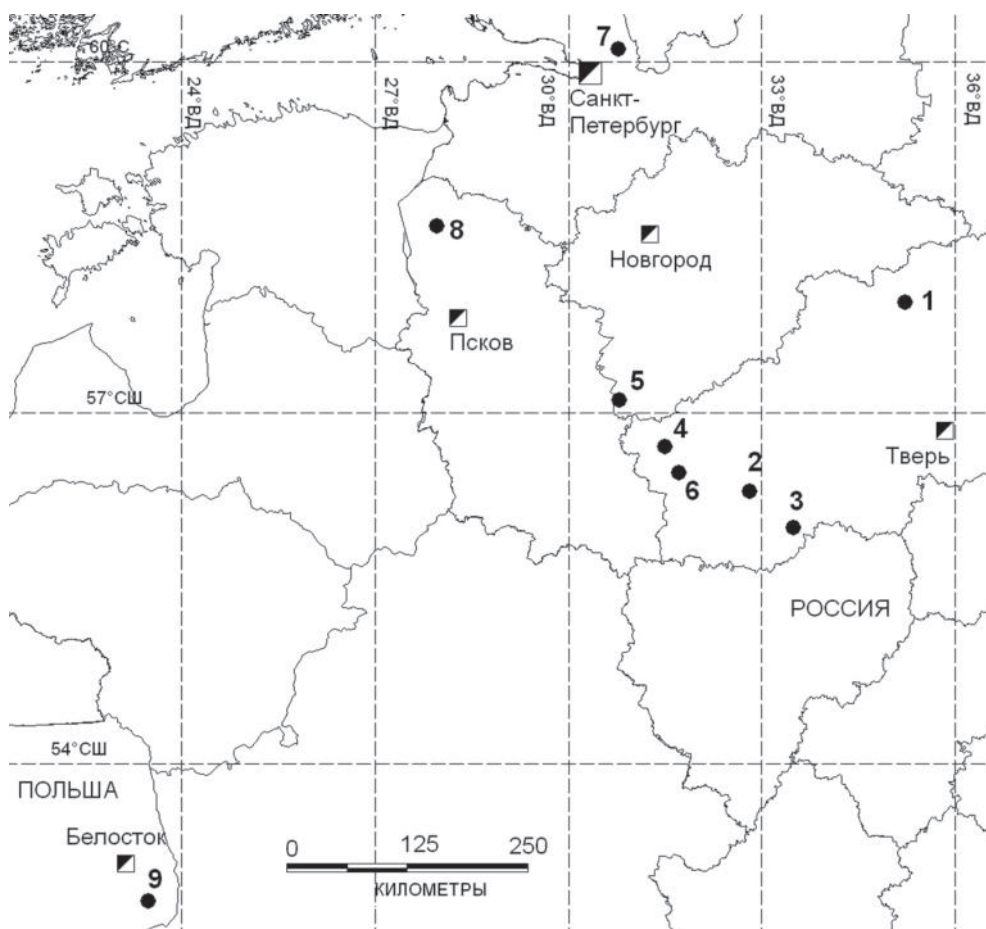


Рис. 70. Карта мест сбора материала. Номера выборок соответствуют приведенным в таблице 93.

новые, макропеременные — оси МНШ (ОМШ), представляющие собой координаты особей в многомерном морфологическом пространстве. Для содержательной биологической интерпретации осей МНШ применяли корреляционный анализ: вычисляли ранговый коэффициент корреляции Спирмена осей МНШ с исходными промерами черепа. Непараметрический аналог одномерного дисперсионного анализа — тест Краскела-Уоллиса (Звычайная, Пузаченко, 2009) — использовали для оценки вклада независимых факторов в значения той или иной оси МНШ. Кроме этого оси МНШ использовались как независимые переменные в дискриминантном анализе. Для оценки совместного влияния географического и исторического (в смысле возможной гибридизации диких и domestцированных норок) факторов применяли двухфакторную модель общего дискриминант-

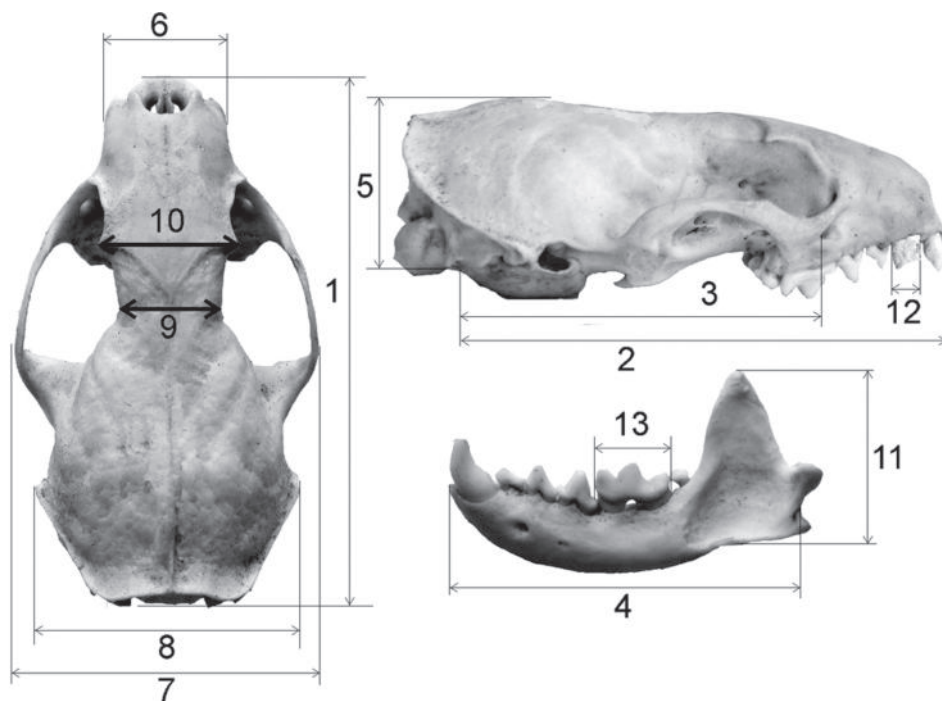


Рис. 71. Схема промеров черепа американской норки.

1 — кондиллобазальная длина черепа; 2 — расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 — расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 — длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (*proc. condiloides*) и угловым (*proc. angularis*) отростками; 5 — наибольшая высота черепа в области барабанных камер; 6 — ширина черепа над клыками; 7 — скуловая ширина; 8 — мастоидная ширина — расстояние между латеральными краями сосцевидных отростков; 9 — ширина заглазничного сужения; 10 — расстояние между латеральными краями заглазничных отростков; 11 — наибольшая высота венечного отростка; 12 — ширина верхнего клыка у основания; 13 — коронарная длина M_1 .

ного анализа (General Discriminant Analysis). Он позволяет оценивать степень мощности влияния каждого включенного в анализ фактора, а также их комбинацию на зависимые размерные признаки (<http://www.statsoft.com/textbook/general-discriminant-analysis/>). При этом фактор 1 обозначает географическое происхождение выборки, фактор 2 — потенциальное влияние domestцицированных норок, а фактор 3 — половую принадлежность особей.

В данном разделе работы рассмотрены факторы, не связанные с половой принадлежностью животных, потенциально влияющие на морфологическое разнообразие черепа американской норки. Задачу исключения из анализа фактора полового диморфизма решали следующим образом. Строили регрессионную модель, где предикторами выступали оси многомерного шкалирования (ОМШ), а зависи-

мыми переменными — измеренные признаки черепа. Основная доля морфологического разнообразия — межполовые различия, поэтому в дальнейшем исследовали необъясненную регрессионной моделью изменчивость (остатки «residuals»). Такой подход дает возможность анализировать всю совокупность особей без деления по полу. Теоретическое обоснование и практическая реализация подобного методического подхода, заключающегося в использовании линейных моделей регрессии при исследовании морфологической изменчивости нижней челюсти крыс *Rattus*, выполнено Ю.Г. Пузаченко и В.А. Лапшовым (1994).

Для выявления фактора морфологического разнообразия, связанного с происхождением популяции, учитывали особенности их формирования в новейшей истории. При этом все выборки разделили на три группы: 1 — норки дикого типа, 2 — domestikированные, 3 — вероятно испытывающие гибридизацию с особями, убежавшими со звероферм. Критериями при классификации были история происхождения и расстояние в местах сбора черепов до ближайших зверохозяйств. Кроме того, принимали во внимание публикации, освещающие особенности формирования населения вида в исследуемых регионах и личные наблюдения авторов. Географическую изменчивость норок и возможное влияние гибридизации domestikированных и диких зверьков исследовали общим двухфакторным дискриминантным анализом, где фактор 1 фигурировал как географический (отдельная популяция), а фактор 2 — исторический.

Анализировали признаки, проявившие наибольшую изменчивость в межпопуляционных сравнениях. С целью выявления однородных морфологических классов внутри выборок и выяснения доли их участия в каждой выборке непрерывное распределение преобразовывали в дискретное. Классы размерной изменчивости выделяли на основе характеристики статистического распределения по наблюдаемой частоте. Это дало возможность сравнивать выборки как относительно обособленные множества (состоящие из дискретных групп), что удобно для выявления микроэволюционных тенденций в популяциях (Шварц и др., 1966; Орлов, Окулова, 2001). Анализ соотношения морфологически однородных долей выборки позволяет исследовать направление отбора в популяциях под влиянием различных факторов среды. Уточнения, касающиеся методических приемов, приводятся в последующих разделах. Статистические расчеты выполнены в программах Statistica 7 и Excel.

Описательная статистика размеров черепа, которая включает средние значения краниометрических признаков самцов и самок из каждой выборки, представлена в таблице 105.

Морфологическое разнообразие американской норки при используемой системе промеров воспроизводится двумя ОМШ. Для поиска оптимальной размерности модели МНШ использовали алгоритм, заложенный в программе PC-ORD. Он основан на значении «стресса» (чем меньше его величина, тем лучше качество модели), минимизация осуществляется посредством повторных расчетов (итераций), количество ОМШ, при котором стабилизируется величина «стресса» (Kruskal, Wish, 1978) (в нашем случае 3,589) принимается оптимальной.

Для оценки связи отдельных признаков с ОМШ выполнен анализ на основе непараметрического рангового коэффициента корреляции Спирмена (табл. 94).

Из приведенных данных следует, что ОМШ 1 значимо связана со всеми размерными переменными. Наибольшие значения коэффициентов корреляции ($r \geq -0,96$) обнаружены для признаков, описывающих общие размеры черепа, прежде всего, его длину и ширину. Несколько ниже значения корреляций ОМШ 1 с признаками зубной системы ($r = -0,78 \dots -0,84$). Самые низкие значения этого показателя у высоты черепа и заглазничного сужения ($r = -0,72$ и $-0,41$).

ОМШ 2 в отличие от первой оси описывает существенно меньшую долю дисперсии промеров.

Таблица 94. Корреляция размерных признаков черепа с ОМШ

Признак	ОМШ 1	ОМШ 2
Кондилобазальная длина	-0,961*	0,002
Расстояние от барабанной камеры до резцовой кости	-0,987	-0,006
Расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия	-0,977	0,029
Длина нижней челюсти	-0,960	0,215
Высота черепа	-0,716	-0,326
Ширина рострума над клыками	-0,908	0,091
Скуловая ширина	-0,935	0,033
Мастоидная ширина	-0,923	0,042
Заглазничное сужение	-0,406	0,064
Ширина заглазничных отростков	-0,735	0,152
Высота венечных отростков	-0,948	0,092
Ширина клыка	-0,763	0,129
Коронарная длина М1	-0,817	0,120

Примечание. Статистически значимые значения ($p \leq 0,05$) выделены полужирным шрифтом.

Фактически, она содержит некоторую часть варьирования признака «наибольшая высота черепа в области барабанных камер». Таким образом, дисперсия этого промера включает две независимые компоненты.

Для содержательной интерпретации ОМШ оценивали их взаимосвязь с географическим происхождением выборки, типом популяции (дикие, доместичированные, вероятно испытывающие гибридизацию) и половой принадлежностью животных, учитывая, что предыдущие исследования вида выявили высокий половой диморфизм в размерах черепа (см. Wiig, 1982; и др.).

Из проведенных расчетов (табл. 95) следует, что варьирование ОМШ 1 обусловлено, главным образом, половым диморфизмом, в то время как варьирование ОМШ 2 в основном связано с географическим происхождением выборки.

Популяционный тип также значимо воспроизводится двумя ОМШ. Таким образом, интерпретация осей сводится к следующему: первая описывает, главным образом, межполовую изменчивость животных, а вторая — в большей мере гео-

графическую вариабельность и морфологическое разнообразие, связанное с типом популяции. При этом очевидно, что в обеих осях присутствует компонента полового диморфизма.

Таблица 95. Вклад полового диморфизма, географического происхождения выборок (география) и популяционного типа (популяция) в изменчивость ОМШ

ОМШ	Тест Краскела-Уоллиса		
	Пол	География	Популяция
1	N = 258,68**	N = 102,44**	N = 96,48**
2	N = 21,78**	N = 156,21**	N = 61,41**

Примечание. * $p \leq 0,05$; ** $p < 0,001$

Для количественной оценки фактора полового диморфизма в ОМШ была использована и общая модель дискриминантного анализа, где предиктором выступает каждая из осей, а половая принадлежность особей рассматривается как зависимая переменная (табл. 96).

Дискриминантный анализ подтвердил высокий вклад межполовой изменчивости в ОМШ 1. Значения критериев Вилкоксона-Ламбда и хи-квадрат указывают на надежное распознавание самцов и самок; уровень корректной классификации составил более девяноста процентов при несколько лучшем распознавании самцов, чем самок. Вторая ОМШ характеризуется более высоким значением критерия Вилкоксона-Ламбда и низким значением хи-квадрат, что указывает на худшую разрешающую способность этой переменной.

Таблица 96. Степень участия фактора полового диморфизма в содержательном наполнении ОМШ

Оси шкалирования	Вилкоксона-Ламбда	χ^2	Уровень значимости, p	% корректной классификации		
				♂	♀	Всего
ОМШ 1	0,431	363,13	>0,001	93,38	87,04	91,01
ОМШ 2	0,949	22,44	>0,0001	94,85	12,35	64,06

Однако процент правильно классифицированных самцов, превышает аналогичный показатель ОМШ 1, но правильное распознавание самок значительно ниже, иными словами, в этой оси содержится существенная доля информации о морфологическом разнообразии самцов американской норки. Вероятно, именно эти особенности проявляются в развитии сагиттального гребня самцов, что выражается в присутствии специфической компоненты варьирования высоты их черепа. Таким образом, проведенный анализ подтверждает исходную гипотезу о том, что половой диморфизм, исключая возрастную изменчивость, является ведущим фактором морфологического разнообразия черепа норок, что типично для куньих мелких и средних размеров (Шубин, Шубин, 1975; Wiig, 1982; и др.).

В таблице 97 показаны основные параметры многофакторной регрессионной модели, где гендерные различия, выступали как предикторы, а отдельные измеренные признаки, представляли зависимые переменные.

Таблица 97. Результаты регрессионного анализа размерных признаков черепа американской норки от половой принадлежности животных (переменная «пол»)

Признак	$\beta \pm$ ошибка	$B \pm$ ошибка	R ²	Уровень значимости p
Кондилобазальная длина	0,007±0,002	0,002±0,000	0,92	<0,001
Расстояние от барабанной камеры до резцовой кости	-0,383±0,003	-0,082±0,001	0,98	<0,001
Расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия	-0,193±0,003	-0,058±0,001	0,97	<0,001
Длина нижней челюсти	-0,208±0,002	-0,059±0,001	0,93	<0,001
Высота черепа	-0,020±0,001	-0,009±0,000	0,60	<0,001
Ширина роострума над клыками	-0,009±0,001	-0,006±0,001	0,84	<0,001
Скуловая ширина	-0,077±0,002	-0,020±0,000	0,90	<0,001
Мастоидная ширина	-0,061±0,002	-0,018±0,000	0,88	<0,001
Заглазничное сужение	-0,001±0,001	-0,001±0,001	0,14	<0,001
Ширина заглазничных отростков	-0,011±0,001	-0,007±0,001	0,61	<0,001
Высота венечных отростков	-0,071±0,001	-0,035±0,001	0,87	<0,001
Ширина клыка	-0,004±0,001	-0,009±0,003	0,67	<0,001
Коронарная длина M1	-0,005±0,001	-0,009±0,002	0,72	<0,001

Таблица 98. Многомерная оценка значимости переменных с учетом трёх факторов полиморфизма

Краниометрические признаки и факторы полиморфизма	Вилкоксон-Ламбда	F-критерий	Уровень значимости p
Кондилобазальная длина	0,989	0,73	0,6273
Расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости	0,992	0,54	0,7799
Расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия	0,971	2,02	0,0613
Длина нижней челюсти	0,948	3,72	0,0013
Наибольшая высота черепа в области барабанных камер	0,689	30,67	0,0000
Ширина роострума над клыками	0,992	0,56	0,7620
Скуловая ширина	0,983	1,17	0,3221
Мастоидная ширина	0,865	10,62	0,0000
Ширина заглазничного сужения	0,906	7,08	0,0000
Расстояние между латеральными краями заглазничных отростков	0,963	2,64	0,0159
Наибольшая высота венечного отростка	0,975	1,72	0,1139
Ширина верхнего клыка у основания	0,870	10,15	0,0000
Коронарная длина M ₁	0,987	0,90	0,4931
Тип популяции	0,265	64,19	0,0000
Пол	0,973	1,89	0,0816
Тип популяции×Пол	0,985	0,52	0,9038

Примечание. Жирным шрифтом выделены значимые признаки.

Остатки от регрессионных моделей (residuals), уже не содержащие информации о половом диморфизме, являются предметом последующего анализа вклада географического фактора в морфологическое разнообразие черепа норки. Тестирование гипотезы влияния на морфологическое разнообразие черепа типа популяции, пола, совместного влияния типа популяции и пола выполнено для проверки пригодности методики анализа неполовой изменчивости черепа. Основные результаты многофакторного дискриминантного анализа представлены в таблице 98.

В ходе анализа выделены шесть признаков, значимо различающихся в разных популяциях. Значения F-критерия дают представление о величине изменчивости отдельных промеров. Из таблицы 98 следует, что выборки в основном различаются по высоте черепа, мастоидной ширине, ширине клыка. В меньшей степени они различаются по длине нижней челюсти, межглазничному расстоянию и ширине заглазничных отростков.

Величина показателя разрешающей способности промеров — критерий Вилкоксона-лямбда — согласуется с величиной F-критерия. Его значения существенно ниже для признаков, вклад которых в распознавание популяций статистически значим. Влияние фактора «тип популяции» на морфологическую дифференциацию статистически значимо. При этом хорошо распознаются только два типа популяций: дикие и доместичированные американские норки. Значения критерия хи-квадрат для двух канонических осей дискриминантного анализа высоки — 801,87(df = 112) — 357,86(df = 91) для первой и второй, соответственно. Качественная характеристика различия популяций дана на основе правильно классифицированных особей в априори заданные группы (табл. 99).

Таблица 99. Качественная характеристика различия выборок

Номер выборки	Процент корректного распознавания
1	25,00
2	56,25
3	38,78
4	61,22
5	52,78
6	85,11
7	86,84
8	31,25
9	68,57
Всего	62,90

Общий процент корректной классификации для девяти выборок достаточно высок ($\approx 63\%$). Результаты канонического дискриминантного двухфакторного анализа представлены на графике рассеивания (рис. 72).

В первую очередь, на графике заметны глубокие морфологические отличия доместичированных норок, которые образуют обособленную группу с вы-

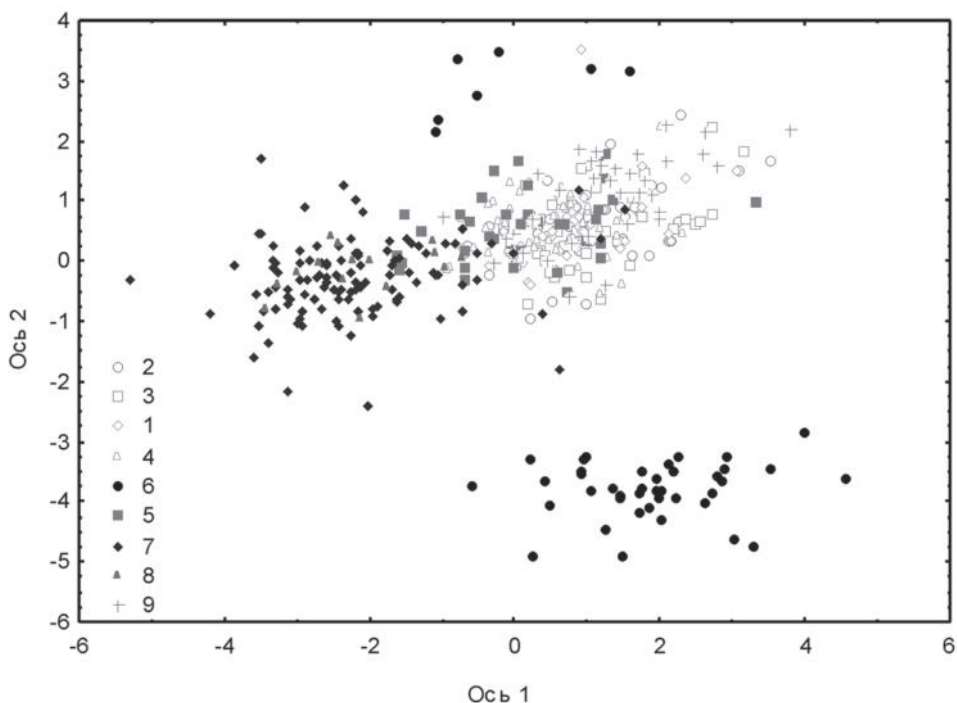


Рис. 72. Различия выборок из девяти популяций американской норки в осях канонического анализа. Номера в легенде соответствуют обозначениям выборок в таблице 93.

раженным хиатусом. Выборка этих животных не гомогенна, и состоит из двух дискретных групп, занимающих противоположные области в координатном пространстве. Вероятно, так проявляется эффект присутствия в выборке зверьков различных породных типов (на звероферме «Знаменское» содержатся норки трех породных линий: дикого окраса — «стандартные», серо-голубого, сапфир). Как следует из результатов описательной статистики, доместичированные норки стандартного окраса — самые крупные, из содержащихся в зверохозяйстве. Дикие норки более изоморфны, выборки из популяций значительно трансгрессируют, однако животные Ленинградской области и Польши занимают противоположные полюса «облака рассеивания». Между ними в центре графика формируют плотное скопление животные из Тверской и Новгородской областей. Общей тенденцией можно назвать «широтный» характер распределения диких популяций от более мелких норок Польши к более крупным, населяющим северо-запад европейской части России.

Характер варьирования признаков черепа, значимо различающихся в популяциях, представлен также графическим способом. Так на рисунке 73 наглядно показана изменчивость признаков черепа относительно средних значений для

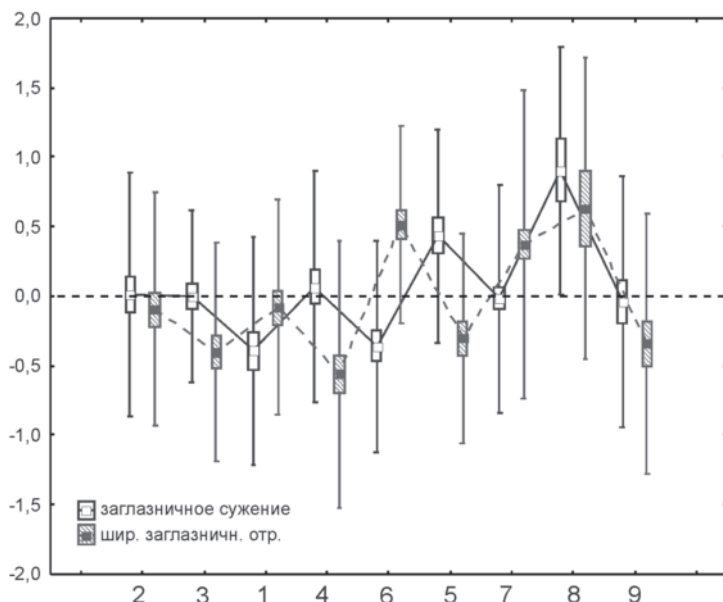


Рис. 73. Варьирование заглазничного сужения и ширины заглазничных отростков в популяциях американской норки (мм).

На графике здесь и далее: квадраты — среднее значение признака; прямоугольная область — \pm ошибка среднего; лимиты — \pm среднеквадратичное отклонение. Номера на оси абсцисс — обозначения выборки; ось ординат — отклонения в миллиметрах от среднего значения признака.

генеральной выборки. Отклонения в большую или меньшую стороны выражены здесь в миллиметрах, что позволяет интерпретировать «остаточную» изменчивость черепа, независимо от гендерных различий животных.

Оба признака значимо различаются в популяциях. Для заглазничного сужения значения теста Краскела-Уоллиса (KW-H) составили 45,26; F-критерия — 6,20 при $p < 0,0001$. Для ширины заглазничных отростков: KW-H = 66,33; F = 9,81 $p = 0,00001$. Размеры указанных признаков не крупные в популяционных группировках Тверской области, среди них минимальны у животных Удомельского района. Также минимальные размеры этих признаков черепа у domesticированных норок, а максимальные — у зверьков Полистово-Ловатской болотной системы и северо-запада Псковской области. Норки Ленинградской области и Польши по размерам указанных признаков идентичны. Межглазничная ширина у них средних размеров, а заглазничные отростки несколько уже средних значений признака.

Значения теста Краскела-Уоллиса (KW-H = 139,58) и критерия Фишера (F = 18,25) для признака «длина нижней челюсти» статистически значимы $p > 0,0001$. Аналогичные значения высоты черепа (KW-H = 213,77; F = 59,38) при таком же высоком уровне статистической значимости указывают на достовер-

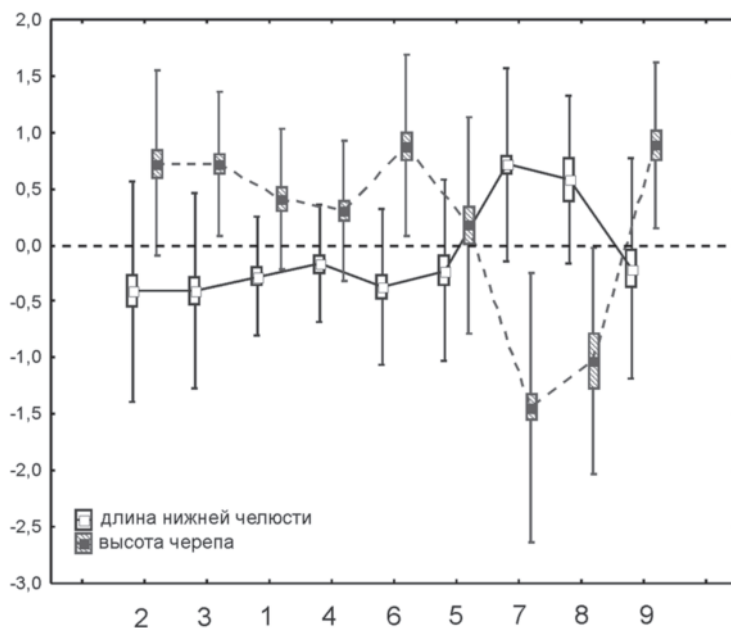


Рис. 74. Масштаб изменчивости высоты черепа и длины нижней челюсти.

ную изменчивость признаков в исследованных популяциях американской норки (рис. 74).

Диапазон варьирования средних значений высоты черепа и длины нижней челюсти пропорционален географической дистанции между природными популяциями норки. На короткой географической шкале, в пределах одной административной области изменчивость признаков находится на пороге статистической достоверности. У животных, популяционные группы которых значительно удалены друг от друга, варьирование размеров более выражено и не перекрывает пределы статистической ошибки. По относительным размерам длины нижней челюсти наиболее мелкие норки населяют Тверскую область и граничащие с ней районы Псковской и Новгородской областей. Наибольшая длина нижней челюсти наблюдаются у норок из Ленинградской области и граничащих с ней районов Псковской области. Средние значения признака — у норок из восточной части Польши. Доместицированные зверьки по этому признаку мало отличаются от норок Тверской области и имеют относительно короткую нижнюю челюсть. Высота черепа — признак в целом более изменчивый. Его варьирование в популяциях обратно пропорционально длине нижней челюсти при сохранении обозначенной тенденции. Наибольшая диспропорция в размерах высоты черепа и длины нижней челюсти — у норок Ленинградской и северо-востока Псковской области.

Значения статистических параметров для признаков «мастоидная ширина и ширина клыка» (рис. 75) составили: $KW-H = 71,44$ и $91,46$; $F = 16,60$ и $14,12$ со-

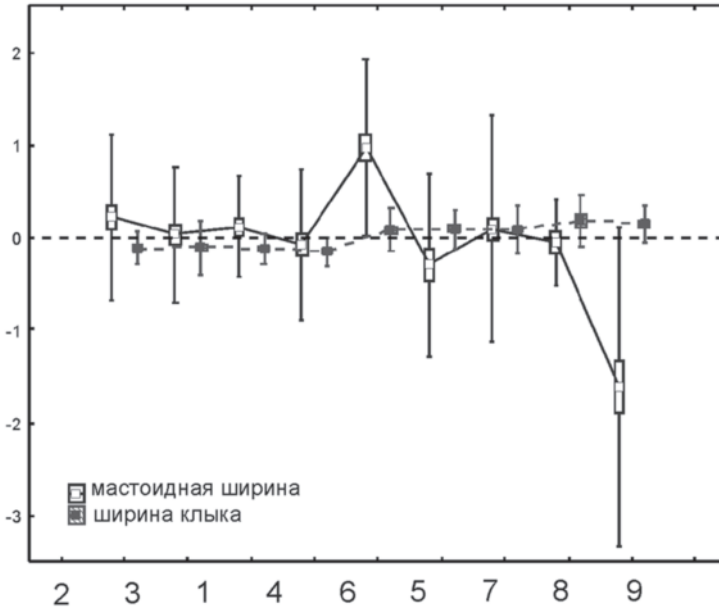


Рис. 75. Масштаб изменчивости мастоидной ширины и ширины клыка.

ответственно, эта пара признаков в отдельных популяциях различается также на высоком уровне значимости $p > 0,0001$.

Наибольшая мастоидная ширина у норок, населяющих Тверскую область. У животных Псковской, Ленинградской и Новгородской областей этот признак имеет средние размеры. Норки с наименьшей мастоидной шириной обитают на Востоке Польши. Максимальное значение этого признака — у domesticированных зверьков. Ширина клыка наименьшая у норок Тверской области, наибольшие значения признака характерны для популяций северо-востока Псковской области и восточной Польши. Средняя ширина клыка отмечается у domesticированных животных, а также населяющих Полистово-Ловатскую водно-болотную систему. Для рассматриваемых признаков сохраняется тенденция увеличения масштабов изменчивости в популяциях, разделенных большим географическим расстоянием.

Для выявления паттернов морфологической изменчивости непрерывное распределение размеров особей преобразовывали в дискретное. Для этого рассчитывали частоту встречаемости размерных классов признаков в отдельных популяциях, используя характеристику статистического распределения значений остаточной изменчивости признаков по наблюдаемой частоте. Для каждого признака выделено не менее 5 дискретных классов, в каждом из которых, представлено более десяти особей. Номера классов были пропорциональны размерам животных. Таким образом, минимальный класс соответствовал наименьшим размерам, а максимальный — наибольшим размерам зверьков. Затем исследовали

процентную долю классов в отдельных популяциях и сравнивали частоты встречаемости особей различных размеров в выборке из каждого региона на основе теста Краскела-Уоллиса. Результаты этих исследований приводятся в таблице 100.

Таблица 100. Оценка встречаемости (%) размерных классов признаков в отдельных выборках

Выборка	Признак											
	Длина нижней челюсти						Мастоидная ширина					
	Размерный класс						Размерный класс					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
1	0	5,0	70,0	22,5	2,5	0	0	2,5	42,5	50,0	5,0	0
2	4,2	4,2	70,8	18,8	2,1	0	2,1	2,1	37,5	41,7	14,6	2,1
3	6,1	4,1	61,2	28,6	0	0	0	8,2	44,9	32,7	14,3	0
4	0	6,1	49	44,9	0	0	0	16,3	38,8	38,8	6,1	0
5	2,8	8,3	58,3	27,8	0	2,8	5,6	13,9	38,9	36,1	5,6	0
6	0	17,0	55,3	23,4	4,3	0	0	0	12,8	36,2	36,2	14,9
7	2,5	1,7	13,2	47,1	26,5	9,1	3,3	9,1	38,2	33,1	10,7	5,8
8	0	0	25,0	50,0	18,8	6,3	0	6,3	37,5	56,3	0	0
9	5,7	2,9	45,7	42,9	2,9	0	45,7	14,3	20,0	14,3	5,7	0

Распределение размерных классов норок дано по признаку длины нижней челюсти и соответствует тенденции, отмеченной в рамках дискриминантного анализа, поскольку частоты встречаемости зверьков с кодами 3 и 4 преобладают в Тверской области. В некотором смысле исключение составляет популяционная группировка Торопецкого района, где названные размеры присутствуют в одинаковых пропорциях, в то время как в остальных выборках преобладают размеры, соответствующие третьему коду. Норки, населяющие граничащую с Тверской областью Полистово-Ловатскую болотную систему, характеризуются сходным с ними соотношением размерных классов, но в небольшом количестве здесь присутствуют животные с максимальным размером признака. Зверьки Ленинградской и сопредельных районов Псковской области отличаются распределением размерных классов в направлении увеличения длины мандибулы. Так, в обозначенных выборках преобладают четвертый и пятый размерные коды и в относительно высокой пропорции представлены животные с максимальным размером признака. Норки, населяющие восточную Польшу, по доле размерных классов близки к животным Тверской области, где преобладают 3 и 4 размерные коды, однако относительно высока доля животных с минимальными размерами мандибулы. Доместичированные животные отличаются смещением размерных классов в направлении ниже средних значений — преобладают второй и третий размерные коды признака. Обнаруживается тенденция смещения размерных классов в широтном градиенте — более крупные особи чаще представлены в «высокоширотных» популяциях. По частоте размерных классов норки Ленинградской об-

ласти, а также Нелидовские и Оленинские достоверно отличаются от Псковских, а Псковские — от содержащихся в зверохозяйстве ($KW-H = 118,76$; $p = 0,0001$).

Наиболее контрастно отличаются распределением размеров мастоидной ширины норки из восточной части Польши. В этой выборке доминируют минимальные размеры признака. Частоты размеров мастоидной ширины среди популяционных групп норки Тверской области незначительно флуктуируют, но во всех случаях преобладают 3-й и 4-й размерные коды. Частота распределения размеров признака сходна и среди выборки норок из Полистово-Ловатской водно-болотной низменности. Распределение размерных классов мастоидной ширины в популяции Ленинградской области практически соответствует нормальному. Здесь преобладают средние значения признака, соответствующие 3-му и 4-му кодам, однако высока доля норок и с размерами выше средних. В выборке из северо-востока Псковской области преобладают животные с показателями выше средних, соответствующие четвертому коду.

Доместицированные норки отличаются от природных популяций преобладанием значений признака выше средних — 4–6-й коды. Животные с минимальными размерами среди них отсутствуют. Таким образом, и здесь присутствует тенденция накопления в «высокоширотных» популяциях норок с размерами выше средних значений. По признаку «мастоидная ширина» достоверно отличаются польские норки и животные, населяющие различные районы Тверской области и содержащиеся в зверохозяйстве. Кроме этого доместичированные особи по этому признаку отличаются от всех, за исключением северо-востока Псковской области ($KW-H = 78,75$; $p < 0,00001$).

Таблица 101. Оценка встречаемости (%) размерных классов признаков в отдельных выборках

Выборка	Признак																
	Высота черепа									Ширина клыка							
	Класс									Класс							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	5,0	17,5	37,5	27,5	7,5	5,0	10,0	20,0	17,5	32,5	15,0	5,0	0	0
2	0	0	0	6,3	10,4	31,3	14,6	23,0	14,6	12,5	16,7	22,9	18,8	14,6	14,6	0	0
3	0	0	0	2,0	10,2	22,5	32,7	20,4	12,2	16,3	16,3	16,3	10,2	14,3	14,3	12,2	0
4	0	0	2,0	6,1	22,5	36,7	18,4	12,2	2,0	2,0	36,7	28,6	18,4	10,2	2,0	2,0	0
5	0	0	2,8	22,2	22,2	19,4	25,0	2,8	5,6	0	11,1	8,3	13,9	16,7	19,4	13,9	16,7
6	0	0	2,1	2,1	6,4	19,2	34,0	14,9	21,3	0	10,6	10,6	21,3	14,9	8,5	14,9	19,1
7	32,2	19,8	19,8	10,7	4,1	3,3	4,1	2,5	3,3	1,7	11,6	8,3	19,8	15,7	11,6	13,2	18,2
8	18,8	25,0	12,5	6,25	12,5	18,8	6,3	0	0	0	6,3	12,5	18,8	6,3	12,5	0	43,8
9	0	0	0	0	17,1	14,3	20,0	31,4	17,1	0	0	14,3	14,3	8,6	22,9	22,9	17,1

Распределение частот размеров высоты черепа норок среди выборок Тверской области не подвержено значительным флуктуациям. Здесь преобладают размеры средние и выше средних, соответствующие 5–8-му кодам. У животных Полисто-

во-Ловатской болотной низменности обнаруживается смещение распределения частоты признака в сторону меньших значений — чаще встречаются коды 4–7 размеров. У норок северо-запада России, населяющих Ленинградскую и граничащие с ней районы Псковской области, частоты признака заметно смещаются в направлении уменьшения размеров. В абсолютном выражении в Ленинградской области преобладают норки с 1 по 4 размер, а в Псковской — в основном 1–3-го. Однако здесь высока доля зверьков и с 5–6-м размерным кодом.

Таким образом, эта популяция, видимо, находится в переходном состоянии от больших к меньшим размерам и практически мало представлены средние значения признака. Среди диких популяций максимальные размерные группы (5 и 9-я) наиболее часто встречаются у норок восточной Польши. У domestцированных норок преобладают 6–9-я размерные группы и по этому признаку они самые крупные среди исследованных животных. Прослеживается тенденция накопления зверьков с малыми размерами признака в «высокоширотных» популяциях. Следует также отметить, что по высоте черепа достоверно отличаются норки из Ленинградской и, Псковской областей от животных Тверской области, Польши и из зверохозяйства. От последних отличаются норки Полистово-Ловатской болотной низменности ($K-W H = 204,49$; $p = 0,0001$).

Таблица 102. Оценка встречаемости (%) размерных классов признаков в отдельных выборках

Выборка	Признак													
	Межглазничное сужение							Ширина заглазничных отростков						
	Класс							Класс						
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	
1	22,5	20,0	17,5	30,0	7,5	2,5	7,5	27,5	15,0	27,5	10,0	12,5	0	
2	10,4	18,8	10,4	25,0	27,1	8,3	18,8	14,6	20,8	16,7	18,8	10,4	0	
3	6,1	12,2	22,4	38,8	18,4	2,0	16,3	28,6	30,6	12,2	6,1	6,1	0	
4	6,1	24,5	20,4	16,3	16,3	16,3	28,6	26,5	16,3	16,3	4,1	8,2	0	
5	0	19,4	0	30,6	25,0	25,0	16,7	27,8	22,2	25,0	2,8	5,6	0	
6	19,1	23,4	23,4	25,5	4,3	4,3	0	4,3	19,1	25,5	29,8	17,0	4,3	
7	16,5	9,1	20,7	24	20,7	9,1	11,6	5,8	26,4	21,5	8,3	17,4	9,1	
8	6,3	6,3	0	6,3	31,3	50,0	6,3	6,3	25,0	6,3	18,8	25,0	12,5	
9	14,3	17,1	14,3	28,6	20,0	5,7	14,3	20,0	34,3	22,9	5,7	0	2,9	

Для признака «ширина клыка» распределение частот встречаемости размерных классов указывает на преобладание животных с крупными клыками в популяциях северо-запада, размерные коды — 5–8. В популяционных группах Тверской области в целом преобладают норки с нижесредними размерами клыка: 1–6-й классы. В выборке из Торопецкого района преобладают 2–5-й размерные классы. У животных Полистово-Ловатской низменности с высокой частотой встречаются норки с вышесредними значениями признака — 4–8-й классы. У животных, населяющих восточную Польшу, высока частота присутствия норок

с шириной клыка, соответствующей 6–8-му классам. У domestцированных норок преобладают средние и вышесредние размерные классы: 4–5-й и 7–8-й соответственно. Таким образом, данный признак в природных популяциях норок значительно флуктуирует и не позволяет выявить «широтной» тенденции. По этому признаку достоверные отличия найдены между норками из Ленинградской и Тверской областей (за исключением Оленинского района) от Польских, Полистово-Ловатских и северо-востока Псковской области. Норки Оленинского Тверской области отличаются от Польских и Полистово-Ловатских. Зверьки Торопецкого района и domestцированные отличаются от Польских, Полистово-Ловатских и Псковских ($K-W N = 92,55$ $p = 0,00001$).

В Ленинградской области распределение размеров межглазничного сужения смещено в сторону вышесредних, преобладают 3–5-й классы. На северо-востоке Псковской области размеры этого признака наиболее крупные — доминируют 5-й и 6-й классы. В популяциях Тверской области доминируют размерные классы со второго по пятый, но в Торопецком районе — тенденция к смещению размеров признака к максимальным значениям, а в Удомельском районе — к минимальным значениям. В Полистово-Ловатской низменности наиболее часто отмечаются 4–6-й размерные классы. В Польше доминирующими классами являются 1–5, что соответствует более мелким размерам признака. Животные зверохозяйства — наиболее мелкие по этому промеру — 1–4-й размерные классы. И здесь мы находим тенденцию широтного увеличения признака. По признаку «межглазничное сужение» отличаются норки Псковские от Ленинградских, Оленинских и Польских. Удомельские и domestцированные от Полистовордейских и Польских, а также Псковские и Торопецкие ($K-W N = 44,146$ $p = 0,00001$).

Размерные классы признака «ширина заглазничных отростков» распределены в популяциях следующим образом. В Ленинградской области — доминируют средние значения признака (3–4-й классы). На северо-востоке Псковской области они несколько крупнее, чаще встречается 3-й и 5–6-й размерные классы. В Тверской области размеры этого признака мельче и во всех выборках наиболее часты 1–5-й классы. В зверохозяйстве характерны средние размеры признаков (2–6-й классы), а Полистово-Ловатские норки отличаются относительно мелкими размерами признака (1–4-й классы). На территории Польши также доминируют 1–4-й размерные классы признака. Следует отметить, что норки Ленинградской области достоверно отличаются от Оленинских, Полистово-Рдейских и Торопецких, а domestцированные — от Нелидовских, Оленинских, Польских, Полистово-Рдейских и Торопецких. Зверьки, отловленные в Псковской области также отличаются от Торопецких и Оленинских ($K-W = 63,06$ $p = 0,00001$). Судя по всему, по этому признаку нет обозначенной широтной тенденции.

Многомерный регрессионный анализ показывает, что географические координаты достоверно влияют на изменчивость размеров черепа диких популяций американской норки, выраженную дискретным способом (табл. 103).

Таблица 103. Зависимость размеров черепа от географического происхождения выборки

Признак	Коэффициент детерминации, R^2	Критерий Фишера, F	Уровень значимости, p
Длина черепа	0,074	15,67	0,0001
Резцовая кость — барабанная камера	0,102	22,15	0,0001
Длина нижней челюсти	0,185	44,32	0,0001
Высота черепа	0,440	153,74	0,0001
Ширина мастоидная	0,137	31,03	0,0001
Ширина заглазничных отростков	0,050	10,28	0,0001
Ширина клыка	0,134	30,34	0,0001
Длина коронки М1	0,029	5,81	0,003

Значения критерия Фишера (F) подтверждают наибольшую зависимость длины нижней челюсти, высоты черепа и ширины клыка от географического фактора. При использовании в качестве предикторов более чем одного фактора, анализ их влияния на зависимые признаки удобно проводить с помощью коэффициентов Парето (α), которые отражают силу и статистическую значимость исследуемого фактора (табл. 104).

Изменчивость большинства признаков черепа связана с двумя географическими факторами, отражающими положение выборки в пространстве, но в большей мере с географической широтой. Морфологическое разнообразие признаков зубной системы достоверно зависит только от географической долготы.

Суммарная изменчивость размерных признаков черепа, отражающая ординацию популяций в географическом пространстве, представлена на аддитивной дендрограмме (рис. 76).

Таблица 104. Значения коэффициентов Парето для анализируемых факторов — географических координат выборок американских норок

Зависимые факторы	Предикторы	
	Географическая долгота	Географическая широта
Длина черепа	3,44	4,11
Резцовая кость — барабанная камера	2,69	5,85
Длина нижней челюсти	4,66	7,77
Высота черепа	5,47	16,15
Ширина мастоидная	6,09	5,49
Ширина заглазничных отростков	0,56*	4,44
Ширина клыка	7,47	1,60*
Длина коронки М1	2,77	1,74*

Примечание. $p < 0,05$ для остальных $p > 0,05$.

На графике воспроизводится тенденция изменчивости метрических признаков черепа, проявляющая зависимость от географической широты. Территориально близкие выборки из популяций группируются в плотные кластеры с мини-

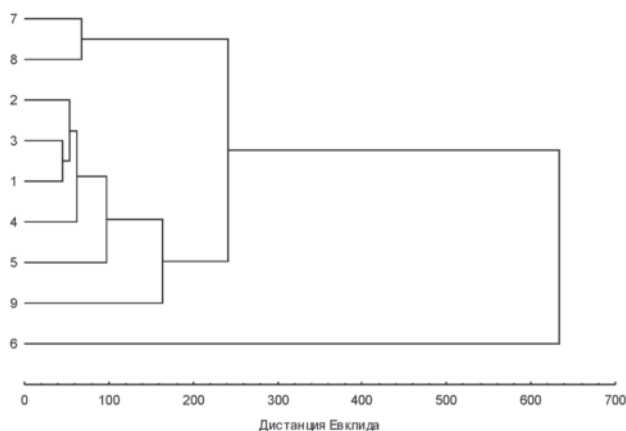


Рис. 76. UPGMA дендрограмма популяций американской норки на основе средневыворочных значений остаточной изменчивости кра́ниометрических признаков. Номера ветвей соответствуют обозначениям выборок.

мальной морфологической дистанцией. Отображаются три хорошо различимые группы кластеров: норки северо-запада европейской части России (Ленинградская и северо-восток Псковской области), группа популяций Тверской области и граничащих на западе районов Псковской и Новгородской областей, с примыкающими к ним норками восточной части Польши. Доместичированные норки образуют хорошо обособленный кластер с максимальным значением морфологической дистанции от диких популяций.

Ранее Меири с соавторами (Meiri et al., 2004) показали, что размеры самцов и самок американской норки Неварктики в пределах $32,75^\circ$ и $39,48^\circ$ с.ш. положительно коррелируют ($r = 0,53-0,61$; $p = 0,00001$) с географической широтой, то есть в пределах естественного ареала морфологическая изменчивость вида находится в соответствии с правилом Бергмана. В публикациях исследовательской группы в составе, Т. Dayan, D. Simberloff и S. Meiri, отмечается, что эффект правила Бергмана в некоторых случаях является артефактом, вызванным предвзятым подбором материала, и не столь широко распространен в животном мире, как было принято считать ранее. Однако в цитируемой выше работе приводятся данные, что среди представителей отр. Carnivora значимое влияние географической широты на морфологическую изменчивость подтверждено примерно для 50% видов. Эта же тенденция подтверждена и нами для некоторых признаков черепа в местах интродукции американской норки в Палеарктике. Относительно географической изменчивости этого вида Восточной Европы (Zalewski, Bartoszewicz, 2012) размер тела описывается географической широтой, что оказалось характерно только для самок, причем, в северных широтах они мельче, чем в южных. Эта тенденция, противоположная правилу Бергмана, наблюдалась и у других куньих (Meiri et al., 2004). Некоторые исследователи отмечают, что в целом морфологи-

ческая вариабельность представителей этого семейства не соответствует правилу Бергмана (Ashton et al., 2000). Однако в Неварктике у самок такая закономерность обнаруживается (Meiri et al., 2004). Высказывается предположение, что таким образом проявляется различное давление естественного отбора на оба пола, это согласуется с существенным разделением экологических ниш вследствие значительного полового диморфизма (Кораблёв и др., 2013).

Стивенс и Кеннеди (Stevens, Kennedy, 2005) установили, что размеры тела американской норки в пределах естественного ареала коррелируют с географической широтой, в то время как для самцов такая тенденция не отмечена. Одновременно установлено, что самые крупные представители вида населяют крайние северные части ареала. Самые мелкие размеры отмечены для зверьков южной части ареала во Флориде и восточной части Канады в провинциях Квебек и Онтарио. Поскольку экогеографическое правило Бергмана все же противоречиво в отношении полуводных куньих, было высказано предположение об отсутствии преимуществ укрупнения животных с точки зрения терморегуляции из-за особенностей формы тела животных (Brown, Laziewski, 1972). В то же время устанавливается достоверная зависимость размеров тела обоих полов американской норки от географической долготы. Не связывая изменчивость размеров тела этого вида с продуктивностью экосистем или макроклиматическими факторами, Стивенс и Кеннеди (Stevens, Kennedy, 2005) полагают, что достоверное влияние на вариабельность размеров норок оказывает размер жертв этого хищника. Также среди факторов, которые могут определять характер морфологической изменчивости американской норки в Неварктике, указывают на межвидовую конкуренцию с речной выдрой.

Ряд исследователей (Melero et al., 2012) установили достоверную изменчивость морфологических признаков (вес и промеры тела) в популяциях американской норки Испании, связав это с рядом факторов. Во-первых, для интродукций использовались три подвида из Канады, северо-востока США и Аляски (Dunstone, 1993). Во-вторых, популяции Испании происходят от норок, сбежавших со звероферм, где содержатся животные разных породных линий. И, наконец, различные условия окружающей среды (климат, кормовая база) оказывают влияние на морфологию. Авторы также указывают на временную тенденцию снижения размеров норок. Пространственная изменчивость, по их мнению, связана с типом преобладающей добычи животных и локальными макроклиматическими факторами.

Вопрос влияния гибридизации между дикими и domestцированными популяциями американской норки на морфологическую изменчивость черепа остается открытым. Ранее было показано, что размеры вольноживущих норок существенно не изменились даже при вероятной гибридизации с клеточными (Кораблёв и др., 2012). В связи с этим высказаны предположения, объясняющие стабильность размеров натурализацией животных под влиянием факторов окружающей среды или элиминацией гибридов первого поколения из-за аутбредной

депрессии. В настоящей работе также показано отсутствие значимости этого фактора для полиморфизма популяций. Возможное объяснение находим в работах Залевского, Бартошевича (Zalewski, Bartoszewicz, 2012) и Мелеро с соавторами (Melero et al., 2012). В цитируемых статьях говорится, что сбежавшие с фермы норки плохо адаптируются к природным условиям и преимущественно погибают.

П.И. Данилов (2009) отмечает, что domestцированные американские норки отличаются повышенной синантропностью, которая продолжает сохраняться на протяжении поколений. Это также указывает на их невысокие приспособительные способности к природным условиям. Одной из причин этого являются глубокие морфологические различия между селекционными и дикими норками. Так, относительные размеры мозга domestцированных норок на 19,6% меньше, чем диких (Kruska, 1996). В частности, Kruska и Sidorovich (2003) выяснили, что основные отличия диких американских норок Канады и интродуцированных в Белоруссии заключаются в более коротком лицевом отделе черепа и меньшем объеме мозговой капсулы последних. Авторы констатируют, что универсальными domestциационными признаками для сельскохозяйственных животных, включая норок, служат укорочение лицевой части черепа и связанных с ним размеров челюстного аппарата, а также относительное уменьшение объема мозгового отдела черепа. Поэтому основные причины различия норок двух континентов следует искать в новейшей истории интродуцированных популяций, берущих начало от животных в течение многих поколений, содержавшихся на фермах. В то же время в странах, где есть только domestцированные норки, содержащиеся на фермах природные популяции этого вида, сформировались исключительно за счет зверьков, сбежавших со звероферм. В частности, в Дании, где более 2000 зверохозяйств, содержащих американскую норку, этот хищник широко распространен в природе. В одном из регионов страны было установлено, что из 213 отловленных в природе норок 79% составляли животные, рожденные на зверофермах и впоследствии сбежавшие. Таким образом, фермы постоянно подпитывают свободноживущие популяции этого вида в Дании (Hammershøj et al., 2005). Исследования, проведенные в Канаде, также показали масштабность побегов и гибридизации domestцированных норок с дикими популяциями вида (Kidd, 2008).

Молекулярно-генетический анализ 10 микросателлитных локусов показал, что более 50% пойманных в природе норок вблизи от звероводческих ферм имели генотип, сходный с domestцированными животными, и фактически являлись или беглецами, или их потомками в первом поколении. Исследования размеров и массы тела зверьков позволили установить, что гибридные особи занимали промежуточное положение между относительно мелкими дикими и крупными норками, содержащимися на зверофермах. Масса тела диких самцов и самок норок не отличалась достоверно от гибридов, но гибридные зверьки обоих полов были существенно мельче, чем domestцированные (Kidd, 2008).

В нашем случае мы обнаружили, что у domestцированных норок среди признаков лицевой части черепа несколько меньше длина нижней челюсти, но и она

не отличается достоверно от диких норок Тверской области. Что касается общих размеров черепа domestцированных норок, они существенно превосходят диких, как было установлено во многих популяциях животных двух морфологических типов (Lynch, Hayden, 1995).

Для уточнения относительного размера мозга диких и domestцированных норок, используемых в нашей работе, мы рассчитали индекс цефализации (Матюшкин, 1979) для 108 особей обоих полов и морфологических типов (54 диких и столько же domestцированных). Его значения в обоеполых выборках (количество самцов и самок пропорционально) составили $0,000237 \pm 0,000005$ для domestцированных и $0,000335 \pm 0,000006$ диких. Таким образом, относительные размеры головного мозга норок, содержащихся на звероферме «Знаменское», на 29% меньше, чем диких особей территориально близких популяций, что подтверждается высокой статистической значимостью различий (критерий Вилкоксона $T = 9$; $Z = 6,32$; $p > 0,00001$). В.Г. Гептнер и Е.Н. Матюшкин (1973), анализируя domestциационные изменения объема мозговой коробки млекопитающих, отмечали: «первооснова уменьшения головного мозга... <заключается> в самом извлечении животного из природного окружения, которому способствует резкое упрощение среды — ограничение и стандартизация потока оптической, акустической и ольфакторной информации» (с. 361). Таким образом, считаем отмечаемую цитируемыми выше исследователями низкую адаптивность domestцированных норок к природным условиям не лишённой оснований. Следует заметить, что индекс цефализации может быть перспективным критерием для выяснения доли участия беглых норок в формировании фенотипа вольноживущих группировок, а полученные данные могут являться отправными точками для экспертной оценки степени гибридации.

Исследователи, рассматривающие изменчивость популяций вида во временном аспекте (Zalewski, Bartoszewicz, 2012; Melero et al., 2012), пришли к выводу, что уменьшение размеров тела норок связано с сокращением в их диете доли крупной добычи. Этот быстрый фенотипический ответ на изменения среды есть следствие высокой экологической пластичности вида.

Описательная статистика не всегда дает возможность обнаружить тенденции изменчивости в популяциях, однако это становится возможным при использовании параметров дискретного распределения (Шварц и др., 1966; Орлов, Окулова, 2001). Анализ долей распределения размерных классов указывает на тенденцию накопления в «высокоширотных» популяциях животных с максимальными размерами признаков. С биологической точки зрения это можно трактовать, с одной стороны, как результат «энергетической» выгоды (крупные звери — меньшие теплотери на единицу массы тела), с другой стороны, как давление факторов окружающей среды. В частности, установлено, что размеры норок тесно коррелируют с размером их жертвы (Zalewski, Bartoszewicz, 2012). В этом контексте domestцированные норки отличаются от диких популяций преобладанием средних и нижесредних значений размеров признаков черепа, функционально важных

в добывании корма. В то же время, среди них большой процент зверьков с максимальными классами общих линейных размеров черепа. Очевидно, что норки, содержащиеся в зверохозяйстве, не подвержены давлению естественного отбора и отмеченные морфологические особенности черепа есть следствие селекции на укрупнение размеров животных.

Отдельно необходимо рассмотреть функционально важный признак — ширину клыка, который не обнаружил отчетливой тенденции пространственной изменчивости. Возможно, большую роль в изменчивости этого признака играет пищевая специализация или конкурентные отношения с экологически близкими видами в гильдии куньих. В популяциях северо-запада европейской части России и Польши преобладают животные с максимальными размерами признака. Этому есть объяснение, — в Польше рацион норок включал много крупной добычи: ондатра, водяная полевка (Zalewski, Bartoszewicz, 2012). В Тверской области добыча норок — в основном средних и мелких размеров, поэтому в популяциях преобладают средние размеры ширины клыка. Таким образом, отмеченная тенденция изменчивости, вероятно, имеет адаптивный характер. Основываясь на полученных данных, следует сказать, что результаты проведенных исследований не выявили достоверного влияния звероводческих форм животных на морфологическую изменчивость диких популяций американской норки. Вместе с тем, морфологические особенности интродуцированных норок Палеарктики рассматриваются некоторыми авторами с точки зрения влияния доместикационных процессов с момента формирования популяций (например, Kruska, Sidorovich, 2003). Полагаем, что морфологическую неоднородность интродуцированных американских норок необходимо рассматривать с учетом влияния доместикации на стадии формирования прапопуляций, то есть их происхождения, поскольку глубокие морфо-генетические и этологические различия современных животных, содержащихся в зверохозяйствах, и диких популяций, вероятно, препятствуют масштабной гибридизации.

В диких популяциях присутствуют тенденции полиморфизма, укладывающиеся в рамки известных биогеографических правил и изменчивости адаптивной природы. В частности, в популяциях вольно живущих американских норок обнаруживается достоверная морфологическая изменчивость некоторых признаков, соответствующая эмпирическому обобщению Бергмана. Этому правилу подчиняется варьирование линейных размеров черепа: мастоидная ширина, высота черепа, а также длина нижней челюсти. Варьирование ширины клыка не согласуется с географическим широтным градиентом и возможной причиной этого может служить пищевая специализация американской норки в отдельных регионах исследования.

Так же, как и в популяциях енотовидной собаки, морфологические преобразования в расселяющихся популяциях американской норки могут происходить быстрыми темпами. Неожиданно быстрые темпы морфогенеза в популяциях отмечали также при территориальной экспансии ондатры и водяной полевки (Ва-

Таблица 105. Средние значения промеров (мм) черепов самцов (верхняя строка ячейки) и самок (нижняя строка) американской норки

№ при- знака	Порядковый номер выборки и количество черепов для каждого пола										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	22♂ 9♀	14♂ 16♀	15♂ 19♀	15♂ 17♀	13♂ 12♀	42♂ 10♀	68♂ 46♀	11♂ 7♀	25♂ 10♀	20♂ 33♀	26♂ 26♀
1	67,33±0,36 59,03±0,91	68,30±0,59 59,88±0,38	67,61±0,49 59,72±0,36	68,38±0,43 59,87±0,40	69,60±0,37 61,81±0,60	73,78±0,36 71,99±0,55	65,59±0,35 60,15±0,51	65,29±1,00 57,04±0,82	65,09±0,46 59,60±0,81	73,9±0,39 64,70±0,23	76,50±0,31 67,48±0,31
2	61,63±0,33 54,16±0,75	62,64±0,52 54,89±0,40	61,73±0,48 54,69±0,34	62,73±0,38 54,83±0,38	63,76±0,34 56,61±0,54	67,72±0,41 66,12±0,49	60,39±0,30 54,51±0,51	60,18±0,87 52,48±0,68	59,64±0,43 54,67±0,75	65,72±0,35 57,0±0,21	68,33±0,29 59,65±0,29
3	45,55±0,26 40,08±0,24	46,34±0,36 40,85±0,25	45,89±0,37 40,73±0,27	46,22±0,34 40,62±0,29	47,13±0,32 42,01±0,40	50,14±0,24 49,01±0,36	45,01±0,23 40,91±0,33	45,00±0,64 39,47±0,32	44,22±0,34 40,75±0,57	50,21±0,26 44,09±0,17	52,90±0,23 46,49±0,22
4	38,21±0,21 32,41±0,20	39,03±0,35 33,59±0,30	38,34±0,39 33,30±0,23	38,99±0,26 33,25±0,29	39,88±0,17 34,74±0,37	43,35±0,21 42,06±0,38	38,99±0,23 33,82±0,32	38,44±0,70 32,80±0,79	37,19±0,32 32,77±0,38	45,47±0,43 37,90±0,17	47,64±0,26 40,45±0,21
5	23,51±0,20 21,13±0,25	23,89±0,20 21,63±0,58	23,65±0,19 21,29±0,16	23,41±0,17 20,82±0,15	23,60±0,20 21,70±0,43	26,37±0,16 25,85±0,19	21,21±0,14 19,64±0,25	21,65±0,27 19,48±0,35	23,24±0,15 21,83±0,26	24,72±0,22 20,64±0,13	26,88±0,19 22,18±0,13
6	14,82±0,12 12,28±0,17	15,00±0,20 12,38±0,10	14,70±0,14 12,48±0,14	14,70±0,14 12,24±0,10	15,32±0,12 13,26±0,16	16,49±0,10 16,00±0,15	14,51±0,13 12,72±0,15	14,63±0,29 12,12±0,13	14,28±0,18 12,56±0,25	17,06±0,17 13,94±0,08	17,40±0,11 14,32±0,09
7	39,01±0,25 33,39±0,29	39,58±0,39 34,10±0,33	38,64±0,33 33,72±0,27	39,06±0,32 33,17±0,20	40,03±0,42 35,35±0,42	45,40±0,26 43,98±0,42	37,94±0,24 33,69±0,32	38,26±0,65 32,51±0,52	37,52±0,39 33,96±0,51	45,16±0,39 36,9±0,21	49,01±0,28 40,56±0,32
8	34,26±0,25 29,39±0,34	34,73±0,43 29,78±0,24	34,78±0,39 29,80±0,23	34,45±0,30 29,42±0,22	35,17±0,28 30,87±0,39	39,81±0,25 38,64±0,37	33,59±0,23 29,97±0,31	33,49±0,58 28,51±0,44	30,91±0,31 28,67±0,69	40,24±0,35 33,73±0,17	43,62±0,25 36,52±0,25
9	12,26±0,24 11,73±0,20	12,77±0,17 11,84±0,17	12,81±0,25 11,82±0,16	12,57±0,24 11,97±0,17	13,39±0,23 12,14±0,25	12,80±0,12 12,70±0,10	12,69±0,11 12,00±0,11	13,68±0,28 12,58±0,37	12,62±0,19 11,78±0,24	12,35±0,24 11,37±0,13	12,63±0,22 11,86±0,19
10	17,51±0,19 15,19±0,25	17,64±0,29 14,78±0,19	17,40±0,24 15,16±0,20	17,53±0,24 14,70±0,22	17,75±0,24 15,62±0,28	19,75±0,14 21,22±0,19	17,13±0,12 16,47±0,13	17,26±0,41 16,73±0,22	16,49±0,25 15,05±0,33	21,82±0,22 18,01±0,15	22,34±0,23 18,77±0,15
11	19,25±0,15 15,88±0,11	19,43±0,25 16,29±0,17	19,31±0,23 16,66±0,58	19,00±0,21 15,84±0,15	19,85±0,16 16,97±0,28	21,36±0,15 20,68±0,22	18,67±0,14 15,95±0,17	18,64±0,36 15,77±0,24	18,30±0,22 16,38±0,31	22,0±0,18 17,70±0,13	23,10±0,18 19,04±0,14
12	3,62±0,04 2,98±0,06	3,70±0,06 2,91±0,06	3,70±0,06 2,99±0,05	3,57±0,04 2,94±0,04	3,91±0,08 3,36±0,07	4,32±0,04 4,17±0,05	3,73±0,03 3,27±0,05	3,74±0,06 3,40±0,10	3,75±0,04 3,15±0,07	4,06±0,05 3,31±0,03	4,31±0,06 3,54±0,04
13	7,79±0,11 6,74±0,26	8,02±0,11 7,12±0,12	8,00±0,10 7,13±0,06	7,95±0,09 7,06±0,11	8,24±0,10 7,43±0,07	8,76±0,05 8,63±0,06	8,05±0,05 7,28±0,06	7,95±0,13 7,24±0,05	7,84±0,08 7,25±0,09	7,96±0,08 7,23±0,05	8,07±0,07 7,50±0,04

Места поступления материала: 1 — Удомельский, 2 — Нелидовский, 3 — Оленинский, 4 — Торопецкий, и 5 — Полистовский и Рдейский заповедники (Псковская и Новгородская области), 6 — зверохозяйство «Знаменское» (неизвестные породы), 7 — Ленинградская область, 8 — Северо-запад Псковской области, 9 — Восточная Поляна, 10 — зверохозяйство «Знаменское» (сероголубые норки), 11 — зверохозяйство «Знаменское» (норки стандартного окраса).

ильев и др., 1999, 2004). Причину этого следует усматривать в эволюционно заложенной генетической программе изменчивости, фенотипически проявляющейся в спектре адаптивных норм (Медников, 1987), реализуемых при диверсификации условий окружающей среды, с которыми сталкиваются популяции инвазионных видов. Вероятно, все же нет единого фактора, который объяснял бы морфологическую изменчивость этого вида. Следует полагать, что паттерны морфологической изменчивости американской норки зависят от многих причин: межвидовой конкуренции, особенностей кормового рациона, макроклиматических параметров и масштаба влияния на дикие популяции domesticiрованных форм вида.

4.1.1. Половой диморфизм в популяциях американской норки

Общий объем материала, рассматриваемый в этом разделе, составил 547 экз. Использовали те же выборки черепов из популяций американской норки, а также дополнили их сборами из Знаменского зверохозяйства ($n = 104$) Тверской области, исследовали особенности проявления размерного полового диморфизма. Выборка domesticiрованных норок состояла из двух породных линий: серо-голубые (всего 52 экз., из них 20 самцов и 32 самки) и стандартного окраса (всего 52 экз., самцов и самок по 26 экз.).

Для изучения феномена полового диморфизма применяли методический подход, описанный нами ранее (Кораблёв и др., 2013). Индекс полового диморфизма рассчитывали, по формуле (8), предложенной Россолимо и Павлиновым (1974), а также Монаховым (2009):

$$ISD = 100(X_{\text{♂}} - X_{\text{♀}})/X_{\text{♀}}, \quad (8)$$

где ISD — величина полового диморфизма, %; $X_{\text{♂}}$ и $X_{\text{♀}}$ — средние величины признаков для самцов и самок.

Для характеристики разнообразий экологических ниш применялся коэффициент вариации — C_v (Patterson, 1983; Mieri et al., 2005), показатель, мало зависящий от абсолютных размеров признака (Яблоков, 1966; Медников, 1969). Хотя величина коэффициента вариации может быть связана отрицательной корреляционной зависимостью с размерами хищников (Szuma, 2000), оценка этого показателя оправдана при сравнении аналогичных промеров (Lewontin, 1966), тем более, учитывая, что объекты исследования близки по размерам. Достоверность различий коэффициента вариации между полами оценена с помощью непараметрического теста Вилкоксона (Mieri et al., 2005). Для общей оценки меры изменчивости вводилось среднее значение коэффициента вариации всей совокупности признаков для самцов и самок (Медников, 1969).

С помощью одномерного дисперсионного анализа определяли мощность по величине критерия Фишера, и достоверность полового диморфизма в блоке апостериорных сравнений на основе LSD -test (Mieri et al., 2005). В качестве тести-

руемого фактора в этом случае рассматривали половую принадлежность особей. Для характеристики степени полового диморфизма применяли дискриминантный анализ, использование которого для половой идентификации американской норки было предложено ранее (Wiig, Lie, 1980). Пошаговый (forward stepwise) дискриминантный анализ применен для выделения признаков, наиболее значимых в описании межполовых различий. Масштаб морфологических различий оценивали по величине и статистической значимости квадрата дистанций Махаланобиса между выборками (Рожнов, Абрамов, 2006), а качественную оценку различий — по процентному отношению корректно классифицированных особей в априори заданные классы: самцы и самки (Hartova-Nentvichova et al., 2010). ИПД в абсолютных величинах и на уровне средних для всех признаков достигает больших значений (табл. 106).

Таблица 106. Значения ИПД американской норки

Номер признака	Порядковый номер и название выборки									
	1 Удомельский район	2 Нелидовский район	3 Оленийский район	4 Торопецкий район	5 Полистово-Рдеский	6 Стандартные зверрохозяйство	7 Серо-голубые зверрохозяйство	8 Ленинградская область	9 Псковская область	10 Восточная Польша
1	14,06	14,06	13,21	14,21	12,60	13,37	14,22	9,04	14,46	9,21
2	13,79	14,12	12,87	14,41	12,63	14,55	15,30	10,79	14,67	9,09
3	13,65	13,44	12,67	13,79	12,19	13,79	13,88	10,02	14,01	8,52
4	17,90	16,20	15,14	17,26	14,80	17,78	19,97	15,29	17,20	13,49
5	11,26	10,45	11,09	12,44	8,76	21,19	19,77	7,99	11,14	6,46
6	20,68	21,16	17,79	20,10	15,54	21,51	22,38	14,07	20,71	13,69
7	16,83	16,07	14,59	17,76	13,24	20,83	22,38	12,62	17,69	10,48
8	16,57	16,62	16,71	17,10	13,93	19,44	19,30	12,08	17,47	7,81
9	4,52	7,85	8,38	5,01	10,30	6,49	8,62	5,75	8,74	7,13
10	15,27	19,35	14,78	19,25	13,64	19,02	21,15	4,01	3,17	9,57
11	21,22	19,28	15,91	19,95	16,97	21,32	24,29	17,05	18,20	11,72
12	21,48	27,15	23,75	21,43	16,37	21,75	22,66	14,07	10,00	19,05
13	15,58	12,64	12,20	12,61	10,90	7,60	10,10	10,58	9,81	8,14
Среднее	15,60	16,03	14,54	15,79	13,22	16,82	18,00	11,03	13,64	10,34

Исследуя размерные половые различия отдельных признаков черепа, удается установить, что наибольшие величины ИПД характерны для структур, функционально важных с точки зрения работы челюстного аппарата. Так, сравнительно низкие значения ИПД отмечены для кондилобазальной длины черепа и расстояния от подглазничного отверстия до барабанных камер, высоты черепа, межглазничного расстояния и ширины заглазничных отростков. Напротив, для таких признаков как ширина клыка, ширина роострума, скуловая ширина, длина и высота нижней челюсти характерны высокие значения ИПД.

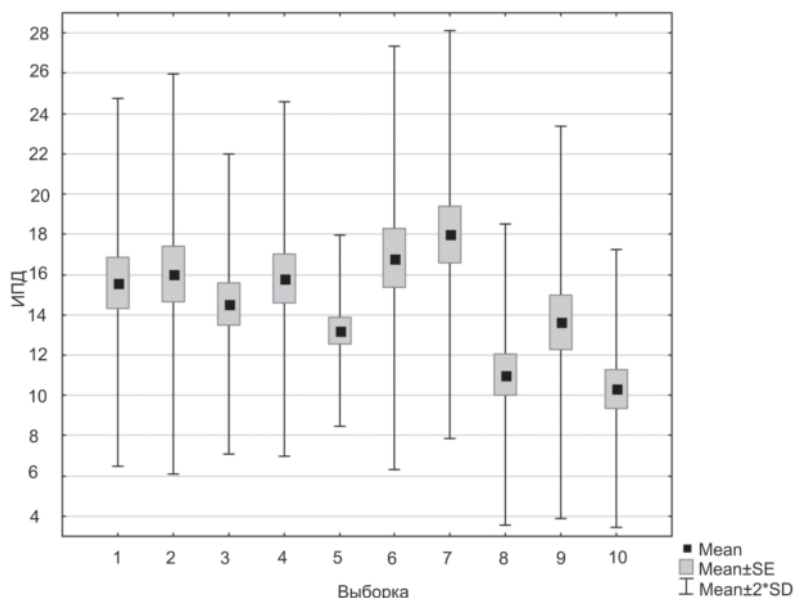


Рис. 77. Изменчивость ИПД американской норки.

Сравнение популяций по степени выраженности этого показателя с помощью критерия Вилкоксона позволили установить, что выборка Удомельского района достоверно отличается от популяций серо-голубых норок зверохозяйства, Полистово-Ловатской низменности, Ленинградской области и Польши ($T = 1-14$; $Z = 2,42-3,30$; $p = 0,02-0,001$).

Норки Нелидовского района отличаются от Оленинского района, Полистово-Ловатской низменности, серо-голубых норок зверохозяйства, Ленинградской области и Польши ($T = 8$; $Z = 2,79-3,30$; $p = 0,005-0,001$).

Группировка Торопецкого района отличается от Полистово-Ловатской низменности, серо-голубых норок зверохозяйства, Ленинградской области и Польши ($T = 1-13$; $Z = 2,48-3,30$; $p = 0,01-0,001$).

Зверьки Полистово-Ловатской низменности отличаются от всех норок зверохозяйства, Ленинградской области и Польши ($T = 4$; $Z = 3,0-3,30$; $p = 0,002-0,001$).

Выборка из Ленинградской области достоверно отличается от норок из зверохозяйства ($T = 3-3,11$; $Z = 2,97-3,11$; $p = 0,002-0,003$).

Норки Псковской области достоверно отличаются только от серо-голубых норок зверохозяйства ($T = 9$; $Z = 2,55$; $p = 0,01$). Норки восточной части Польши достоверно отличаются от всех животных зверохозяйства ($T = 3-3,18$; $Z = 2,97-3,18$; $p = 0,001-0,003$). Норки двух породных линий из зверохозяйства различаются с высокой достоверностью ($T = 9$; $Z = 2,55$; $p = 0,01$). Масштаб изменчивости ИПД показан на графике (рис. 77).

Таким образом, из рассматриваемых нами популяций наибольшие значения ИПД характерны для domestцированных норок. В диких популяциях вида низкие значения ИПД — в популяциях Ленинградской области и Польши, средние — у норок Полистово-Ловатской низменности и Псковской области, высокие — в Тверской области.

У американской норки на Северо-Западе соответствующие индексы полового диморфизма составили 12,9 и 14,4 (Данилов, Туманов, 1976). На юге Норвегии различия между самцами и самками диких американских норок по краниометрическим признакам достигали в среднем 15% (Wiig, 1982). В популяциях американской норки в пределах ее исторического ареала различия между самцами и самками достигали 17% по ширине рострума, 16% в скуловой ширине, 13% в максимальной длине черепа, наименьшие различия выявлены для заглазничного сужения — 6% (Stevens, Kennedy, 2005), что практически соответствует результатам, полученным нами.

Характеристика морфометрического разнообразия на основе среднего квадратичного отклонения и коэффициента вариации для обоих полов американской норки из разных популяций представлены в таблице 107.

Таблица 107. Средние значения изменчивости метрических признаков черепов американской норки

Выборка (см. таблицу 106)	Самцы		Самки	
	σ	С.в.	σ	С.в.
1	0,90±0,15	3,69±0,62	0,68±0,19	3,26±0,77
2	1,08±0,21	4,12±0,81	0,80±0,14	3,84±0,68
3	1,08±0,20	4,14±0,75	0,80±0,14	3,67±0,63
4	0,92±0,17	3,64±0,66	0,80±0,15	3,65±0,67
5	0,80±0,17	3,30±0,70	1,05±0,23	4,45±0,98
6	1,04±0,12	3,89±0,55	0,93±0,13	3,64±0,43
7	1,14±0,15	4,12±0,45	0,82±0,10	3,57±0,36
8	1,45±0,22	5,52±0,29	1,63±0,31	6,66±0,37
9	1,59±0,26	5,70±0,28	0,87±0,16	3,67±0,44
10	1,30±0,18	5,17±0,40	1,28±0,21	5,36±0,40

Парные сравнения на основе критерия Вилкоксона показали, что коэффициент вариации самцов и самок во всех популяциях, за исключением Польши, различается на статистически значимом уровне. Различия характеризуются следующими статистическими параметрами: $T = 12-14$, $Z = 2,20-3,04$, $p = 0,03-0,001$, где T — значение статистики критерия Вилкоксона, Z — значение статистики типа распределения (Z -критерий), p — уровень значимости различий.

Средние значения коэффициента вариации, рассчитанные нами по литературным данным, приведенным для диких американских норок, населяющих южную Норвегию (Wiig, 1982), составили для самцов $5,23 \pm 0,76\%$, для самок —

4,34±0,64%. Согласно критерию Вилкоксона различия между ними также были достоверны ($T = 20,50$; $Z = 2,46$; $p = 0,01$).

С помощью дискриминантного анализа установлено, что американская норка имеет большой диапазон изменчивости критерия Фишера (F): от 31,54 для заглазничного сужения до 653,23 для кондилобазальной длины черепа (табл. 108).

Таблица 108. Результаты дискриминантного анализа: половая принадлежность животных — предиктор, краниометрические признаки — зависимые переменные

Критерий Вилкоксона- лямбда ($W-\lambda$)	Значимые признаки	Квадрат дистанции Махаланобиса (D^2) / уровень различий (p-level)	Средний % классификации (♂ / ♀)
0,15	Высота черепа	24,24 / 0,000	97,3 (98 / 96)

Качество распознавания с использованием расчетной дискриминантной функции приближается к 100%. Для американской норки наибольшей разрешающей способностью обладает признак «высота черепа».

Более ранние исследования по определению пола американских норок, населяющих юг Норвегии, с использованием дискриминантного анализа показали, что наибольшей информативностью обладают признаки «длина верхнего ряда зубов» и «длина верхнего первого моляра», что позволяло определять пол животных с достоверностью более 93% (Wiig, Lie, 1980). Значение $D^2 = 8,9$ было несколько ниже, полученных нами, что можно объяснить меньшими линейными размерами используемых признаков.

Американская норка — объект регулярных публикаций, посвященных размерному половому диморфизму (Wiig, 1982; Dunstone, 1993; Lynch, Hyden, 1995; Thom et al., 2004; Stevens, Kennedy, 2005). Все исследователи отмечают, что для вида характерны значительно более крупные размеры самцов, чем самок, различия между ними могут достигать двухкратной величины (Thom et al., 2004). Изученные размерные признаки черепа свидетельствуют, что в среднем самцы превосходят самок на 15,37%. Однако не все размеры черепа имеют столь выраженные гендерные особенности. ИПД свидетельствует, что наибольшие половые различия в размерах характерны для признаков зубной системы и частей черепа, связанных с работой челюстного аппарата. Английские ученые, изучавшие норку британских островов и эстонского острова Хийумаа, пришли к выводу, что наибольшим размерным половым диморфизмом у этого вида отличаются именно признаки черепа, связанные с добычей пищи (Thom et al., 2004). Различия между полами по зубным признакам были выше, чем по размерам черепа и тела, особенно ярко они проявлялись в диморфизме клыков и коренных зубов.

Размеры зубов хищников положительно коррелируют с размерами их жертвы (Dayan et al., 1989). При этом наблюдается отчетливая тенденция: клыки у самцов и самок более диморфны, чем коренные зубы (Gittleman, Van Valkenburgh, 1997).

На примере исследованных нами популяций эта тенденция полностью подтверждается — ИПД клыка — в среднем 17,43, первого моляра — 10,44. Сходные

результаты были получены при изучении норок островных популяций (Thom et al., 2004). Наблюдаемый эффект может быть рассмотрен с нескольких точек зрения, аргументирующих внутривидовую специализацию. Во-первых, клыки более важны при добыче жертвы, но не для её поедания (Dayan, Simberloff, 1998). Во-вторых, размер клыков может играть роль при демонстрации угрозы во время внутривидовых контактов, что является одним из аспектов полового отбора (Whitehead, Walde, 1993). Также размер клыков может играть роль в процессе копуляции, когда самец захватывает самку за шею, это может способствовать большему репродуктивному успеху таких особей (Thom et al., 2004). Таким образом, клыки полифункциональны, в отличие от коренных хищнических зубов, поэтому факторы их диморфизма комплиментарны.

Половые различия в размерах черепа могут быть связаны с поведенческими особенностями в процессе кормодобычи (Thom et al., 2004). Цитируемые авторы полагают, что более широкие скуловые дуги самцов и относительно узкое межглазничное сужение позволяют развивать им большую силу сжатия челюстей, а большая мастоидная ширина определяется значительным развитием шейной мускулатуры.

Существует несколько гипотез, объясняющих природу и степень полового диморфизма у млекопитающих. Согласно теории полового отбора крупные размеры самцов позволяют им добиваться большего успеха в конкуренции за самку. Еще Ч. Дарвин (1987) писал, что наиболее жесткая конкуренция возникает между полигамными животными. Изучение экологии и социальной организации разных видов млекопитающих подтверждает эту мысль. Крупные виды куньих, ведущие более социальный образ жизни — европейский барсук *Meles meles*, гигантская выдра *Pteronura brasiliensis*, калан *Engydra lutris*, — обладают невысоким уровнем полового диморфизма (Johnson et al., 2000). У видов рода *Mustela* половой диморфизм выражен в наибольшей степени (Wiig, 1982; Mieri et al., 2005; Stevens, Kennedy, 2005).

Егоров (1983) также пришел к выводу, что величина полового диморфизма — важный показатель, характеризующий остроту конкуренции за самку и отражающий специфику взаимоотношений полов внутри вида. Слабо выраженный половой диморфизм может служить косвенным показателем переходного этапа от моногамии к полигамии или наоборот. Другие гипотезы, объясняющие наличие полового диморфизма, базируются на концепциях трофической экологии. Считается, что меньшие размеры самок способствуют меньшей потребности в корме, это особенно важно во время беременности и выкармливания потомства (Erlinge, 1979; Moors, 1980).

Дальнейшим развитием этой гипотезы является концепция экологической ниши (Van Valen, 1965; Shine, 1989; Patterson, 1983; Одум, 1986). Дифференциация экологических ниш возникает как следствие морфологических различий между полами, которые позволяют самцам «расширить» свою экологическую нишу, что подразумевает не увеличение площади занимаемой территории, а бо-

лее рациональное использование ресурсов среды. По образному определению Одума (1986), ниша — это профессия организма, тогда как местообитание — это его адрес. Гипотеза экологической ниши предполагает большее морфологическое разнообразие в популяциях, занимающих более широкие экологические ниши (Zalewski, 2007), и часто рассматривается в контексте сравнительного изучения островных и материковых популяций (Van Valen, 1965; Meiri et al., 2005).

Обнаруживаемый в популяциях самцов и самок американской норки размерный диморфизм трофических структур черепа свидетельствует о разделении их экологических ниш. В частности, это проявляется на уровне размеров предпочитаемой добычи. Исследования, проводимые в пределах естественного ареала вида и в местах интродукции, показали, что самцы американской норки охотятся на сравнительно крупных млекопитающих (ондатру, зайцеобразных), в то время как самки специализируются на более мелкой добыче — рыбе, водных членистоногих (Thom et al., 2004).

Несмотря на то, что различия значений коэффициентов вариации между самцами и самками подтверждены критерием Вилкоксона, в абсолютном выражении они незначительны. Различия между этими показателями у самцов американской норки в разных географических точках больше, чем между полами в одной, исследуемой нами популяции. Это свидетельствует не столько о различной ширине экологических ниш у самцов и самок, сколько об их смещении относительно друг друга. Подобное предположение отчасти подтверждается относительно небольшими значениями S_v , что может являться следствием конкурентных отношений с близкими видами, взаимно ограничивающими ширину экологической ниши. Например, Одум (1986), ссылаясь на исследования Ван Валена (Van Valen, 1965), приводит данные о том, что коэффициенты вариации толщины клювов у островных популяций шести видов птиц оказались больше, чем у материковых; это соответствует большей ширине ниш на островах, где меньше конкурирующих видов.

Различия экологических ниш, как между видами, так и между полами проявляются на уровне различных адаптивных норм (Медников, 1987) или «изменяемого компонента фенотипа» — «within phenotype component» (Patterson, 1983). Мак-Артур (MacArthur, 1968) отмечал много общего между экологическим термином «ниша» и генетическим термином «фенотип», считая, что оба они связаны с неопределенным числом признаков, имеют много общих переменных и оба важны при установлении различий между особями и видами. По мнению Паттерсона (Patterson, 1983), различия ширины экологических ниш посредством изменений исходного фенотипа может происходить, не затрагивая генетическую изменчивость, а благодаря функциональным и поведенческим адаптациям. Эволюция экологической ниши в популяциях разнополых видов достигается «компромиссным» фенотипом, который наиболее соответствует местным условиям среды.

Экологические различия между самцами и самками некоторых мелких представителей семейства куньих могут быть настолько велики, что они, особенно по способам добычи пищи, поведению и активности часто отличаются как совер-

шенно разные виды (Шубин, Шубин, 1975). В конечном итоге это позволяет самцам и самкам занимать несколько разные экологические ниши, снижая внутривидовую пищевую конкуренцию. Этой точки зрения, которую иногда выделяют как самостоятельную гипотезу (Туманов, 2009), придерживаются практически все исследователи, изучающие явление полового диморфизма (Шубин, Шубин, 1975; Dayan, Simberloff, 1994; Рожнов, Абрамов, 2006; Zalewski, 2007; Туманов, 2009).

В.Г. Монахов (2009), опираясь на концепцию В.А. Геодакяна (1977) о том, что вид как система взаимодействует со средой не целиком, а двумя подсистемами (самцы и самки), предположил, что величина полового диморфизма в динамике может отражать адаптивную, (формообразовательную) активность популяции. Там, где уровень полового диморфизма выше, взаимодействие со средой идет более интенсивно. Это предположение вполне согласуется с высказыванием некоторых авторов (Шубин, Шубин, 1975), что экологические и морфологические отличия между самцами и самками сильнее проявляются в худших условиях существования, и служат для ослабления пагубных последствий меж- и внутривидовой конкуренции.

Однако, как справедливо отмечают Ю.Е. Егоров (1983) и Б. Паттерсон (Patterson, 1983), расхождение экологических ниш самцов и самок не является первопричиной половой дивергенции. Таким первичным фактором является половой отбор, эволюционное значение которого подчеркивал Ч. Дарвин. Конкуренция между представителями одного пола за право обладания другим приводит к дивергенции фенотипов самцов и самок, и лишь затем сформировавшиеся морфологические различия способствуют использованию различных экологических ниш. Вместе с тем, причинно-следственные связи этих явлений не могут считаться однозначными и жесткими. Если напряженность полового отбора имеет в большей степени видовую специфику, то гендерные фенотипические различия более пластичны и служат внутривидовой характеристикой.

Важными факторами размерного полового диморфизма являются напряженность внутривидовых контактов и степень остроты конкуренции с экологически близкими видами. Поэтому морфологические различия симпатрических видов млекопитающих часто рассматриваются как свидетельства меж- и внутривидовой конкуренции. Эта закономерность хорошо известна и для куньих, занимающих сходные экологические ниши (Dayan et al., 1989; Dayan, Simberloff, 1994).

Влияние остроты конкурентных отношений на степень проявления полового диморфизма хорошо прослеживается при сравнительном анализе гендерных различий в гильдии куньих — у группы систематически родственных млекопитающих со сходной социальной организацией и трофической нишей (рис. 78).

Порядок расположения видов по степени выраженности полового диморфизма, представленный на графике, отличается от данных Ю.Е. Егорова (1983), согласно которым в Татарии европейская и американская норки различаются хорошо выраженным половым диморфизмом, в то время как у светлого и особенно лесного хорей различия в размерах черепных признаков между самцами и самка-

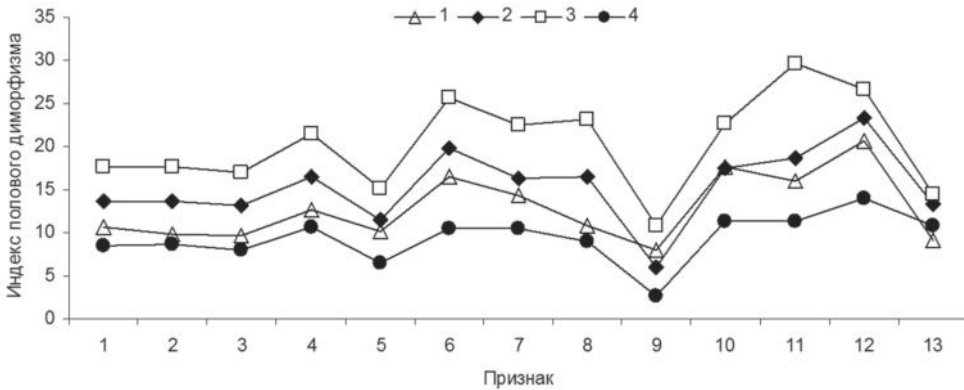


Рис. 78. Характеристика полового диморфизма краниометрических признаков четырех видов куных (по Кораблёв М. и др., 2013).

1 — европейская норка, 2 — американская норка, 3 — лесной хорь, 4 — лесная куница. Номера признаков соответствуют схеме измерений на рис. 71.

ми выражены в меньшей степени. Автор объясняет это тем, что американская и европейская норки являются типичными полигамами, а у хорей конкуренция за самку, то есть интенсивность полового отбора, не достигает той степени, которая характерна для норок. Это противоречит данным других исследователей, считающих, что особенности строения черепа самцов лесного хоря свидетельствуют об агрессивных внутривидовых взаимодействиях (De Marinis, 1995). Объяснения подобным противоречиям следует искать среди других факторов полового диморфизма, а именно в особенностях межвидовых отношений на фоне конкретных экологических условий.

На юго-запад Тверской области, где собирался краниологический материал, использованный в исследованиях, в 80-х годах XX века проникла американская норка. Появление интродуцента, стремительно освоившего экологическую ёмкость, принадлежащую аборигенным видам, вызвала жесткую конкурентную борьбу. Наиболее убедительным подтверждением этого является то, что примерно через 20 лет после экспансии американского вида местная норка на данной территории практически исчезла. Изначально распространяясь по речным руслам, интродуцент постепенно расширял трофическую нишу и, спустя два десятилетия, стал отмечаться в хозяйственных постройках, что раньше было характерно исключительно для хоря. Синантропность является той уникальной особенностью последнего, которая позволяла ему использовать пищевые ресурсы не доступные ближайшим конкурентам — европейской норке и кунице. Одновременно с появлением сильного конкурента число деревьев в местах сбора материала сократилось на целые порядки, исчезли животноводческие фермы — места массового обитания грызунов, легко добываемых хорём, произошла сильная трансформация угодий, к которым у млекопитающих возникла определенная адаптация.

Совпадение двух таких значительных факторов явилось достаточной предпосылкой для ухудшения условий обитания лесного хоря. В этой ситуации высокая степень полового диморфизма, как одно из проявлений популяционного полиморфизма, является адекватной реакцией вида на сложившуюся экологическую обстановку в данной географической точке и объясняет причину столь высоких различий по полу, свидетельствующих о значительной дивергенции экологических ниш. К подобному заключению пришли Дайан и Симберлоф (Dayan, Simberloff, 1994), изучавшие различные аспекты морфологического разнообразия куньих Британских островов. Подтверждает это и соотношение полов у изучаемых видов. Удельный вес самцов в промысловых выборках европейской норки составил 72%, американской норки — 58%, лесной куницы — 58%, лесного хоря — 90%. Преобладание самцов при капканной охоте на мелких куньих — обычное явление, которое объясняется их большей подвижностью и меньшей осторожностью (Туманов, 2001). Однако при одинаковом способе добычи норок и черного хоря подобные различия в соотношении полов можно объяснить только сильной дивергенцией экологических ниш и пищевого поведения самцов и самок хоря.

В свете обсуждаемых факторов размерного полового диморфизма его максимальные проявления у domestцированных норок выглядят несколько неожиданными. Ранее Lynch и Hayden (1995) обнаружили существенное снижение гендерных различий в размерах черепа у норок, содержащихся на звероферме. Специальное исследование, посвященное влиянию селекции по поведению на морфологическое разнообразие черепа самцов и самок американской норки, было проведено отечественными учеными (Харламова и др., 1999, 2000). В двух группах самцов, отбираемых по признаку агрессивности и дружелюбности по отношению к человеку, происходило достоверное уменьшение общих размеров черепа по сравнению с контрольной выборкой. У самок вектор изменчивости был противоположным — размеры черепа увеличивались. Хотя тенденции морфологической изменчивости у самцов были неоднозначны (у ручных череп оказывался меньше, чем у агрессивных), искусственный отбор в целом приводил к нивелированию размерного полового диморфизма. Характерно, что проявлялось это неодинаково на различных стадиях онтогенеза. Таким образом, результаты этого исследования подтверждают, что селекция приводит к изменчивости в направлении снижения гендерных различий, а самцы и самки, в силу различных морфогенетических особенностей, реагируют на вектор отбора по-разному. Это позволило авторам исследования сформулировать мысль об асимметричном фенотипическом ответе самцов и самок на действие одного и того же фактора (Харламова и др., 1999, 2000). Аналогичные результаты были получены при изучении размерного полового диморфизма домашних и одичавших кошек — межполовые различия последних выражены сильнее (Reig et al., 2001).

Причину этого следует усматривать в отсутствии или ослаблении естественных факторов, влияющих на domestцированных норок. Аналогично, на различия возрастных тенденций размерного полового диморфизма в зверохозяй-

ственной и природных популяциях соболя указывал В.Г. Монахов (2012), также связывая это с разнонаправленными векторами отбора.

Рассуждая о причинах полового диморфизма исследованных популяций из Знаменского зверохозяйства, следует указать, во-первых, что выраженные половые различия размеров — видовая характеристика американской норки. С другой стороны, в условиях фермы подбирают производителей с максимальными размерами тела. Звероводы заинтересованы в увеличенных размерах самцов, что позволяет получать крупные шкурки без ухудшения их качества (Бекетов, 2015). Норки содержат полигамными группами, в пропорции 1♂ : 5–6♀, очевидно, что в размножение допускаются крупные животные с характерным для породы экстерьером. Вес самцов американской норки стандартного дикого окраса достигает 5000–5300 г. Фенотипически самцы серо-голубых норок сильнее отличаются от самок, чем самцы стандартного окраса, за счет более короткого и немного «курносого» рострума, что придает им «бульдожий» облик. Несколько менее выраженный половой диморфизм норок стандартного окраса, возможно, объясняется приведенным выше феноменом асимметричного проявления половых различий. Норки этого породного типа более агрессивные к человеку, чем серо-голубые, и различия между полами могли снизиться за счет укрупнения черепа самок, следуя тенденции, отмечаемой Харламовой и соавторами (Харламова и др., 1999, 2000).

Величина полового диморфизма, являясь важным показателем внутривидового полиморфизма, одновременно характеризует экологическую пластичность вида и служит популяционной характеристикой, дающей обобщенную оценку качества среды обитания вида и напряженности меж- и внутривидовых отношений в конкретной ситуации. Эти факторы и являются определяющими в колебаниях уровня различий между полами в популяциях. Адаптационные изменения полового диморфизма, увеличивая общее фенотипическое разнообразие популяций, способствуют большей устойчивости вида при отклонениях параметров среды от оптимальных.

4.1.2. Анализ асимметрии краниометрических признаков американской норки

Методические подходы к анализу асимметрии аналогичны предыдущим объектам настоящего исследования — евроазиатскому бобру и енотовидной собаке. Исходя из ясно выраженного размерного полового диморфизма американской норки, на первом этапе анализа исследовали влияние этого фактора на особенности проявления асимметрии черепа с помощью одномерного дисперсионного анализа. Результаты указывают на отсутствие значимого влияния пола на асимметрию краниометрических признаков. Значения F -критерия ($df = 1$) варьировали для отдельных признаков от 0 до 3,31 при $p \geq 0,07$. Поэтому в дальнейшем исследовали асимметрию в выборках из отдельных популяций, не дифференцированных по половому признаку (табл. 109–117).

Таблица 109. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки из Ленинградской области

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	118	118	118	118	118	118
d_{lr}	14,22	7,49	2,93	0,57	-0,09	-0,76
lim	-0,72	-1,06	-2,07	-0,57	-0,002	-0,37
	1,06	1,22	2,23	2,87	0,00	0,23
$M_d \pm m_d$	0,12	0,06	0,02	0,00	0,00	-0,01
	$\pm 0,03$	$\pm 0,03$	$\pm 0,04$	$\pm 0,03$	$\pm 0,00$	$\pm 0,01$
var	0,08	0,12	0,18	0,12	0,00	0,01
σ	0,27	0,35	0,43	0,35	0,00	0,10
t_{md}	4,78	1,98	0,63	0,15	-8,04	-0,68
P (%)	99,0	—	—	—	99,99	—

Примечание. Номера признаков соответствуют обозначениям на рис. 71.

В популяции американской норки из Ленинградской области при шести промерах для двух подтвердилась направленная асимметрия. Её накопленные значения для признака «расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости» составило 14,22 мм, что указывает на правостороннюю асимметрию относительно сагиттальной плоскости. Во втором случае признак «ширина верхнего клыка у основания» проявил слабо выраженную левостороннюю асимметрию ($d_{lr} = -0,09$ мм). Все остальные признаки характеризуются различной степени выраженности флуктуирующей асимметрией с относительно высокой амплитудой колебаний.

Таблица 110. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки Нелидовского района Тверской области

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	48	48	48	48	48	48
d_{lr}	0,11	0,48	-0,40	0,54	-0,55	0,23
lim	-0,55	-2,45	-0,57	-0,33	-0,25	-0,20
	0,75	4,45	2,06	0,50	0,10	0,87
$M_d \pm m_d$	0,00	0,01	-0,01	0,01	-0,01	0,00
	$\pm 0,04$	$\pm 0,13$	$\pm 0,06$	$\pm 0,03$	$\pm 0,01$	$\pm 0,02$
var	0,08	0,75	0,15	0,03	0,00	0,02
σ	0,29	0,87	0,39	0,18	0,07	0,14
t_{md}	0,06	0,08	-0,15	0,44	-1,22	0,24
P (%)	—	—	—	—	—	—

В выборке американской норки Нелидовского района все признаки характеризуются относительно слабо выраженной флуктуирующей асимметрией, однако, амплитуда колебаний длины черепа — левой и правой сторон — высокая.

Таблица 111. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки Оленинского района Тверской области

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	49	48	49	49	49	49
d_{lr}	0,51	4,21	-4,63	-1,64	-0,08	0,16
lim	-0,45	-0,60	-0,87	-0,39	-0,16	-0,85
	0,59	1,70	0,30	0,38	0,47	0,82
$M_d \pm m_d$	0,01	0,09	-0,09	-0,03	0,00	0,00
	$\pm 0,03$	$\pm 0,06$	$\pm 0,03$	$\pm 0,02$	$\pm 0,01$	$\pm 0,03$
var	0,06	0,16	0,06	0,03	0,01	0,04
σ	0,24	0,39	0,24	0,17	0,10	0,20
t_{md}	0,30	1,54	-2,78	-1,37	-0,11	0,11
P (%)	–	–	95,0	–	–	–

У норок, населяющих Оленинский район Тверской области, направленно асимметричен признак «длина нижней челюсти», для него характерна левосторонняя асимметрия ($d_{lr} = -4,63$). Для остальных признаков асимметрия имеет случайную направленность, отклоняясь от нулевого значения с небольшой амплитудой.

Таблица 112. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки восточной Польши

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	35	35	35	35	35	35
d_{lr}	1,29	2,95	-4,71	0,59	-0,08	1,04
lim	-0,92	-0,65	-0,69	-0,68	-0,09	-0,20
	0,71	0,68	0,71	0,44	0,13	0,42
$M_d \pm m_d$	0,04	0,08	-0,13	0,02	0,00	0,03
	$\pm 0,06$	$\pm 0,06$	$\pm 0,05$	$\pm 0,04$	$\pm 0,01$	$\pm 0,03$
var	0,12	0,12	0,09	0,05	0,00	0,03
σ	0,34	0,34	0,30	0,23	0,05	0,17
t_{md}	0,64	1,46	-2,69	0,44	-0,26	1,03
P (%)	–	–	95,0	–	–	–

Сходная тенденция характерна для норок восточной части Польши, направленно асимметричен тот же признак, а остальные промеры осциллируют с небольшой амплитудой.

Норки, обитающие в Полистово-Ловатской низменности, характеризуются только флуктуирующей асимметрией краниометрических признаков, которая более выражена для промеров длины черепа. Лимиты отклонений от нулевого значения относительно высоки.

В выборке из популяции севера Псковской области направленная правосторонняя асимметрия подтвердилась для признака «расстояние от заднего края ба-

рабанных камер до переднего края резцовой кости» ($d_{lr} = 2,93$). В остальных случаях для признаков характерна слабо выраженная флуктуирующая асимметрия с невысокой амплитудой.

У норок Торопецкого района Тверской области флуктуирующая асимметрия особенно выражена для признаков длины черепа и коронарной длины M_1 . Крайние значения колебаний относительно линии симметрии высоки.

Таблица 113. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки Полистово-Ловатской низменности

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	36	36	36	36	36	36
d_{lr}	2,16	4,68	3,36	-0,05	1,11	1,58
lim	-0,63	-0,97	-0,97	-1,26	-0,43	-0,61
	0,79	0,78	3,64	1,00	0,47	1,00
$M_d \pm m_d$	0,06	0,13	0,09	0,00	0,03	0,04
	$\pm 0,05$	$\pm 0,07$	$\pm 0,12$	$\pm 0,06$	$\pm 0,02$	$\pm 0,04$
var	0,10	0,16	0,52	0,14	0,02	0,06
σ	0,32	0,40	0,72	0,38	0,15	0,24
t_{md}	1,14	1,96	0,78	-0,02	1,23	1,10
P (%)	—	—	—	—	—	—

Таблица 114. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки северных районов Псковской области

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	16	16	16	16	16	16
d_{lr}	2,93	0,83	-0,28	0,18	-0,06	0,14
lim	-0,23	-0,40	-0,35	-0,22	-0,04	-0,14
	0,78	0,48	0,40	0,46	0,00	0,14
$M_d \pm m_d$	0,18	0,05	-0,02	0,01	0,00	0,01
	$\pm 0,06$	$\pm 0,06$	$\pm 0,04$	$\pm 0,04$	$\pm 0,00$	$\pm 0,02$
var	0,06	0,06	0,03	0,03	0,00	0,01
σ	0,25	0,25	0,17	0,17	0,01	0,08
t_{md}	2,98	0,83	-0,41	0,26	-1,48	0,42
P (%)	98,0	—	—	—	—	—

У норок Удомельского района встречается только флуктуирующая асимметрия признаков черепа и зубной системы. Она характеризуется средним уровнем, как по суммарному значению, так и масштабу отклонений от нуля.

В выборке из domestцированной популяции норок направленная правосторонняя асимметрия подтвердилась для признака «длина нижней челюсти» ($d_{lr} = -5,06$). Флуктуирующая асимметрия сильно выражена для размерных признаков черепа и нижней челюсти, при относительно небольшой амплитуде характеризуется высокой коммулятивностью.

Таблица 115. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки Торопецкого района Тверской области

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	49	49	49	49	49	49
d_{lr}	4,35	5.69	-0.60	1.40	-0.16	2.24
lim	-0,65	-2.30	-0.40	-0.45	-0.21	-0.20
	0,85	1.20	0.75	0.55	0.15	1.02
$M_d \pm m_d$	0,09	0.12	-0.01	0.03	0.00	0.05
	$\pm 0,05$	± 0.08	± 0.03	± 0.03	± 0.01	± 0.02
var	0,15	0.31	0.04	0.03	0.00	0.03
σ	0,38	0.56	0.20	0.18	0.07	0.17
t_{md}	1,62	1.45	-0.42	1.09	-0.34	1.90
P (%)	-	-	-	-	-	-

Таблица 116. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки Удомельского района Тверской области

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	40	40	40	40	40	40
d_{lr}	1,36	-2,31	-2,51	-1,74	-0,69	-1,15
lim	-0,55	-2,61	-0,55	-1,54	-0,25	-0,56
	0,75	0,90	0,50	0,71	0,24	0,23
$M_d \pm m_d$	0,03	-0,06	-0,06	-0,04	-0,02	-0,03
	$\pm 0,05$	$\pm 0,10$	$\pm 0,04$	$\pm 0,05$	$\pm 0,01$	$\pm 0,02$
var	0,09	0,39	0,05	0,11	0,01	0,02
σ	0,30	0,63	0,23	0,33	0,09	0,15
	0,72	-0,58	-1,74	-0,84	-1,24	-1,24
P (%)	-	-	-	-	-	-

Таблица 117. Характеристика асимметрии краниометрических признаков американской норки Знаменского зверохозяйства

Статистический параметр	Признаки					
	2	3	4	5	12	13
n	47	47	47	47	47	47
d_{lr}	-6,61	-3,43	-5,06	5,32	-0,19	0,72
lim	-2,38	-1,87	-0,65	-0,74	-0,54	-1,49
	0,88	1,39	0,47	0,70	0,12	1,41
$M_d \pm m_d$	-0,14	-0,07	-0,11	0,11	0,00	0,02
	$\pm 0,08$	$\pm 0,09$	$\pm 0,04$	$\pm 0,05$	$\pm 0,01$	$\pm 0,07$
var	0,27	0,37	0,07	0,13	0,01	0,20
σ	0,52	0,61	0,27	0,35	0,10	0,45
t_{md}	-1,86	-0,83	-2,77	2,19	-0,27	0,23
P (%)	-	-	95,0	-	-	-

Исследованные нами выборки из популяций американской норки характеризуются различными типами асимметрии. Направленные отклонения от билатерального количественного проявления признаков встречаются не во всех популяциях. Больше таких признаков было у норок, населяющих Ленинградскую область, именно в этой популяции — самое высокое накопленное значение асимметрии, проявляющееся на уровне общей длины черепа. В трех выборках направленная левосторонняя асимметрия подтвердилась только для длины нижней челюсти. Принимая во внимание направленность асимметрии, мы можем предполагать её функциональный характер, особенно учитывая встречаемость этого явления на челюстном аппарате и зубной системе. Вероятно, она связана с преимущественным использованием жевательных мускулов одной из сторон черепа, на что мы указывали, анализируя это явление у бобров, а ранее такое предположение было высказано при исследовании популяций каланов (Барабаш-Никифоров, 1962).

Поиск причин флуктуирующей асимметрии, которая с различной степенью экспрессивности присутствует во всех популяциях, нуждается в более подробном анализе. В качестве исследовательского инструмента применяем различные варианты дисперсионного анализа, рекомендуемые для работы с асимметрией размерных признаков (Bechshoft et al., 2008). Во-первых, исследуем влияние фактора принадлежности выборки к определенной региональной популяции. Достоверную связь с географическим происхождением популяции проявил лишь один признак — «расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости» ($F = 3,271$; $p = 0,001$). Апостериорные парные сравнения на основе LSD-теста выявили отличия одомашнированных норок от популяций, населяющих дикую природу ($p = 0,01-0,00006$), остальные выборки между собой не различаются.

Далее исследовали влияние фактора принадлежности к определенному «типу популяции» (дикие, одичавшие, одомашнированные норки) на проявление флуктуирующей асимметрии размерных признаков черепа и зубной системы. В этом случае статистически значимую зависимость проявили два признака: «расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости» ($F = 8,647$; $p < 0,0001$) и «наибольшая высота венечного отростка» ($F = 3,277$; $p = 0,039$). На графике показан масштаб варьирования первого признака (рис. 79).

Из материалов на графике следует, что средние значения и дисперсия флуктуирующей асимметрии ниже у норок, населяющих естественную среду. Достоверность отличий норок, содержащихся на звероферме и населяющих дикую природу, подтверждается значениями критериев Краскела-Уоллиса ($KW-H(2;438) = 8,89$) и Фишера $F(2;435) = 8,647$ при $p=0,0002$. В то время как различия между дикими и одичавшими норками недостоверны.

Второй признак, при его графическом анализе, также позволяет выявить различия между норками зверохозяйства и населяющими естественную среду (рис. 80).

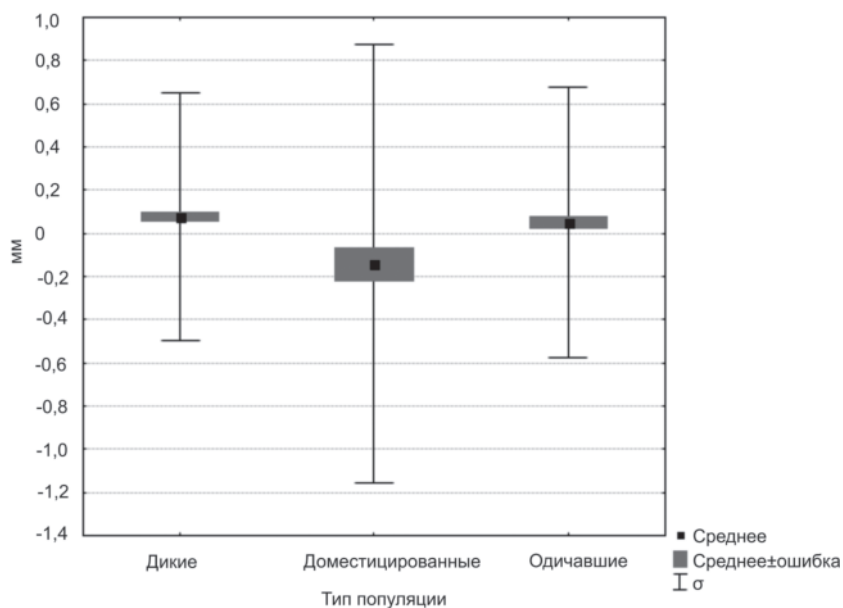


Рис. 79. Характеристика асимметрии признака «расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия» у норок с различной историей формирования популяций.

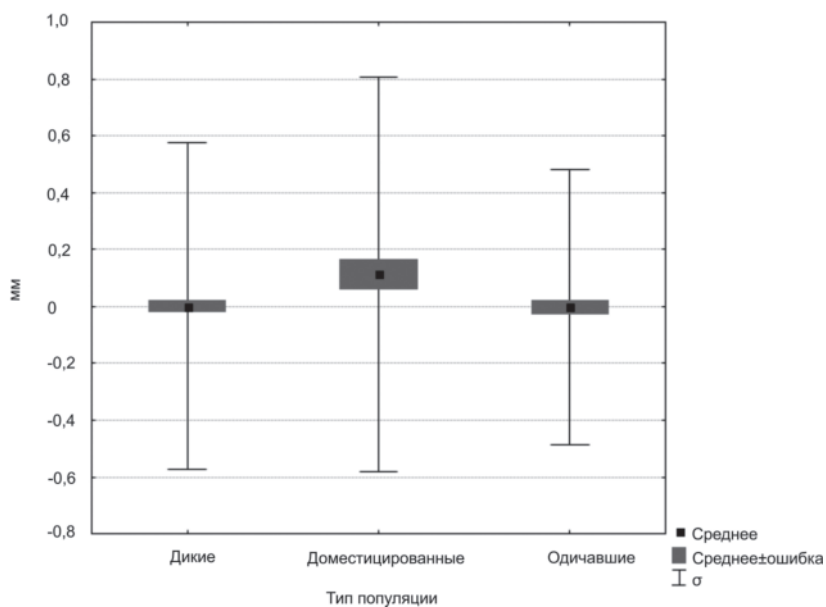


Рис. 80. Характеристика асимметрии признака «высота венечного отростка» у норок с различной историей формирования популяций.

Различия на уровне признака «наибольшая высота венечного отростка» заключаются в более строгой симметрии популяций, населяющих естественную среду. Средние значения разности между сторонами выше в популяции domestцированных норок. Указанные отличия достоверны, что подтверждается их статистической характеристикой ($KW-H(2;438) = 7,33$; $F(2;435) = 3,286$ при $p \geq 0,039$). Различия диких и одичавших популяций норок по этому признаку также не достоверны.

Норки, населяющие дикую среду, более «симметричны», чем содержащиеся в зверохозяйстве. Популяции вида, сформировавшиеся как в результате преднамеренной интродукции, так и берущие начало от норок, сбегавших со звероферм, характеризуются «фоновым» уровнем флуктуирующей асимметрии, в то время как domestцированные норки отличаются повышенной ненаправленной асимметрией некоторых признаков черепа. Однако в зоне вероятного репродуктивного контакта диких и domestцированных популяций нет достоверного увеличения уровня асимметричности признаков черепа и зубной системы, хотя и присутствует некоторая тенденция увеличения амплитуды и суммарного накопления этого показателя в популяциях, территориально близких к действующему зверохозяйству.

4.2. Изменчивость относительных размеров головного мозга в диких и domestцированных популяциях американских норок

Взаимодействие диких и разводимых на зверофермах норок имеет многоплановый характер. Один из интересных и дискуссионных аспектов — влияние крупных клеточных зверьков на фенотип диких (Данилов, Туманов, 1976; Туманов, 2009; Данилов, 2009). Наличие звероводческих хозяйств создает постоянный источник увеличения численности природных популяций этого инвазионного вида. До сих пор остается неясным вопрос о возможности успешной широкомасштабной гибридизации зверьков двух морфологических типов. Специальные исследования показали, что морфологические последствия взаимодействия диких и domestцированных форм не приводят к всплеску внутривидовой изменчивости. Препятствовать этому может натурализация domestцированных норок из-за влияния внешних условий среды обитания, а также гибридный дисгенез или аутбредная депрессия (Lynch, 1991; Edmands, 2007; Tamlin et al., 2009; Кораблёв и др., 2012). Косвенным подтверждением гибридного дисгенеза является повышение частоты встречаемости тератогенного эффекта в зоне контакта двух морфологических типов норок. Нами отмечена одонтологическая аномалия на трех черепах из 574 осмотренных (0,52%), которая характеризуется четкой локализацией, одинаковым строением и симметричным проявлением (Кораблёв и др., 2013).

Морфологические, физиологические и поведенческие изменения, происходящие в процессе одомашнивания, разносторонни, их масштабы достаточно хорошо изучены (Беляев, 1977, 1979; Шварц, 1980; Трапезов, 2013). В общем

представлении, доместикация — это процесс, при котором популяция животных адаптируется к антропогенной среде посредством комбинации генетических изменений (Трапезов, 2013). Одним из универсальных признаков доместикации у млекопитающих служит относительное уменьшение объема головного мозга (Гептнер, Матюшкин, 1973; Kruska, 2005; O'Regan, Kitchener, 2005). D. Kruska (1996), установил достоверные отличия доместичированных норок от диких, что выражается в уменьшении индекса цефализации. Этот показатель может быть перспективным критерием для выяснения доли участия беглых норок в формировании фенонда вольноживущих.

Задача исследования состояла в оценке относительных размеров головного мозга (степени цефализации), а также количественных и качественных различий этого показателя у диких и доместичированных американских норок и выяснения его возможностей как диагностического признака принадлежности особей к одному из двух морфологических типов — дикие и доместичированные зверьки.

Материалом для этого раздела работы послужили коллекции черепов норок, полученные от диких популяций, населяющих различные районы Тверской, Новгородской и Псковской областей, а также остеологическая коллекция доместичированных норок, содержащихся в зверохозяйстве Знаменское (Торопецкий район Тверской области) (табл. 118). Для работы использованы черепа взрослых особей, добытых в период с 1991 по 2009 г. общим количеством 237 экземпляров.

Таблица 118. Количество используемого в работе материала

Порядковый номер выборки	Место сбора	Объем, экз. всего	Самцы	Самки
1	Удомельский район Тверской обл.	39	31	8
2	Оленинский район Тверской обл.	24	17	7
3	Торопецкий район Тверской обл.	88	45	43
4	Полистовский и Рдейский заповедники	32	19	13
5	Знаменское зверохозяйство	54	42	12

Объем мозговой капсулы измеряли с помощью метода, применяемого для хищных млекопитающих (Гептнер, Матюшкин, 1973) и грызунов (Яскин, Емельченко, 2003). В качестве её наполнителя использовали свинцовую дробь № 8. Навеску дроби помещали в мозговую капсулу, встряхивая череп и утрамбовывая дробь, чтобы заполнить весь объем, доводя уровень до краёв *foramen magnum*. Затем пересыпали дробь в контейнер и взвешивали на весах с точностью до 0,1 г. Чтобы узнать объем дроби, находили две величины: средний вес и объем одной дробины. Для этого измеряли диаметр (с точностью до 0,01 мм) и вес (до 0,01 г) 20 дробинок, отобранных случайным образом, и находили их средние значения. В результате расчетов установили, что вес одной гранулы составляет 0,08 г, а объем, в соответствии с формулой (9):

$$V_{\text{сферы}} = \frac{3}{4} \times \pi \times R^3 = 7,041 \text{ мм}^3 \quad (9)$$

Используя эти значения, находили объем дробы, заполняющий каждый череп. Следует заметить, что значения объема, найденного таким образом, служат лишь для ориентировочной оценки и, вероятно, не соответствуют его реальным величинам, однако отражают индивидуальную изменчивость этого показателя с достаточной точностью.

Поскольку прямое сравнение объема мозга из-за существенных различий в размерах одомашнированных и диких животных не позволяет установить их пропорциональную внутривидовую изменчивость (Kruska, Röhrs, 1974), использовали индекс цефализации (ИЦ), предложенный Е.Н. Матюшкиным (1979). Краткая сущность этого показателя состоит в следующем. Рассчитывается кубический объем (мм^3) каждого черепа в соответствии с формулой: наибольшая длина (в случае с *Neovison vison* кондилобазальная) \times на наибольшую (скуловую) ширину \times на высоту черепа в области мозговой капсулы (рис. 81).

ИЦ получали в соответствии с формулой (10):

$$\text{ИЦ} = \frac{\sqrt[3]{V_{\text{мозга}}}}{V_{\text{черепа}}}, \quad (10)$$

где V — объем.

Таким образом, данный показатель отражает пропорциональные общему размеру черепа объем головного мозга, что позволяет сравнивать особей различной величины.

Индекс полового диморфизма определяли по формуле, изложенной в предыдущих разделах работы.

Дальнейшую интерпретацию ИЦ осуществляли с использованием методов описательной статистики. Достоверность различий между группами зверьков оценивали с помощью непараметрической статистики — тест Вилкоксона (Яскин, Емельченко, 2003).

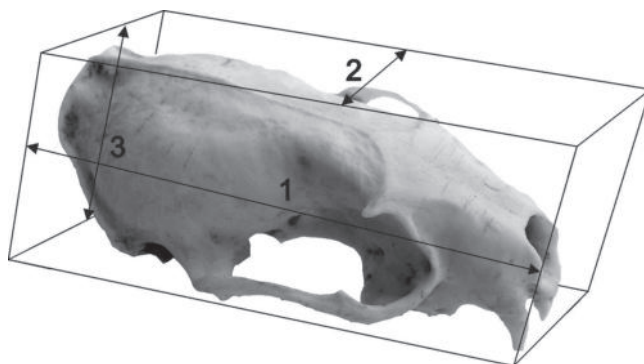


Рис. 81. Схема промеров, используемых для определения кубического объема черепа американской норки.

1 — наибольшая (кондилобазальная длина), 2 — наибольшая (скуловая) ширина, 3 — высота черепа.

Поскольку для американской норки характерен ярко выраженный размерный половой диморфизм, проявляющийся, в том числе на черепе, для сравнения мы использовали выборки, дифференцированные по гендерному признаку.

Значимость влияния факторов принадлежности к географической популяции и полу на характер проявления ИЦ оценена с помощью многофакторного дисперсионного анализа MANOVA.

Качественные отличия диких и domestiцированных форм вида по величине ИЦ выполнены с использованием стандартной модели дискриминантного анализа по проценту корректно классифицированных особей в априори заданные группы.

Половой и морфологический диморфизм ИЦ диких и domestiцированных норок. Для определения величин ИЦ диких и domestiцированных норок получали средние статистические характеристики этого показателя в тестовой группе, состоящей из 54 экземпляров диких и столько же domestiцированных животных, не дифференцированных по половому признаку. При этом количество самцов и самок в двух группах было пропорциональным. Описательная статистика значений ИЦ для двух групп зверьков двух полов представлена в таблице 119.

Таблица 119. Средние показатели ИЦ диких и domestiцированных американских норок

Морфологический тип	Среднее ± стат. ошибка	Лимит изменчивости	С.в.
Доместицированные	0,000237±0,000005	0,000190-0,000336	16,03
Дикие	0,000335±0,000006	0,000270-0,000437	12,24

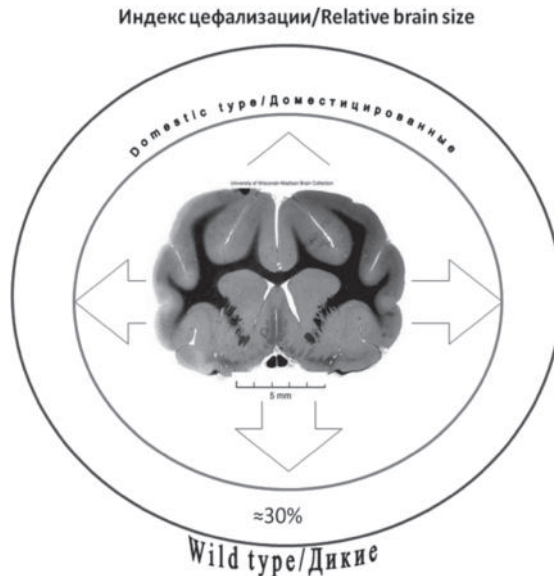


Рис. 82. Масштаб различий ИЦ диких и domestiцированных американских норок.

Диапазон индивидуальной изменчивости этого показателя достаточно высок в двух группах, что отразилось на значениях коэффициента вариации.

Расчеты значимости различий ИЦ между двумя типами популяций на основе непараметрической статистики Вилкоксона указывают на высоко достоверные отличия: $T = 9$, $Z = 6,32$, $p < 0,0001$. Таким образом, разница размеров domesticированных и диких норок по среднему значению ИЦ достигает $\approx 30\%$ (рис. 82).

Краниометрическая изменчивость диких и domesticированных норок указывает на большие размеры последних, что отмечалось нами и ранее (Кораблёв и др., 2011; Кораблёв и др., 2012). Статистика трех промеров черепа, используемых для получения ИЦ, представлена в таблице 120.

Различия между самцами и самками норок двух морфологических типов были статистически значимыми ($p < 0,0001$) во всех случаях.

Таблица 120. Характеристика общих размеров черепа (мм) норок двух морфологических типов

Морфологический тип	Пол	Кондилобазальная длина	Скуловая ширина	Высота черепа
Domesticированные	Самцы	74,07±0,34 70,51–78,24 2,95	45,55±0,27 41,52–49,36 3,77	24,00±0,17 21,94–26,20 4,52
	Самки	66,30±0,61 62,77–70,32 3,20	39,16±0,34 36,50–40,42 3,05	21,76±0,25 20,69–23,40 3,97
Дикие	Самцы	66,22±0,32 59,97–69,68 3,38	38,46±0,22 34,64–41,17 3,95	20,83±0,10 19,50–22,68 3,42
	Самки	60,42±0,85 56,19–67,94 5,45	34,22±0,44 31,88–38,27 4,93	19,21±0,23 17,76–21,02 4,66

Примечание. Верхняя строка ячейки — средние значения \pm ошибка, средняя строка — пределы изменчивости признака, нижняя строка — коэффициент вариации.

Поскольку зверьки двух типов хорошо различаются по значениям ИЦ, в дальнейшем исследовали половой диморфизм этого показателя отдельно в группах диких и domesticированных животных. Дифференцированные по половому признаку значения ИЦ, их описательная статистика представлены в таблице 121.

Таблица 121. Половой диморфизм ИЦ в группе диких и domesticированных норок

Морфологический тип	Пол	Среднее \pm ошибка	Minimum	Maximum	C.v.
Дикие	самцы	0,000320±0,000003	0,000270	0,000382	7,50
	самки	0,000398±0,000012	0,000301	0,000468	11,56
Domesticированные	самцы	0,000220±0,000003	0,000190	0,000266	8,18
	самки	0,000298±0,000006	0,000265	0,000336	7,38

Статистическая достоверность различий между полами в группе диких и domesticированных животных подтверждена значениями статистики Вилкоксона

$T = 10-12$; $Z = 2,12-3,10$; $p \leq 0,03$. Также достоверно отличаются значения ИЦ самцов диких от самцов domestцицированных норок ($p < 0,0001$). Подобная картина наблюдается и у самок ($p = 0,002$). По данному показателю самки превосходят самцов и это обратно пропорционально размерным различиям их тела, поскольку у большинства куньих самцы заметно крупнее самок. Этот эффект объясняется отрицательной аллометрией (чем крупнее череп, тем меньше объем мозговой капсулы), которая характерна для многих хищных (Thom et al., 2004). Таким образом, domestцикация не приводит к нивелированию гендерных различий и следует признать симметричный фенотипический ответ обоих полов на влияние одного и того же фактора, который проявляется в синхронном уменьшении относительных объемов головного мозга при сохранении пропорций полового диморфизма, присущего диким норкам.

Значения коэффициента вариации несколько выше в группе диких самок, в то время как самцы, а также domestцицированные норки обоих полов по значениям морфологического разнообразия различаются незначительно.

Теперь переходим к парному сравнению полов из популяций диких и domestцицированных животных. Значения ИПД цефализации диких норок указывают, что относительный объем головного мозга самок в среднем на 7,8% больше, чем у самцов. Аналогичный показатель, полученный в группе domestцицированных зверьков, составил те же 7,8%. Таким образом, в популяциях двух типов норок (звероводческих и диких) величина ПД объема мозга одинакова.

Установив, что дикие и domestцицированные норки достоверно различаются по этому признаку, а различия этого показателя между полами прослеживаются отчетливо, можно оценить значения ИЦ и в отдельных популяционных группировках диких американских норок (табл. 122).

Таблица 122. Описательная статистика ИЦ диких и domestцицированных норок

Номер выборки (см. табл. 118)	Пол	Среднее \pm ошибка	Minimum	Maximum	С.в.
1	самцы	0,000324 \pm 0,000004	0,000286	0,000382	7,10
	самки	0,000396 \pm 0,000021	0,000301	0,000468	15,15
2	самцы	0,000312 \pm 0,000005	0,000270	0,000353	7,37
	самки	0,000401 \pm 0,000010	0,000365	0,000437	6,48
3	самцы	0,000311 \pm 0,000004	0,000273	0,000423	9,65
	самки	0,0004000,000006	0,000285	0,000471	9,50
4	самцы	0,000303 \pm 0,000005	0,000276	0,000368	7,59
	самки	0,000373 \pm 0,000006	0,000321	0,000405	18,65
5	самцы	0,000220 \pm 0,000003	0,000190	0,000266	8,18
	самки	0,000298 \pm 0,000006	0,000265	0,000336	7,38

Коэффициенты вариации ИЦ самок (11,43%) в среднем выше, чем у самцов (7,98%), что обусловлено высокими значениями этого показателя в Удомельском районе (15,15%) и Полистово-Ловатской низменности (18,65%). Столь высокие

значения могут быть связаны с неоднородностью выборки, вызванной встречаемостью норок с различным относительным объемом мозга. В остальных случаях значения коэффициента вариации изменяются от 6,48 до 9,65%. Возвращаясь к средним значениям ИЦ, необходимо оценить статистическую значимость различий показателя в выборках, дифференцированных по полу (табл. 123).

Таблица 123. Оценка уровня достоверности различий ИЦ между отдельными выборками американской норки

Выборка	самцы				
	2	1	4	3	5
2		0,11	0,18	0,59	0,00
1	0,61		0,02	0,00	0,00
4	0,03	0,16		0,63	0,00
3	0,24	0,58	0,03		0,00
5	0,02	0,04	0,03	0,00	
	самки				

Примечания. Верхняя диагональ матрицы — самцы, нижняя — самки; в ячейках значения r на основе критерия Вилкоксона.

Результаты анализа значений индекса цефализации американской норки в диких и domestцированных популяциях позволяют сделать ряд заключений. Во-первых, как и было отмечено ранее, подтверждаются существенные отличия между дикими и domestцированными норками обоих полов. Среди диких популяций наибольший относительный размер головного мозга отмечен у самцов Удомельского района на северо-востоке Тверской области и Оленинского района. Относительно меньше объем головного мозга у самцов Полистово-Ловатской низменности, что подтверждается уровнем статистической значимости различий. Среди самок наибольшие значения индекса — в Удомельском, Оленинском и Торпецком районах на юго-западе области, а наименьшие — у животных Полистово-Ловатской низменности. В большинстве случаев между ними существуют статистически значимые отличия. Таким образом, среди диких популяций вида крупные относительные размеры головного мозга характерны для норок обоих полов, населяющих различные районы Тверской области. Это наиболее отчетливо проявляется у животных из северо-восточной части региона. Наименьший ИЦ характерен для норок Полистово-Ловатской низменности. Соотношение изменчивости в исследованных выборках самцов и самок представлено на рисунке 83.

Далее исследовали зависимость индекса цефализации от двух факторов: принадлежность к полу и географической популяции при помощи многофакторного дисперсионного анализа с учетом отдельного и совместного их влияния. Результаты анализа указывают, что ИЦ характеризуется четко выраженной зависимостью от двух тестируемых факторов. Их совокупный эффект определяет существенную положительную корреляцию, которая составляет $r = 0,88$ при хорошо выраженной силе влияния факторов $F = 86,3$ и высокой статистической

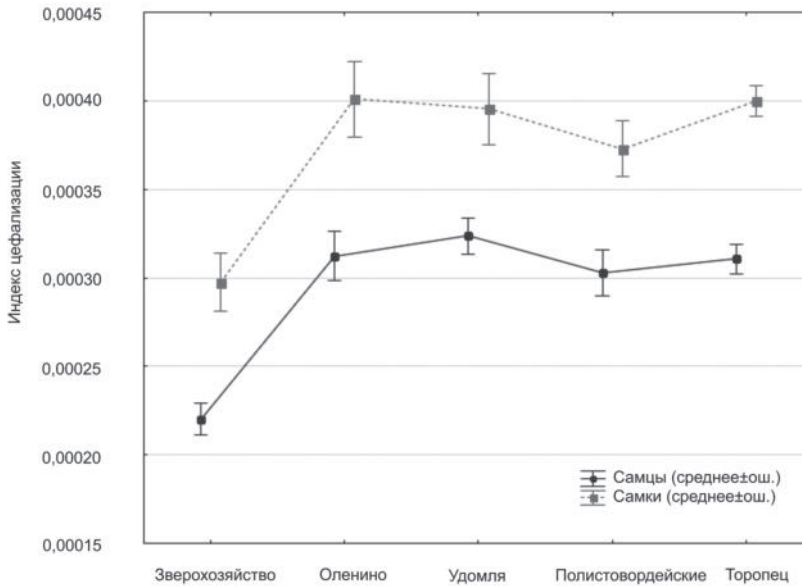


Рис. 83. Варьирование значений ИЦ у самцов и самок американской норки.

значимости $p = 0,001$. Фактор полового диморфизма данного показателя выражен исключительно сильно ($F = 213,32$; $p < 0,0001$), на его фоне географическая изменчивость со всей очевидностью присутствует, но проявляется с меньшей силой ($F = 66,09$; $p < 0,0001$).

Как следует из графика на рисунке 83, различия величины ИПД относительного размера головного мозга в отдельных популяциях не одинаковы. Так, значения ИПД указывают на то, что гендерные различия наименее выражены в популяции норок Полистово-Ловатской низменности (самки превосходят самцов на 5,2%), а более выражен диморфизм в популяциях Оленинского и Торопецкого районов (8,9%). В популяциях Удомельского района и domesticированных норок различия между самцами и самками достигают 7,2 и 7,8% соответственно.

Дискриминантный анализ, проведенный отдельно для самцов и самок, позволил оценить качественные межпопуляционные отличия животных. Частный показатель Вилкоксона-Ламбда для самцов составил 0,245, а критерий Фишера (F) = 115,02 при $p < 0,0001$, что свидетельствует о высокой способности дискриминирующей функции в распознавании их популяций. Классификационная матрица (табл. 124) указывает на удовлетворительное распознавание популяций, уровень которого приближающееся к 60%.

Анализ качества классификации особей в отдельные выборки позволяет заключить, что наиболее выражены различия ИЦ в популяциях domesticированных норок и населяющих Торопецкий район. С несколько худшим качеством распознаются норки Удомельского района, а зверьки из Оленинского района и

Полистово-Ловатской низменности ни в одном случае правильно не распознаны. Классификационная функция здесь неравномерно распределяет их между норками Удомельского и преимущественно Торопецкого районов.

Таблица 124. Характеристика различий ИЦ самцов американской норки

Выборка	% корректного распознавания	Количество особей, отнесенных к выборке				
		5	2	1	4	3
5	97,6	41	0	0	0	1
2	0,0	0	0	3	0	14
1	38,7	0	0	12	0	19
4	0,0	0	0	2	0	17
3	86,7	0	0	6	0	39
Всего	59,7	41	0	23	0	90

Аналогичный анализ, проведенный для самок, указывает на меньшие межпопуляционные различия: частный Вилкоксон-Ламбда=0,576; $F=14,33$; $p<0,0001$. Детализация различий между популяциями с помощью классификационной матрицы позволяет зафиксировать в среднем высокий процент их корректного распознавания (табл. 125).

Однако среди включенных в анализ выборок хорошо распознаются только самки Торопецкого района и domesticiрованные, в то время как остальные популяции в большинстве изоморфны в сравнении с Торопецкими животными. Обращает внимание наличие ошибочно классифицированных между выборками норок Торопецкого района и содержащихся на звероферме.

Таблица 125. Характеристика различия ИЦ самок американской норки

Выборка	% корректного распознавания	Количество особей, отнесенных к выборке				
		5	2	1	4	3
5	83,3	10	0	0	1	1
2	0,0	0	0	0	0	7
1	0,0	2	0	0	0	6
4	0,0	2	0	0	0	11
3	90,7	4	0	0	0	39
Всего	59,0	18	0	0	1	64

Анализ индивидуальных отличий животных. Соотношение индивидуальной изменчивости норок по ИЦ выполнено с помощью диаграмм рассеивания (рис. 84, 85). Подобный методический поход, в частности, продемонстрирован в работах по изучению domestикационной изменчивости хищных млекопитающих (Гептнер, Матюшкин, 1973).

Анализируя график рассеивания самцов, показывающий относительный размер головного мозга особей в отдельных популяциях, следует отметить распределение зверьков, соответствующее общим тенденциям, упомянутым при анализе ИЦ. Здесь domesticiрованные норки четко обособлены от диких популяций,

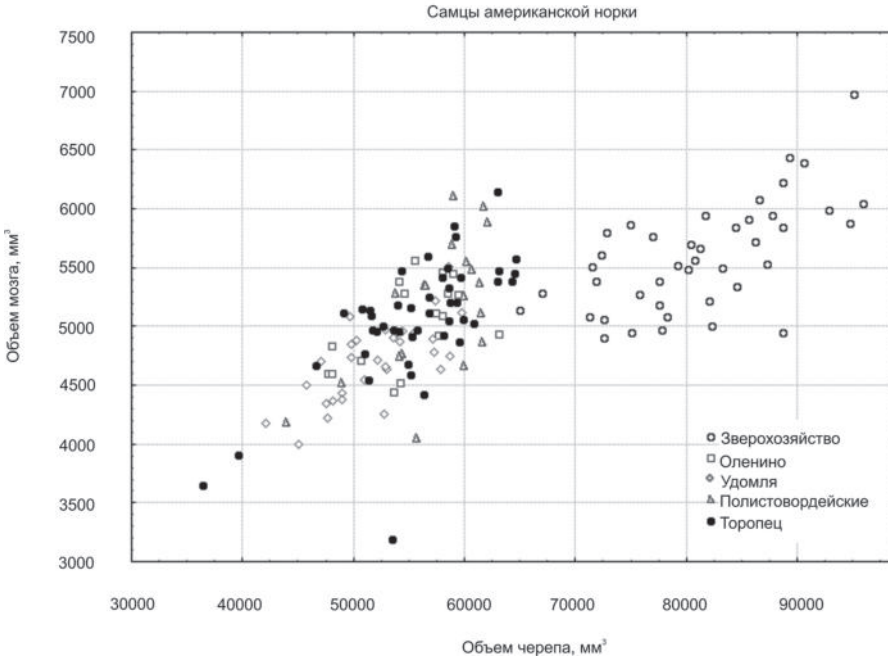


Рис. 84. Индивидуальная изменчивость ИЦ самцов американской норки.

которые, в свою очередь, трансgressируют и не имеют выраженного хиатуса. Особый интерес представляют «пограничные» особи — наиболее близко расположенные в координатном пространстве графика зверьки со зверофермы и населяющие уголья Торопецкого района Тверской области. Основные статистические параметры таких животных представлены в таблице 126.

Таблица 126. Характеристика размерных и объемных показателей некоторых черепов самцов доместичированных и диких американских норок

Инв. № черепа. Район сбора	Кондилобазальная длина, мм	Скуловая ширина, мм	Высота черепа, мм	Индекс цефализации
447. Звх.	71,31	41,52	21,94	0,000266
454. Звх.	71,91	41,96	22,20	0,000260
Ср. для выборки	71,04±0,34	45,55±0,27	24,00±0,17	0,000220±0,000003
36. Торопец	71,97	41,21	21,21	0,000279
56. Торопец	73,10	39,81	22,17	0,000273
54. Торопец	72,80	41,12	21,58	0,000275
268. Торопец	69,97	41,37	22,22	0,000273
Ср. для выборки	67,90±0,41	38,67±0,26	21,14±0,12	0,000311±0,000004

Таким образом, в выборке американской норки из Торопецкого района, на территории которого расположена звероферма, встречаются самцы, имеющие ли-

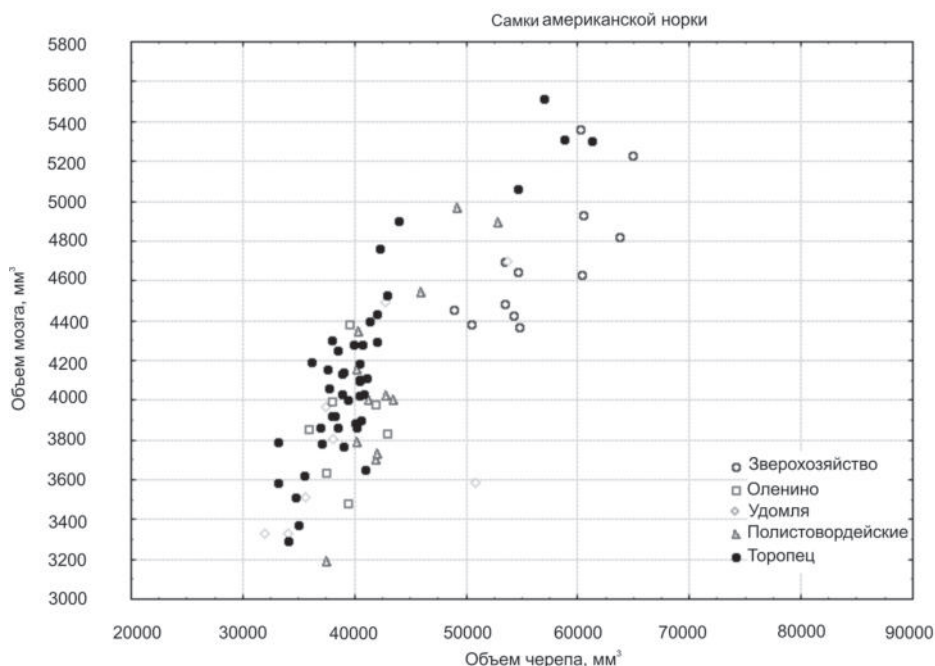


Рис. 85. Индивидуальная изменчивость ИЦ самок американской норки.

нейные размеры черепа близкие к средним значениям аналогичных показателей domesticированных норок и даже несколько превосходящие их. При этом значения индекса цефализации представленных в таблице диких особей оказались очень схожи с domesticированными. Очевидно, что данные зверьки существенно уклоняются от средних значений диких особей своими размерами, а их значения индекса цефализации занимают промежуточное положение между дикими и domesticированными. В этой связи возникает предположение гибридного происхождения таких животных. Наряду с этим мы можем считать, что черепа принадлежат норкам, непосредственно сбежавшим со зверофермы. Однако среди domesticированных самцов столь высоких значений ИЦ не находили.

Самки из популяций американской норки перекрываются более значительно, чем самцы. В частности, наблюдается глубокая взаимная интрогрессия между domesticированными норками и дикими, населяющими Торопецкий район и отчасти Удомельский, а также Полистово-Ловатскую низменность. Оценка статистических параметров черепа таких особей отражена в таблице 127.

Соотношение основных размеров черепа и ИЦ самок американской норки № 55, и № 58, отловленных в Торопецком районе, соответствуют domesticированным животным, что может указывать на их зверохозяйственное происхождение.

Таблица 127. Характеристика размерных и объемных показателей некоторых черепов самок доместичированных и диких американских норок

Инв. № черепа. Район сбора	Кондилобазальная длина, мм	Скуловая ширина, мм	Высота черепа, мм	Индекс цефализации
466. Звх	67,26	39,68	22,58	0,000290
465. Звх	70,32	40,01	23,07	0,000267
432. Звх	65,54	39,58	21,04	0,000306
464. Звх	65,14	39,69	20,69	0,000313
Ср. для выборки	66,30±0,61	39,16±0,34	21,76±0,30	0,000298±0,000006
55. Торопец	69,16	39,06	21,74	0,000297
58. Торопец	69,52	40,55	21,72	0,000285
Ср. для выборки	61,03±0,43	34,20±0,29	19,38±0,16	0,000400±0,000006
389. Удомля	67,94	38,27	20,64	0,000312
Ср. для выборки	60,28±1,51	34,42±0,80	19,34±0,40	0,000396±0,000021
6. Полистовор- дейские	66,85	38,03	20,79	0,000321
Ср. для выборки	61,42±0,64	37,08±1,83	20,97±1,26	0,000373±0,000006

Несколько точек на графике (упомянутые черепа относятся к ним) резко обособлены от основной группы норок Торопецкого района, хотя и были добыты в природе. Такое взаимное положение и размеры исследуемых величин свидетельствуют с большой долей вероятности, что черепа нескольких особей в коллекции диких норок Торопецкого района принадлежат животным, сбегавшим со зверофермы или их гибридам с дикими норками в первом поколении.

В Удомельском районе череп № 389, по всей видимости, принадлежит дикой самке норки очень крупных размеров с низким относительным размером головного мозга, что следует из истории формирования популяции вида в этой точке ареала (Кораблёв и др., 2012). Череп № 6, находящийся в выборке из района Полистово-Ловатской низменности, по-видимому, также принадлежит дикой самке с максимально крупными размерами черепа. Его кондилобазальная длина даже превосходит средние значения доместичированных норок. Однако ИЦ находясь на нижнем пределе для этой группы животных, все же заметно выше этого показателя у норок, разводимых на звероферме.

Результаты анализа материалов свидетельствуют о достоверных различиях между доместичированными и дикими норками по среднему значению ИЦ, которые достигают практически 30%. Эти данные подтверждают большие относительные размеры головного мозга диких норок, отмечаемые в западноевропейских популяциях, и даже несколько превосходят их. Согласно данным Kruska (1996), различия между дикими и фермерскими норками, исследованными им, составили 19,6%. Обращаясь к примеру других одомашненных млекопитающих, у лошадей эти различия достигают 16%, у свиней — 34% (Kruska, 2005), таким образом, изменчивость относительных размеров мозга норок, отмеченная нами, высока и соответствует таковой для дикого и доместичированного хоря *Mustela putorius*

(Espenkötter, 1982). Начало одомашниванию американской норки было положено в 1866 г. канадскими звероводами (Shackelford, 1949), а для заметных и устойчивых морфологических изменений головного мозга domestцированных млекопитающих достаточно нескольких десятков поколений (Kruska, 2005). Экспериментальные исследования диких и содержащихся в вивариях водяных полевок *Arvicola terrestris* (L., 1758) показали, что у животных до пятого поколения, содержащихся в искусственных условиях, обнаруживалось уменьшение объема мозговой капсулы при сравнении с дикими особями (Васильев и др., 2004). Также, согласно данным Л.Н. Трут (1997), у лисиц, подвергавшихся domestцикации, уменьшалась высота и ширина мозговой капсулы, по сравнению с дикими особями вида.

Причинами уменьшения относительных размеров головного мозга в процессе одомашнивания принято считать стандартизацию и уменьшение потока информации из окружающей среды, анализируемой центральной нервной системой, а также более однообразную физическую активность животных (Гептнер, Матюшкин, 1973). Подтверждением этому могут служить обнаруженные структурные различия головного мозга диких и domestцированных норок, для некоторых отделов, ответственных за ольфакторную, визуальную и моторную функции они варьировали от 16 до 28% (Kruska, 2005). Глубокие морфологические различия в относительном объеме и структурных отделах головного мозга опосредованно определяют и невысокие способности беглых domestцированных норок к адаптации в естественной среде (O'Regan, Kitchener, 2005).

Дикие популяции норки достоверно различаются величиной ИЦ, среди них можно выделить две условных группы: относительно высокий (Удомельский, Оленинский, Торопецкий районы Тверской области) и относительно низкий — Полистово-Ловатская низменность. Такое разделение популяций выглядит вполне естественным с учетом уровня статистической достоверности различий. Считаем, что подобная дифференциация популяций может определяться новейшей историей их происхождения. Ранее мы отмечали (Кораблёв и др., 2012), что норки на северо-востоке Тверской области появились в результате преднамеренной интродукции, осуществлявшейся в первой половине XX века. Расселяясь, они проникли на юго-запад области, где сформировалась зона контакта с норками, заселившими Северо-Запад европейской части России. Здесь они появились в результате непреднамеренной интродукции (со звероферм) преимущественно во второй половине прошлого века. Также Новгородскую и Псковскую области населяют потомки domestцированных норок (Туманов, 2009). Таким образом, тенденции изменчивости значений ИЦ согласуются с историей освоения инвазионным видом этого географического пространства. То есть чем позже происходила натурализация domestцированных норок, тем сильнее проявляются признаки одомашнивания по ИЦ.

Одичание животных приводит к обратному процессу — ИЦ увеличивается (Гептнер, Матюшкин, 1973), поэтому норки Полистово-Ловатской низменности характеризуются ИЦ большим, чем у domestцированных, но несколько мень-

шим, чем у животных диких популяций. Дикие норки Торопецкого района, хотя и испытывают влияние domesticiрованных, значением ИЦ не отличаются от животных Тверской области, в то же время самцы приближаются по этому показателю к особям Полистово-Ловатской низменности. Однако, заметим, что исследования американских норок двух морфологических типов выявили высокую стабильность domestикационных черт размера их головного мозга (Kruska, 1996; 2005). Поэтому предложенную нами гипотезу, объясняющую изменчивость ИЦ, дополним вероятной возможностью гибридации диких и domesticiрованных норок, приводящую к увеличению значений ИЦ по сравнению с одомашненными животными, но меньшими, чем у диких норок.

Несколько более высокие значения коэффициента вариации в группе domesticiрованных зверьков могут быть объяснены с позиции, предложенной D. Kruska (2005). Он отмечает, что повышенная изменчивость объема мозга одомашненных млекопитающих при сравнении их с дикими, вероятно, вызвана меньшим давлением стабилизирующего отбора, которому подвержены животные в природе.

Таким образом, можно полагать, что ИЦ служит достаточно надежным признаком, позволяющим разграничивать два морфологических типа норок: диких и domesticiрованных. В отдельных случаях он позволяет предполагать гибридацию между ними. Одни только размерные признаки черепа не могут служить столь четкими диагностическими критериями в случае гибридации. Как было установлено в различных частях естественного исторического и современного ареала вида, даже в местах взаимодействия двух форм существенного изменения размерных морфологических особенностей животных не происходит. Эта особенность проявляется также на уровне весовых показателей (Kidd, 2008; Кораблёв др., 2012). Гибридные животные занимают промежуточное положение по массе тела и его размерам между дикими и domesticiрованными, что препятствует обнаружению между ними статистически достоверных отличий. В частности, Kidd (2008) приводит данные для северо-востока Канады. Здесь масса тела диких самцов и самок американской норки достоверно не отличается от массы их гибридов с domesticiрованными особями, и они достоверно легче, чем содержащиеся на фермах. Длина тела гибридных животных также не отличалась от диких, но была достоверно меньше, чем у фермерских норок. Исходя из результатов настоящей работы, мы можем рекомендовать использование как общих размерных признаков черепа, так и ИЦ для более надежной диагностики американских норок двух морфологических типов и гибридов между ними.

4.3. Морфо-фенетическая изменчивость американской норки Восточной Европы: поиск факторов полиморфизма

Исследования популяционно-фенетических параметров этого хищника на территории ряда районов Тверской области показали, что значения полиморфизма неметрических признаков не уступают аналогичным показателям енотовидной

собаки, однако несколько меньше, чем у лесного хоря (*Mustela putorius*). По сравнению с аборигенными хищниками — куницей (*Martes martes*) и лисицей (*Vulpes vulpes*) — американская норка оказалась более полиморфной (Кораблёв и др., 2011, 2012, 2015, 2016).

Исследования морфологических особенностей американской норки в центре европейской территории России показали, что животные Псковской и Новгородской областей достоверно отличаются от норок Тверской области из-за больших размеров, что в целом свойственно domesticiрованным животным, содержащимся в зверохозяйствах. Наряду с этим отмечены высокие различия в проявлении одонтологических вариаций между domesticiрованными и дикими популяциями вида. Во многих природных группировках территории Каспийско-Балтийского водораздела, расположенных вблизи крупных звероферм, где отмечается влияние domesticiрованных животных, не наблюдается существенных изменений в морфологии вольно живущих норок (Кораблёв и др., 2011, 2012). В качестве одной из рабочих гипотез мы рассматриваем возможную элиминацию гибридов первого поколения из-за аутбредной депрессии, наблюдаемой при скрещивании генотипов, адаптированных к различным условиям существования, которой придерживаются и ряд зарубежных исследователей (Lynch, 1991; Edmands, 2007).

Изучение фенетической изменчивости американской норки на основе краниологических признаков ранее проводились для популяций, населяющих Белоруссию (Ulevecius et al., 2001). Обнаружен высокий уровень дивергенции диких популяций норки, вызванный экологическими факторами — различиями условий обитания в отдельных географических пунктах ареала — и подчеркивает высокие адаптационные возможности вида. Также на этом примере обнаружена тенденция изоляции расстоянием: дивергенция зависела от расстояния между популяциями.

Таким образом, изменчивость неметрических маркеров черепа норки может зависеть как от филогенетических факторов, истории формирования популяций, так и являться следствием влияния экологических факторов. Также необходимо учитывать вероятное воздействие domesticiрованных клеточных норок на дикие популяции.

Цель данного раздела работы заключается в исследовании фенетической изменчивости американской норки на значительном географическом масштабе и оценке влияния внутривидовых, географических и макроклиматических факторов на формирование морфологического своеобразия отдельных популяций вида.

В настоящей части работы исследовали коллекции черепов норки, собранные в девяти географически изолированных популяциях и популяционных группировках (таблица 128, рис. 86).

История формирования популяций. В Тверской области американская норка впервые появилась в 1948 г. в результате выпуска шестидесяти зверьков (42 самки, 18 самцов) в Вышневолоцком районе (Павлов, Корсакова и др., 1973).

Можно предположить, что первоначально на территории Тверской области сформировалось несколько группировок американской норки. Одна в Вышневолоцком и прилегающих к нему районах в результате преднамеренной интродукции в 1948 г., другие — в результате побегов зверей из зверохозяйств.

Таблица 128. Объем исследованного материала

Номер	Место сбора	Объем, экз.
1	Удомельский район Тверской обл.	98
2	Нелидовский район Тверской обл.	49
3	Оленинский район Тверской обл.	49
4	Торопецкий район Тверской обл.	50
5	Полистовский-Рдейский заповедники	36
6	Знаменское зверохозяйство	54
7	Центр и юго-запад Ленинградской обл.	115
8	Северо-запад Псковской обл.	20
9	Восточная Польша	35
Всего: 506		

На территорию Центрально-Лесного заповедника, расположенного в Нелидовском и Андреапольском районах Тверской области, американская норка проникла позже, чем в другие районы области. В соседних с Тверской областях выпуски американской норки не осуществляли, и ее появление объясняется не столько расселением акклиматизированных животных и их потомков, сколько бегством клеточных зверьков из зверохозяйств. В Ленинградской области преднамеренная интродукция американской норки не производилась и её появление связано с естественным расселением вида из Карелии, где первые выпуски были сделаны еще в 1934 г. (Данилов, 2009). Вероятно, норка мигрировала сюда также из Финляндии и убежала со звероферм. Новгородская область заселялась американской норкой, мигрирующей из Ленинградской области и особями, бежавшими со звероферм, расположенных на юге и востоке области. В северные районы Псковской области американская норка пришла в результате расселения из Ленинградской области, кроме того, в заселении этой части области участвовали норки, сбежавшие из зверохозяйства, расположенного в Псковском районе (Туманов, 2009). На юг Псковской области американская норка проникла позже, расселяясь не только с северо-западного направления, но и мигрируя из соседних Тверской и Новгородской областей.

На территории Польши фермы, специализирующиеся на разведении американской норки, до 2000-х гг. были немногочисленны, но первые встречи этого вида датируются 1960-ми годами. Сейчас американская норка широко распространена в стране (Brzezinski, Marzec, 2003), в том числе благодаря непреднамеренным интродукциям из довольно многочисленных теперь звероферм (Zalewski et al., 2011). В восточную часть страны американская норка проникала из сопредельной Белоруссии, где её широко интродуцировали в природу на протяжении

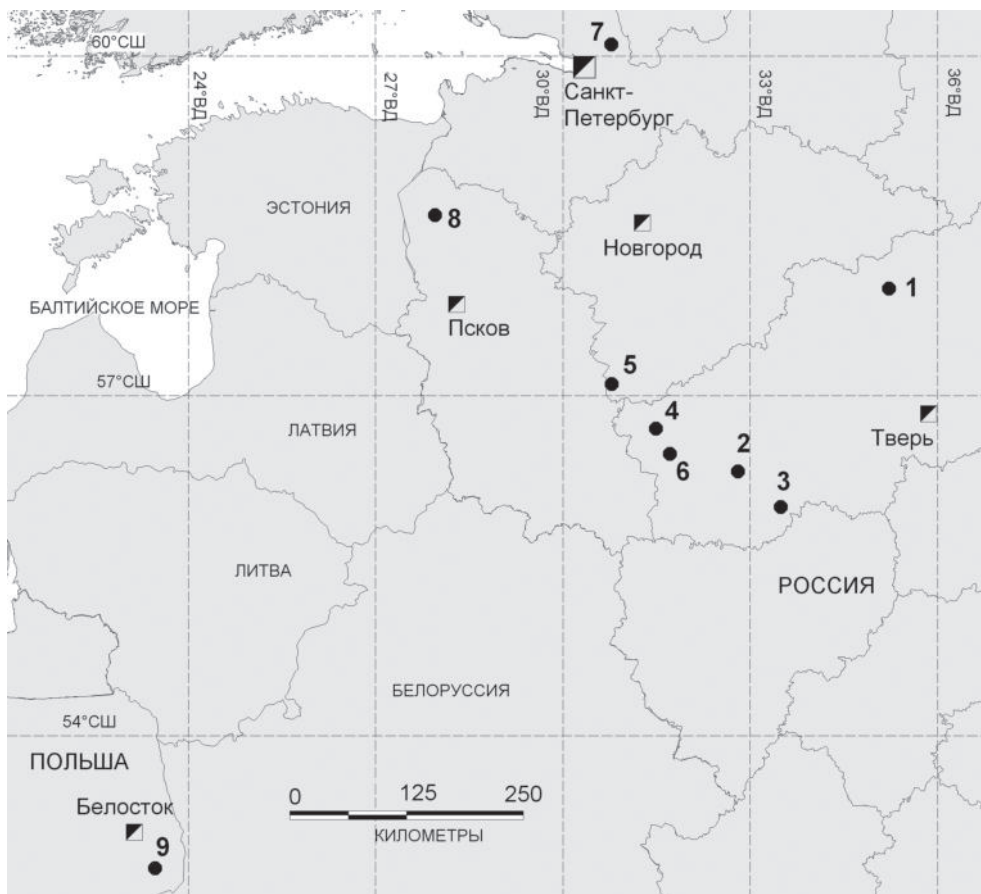


Рис. 86. Карта мест сбора черепов американской норки. На карте номерные обозначения соответствуют таблице 128. Расстояние между участками сбора черепов составляло от 60 до 1000 км.

1950-х гг. (Акклиматизация..., 1974). На востоке страны американская норка стала встречаться с начала 1980-х гг. Таким образом, черепа, используемые в этой работе, собранные преимущественно в первой половине 1980-х гг., принадлежат диким особям, не подвергавшимся доместикации.

Для описания фенетической изменчивости черепа и зубной системы использовали 60 неметрических вариаций (фенов) 14 признаков. Из них 9 признаков описывают изменчивость строения корней предкоренных и коренных зубов, в частности, наличие и количество дополнительных корешков между основными корнями (одонтологические признаки), остальные характеризуют изменчивость перфоративных признаков черепа. Каталог используемых признаков опубликован ранее (Кораблёв и др., 2005) и опробован в предыдущих исследованиях неметриче-

Окончание табл. 129

№ признака	Код вариации	Полистовский-Рдейский заповедники	Восточная Польша	Ленинградская обл.	Северо-запад Псковской обл.	Удомельский район	Нелидовский район	Оленинский район	Торопецкий район	Звєрохозяйство Знаменское
6	n	0,99	1,00	0,96	0,88	0,91	0,88	0,89	0,96	0,88
	r	0,00	0,00	0,01	0,00	0,08	0,12	0,05	0,03	0,08
	dr	0,01	0,00	0,03	0,13	0,02	0,00	0,06	0,01	0,00
	t	3,00	4,00	5,00	6,00	7,00	8,00	9,00	10,00	11,00
	dt	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
7	d	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
	u	0,90	0,82	0,90	0,80	0,97	1,00	0,96	0,95	0,98
	cr	0,10	0,18	0,10	0,20	0,02	0,00	0,04	0,00	0,00
	t	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,04	0,02
8	cl	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	n	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
	r	0,86	0,78	0,86	0,80	0,85	0,78	0,66	0,82	0,53
	dr	0,11	0,22	0,14	0,18	0,14	0,14	0,32	0,14	0,36
	tr	0,03	0,00	0,00	0,03	0,01	0,07	0,01	0,04	0,03
	cr	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01
	t	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
sdl	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	
9	n	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
	olig	0,94	1,00	0,97	0,95	0,97	0,97	1,00	0,99	0,98
10	u	0,06	0,00	0,03	0,05	0,03	0,03	0,00	0,01	0,02
	d	0,79	0,82	0,71	0,85	0,70	0,78	0,63	0,62	0,68
	t	0,21	0,17	0,29	0,15	0,27	0,20	0,32	0,34	0,30
11	u	0,00	0,02	0,00	0,00	0,03	0,02	0,05	0,04	0,03
	d	0,04	0,15	0,14	0,05	0,46	0,43	0,45	0,37	0,36
	t	0,49	0,74	0,60	0,66	0,37	0,47	0,35	0,42	0,41
	q	0,47	0,09	0,27	0,28	0,13	0,08	0,16	0,15	0,19
12	n	0,00	0,01	0,00	0,00	0,04	0,02	0,04	0,06	0,05
	u	0,99	0,92	0,99	1,00	0,51	0,47	0,49	0,54	0,44
	d	0,01	0,08	0,01	0,00	0,47	0,47	0,48	0,46	0,49
	t	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,06	0,03	0,00	0,07
13	n	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01
	u	0,14	0,22	0,15	0,31	0,04	0,05	0,02	0,06	0,02
	d	0,77	0,77	0,84	0,69	0,87	0,81	0,89	0,91	0,85
14	t	0,09	0,02	0,01	0,00	0,09	0,12	0,08	0,03	0,13
	n	0,00	0,00		0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00
	u	0,43	0,69	0,90	0,83	0,56	0,36	0,32	0,51	0,69
	d	0,54	0,31	0,10	0,18	0,42	0,50	0,63	0,46	0,29
	t	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,11	0,03	0,03	0,03

Среди вариаций признаков встречаются как относительно стабильные, так и флуктуирующие со значительной амплитудой. Во многих признаках есть как доминирующие (встречающиеся с частотой более 0,6), так и редкие морфы, частота встречаемости которых не превышает 0,1. Межпопуляционная изменчивость признаков, оцененная по величине и статистической значимости χ^2 Пирсона, представлена в таблице 130.

Таблица 130. Значения хи-квадрат и статистическая достоверность межпопуляционных различий по одонтологическим и краниологическим признакам

Группа признаков	Номер признака	χ^2	Число степеней свободы	Уровень значимости, p
Одонтологические	1	23,22	9	0,006
	2	20,09	9	0,017
	3	35,82	27	0,119
	4	9,294	18	0,952
	5	10,37	9	0,320
	6	17,52	27	0,917
	7	21,16	9	0,011
	8	36,99	18	0,005
	9	73,39	18	0,0001
Краниологические	10	45,41	9	0,0001
	11	78,44	27	0,0001
	12	9,02	9	0,435
	13	49,89	18	0,0001
	14	83,26	18	0,0001

Из 14 неметрических признаков зубной системы и черепа американской норки достоверную географическую изменчивость проявили девять. Среди одонтологических наибольший вклад в межпопуляционные различия, оцененный по величине хи-квадрат, вносят признаки 1, 8, 9, которые кодируют строение корневой части третьего премоляра и первого моляра, а также зубную формулу. Частоты большинства краниологических признаков, за исключением двенадцатого, значительно различаются в популяциях. Наибольшие межпопуляционные различия демонстрирует признак 14, кодирующий число отверстий на засуставной площадке.

Для графического отображения межпопуляционных различий по частоте встречаемости наиболее изменчивых вариаций признаков, различающихся географически по величине хи-квадрат, построены лепестковые диаграммы (рис. 87).

Структура фенотипа в популяциях демонстрирует заметную географическую изменчивость, общая тенденция которой — относительно высокое сходство выборок, собранных на территории одной административной области в ограниченный временной период. Речь идет о локалитетах 1–4, представляющих различные районы Тверской области, расстояние между которыми — от 60 до 250 км. Различия между ними наиболее заметны по признаку 14. Частоты фенотипов

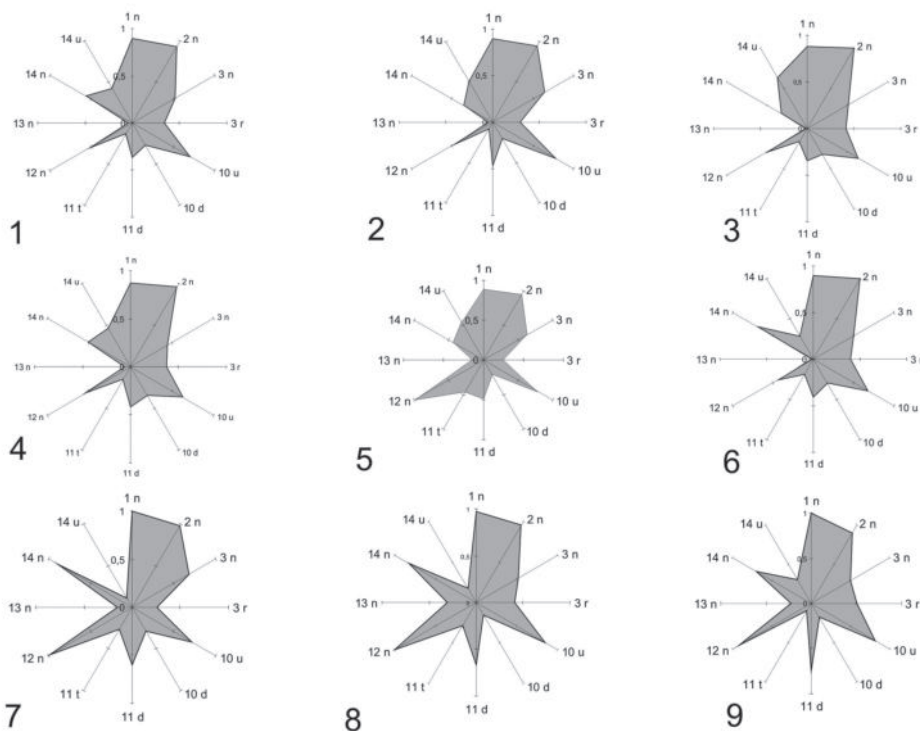


Рис. 87. Структура популяций американской норки по частоте проявления фенотипических признаков восьми признаков.

1–3 — одонтологические признаки, 10–14 — краниологические перфоративные признаки. Номерное обозначение выборок соответствует приведенному в таблице 127.

доместицированных норок (выборка 6) из зверохозяйства, расположенного на западе Тверской области, практически совпадают с частотами диких популяций этой же области. Выборка 5 (Полистовский-Рдейский заповедники), собранная вблизи от Тверской области, несколько отличается по частотам фенотипических признаков 12n и 11t.

Популяции юго-запада Ленинградской (7) и северо-запада Псковской (8) областей добыты в один временной интервал, расстояние между местом сбора — около 250 км. Они обнаруживают существенное сходство структуры фенотипического фонда, различия в основном сводятся к изменению частоты фенотипического признака 3n. Популяция востока Польши (9), несмотря на большую географическую дистанцию, по частотам анализируемых признаков сходна с животными северо-запада России, различия, главным образом, касаются вариаций 3n, 11t, 14n, u.

Морфо-фенетическая дивергенция и сходство популяций. Подобие популяций оценивали на основе среднего значения показателя сходства Животовского, полученного для одонтологических и краниологических групп признаков. Парные сравнения популяций представлены в виде матрицы (табл. 131).

Значения показателя сходства одонтологических признаков варьировало от 0,879 при сравнении domestцированных зверьков с дикими норками Польши до 0,990 в паре Удомельский – Оленинский районы Тверской области, что соответствует различию популяций по фенонду на 12 и 1% соответственно.

Таблица 131. Характеристика сходства выборок по группам фенетических признаков (верхняя строчка — *r*, средняя — *I*, нижняя — *P*)

Выборка*	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Одонтологические признаки								
1		0,988 28,8 0,01	0,990 24,5 0,05	0,989 26,3 0,05	0,985 8,3 нет	0,974 66,0 0,001	0,985 4,06 нет	0,979 2,42 нет	0,968 6,51 нет
2	0,982 21,6 0,05		0,979 35,6 0,001	0,986 25,1 0,01	0,977 3,7 нет	0,971 55,0 0,001	0,973 7,61 нет	0,961 4,5 нет	0,962 6,32 нет
3	0,986 18,1 нет	0,988 10,9 нет		0,985 26,2 0,05	0,980 3,2 нет	0,974 48,7 0,001	0,981 5,33 нет	0,979 2,42 нет	0,972 5,95 нет
4	0,995 6,7 нет	0,974 24,2 0,01	0,987 13,0 нет		0,986 2,2 нет	0,972 51,3 0,001	0,974 7,29 нет	0,959 3,54 нет	0,960 6,61 нет
5	0,913 8,3 нет	0,900 16,0 0,05	0,904 15,9 0,05	0,920 13,3 нет		0,968 5,0 нет	0,987 2,92 нет	0,988 1,226 нет	0,972 3,96 нет
6	0,992 10,8 нет	0,978 21,5 0,05	0,980 20,3 нет	0,983 17,4 нет	0,904 16,6 0,05		0,960 11,86 0,05	0,954 6,02 нет	0,879 19,3 0,01
7	0,912 24,6 0,01	0,879 33,81 0,01	0,878 33,89 0,01	0,917 23,25 0,01	0,961 8,56 нет	0,909 27,1 0,01		0,989 1,51 нет	0,984 3,34 нет
8	0,875 14,31 нет	0,848 17,38 0,05	0,842 18,8 0,05	0,884 13,21 0,05	0,962 1,17 нет	0,867 15,59 0,05	0,988 1,62 нет		0,979 2,14 нет
9	0,945 11,31 нет	0,923 12,63 нет	0,919 13,28 нет	0,951 8,12 нет	0,960 5,72 нет	0,932 11,24 нет	0,979 4,55 нет	0,976 2,47 нет	
	Краниологические признаки								

Примечание. Обозначения выборок соответствуют таблице 133.

В остальных парных сравнениях показатель сходства имеет средние значения между приведенными максимальным и минимальным лимитами. Географически удаленные выборки различаются между собой больше, чем собранные на малой дистанции, однако не во всех случаях их различия статистически достоверны. Из всех популяций лишь domestцированные норки зверохозяйства статистически достоверно отличаются от диких популяций, за исключением выборки Полистовского и Рдейского заповедников. Общее среднее значение показателя сходства в группе одонтологических признаков составило 0,976.

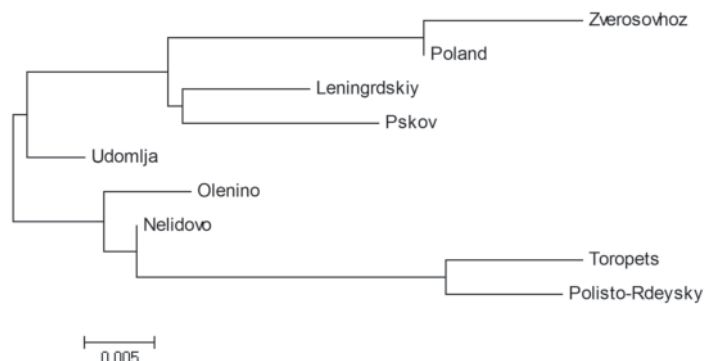


Рис. 88. Филограмма выборок из популяций американской норки. Длина ветвей пропорциональна дистанции между популяциями. Данные: фенетические дистанции между популяциями по комплексу одонтологических и краниологических признаков. Метод построения ближайшего сцепления (NJ).

Сходство выборок на основе краниологических признаков изменяется в более широких пределах — от 0,842 в паре популяций, населяющих северо-запад Псковской области и Оленинский район Тверской области, до 0,995 для популяций Удомельского и Торопецкого районов Тверской области, что соответствует различию на 16 и 0,5%. В отличие от одонтологических признаков, краниологические не проявляют столь отчетливой зависимости от географического расстояния. Например, норки Польши обнаружили относительно высокое сходство со всеми популяциями, но в то же время статистически значимые различия подтверждаются в большем числе парных сравнений. Среднее значение показателя сходства краниологических признаков ниже, чем одонтологических, и составило 0,942.

Филогенетические взаимоотношения популяций оценивали на основе показателя дивергенции, который высчитывался как среднее для двух групп признаков (рис. 88).

Использование всех признаков позволило обобщить паттерны фенетической изменчивости американской норки. Во-первых, модель изменчивости «изоляция расстоянием» не во всех случаях применима к исследованным выборкам. Действительно, некоторые географически близкие локалитеты характеризуются высоким уровнем сходства, например, юго-запада Ленинградской и северо-запада Псковской областей или запада Тверской и юга Псковской областей. В то же время выборки Тверской области на филограмме формируют разные кластеры, их фенетическая дистанция не соответствует географической, а популяция норок Польши и domesticированных зверьков образуют отдельный кластер, хотя и с выраженным отличием последних.

Многомерный параметрический анализ. Факторный анализ показал, что фенетическая изменчивость американской норки описывается 8 главными компо-

нентами (ГК). Из них три первых ГК описывают 78% изменчивости животных, а собственное значение матрицы первых трех определяют их наибольшую статистическую значимость (табл. 132).

Исходя из данных, отраженных в таблице, для дальнейшего анализа применяли три первых ГК.

Таблица 132. Собственные значения корреляционной матрицы и зависимая статистика

Порядковый номер ГК	Собственное значение фактора	Общий процент изменчивости
1	25,81	43,01
2	11,10	18,50
3	9,36	15,61
4	4,20	7,00
5	3,41	5,69
6	3,07	5,11
7	1,84	3,07
8	1,21	2,02

С целью определения максимальной детерминации выборок отдельными ГК учитывали их факторную нагрузку, которую одновременно можно рассматривать как значения координат популяций в факторном пространстве (табл. 133).

Таблица 133. Координаты выборок черепов американской норки в пространстве главных компонент

Выборка	ГК 1	ГК 2	ГК 3
Полистовский-Рдейский заповедники	-0,569	-0,442	-0,232
Восточная Польша	-0,888	-0,396	-0,250
Центр и юго-запад Ленинградской обл.	-0,800	-0,499	-0,320
Северо-запад Псковской обл.	-0,720	-0,825	-0,958
Удомельский район Тверской обл.	-0,173	0,542	0,444
Нелидовский район Тверской обл.	-0,077	0,772	1,080
Оленинский район Тверской обл.	-0,083	1,076	1,339
Торопецкий район Тверской обл.	1,335	1,410	-1,796
Знаменское зверохозяйство	1,976	-1,637	0,693

Примечание. Полужирным шрифтом выделены наибольшие значения факторной нагрузки для каждой выборки.

Каждая ГК определяет фенетическую изменчивость преимущественно четырех популяций. В большей степени первой ГК определяется изменчивость животных Польши, Ленинградской области, Торопецкого района Тверской области и зверохозяйства. Вторая ГК определяет изменчивость двух последних выборок, северо-востока Псковской области и Оленинского района Тверской области. Третья ГК в дополнении ко второй ГК содержит значительную информацию о нор-

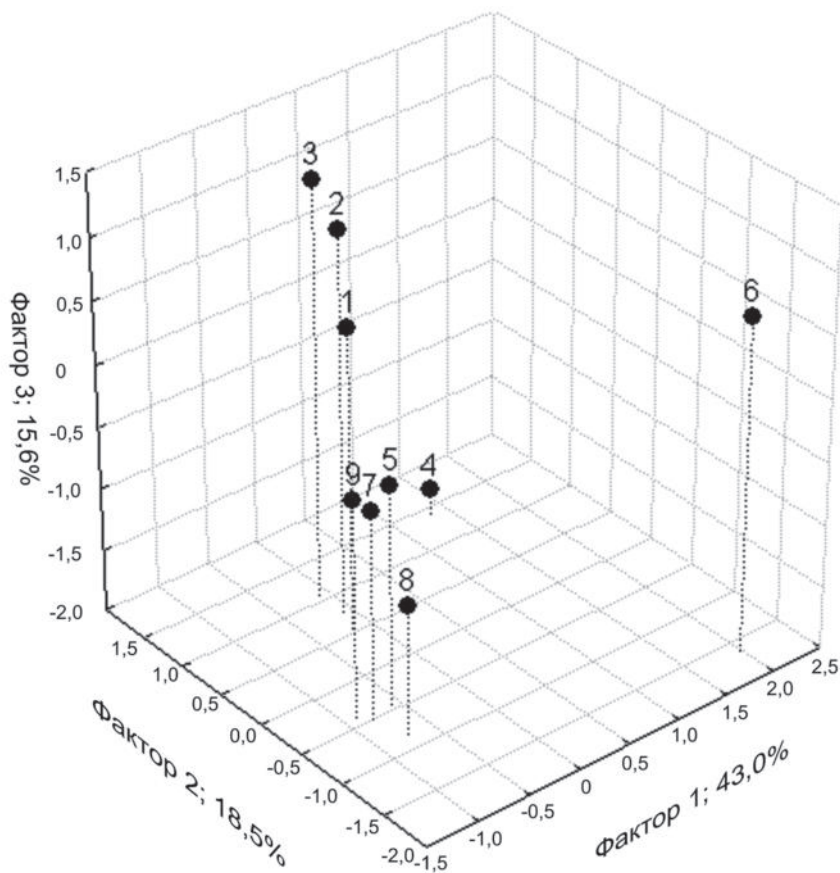


Рис. 89. Положение выборок американской норки в пространстве трех факторов, воспроизводящих фенетическую изменчивость животных. На осях подписан процент объясняемой ими изменчивости. Номера точек соответствуют выборкам в таблице 132.

ках Нелидовского района Тверской области. Положение популяций в виде точек с проекциями в трехмерном координатном пространстве, образованном осями ГК, представлено на рисунке 89.

Положение выборок относительно ГК воспроизводит их ординацию по соотношению частот встречаемости 60 фенотипических признаков. В факторном пространстве воспроизводится большая часть вариабельности, что позволяет делать заключение о степени дифференциации локалитетов по всей совокупности дискретных признаков. В первую очередь, следует отметить очевидное высокое отличие domesticated mink from all wild, which are distanced by the first and second factors. Animals, inhabiting the natural environment, are also heterogeneous, mink of the Tver region form a group, distinguished

преимущественно координатами третьего фактора. Наиболее плотное скопление образуют популяции северо-запада европейской части России и Польши, включая также норку из Торопецкого района Тверской области. Многомерный параметрический анализ вскрыл некоторые закономерности фенетической изменчивости. Подтверждены высокие отличия domesticированных норок от природных популяций. В природных популяциях даже на небольшой географической шкале существуют достаточно высокие различия зверьков, и в то же время проявляется подобие выборок из удаленных географических пунктов.

Влияние географических и макроклиматических факторов на фенетическую изменчивость американской норки. Числовой массив, включающий 14 признаков с 60 феновариациями, обработанный методом главных компонент, позволил осуществить их «свертку» до небольшого количества осей-макропеременных. Результаты позволяют заключить, что фенетическая изменчивость американской норки в используемой системе признаков описывается в основном 4 осями. В совокупности они объясняют более 84% общей неметрической изменчивости черепа. Собственные значения осей указывают на возможность использования всех четырех в последующем анализе. Абсолютные величины значений факторной нагрузки отдельных признаков на оси позволяют определить конкретные вариации признаков, связанных с этими макропеременными наибольшими корреляционными связями (табл. 134).

Таблица 134. Факторная нагрузка (корреляция) фенетических признаков с осями факторного анализа

Признак	Ось 1	Ось 2	Ось 3	Ось 4
1n	-0,90	-0,22	-0,03	-0,22
1t	-0,20	0,11	0,11	0,37
1r	0,88	0,24	0,02	0,20
1s	0,50	0,53	-0,67	-0,03
1cr	-0,03	0,40	0,50	-0,50
2n	-0,84	0,11	0,38	0,06
2r	-0,12	0,59	-0,65	-0,02
2cr	-0,21	-0,17	-0,09	0,55
3n	-0,18	-0,13	0,10	0,70
3t	0,85	0,09	-0,21	0,35
3r	0,55	-0,06	-0,21	-0,75
3rd	0,43	0,70	-0,37	0,23
3dr	0,80	0,01	-0,44	0,00
3drd	-0,07	0,20	0,17	0,31
3tr	0,74	-0,61	0,26	-0,06
4n	-0,96	-0,16	0,08	0,01
4s	0,35	0,80	-0,32	0,11
4sm	0,47	0,68	-0,43	-0,25
4sd	0,49	0,61	-0,54	0,07

Окончание табл. 134

Признак	Ось 1	Ось 2	Ось 3	Ось 4
5d	-0,84	0,25	0,47	-0,07
5c	0,33	-0,85	0,00	0,20
5r	0,74	-0,61	0,26	-0,06
5cr	0,74	-0,61	0,26	-0,06
6n	-0,87	-0,13	0,05	0,01
6r	0,90	0,21	0,25	0,10
6dr	-0,06	0,32	-0,55	-0,23
6t	0,74	-0,61	0,26	-0,06
6dt	0,74	-0,61	0,26	-0,06
7d	-0,45	0,43	0,67	0,35
7u	-0,80	-0,38	-0,27	-0,30
7cr	0,92	0,07	-0,35	0,01
7cl	0,50	0,53	-0,67	-0,03
8n	-0,83	-0,02	-0,15	0,50
8r	0,83	-0,13	0,08	-0,52
8dr	0,89	0,09	-0,19	0,19
8tr	0,72	-0,51	0,39	0,05
8cr	-0,03	0,40	0,50	-0,50
8t	0,74	-0,61	0,26	-0,06
8sdl	0,74	-0,61	0,26	-0,06
9n	-0,84	0,17	0,42	-0,28
9olig	0,66	-0,32	-0,38	0,52
10u	-0,76	-0,33	-0,13	0,07
10d	0,88	0,17	-0,09	-0,02
10t	0,92	0,26	-0,02	-0,24
11u	0,71	0,49	0,38	-0,09
11d	-0,31	-0,51	-0,55	-0,35
11t	0,36	-0,39	-0,45	0,32
11q	0,93	0,22	-0,05	-0,18
12n	-0,64	-0,52	-0,50	0,04
12u	0,73	0,49	0,40	-0,05
12d	0,69	-0,29	0,65	-0,01
12t	0,72	-0,51	0,39	0,05
13n	-0,05	-0,43	-0,85	-0,20
13u	-0,48	0,45	0,60	0,08
13d	0,88	0,08	0,30	0,25
13t	-0,04	0,49	0,65	0,00
14n	-0,24	-0,56	-0,53	-0,15
14u	0,46	0,52	0,36	0,08
14d	0,88	0,26	0,11	0,23
14t	-0,05	0,51	0,67	-0,05

Примечание. Жирным шрифтом выделены признаки с факторной нагрузкой более 0,7.

Первая ось наиболее тесно коррелирует с 32 фенетическими признаками, вторая — только с тремя, третья и четвертая оси в наибольшей мере воспроизводят изменчивость лишь одного признака.

В результате применения метода главных компонент в модели факторного анализа были получены оси, обобщающие вариабельность шестнадцати внешних абиотических факторов (табл. 135).

Таблица 135. Собственные значения и процент объясненной изменчивости макроклиматических факторов

Номер оси	Собственное значение	% объясненной изменчивости	Накопленное собственное значение	Накопленный % объясненной изменчивости
1	7,15	44,66	7,15	44,66
2	5,41	33,80	12,55	78,47
3	2,07	12,92	14,62	91,39
4	1,05	6,59	15,68	97,98

Как следует из данных, приведенных в таблице, наибольшей информативной значимостью характеризуются три первых оси, в сумме они описывают более 91% изменчивости макроклиматических факторов. По формальным критериям для последующего сопряженного анализа могут использоваться все четыре оси. Значения факторной нагрузки переменных на оси, приведено в таблице 136.

Таблица 136. Факторная нагрузка (корреляция) географических и макроклиматических переменных с осями факторного анализа

Переменная	Ось 1	Ось 2	Ось 3	Ось 4
Долгота	0,71	0,65	0,08	0,11
Широта	0,81	-0,07	-0,32	-0,48
Средняя температура самого влажного квартала	-0,92	0,30	-0,20	0,00
Средняя температура самого сухого квартала	0,64	-0,64	0,40	0,17
Средняя температура самого теплого квартала	-0,92	0,30	-0,20	-0,01
Средняя температура самого холодного квартала	0,66	-0,66	0,34	0,11
Сумма осадков самого влажного месяца	0,45	0,83	0,09	0,30
Сумма осадков самого сухого месяца	-0,77	0,02	0,58	-0,14
Сумма осадков самого влажного квартала	0,51	0,82	0,21	0,06
Сумма осадков самого сухого квартала	-0,60	0,32	0,68	-0,27
Сумма осадков самого теплого квартала	0,45	0,83	0,16	0,25
Сумма осадков самого холодного квартала	-0,36	0,57	0,61	-0,38
Среднегодовая температура	-0,77	-0,60	-0,14	0,08
Годовая сумма осадков	0,71	-0,52	0,45	-0,03
Изотерма	-0,76	0,03	0,23	0,60
Годовая амплитуда температур	0,16	0,93	-0,29	-0,12

Значения факторной нагрузки указывают, что из-за содержательного наполнения осей в регрессионном анализе логично использовать лишь две первых, ко-

торые характеризуются достоверными и сильными корреляциями с отдельными макроклиматическими факторами.

Результаты многомерного регрессионного анализа. В модели многомерного регрессионного анализа использовали две оси, обобщающие варьирование факторов внешней среды (предикторы) и четыре оси, воспроизводящие изменчивость фенетических признаков (зависимые переменные). Статистически значимые параметры регрессионной модели представлены в таблице 137.

Таблица 137. Параметры регрессионной модели с достоверным влиянием внешних географических и климатических факторов на проявление вариаций фенетических признаков черепа американской норки

Ось морфологической изменчивости	R^2	F	t	P
1	0,606	3,774	2,72	0,05
2	0,600	3,653	2,47	0,055

Из четырех осей, аккумулирующих фенетическую изменчивость черепа американской норки, статистически значимую зависимость от абиотических факторов проявили две, которые и приведены в таблице 137. Главные показатели регрессионной модели для первого и второго факторов оказались достаточно близки. Значения R^2 указывают на выраженную корреляцию частот фенетических признаков с географическими и климатическими переменными. Коэффициент Фишера (F) определяет статистически значимый, но невысокий вклад регрессионной модели в описание варьирования фенетических признаков от абиотических факторов.

Значимость зависимости частот встречаемости фенетических признаков от макроклиматических переменных оценена с использованием коэффициентов Парето (α), которые отражают силу и статистическую значимость исследуемого фактора. Коэффициенты Парето часто рассматриваются как средства оптимизации принятия решений в социальных науках. В многомерном регрессионном анализе они находят более широкое применение в том случае, когда рассматривается несколько предикторов и важно определить, какой из них достоверно влияет на зависимые переменные. Значения $\alpha = 2,72$ при $p > 0,05$ указывают, что на изменчивость фенетических признаков, кодируемых первой главной компонентой, значимое влияние оказывает вторая ось макроклиматических переменных. Фактор 1 варьирования частот фенетических признаков по значениям факторной нагрузки обобщает изменчивость, главным образом, шести вариаций трех признаков: 1n, 1r, 2n, 3t, 3dr, 3tr. Они кодируют проявление малых дополнительных элементов в корневой части третьего премоляра и первого моляра верхней челюсти, ни один перфоративный краниологический признак в их число не попал.

Климатическая ось-предиктор 2 коррелирует преимущественно с макроклиматическими переменными: суммой осадков самого влажного месяца, суммой осадков самого влажного квартала, суммой осадков самого теплого квартала, среднегодовой температурой.

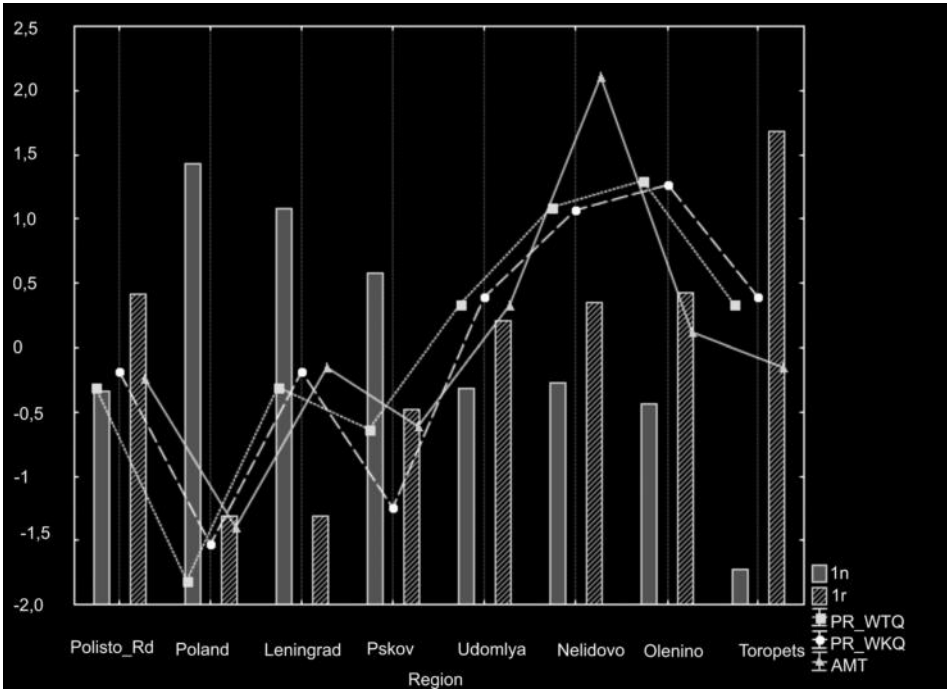


Рис. 90. Динамика частоты вариаций (n , r) признака 1 и климатических факторов (PR_WTQ — сумма осадков самого влажного квартала; PR_WKQ — сумма осадков самого теплого квартала; AMT — среднегодовая температура) в популяциях американской норки.

Здесь и далее на оси ординат стандартизированные значения частоты признака и факторов среды.

Для анализа характера зависимости частот проявления отдельных вариаций признаков в популяциях американской норки сопоставили их с динамикой климатических переменных (все значения стандартизованы для приведения к одному масштабу), изменчивость которых в наибольшей степени связана с макроклиматическим предиктором 2. Выбор как фенетических признаков, так и макроклиматических переменных основан на значениях факторной нагрузки (корреляции) с осями факторного анализа. Результаты представлены на графиках (рис. 90–91).

Динамика представленных на графике показателей позволяет отметить тенденцию, проявляющуюся в снижении частоты встречаемости дополнительного корешка как элемента в строении P_3 ($1r$) в условиях пониженных значений влажности и среднегодовой температуры. Контрастно проявляется признак отсутствия дополнительных элементов в строении корневой части этого зуба ($1n$) — пониженное значение факторов способствует возрастанию частоты этой морфы.

Изменчивость вариаций признака, кодирующего наличие дополнительных элементов между корнями буккальной стороны M^1 в виде бугорка ($3t$) или двух

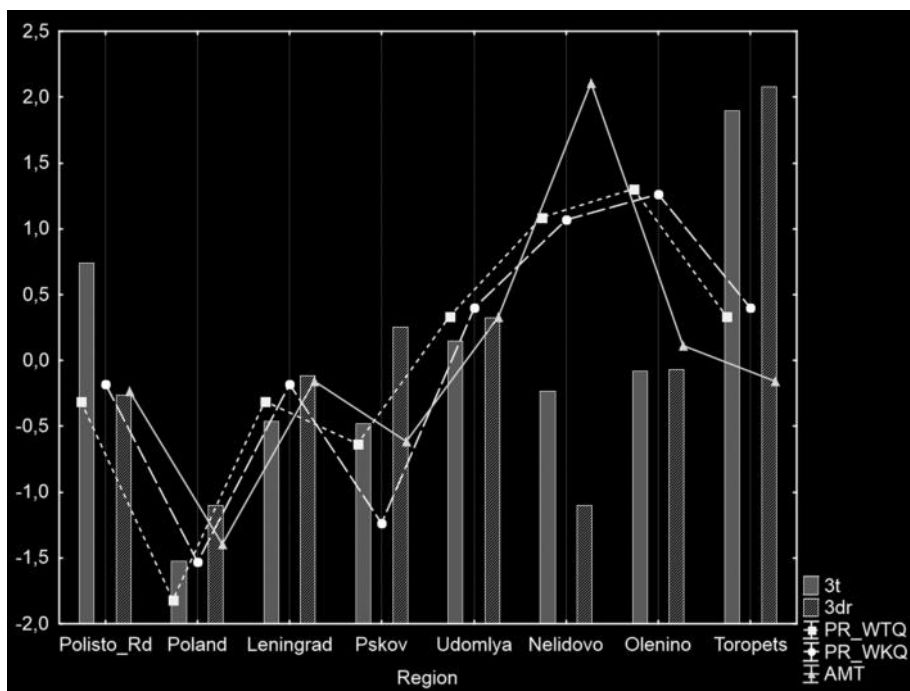


Рис. 91. Динамика частоты вариаций (t, tr) признака 3 и климатических факторов в популяциях американской норки.

корешков (3dr) в некоторых популяциях также проявляет слабо выраженную зависимость от макроклиматических переменных. Низкие значения сумм осадков и среднегодовой температуры способствуют снижению частот встречаемости этих вариаций.

Из полученных данных не следует очевидной тенденции, позволяющей говорить о детерминации фенетических признаков комплексом абиотических факторов. Величины статистических показателей, например, критерия Фишера, и пороговые значения уровня статистической достоверности свидетельствуют лишь о слабо выраженном эффекте, который присутствует не во всех популяциях. В частности, выделяются выборки из Нелидовского и Торопецкого районов, частоты признаков в которых не согласуются со значениями факторов макроклимата, в то же время в выборках норок Полистово-Ловатской низменности, Ленинградской и Псковской областей, Удомельского и Оленинского районов Тверской области такая зависимость прослеживается. Вторая главная компонента фенетической изменчивости значимо коррелирует с первой осью макроклиматических переменных $\alpha = 2,47$ при $p > 0,05$. Таким образом, речь идет о вариабельности трех признаков и трех вариаций: 3rd, 4s, 5s. Первая ось обобщает следующие гео-климатические факторы: географические долготу и широту, среднюю темпера-

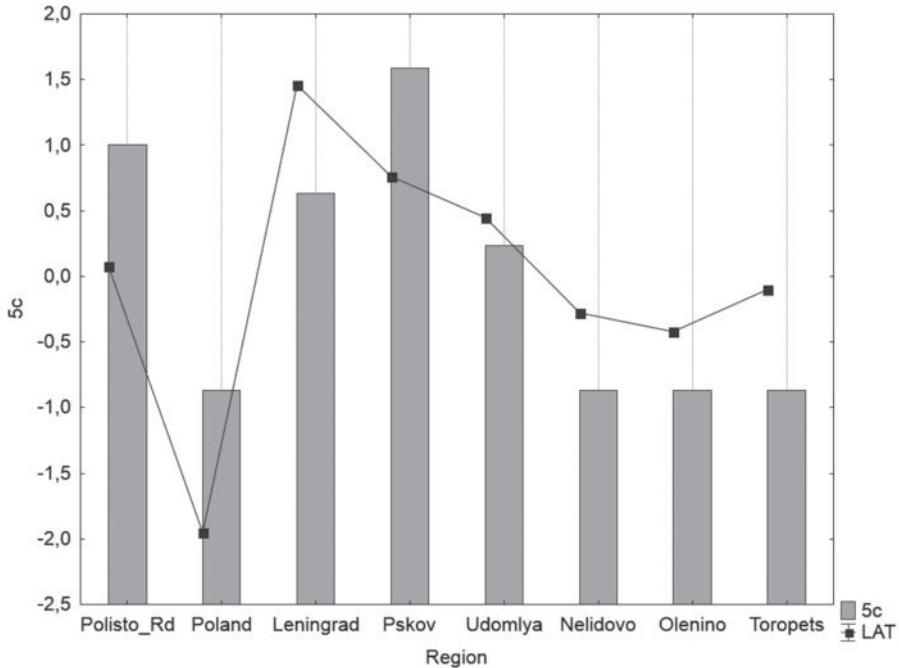


Рис. 92. Зависимость частоты встречаемости вариации признака 5с от географической широты (Lat).

туру самого влажного квартала, среднюю температуру самого теплого квартала, сумму осадков самого сухого месяца, среднегодовую температура, годовую сумму осадков, изотерму.

Учитывая, что эта ось связана с географическими и макроклиматическими факторами, оценивали их влияние на полиморфизм фенетических признаков отдельно. Из вариаций признаков, связанных со вторым фактором морфологической изменчивости рассмотрена зависимость встречаемости числа корней на первом премоляре нижней челюсти от географической широты, которая в существенной мере участвует в формировании климатического фактора 1 (рис. 92–93).

На графике заметно, что с возрастанием географической широты повышается частота встречаемости двух сросшихся корней P_1 на нижней челюсти, в то время как в популяциях более южных участков ареала эта морфа встречается с меньшей частотой — преобладают два самостоятельных корня.

Из обобщаемых макроклиматической осью 2 факторов более выраженным эффектом, определяющим полиморфизм некоторых фенетических признаков, обладает годовая сумма осадков. Этот фактор в некоторой степени определяет частоту встречаемости вариации признака 4s, который кодирует строение корней

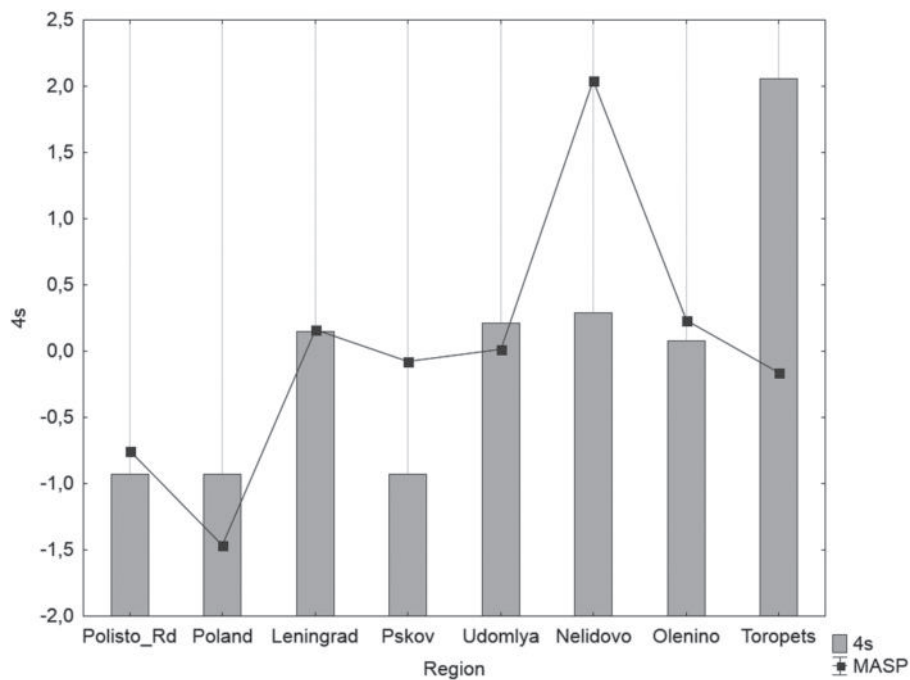


Рис. 93. Зависимость частоты встречаемости вариации признака 4s от годовой суммы осадков (MASP).

M_1 (соединяются перегородкой). С увеличением значения суммы осадков в некоторых популяциях наблюдается увеличение частоты проявления фена. Однако отмеченная тенденция не характерна для норок Нелидовского и Торопецкого районов Тверской области.

Внутрипопуляционный полиморфизм и структура фенофона. Средние значения внутрипопуляционного полиморфизма для одонтологических, краниологических признаков и всех групп признаков, а также пределы их значений представлены в таблице 138.

Значения полиморфизма одонтологических признаков — наибольшие в популяциях Знаменского зверохозяйства, Удомельского и Торопецкого районов Тверской области. Средний уровень полиморфизма признаков у норок Нелидовского, Оленинского, Полистовского-Рдейского заповедников и северо-запада Псковской области. Наименьший уровень полиморфизма отмечен в Ленинградской области и восточной Польши. Диапазон полиморфизма одонтологических признаков варьирует от минимальных значений (единицы) до максимального — 3,83. Наибольшая амплитуда изменчивости в этой группе признаков отмечена у животных Торопецкого района Тверской области и Знаменского зверохозяйства, наименьшая — в популяциях Польши и Ленинградской области.

Таблица 138. Значения внутривидового полиморфизма

Группа признаков	Выборка								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Одонтологические	1,811± 0,063	1,688± 0,054	1,736± 0,063	1,811± 0,068	1,663± 0,242	1,971± 0,074	1,552± 0,139	1,701± 0,328	1,355± 0,243
Lim	1,204– 3,886	1,000– 2,930	1,000– 3,067	1,000– 3,829	1,00– 3,060	1,000– 3,768	1,134– 2,785	1,000– 3,044	1,000– 2,000
Краниологические	2,417± 0,068	2,830± 0,104	2,689± 0,092	2,476± 0,064	2,088± 0,224	2,639± 0,078	1,895± 0,134	1,777± 0,337	2,098± 0,232
Lim	2,070– 3,419	2,166– 3,318	2,179– 3,479	1,893– 3,574	1,237– 2,530	2,014– 3,562	1,195– 2,752	1,00– 2,487	1,537– 2,803
Все	2,028± 0,065	2,096± 0,079	2,076± 0,078	2,049± 0,066	1,815± 0,235	2,210± 0,076	1,674± 0,137	1,728± 0,331	1,620± 0,239

Краниологические признаки характеризуются более высоким полиморфизмом. Наиболее разнообразны популяции Нелидовского, Оленинского районов Тверской области и Знаменского зверохозяйства. Самый низкий полиморфизм — в популяциях Псковской и Ленинградской областей, в остальных выборках значения полиморфизма краниологических признаков средние. В целом диапазон изменчивости краниологических признаков по сравнению с одонтологическими ниже и варьирует от 1,2 до 3,6.

Если рассматривать всю совокупность признаков, то самая полиморфная популяция представлена domestичированными норками Знаменского зверохозяйства, а наиболее низкие значения разнообразия — в Польше и Ленинградской области. В таблице 139 представлена характеристика структуры внутривидового разнообразия по схеме аналогичной использованной для полиморфизма.

Таблица 139. Структура внутривидового разнообразия ($h \pm Sh$)

Признаки	Выборка								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Одонтологические	0,321± 0,023	0,277± 0,023	0,321± 0,025	0,373± 0,024	0,430± 0,077	0,343± 0,025	0,472± 0,044	0,416± 0,103	0,527± 0,078
Lim	0,251– 0,735	0– 0,479	0,00– 0,469	0,00– 0,544	0,204– 0,750	0,00– 0,464	0,195– 0,675	0,100– 0,750	0,114– 0,750
Краниологические	0,194± 0,023	0,255± 0,027	0,253± 0,026	0,175± 0,021	0,244± 0,068	0,224± 0,023	0,374± 0,045	0,416± 0,112	0,296± 0,077
Lim	0,145– 0,482	0,171– 0,345	0,130– 0,455	0,002– 0,369	0,090– 0,381	0,110– 0,329	0,312– 0,463	0,358– 0,500	0,232– 0,359
Все	0,272± 0,023	0,266± 0,028	0,291± 0,027	0,300± 0,023	0,364± 0,074	0,297± 0,024	0,437± 0,044	0,416± 0,107	0,444± 0,077

Структура внутривидового разнообразия, выраженная как доля редких фенотипов — показатель, чувствительный к появлению новых вариаций признаков, поэтому и диапазон изменчивости в популяциях выше, чем по уровню полиморфизма. В группе одонтологических признаков с наибольшей частотой

редкие вариации признаков представлены у животных Польши, Ленинградской и Псковской областей. Самое низкое значение внутривидового разнообразия норок — в Нелидовском районе Тверской области. Диапазон значений этого показателя для отдельных признаков в целом широк, варьирует от 0 до 0,750, однако его средние значения в популяциях не превышают 0,650.

Среди краниологических признаков редкие фены встречаются не столь часто, что проявилось в меньших значениях показателя h . Наибольшие значения доли редких фенотипов — в Ленинградской и Псковской областях, а самые низкие — в Удомельском и Торопецком районах Тверской области. Если оценивать популяции по всему комплексу признаков, то самая высокая доля редких морф представлена в Польше, Ленинградской и Псковской областях, а наименьшие значения h — в Нелидовском и Удомельском районах Тверской области.

Характер наследования признаков с тремя вариациями. Для оценки характера наследования использованы два признака, кодирующих по три вариации из каждой группы: одонтологический признак 2, кодирует наличие дополнительного элемента на лингвальной стороне между основными корнями M_1 ; краниологический 10, кодирует число передних подбородочных отверстий. Для одонтологического признака 2 усредненные значения частот вариаций p , r , g в долях от единицы составили соответственно 0,957, 0,042 и 0,001. Теоретически ожидаемые численности генотипов — 0,956, 0,043 и 0,0005, — очень близки к наблюдаемым. При этом частота генов p — 0,978, q — 0,022. Частоты проявления вариаций одонтологического признака 10 составили $u = 0,731$, $d = 0,249$, $t = 0,020$, а теоретически ожидаемые 0,732, 0,247, 0,021 также близки к наблюдаемым. Частоты генов p и q — 0,856 и 0,145 соответственно. Совпадения частоты генотипов наблюдаются при простом наследовании признаков двумя аллелями или двумя группами аллелей одного гена, что делает их удобными для оценки количественных и качественных изменений генофонда отдельных популяций американской норки. Однако эти данные не исключают генетического контроля полиморфизма других используемых нами признаков.

Оценка асимметричности фенетических признаков. Значения пенетрантности и экспрессивности для двух групп признаков и средние показатели асимметрии представлены в таблице 140.

Для получения более объективной картины выраженности ФА двух групп признаков средние значения экспрессивности для одонтологических и краниологических признаков приводятся с исключением влияния редких морф, только по фенам, встречающимся с частотой более 0,10. Общая характеристика экспрессивности для всей совокупности неметрических признаков приводится также с учетом влияния редких морф на характер проявления ФА. Экспрессивность симметрии в выборках из популяций американской норки показана на рисунке 94.

Степень подобия, собственно сама симметрия черепа американской норки, изменяется в популяциях с меньшей амплитудой, чем вероятность асимметричного проявления признака. На графике, представлена средняя экспрессивность сим-

Таблица 140. Характеристика стабильности онтогенеза американской норки (средняя частота асимметричного проявления на признак, %)

Номер признака	Номер выборки								
	5	9	7	8	1	2	3	4	6
Одонтологические									
1	11,11	0	0,92	5,26	7,10	8,16	20,52	14	5,56
2	8,82	20	0	0	10,15	3,92	2	4,1	0
3	20,59	20	28,18	26,32	38,75	26	26	30,6	42,59
4	0	0	0	0	4,60	1,94	0	6,1	0
5	0	0	1,92	10	0,00	0	0	2	9,26
6	2,78	0	7,14	15	14,40	8	14	4,1	18,52
7	2,78	11,76	1,79	10	3,15	0	4	4,1	0
8	22,22	23,52	12,5	25	23,90	20	24	16	37,04
9	0,00	0	2,65	0	2,15	1,96	0	2	0
Ср.знач. (пенетрантность)	22,45± 4,96	18,22± 7,94	14,15± 6,54	14,00± 6,60	29,7± 0,57	33,70± 0,46	37,40± 0,63	29,90± 0,66	35,40± 0,65
Экспрессивность**	0,50± 0,10	0,74± 0,09	0,50± 0,10	0,52± 0,10	0,39± 0,10	0,47± 0,10	0,45± 0,09	0,47± 0,10	0,42± 0,09
Краниологические									
10	25,71	24,24	26,13	20	30,60	30	42,86	26	33,33
11	25,71	45,45	32,74	35	49,85	52,08	61,22	55,1	62,26
12	2,85	0	0	0	30,40	31,8	34,93	36	33,33
13	29,41	6,25	10	0	15,80	21,43	20,83	14,3	18,5
14	28,57	15,15	1,9	15	21,70	33,3	27,08	18	29,63
Ср.знач. (пенетрантность)	8,54± 2,93	8,36± 3,46	6,12± 3,07	10,18± 3,41	11,60± 0,78	7,80± 0,54	10,10± 0,63	9,20± 0,54	12,60± 0,95
Экспрессивность**	0,41± 0,09	0,45± 0,10	0,26± 0,13	0,54± 0,11	0,35± 0,07	0,31± 0,07	0,33± 0,07	0,33± 0,07	0,31± 0,07
Для всех групп признаков									
Ср.знач. (пенетрантность)	12,90± 3,16	11,88± 3,66	8,99± 3,09	11,54± 3,11	18,10± 0,96	17,00± 0,71	19,80± 0,90	16,60± 0,85	20,70± 1,16
Экспрессивность*	0,22± 0,05	0,32± 0,06	0,33± 0,06	0,32± 0,06	0,25± 0,05	0,25± 0,05	0,25± 0,05	0,25± 0,05	0,25± 0,05
Экспрессивность**	0,46± 0,07	0,60± 0,07	0,44± 0,07	0,53± 0,07	0,38± 0,06	0,40± 0,06	0,40± 0,06	0,41± 0,06	0,37± 0,06

Примечание. * Экспрессивность с нулевыми значениями подобия сторон черепа; ** нулевые значения исключены при получении среднего показателя.

метрии без учета ее нулевых значений. В целом, для норок Тверской области симметрия признаков находится на одном уровне ($\approx 40\%$). Наиболее симметричные черепа характерны для животных, населяющих Польшу ($\approx 60\%$) и северо-запад Псковской области ($\approx 55\%$). Как правило, одонтологические признаки более симметричные, чем краниологические, исключение составляют выборки Удомельского района Тверской и северо-запада Псковской областей, в которых подобная

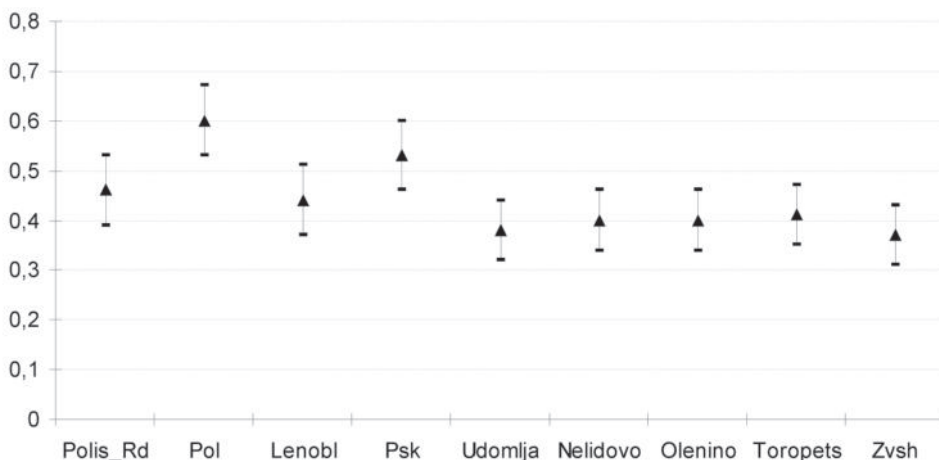


Рис. 94. Экспрессивность симметрии в популяциях американской норки. Здесь и на следующем графике ось ординат со значениями асимметрии.

тенденция отсутствует. По мере снижения степени подобия сторон черепа увеличивается вероятность проявления ФА признаков. Оценка достоверности различий по величине ФА приводится в таблице 141.

Американские норки Ленинградской области ($8,99 \pm 3,09\%$) отличаются по частоте проявления ФА от всех исследованных выборок, за исключением северо-запада Псковской области ($11,54 \pm 3,11\%$). Зверьки восточной части Польши ($11,88 \pm 3,66\%$) отличаются от животных Оленийского района Тверской области ($19,80 \pm 0,90\%$) и содержащихся на звероферме ($20,70 \pm 1,16$), а Псковские отличаются от Удомельских ($18,10 \pm 0,96\%$) и фермерских. Все остальные выборки по частоте проявления ФА достоверно не отличаются. Пенетрантность ФА в выборках американской норки представлена на рисунке 95.

Условно можно выделить два уровня значений средней частоты ФА: относительно низкие (lim $8,99$ – $12,90\%$), отмечаемые в выборках Полистоволоватской низменности, Польши, Ленинградской области и северо-запада Псковской области, и относительно высокие (lim $16,60$ – $20,70\%$) в выборках из различных частей Тверской области и зверохозяйства. Однако между наиболее близкими по величинам ФА выборками статистически значимые различия отсутствуют.

Использование фенетических признаков как маркеров неметрической изменчивости черепа широко используется в популяционных исследованиях млекопитающих (Bauchau, 1988; Ansorge, 2001 и др.). Ограничиваясь сем. Mustelidae отметим, что этот методический подход применен для исследований популяций лесной куницы (Ansorge, 1992), выдры (Ansorge, Stubbe, 1995), соболя (Монахов, 2001, 2011), собственно американской норки (Wiig, Lie, 1979; Ulevicius et al., 2001) и других видов.

Таблица 141. Оценка уровня значимости различий по величине (пенетрантности) флуктуирующей асимметрии между выборками американской норки. Верхняя строка ячейки — T, нижняя — Z. Ниже диагонали уровень значимости — p. Номера выборок соответствуют таблице 128

		Критерий Вилкоксона								
Уровень значимости различий	Выборка	5	9	7	8	1	2	3	4	6
	5		26,00 0,62	29,001,15	38,00 0,08	23,00 1,57	31,00 1,01	13,00 1,78	39,00 0,85	17,00 1,73
	9	–		28,000,86	32,00 0,09	18,00 1,92	23,00 1,57	11,00 1,95	28,00 1,54	14,00 1,96
	7	–	–		18,00 1,33	4,00 3,04	14,00 2,42	9,00 2,55	11,00 2,61	3,00 2,82
	8	–	–	–		18,00 2,17	32,00 1,29	17,00 1,73	34,00 1,16	6,00 2,40
	1	–	–	0,002	0,03		33,00 0,87	33,00 0,87	38,50 0,88	30,00 1,41
	2	–	–	0,02	–	–		19,00 1,57	45,00 0,47	29,00 1,15
	3	–	0,05	0,01	–	–	–		28,00 1,54	35,00 0,31
	4	–	–	0,009	–	–	–	–		26,00 1,66
	6	–	0,05	0,005	0,02	–	–	–	–	

Одним из наиболее очевидных и значимых факторов межпопуляционной подразделенности служит географическая дистанция между выборками. Теоретически и экспериментально этот фактор, названный «изоляция расстоянием», обоснован в серии работ Райта (см. Write, 1943). Исходя из эмпирических данных, используя классический объект генетических исследований — мух рода *Drosophila*, он установил, что в панмиксных популяциях дифференциация наступает вследствие изоляции расстоянием. Помимо эндогенных факторов на проявление морфологической изменчивости влияют условия окружающей среды, которые на больших географических пространствах создают градиент контрастных значений. Поэтому следует ожидать больших морфологических различий удаленных популяций, и, напротив, большего сходства соседних выборок.

Причина географической изменчивости фенетических признаков также рассматривается некоторыми авторами с точки зрения расселения видов в процессе последникового реколонизации территории. Достаточно подробно этот вопрос исследован на примере модельных объектов с хорошо выраженной метапопуляционной структурой, например, обыкновенной бурозубке *Sorex araneus* (Орлов и др., 2007). Было найдено, что генетическая дифференциация внутри рас бурозубок Валдайской возвышенности оказалась значительно больше, чем между ними. Учитывая, что на Валдае нет каких-либо преград для расселения бурозубок в области контакта хромосомных рас, их изоляция может быть следствием узких гибридных

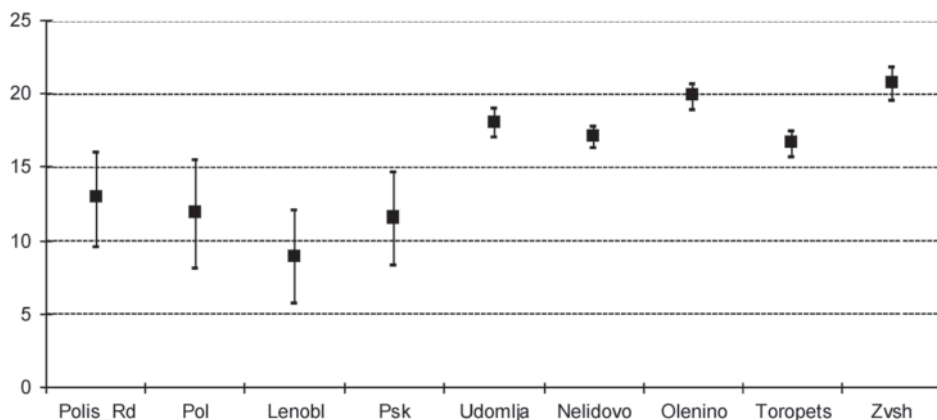


Рис. 95. Средние значения и пределы статистической ошибки пенетрантности ФА для всех признаков.

ных зон, а низкий показатель числа мигрантов, и структура зон контакта на Валдайской возвышенности указывают на ограничение генного потока между ними (Григорьева и др., 2011). Обнаруженные особенности популяционной биологии бурозубок применимы также к более крупным и мобильным млекопитающим с выраженной подразделенностью популяционных группировок.

Так, для соболя обнаружена корреляция частоты встречаемости перфоративного признака мышцелковой ямки с расстоянием от хребта Сихотэ-Алинь, где, вероятно, находился рефугиум, из которого происходило расселение вида по таежной зоне Евразии (Монахов, 2001). Модель изменчивости «изоляция расстоянием» также оказалась характерной для этого вида, поскольку наиболее отличались популяции, находящиеся на востоке и западе ареала. Позже на основе анализа морфологической изменчивости 57 популяций соболя было установлено, что при увеличении размеров черепа происходит статистически значимое осветление меха и сокращение частоты обсуждаемого перфоративного признака (Монахов, 2015). По мнению автора, наблюдаемая картина изменчивости признаков в ареале повторяет процесс формирования морфологического облика популяций в ходе постгляциальной радиации — отражает филогеографию вида. Для интродуцированных популяций ондатры были установлены быстрые фенотипические изменения между «южной» (Курганская область) и «северной» (Тюменская область) группировками, разделенными значительной географической дистанцией (Васильев и др., 1999). Но есть и другие примеры, в шести популяциях сони-полчка западной и восточной Европы упорядоченной географической изменчивости фенетических признаков не отмечали (Ansorge et al., 2012).

Исследование фенетической изменчивости популяций американской норки из трех частей Норвегии — севера, центра и юго-запада — указывало на слабые различия между ними (Wiig, Lie, 1979). Авторы связывают слабую дивергенцию

популяций с «эффектом основателя», ограничивающим общую генетическую изменчивость. С другой стороны, в Норвегии происходило расселение американских норков со звероферм, а также естественная дисперсия диких зверьков, что обеспечивало постоянный поток, минимизировало последствия эффекта основателя и стерло различия между географически удаленными популяциями.

Исследования фенетической изменчивости американской норки в Белоруссии позволили установить низкое сходство пионерной популяции с дочерними современными популяционными группировками (Ulevicius et al., 2001). В парных сравнениях показатель сходства Животовского g составил от 0,777 до 0,939 при $p > 0,0001$. Сходство современных популяций из различных речных бассейнов варьировало от 0,955 до 0,990, различия были достоверными. Таким образом, на относительно небольшой географической площади, порядка 200 000 км², между популяциями этого вида найдены высокие и достоверные отличия, а во временном аспекте более значимые различия обнаружены между выборками, разделенными временным интервалом в 30–40 лет. Авторы объясняют существенные отличия пионерной популяции от современных интенсивной генетической перестройкой, которая сопровождала адаптацию животных к новым условиям среды обитания. В то время как различия современных популяционных группировок рассматриваются с учетом генетико-автоматических процессов, происходящих в изолированных и малочисленных популяциях. Характерно, что не было найдено связи между фенетической и географической дистанцией между выборками, но такая корреляция наблюдалась между локальными сборами из популяций крупных речных бассейнов. Высказано предположение, что изоляция расстоянием в этом случае объясняется различными направлениями естественного отбора, а не стохастическими факторами, как в инсულიризованных группировках особей (Ulevicius et al., 2001).

На малой географической дистанции в пределах одного административного региона показатель сходства для одонтологических признаков американской норки, исследованных нами выборок, составил в среднем 0,985 и 0,955 для краиниологических признаков, что говорит об их выраженной структурированности. При сравнении выборок, разделенных большими географическими дистанциями (500 км и более), средние значения показателя сходства — 0,973 и 0,919 в двух группах признаков, то есть с увеличением расстояния между выборками морфофенетическая дивергенция усиливалась. Достоверные отличия на уровне $p \leq 0,05$ отмечены для животных из Знаменского зверохозяйства и Удомельского района Тверской области по одонтологическим признакам (Кораблёв и др., 2011). Таким образом, межпопуляционная изменчивость американской норки изученных выборок вполне сопоставима с аналогичными показателями в других частях ареала вида и в её популяциях определенно присутствует компонент морфологической изменчивости, обусловленный изоляцией расстоянием. Однако, наиболее значительные различия по показателю g найдены между domestцированными и дикими животными. Высокие размерные и неметрические различия между дикими и

доместицированными норками объясняют, как результат целенаправленного искусственного отбора в направлении увеличения размеров тела и увеличения плодовитости, что приводит к изменению генофонда (Сегаль, 1975; Zalewski, 2011). Среди двух систем маркеров, размерных и неметрических, последние указывают все же на меньшие отличия доместицированных норок от диких. Сходное соотношение межпопуляционной фенетической изменчивости находили в группах доместицированных и диких лисиц *Vulpes vulpes* (Васильев и др., 2004). Авторы пришли к заключению, что масштаб преобразований при экспериментальной доместикации лисиц велик, но не достигает уровня микроэволюционных различий между подвидами.

Фенетическая изменчивость находится под контролем генетической системы организма, также она подвержена влиянию факторов окружающей среды. Некоторые авторы полагают, что генетическая основа определяет более 50% неметрической вариабельности (Soule, Zegers, 1996). Однако, оценка факторов, оказывающих влияние на проявление неметрических признаков, методически затруднительна. В 2001 г. был предложен метод, позволяющий оценивать характер наследования фенетических признаков с использованием уравнения Харди-Вайнберга (Орлов, Окулова, 2001).

В используемой нами системе признаков генетический характер наследования подтвержден для одонтологического признака 2 и краниологического 10. Изменчивость названных признаков невысока: доминирующая морфа *n* признака 2, которая кодирует отсутствие дополнительного элемента между корнями M_1 , варьирует от 0,9 в популяции восточной Польши до 1 у доместицированных норок, вариация *г*, кодирующая наличие добавочного корешка, может отсутствовать, как в популяциях норок со зверофермы, а также быть представлена с относительно высокой частотой 0,06 у животных Нелидовского района. Для вариации *и* признака 10, которая кодирует наличие одного подбородочного отверстия, частота в популяциях колеблется от 0,62 (Торопецкий район) до 0,85 (северо-запад Псковской области), встречающиеся реже два отверстия (морфа *d*) варьируют от 0,15 (Псковская область) до 0,34 (Торопецкий район). Масштаб изменчивости генетически детерминированных признаков позволяет говорить лишь о незначительных качественных изменениях генофонда популяций даже с учетом достаточно высокого морфо-фенетического своеобразия диких и доместицированных норок.

Причины относительно высоких различий полиморфизма двух групп признаков, возможно, заключаются в разном соотношении генетических и средовых факторов в их реализации (Кораблёв и др., 2011). Высказано предположение, что одонтологические признаки сильнее коррелируют с генофондом, чем краниологические (Зубов, Халдеева, 1989; Wolsan, 1989).

Наблюдаемое в исследованных выборках американской норки соотношение полиморфизма и редких фенотипов может отражать внутривидовые процессы в новейшей истории интродуцированного вида. Авангардные расселяющиеся популяционные группировки норок Польши, северо-запада России, собранные в

период активного освоения видом новых территорий, характеризуются относительно низким внутривидовым полиморфизмом и высокой долей редких фенотипов. Последнее обстоятельство может указывать на «выщепление» редких морф в периферических популяциях из-за гомозиготного состояния рецессивных генов (Орлов, Окулова, 2001) или указывать на мобилизацию «генетического резерва», то есть того запаса генетической изменчивости, который реализуется в новых условиях окружающей среды и определяет адаптационные способности вида (Дубинин, 1986).

Современные популяции американской норки на фоне стабильно высокой численности характеризуются панмиксией, которая приводит к более высокому полиморфизму и снижению доли редких фенотипов, что характерно для выборок из различных районов Тверской области. Одонтологические признаки можно рассматривать в качестве диагностических маркеров принадлежности животных к диким или одомашненным формам американской норки (Кораблёв и др., 2012). Поэтому сходный и высокий уровень внутривидового полиморфизма этой группы признаков у зверьков из зверохозяйства и территориально близкой к нему выборки диких норок Торопецкого района, может говорить в пользу возможных репродуктивных контактов между ними. Если по морфологическим размерным признакам черепа фактор гибридизации установить не удастся (Кораблёв и др., 2014), то о возможных репродуктивных контактах можно судить по изменчивости относительного объема головного мозга в диких и одомашненных популяциях вида (Кораблёв и др., 2014). Гибридные формы в диких популяциях американской норки, обитающие вблизи зверохозяйств, вероятно, с невысокой частотой, но встречаются, это может объяснять сходный уровень одонтологического полиморфизма в контактирующих популяциях норок двух морфологических форм.

Как упоминалось выше, в соответствующих разделах обсуждения ФА в популяциях евроазиатского бобра и енотовидной собаки причины увеличения пенетрантности асимметрии могут быть экзогенной и эндогенной природы, связаны они как с естественными, так и антропогенными факторами. Мета-анализ факторов, способных провоцировать увеличение уровня ФА, показал, что, во-первых, асимметрия является чувствительным к средовым факторам биомаркером, и в 36% случаев из рассмотренных экзогенные стрессовые факторы достоверно влияли на уровень ФА (Beasley et al., 2013). Это позволяет считать уровень ФА неметрических вариаций краниологических признаков интегральным показателем состояния популяций млекопитающих, характеризующим их благополучие в онтогенетическом и филогенетическом масштабах. Ряд проведенных исследований свидетельствует о влиянии поллютантов и ксенобиотиков на интенсивность проявления ФА (см. Pankakoski et al., 1992, и др.). Исследования воздействия полихлорированных бифенилов (ПХБ) на стабильность развития американской норки выявили значимое влияние этих веществ на степень проявления ФА. Значения этого показателя для перфоративных краниологических признаков в контрольных

и опытных, находящихся под влиянием изучаемых факторов, группах варьировали от 0 до 8,3% и от 19,0 до 69,3% соответственно (Borisov et al., 1997).

Ранее, изучив географическую область, охватывающую различные районы Тверского региона, нами показано, что наибольшие различия в уровне флуктуирующей асимметрии отмечены для американской норки по одонтологическим признакам. Достоверность различий подтверждена критерием Вилкоксона между удомельской и нелидовской выборками (северо-восток и юго-запад области) американской норки по одонтологическим признакам (уровень различий 0,03), между удомельской и оленинской по краниологическим признакам (0,04) (Кораблёв и др., 2011). В этих различиях заслуживает внимания повышенный уровень асимметрии одонтологических признаков у норки района Калининской АЭС по сравнению с Нелидовским районом. Водная среда, которую характеризует данный вид, является своеобразным аккумулятором общего загрязнения территории, к тому же, повышенная температура озера Песьво, куда сбрасывается вода, охлаждающая реакторы станции, является наиболее заметным фактором влияния АЭС на окружающую среду. При этом отсутствие достоверных различий в асимметрии одонтологических признаков между удомельскими норками и животными других контрольных участков не позволяет считать данный факт однозначной закономерностью. Но на отмеченное явление следует обратить внимание в последующих исследованиях. Наивысшее значение уровня асимметрии краниологических признаков наблюдается у американской норки Оленинского района ($37,4 \pm 0,63$), что соответствует слабому влиянию неблагоприятных факторов по пятибалльной шкале, разработанной В.М. Захаровым с соавторами (Захаров и др., 2000). Как и в случае с показателем внутрипопуляционного разнообразия, это дает основание считать, что мы имеем дело с диапазоном фоновых значений флуктуирующей асимметрии для краниологических признаков.

Увеличение географической репрезентативности территорий, на которых исследовали популяции американской норки, позволили выявить некоторые новые тенденции. В частности, четыре выборки характеризуются меньшим значением ФА, хотя статистически оно достоверно лишь для одной популяции из Ленинградской области. С одной стороны, это расширяет наши представления о масштабах изменчивости показателя ФА в природных популяциях вида, с другой, свидетельствует об относительно выраженной дестабилизации онтогенеза животных, населяющих различные районы Тверской области. Для обсуждения причин наблюдаемой динамики асимметрии необходимо вкратце остановиться на достоверных факторах, оказывающих влияние на её проявление. В.М. Захаров рассматривает ФА как меру стабильности развития организма, и возрастание частоты её проявления расценивается как дестабилизация онтогенеза (Zakharov, 1992). Соглашаясь с ним, Møller и Swaddle (1997) отмечают, что в своей основе стабильность развития отражает способность организма противостоять влиянию факторов, нарушающих ход онтогенеза, что отражается в понятии «гомеостатический буфер». Нередко ФА рассматривается как показатель, связанный с популяцион-

но-демографическими характеристиками, например, такими как плотность населения вида (Захаров и др., 1997), степень напряженности меж- или внутривидового взаимодействия (Valetsky et al., 1997), влиянием полового отбора (Voigt et al., 2005) и может отражать общее качество среды обитания животных (Pankakoski, 1985). Также обсуждается влияние на пенетрантность ФА физиологических факторов, таких как эпизоотии и энзоотии (Møller, 2006), и эндогенных факторов генетической природы, например, возрастание интенсивности гибридизации и как следствие гетерозиготности (Andersen et al., 2006). Противоположное по вектору влияние инбридинга, приводящее к гомогенизации аллелофонда популяции, рассматривается как фактор, дестабилизирующий индивидуальное развитие и приводящий к повышению уровня ФА (Alados et al., 1995).

В контексте новейшей истории рассматриваемых популяций и особенностей среды их обитания наиболее аргументированно можно объяснить высокий уровень проявления ФА в популяции domesticiрованных норок. Животные, содержащиеся на зверофермах, подвержены широкому многообразию факторов, потенциально способных дестабилизировать онтогенез, что было убедительно показано группой исследователей под руководством Д.К. Беляева в экспериментах с черно-бурыми лисицами (Беляев, 1977, 1979). Среди них назовем лишь искусственный отбор (селекцию) и клеточные условия содержания. Еще при рассмотрении размерной морфологической изменчивости животных нами был отмечен более высокий коэффициент вариации и диапазон изменчивости краниометрических признаков domesticiрованных американских норок (Корablёв и др., 2012).

В природных популяциях влияние конкретных дестабилизирующих факторов не столь очевидно. Исходя из особенностей формирования интродуцированных поселений американской норки, можно предположить, что быстрый рост численности вида препятствовал длительному инбридингу. С другой стороны, мы не можем отрицать гибридизацию между дикими и domesticiрованными формами, которая происходит особенно интенсивно в районах функционирующих зверохозяйств. Таким образом, возрастание уровня ФА в природных популяциях, населяющих близкорасположенные к зверофермам районы, может быть следствием репродуктивного контакта двух форм вида. Однако это не объясняет различие в частоте проявления асимметрии рассматриваемых нами выборок, поскольку влиянию domesticiрованных норок подвергались животные не только Тверской, но и, по крайней мере, Псковской и Ленинградской областей. Другая возможная причина дестабилизации онтогенеза — межвидовые взаимодействия в рамках гильдии экологических ниш, а именно конкуренция с экологически близкими видами куньих. Вопросу морфологической внутривидовой изменчивости куньих, занимающих более и менее близкие экологические ниши, мы посвятили специальное исследование (Корablёв и др., 2013). Высокий уровень полового диморфизма и в целом экологическая пластичность американской норки позволяют ей осваивать достаточно широкую экологическую нишу и вступать в напряженные конкурентные отношения с аборигенными хищниками — лесным хорем и европейской нор-

кой. Таким образом, необходимо принимать во внимание фактор стресса, который приводит к повышению уровня ФА.

Влияние химических загрязнителей на стабильность онтогенеза живых организмов — актуальная тема для широкого круга исследований. Дестабилизирующее действие ПХБ на онтогенез американской норки доказано экспериментально (Borisov et al., 1997). Однако, даже в том случае, когда можно было ожидать хотя бы опосредованного влияния техногенной деятельности человека на физиологическое состояние популяций диких животных, уровень ФА неметрических признаков черепа и зубной системы американской норки и еще четырех видов хищных млекопитающих в районе действующей АЭС, значимо не отличался от уровня асимметрии в контрольной группе животных, населяющих территорию без антропогенного вмешательства (Кораблёв и др., 2011).

Гипотеза влияния инфекционных заболеваний американской норки также должна приниматься во внимание при обсуждении причин увеличения уровня ФА. Одной из распространенных является парвовирусная инфекция алеутской болезни норок, которая поражает и других околводных куньих. В настоящее время алеутская болезнь распространена на всей территории России (Геллер и др., 2015). Специальные исследования образцов тканей американской и европейской норок, хоря и выдры из различных районов Тверской области выявили регулярно встречающихся инфицированных особей (Manas et al., 2002).

Среди рассмотренных нами причин увеличения уровня ФА неметрических признаков американской норки заслуживают внимания, главным образом, гибридизация с domestцированными формами и конкурентные отношения в формирующихся с участием этого инвазионного вида в многовидовых экосистемах. Не исключается и влияние качества среды обитания с точки зрения оптимальных природных условий существования вида.

Степень подобия левой и правой сторон черепа американской норки указывает, что объект исследования характеризуется скорее псевдосимметрией, поскольку экспрессивность симметрии исследованных нами популяций, в целом составляет лишь 0,44, что отвечает подобию левой и правой сторон билатерально симметричного тела менее, чем в половине случаев.

Сравнивая американскую норку с другими представителями сем. Mustelidae, обитающими на одной территории, по частоте ФА отметим, что средние значения этого показателя для двух групп признаков составили $18,4 \pm 0,94$, для европейской норки — $17,4 \pm 1,80$; лесного хоря — $20,0 \pm 1,14$; лесной куницы — $9,9 \pm 0,68$ (Кораблёв и др., 2013; 2015). Приведенные значения уровня ФА позволяют говорить о её сходной величине у куньих, занимающих близкие экологические ниши в одном географическом пространстве.

Формирование фенетических признаков определяется наследственной основой, что делает их удобным инструментом исследования генетической изменчивости популяций (Vauchau, 1988). Морфо-фенетический полиморфизм также связан с условиями окружающей среды, на что обратили внимание, изучая попу-

лянии лабораторных мышей (Howe, Parsons, 1967). В исследованиях последних десятилетий нередко учитывается влияние внешних факторов на неметрическую изменчивость: географического происхождения выборки и макроклиматических переменных. Так, в популяциях зайца *Lepus* sp., населяющих Израиль, наблюдалась тенденция изменчивости одонтологических признаков в зависимости от особенностей макроклимата, что, по мнению авторов, может быть следствием «опосредованного» отбора, ориентированного на функционально важные адаптивные признаки или происходить из-за плейотропного эффекта (Suchentrunk et al., 2000). Также слабое, но достоверное влияние геоклиматических факторов на неметрические признаки зубной системы было обнаружено в популяциях песцов (Szuma, 2011).

Результаты исследования свидетельствуют в пользу комплиментарного влияния на морфологическую изменчивость экзогенных и эндогенных факторов. Среди них определяется присутствие «изоляции расстоянием», «эффекта основателя», вероятная гибридизация диких и domesticiрованных морфологических форм американской норки. Резюмируя вышеизложенное, отметим, что исследование значимости влияния абиотических факторов на характер проявления фенетических признаков не позволяет говорить об их существенном эффекте. В некоторых случаях улавливается их слабо выраженное совместное влияние, но тенденции, формируемые ими, не носят характера закономерностей. Можно отметить, что определенную зависимость от географической широты проявил лишь один фенетический признак. В большей мере неметрические вариации связаны с генетическими факторами изменчивости и отражают эндогенные процессы, происходившие в новейшей истории популяций. Лишь для одного фенетического признака установлена упорядоченная географическая изменчивость в градиенте географической широты. В этом случае мы должны признать соответствие распределения этого признака в популяциях правилу Бергмана, приписывающее географическую упорядоченность количественным и качественным признакам в широтном направлении.

Наряду с этим мы можем предположить, что неметрические признаки, используемые нами в исследовании, скоррелированы с важными экстерьерными и интерьерными морфологическими особенностями норок, как это находили в популяциях соболя (Монахов, 2001). Изменчивость конфигурации и количества элементов корней зубов влияет на площадь контакта с алевеолой, что может служить обобщенным индикатором трофической специализации хищных млекопитающих (Kurczik, Stynder, 2012). Поэтому статистически достоверная зависимость встречаемости вариаций строения корней премоляров и моляров от макроклиматических и географических факторов может иметь адаптивное значение, проявляющееся на уровне морфологических особенностей в отдельных популяциях американской норки.

Таким образом, неметрические признаки имеют наследственную природу, но при этом подвержены влиянию внешних факторов. Соотношение двух групп

факторов складывается в пользу наследственных особенностей животных и эндогенных внутривидовых процессов, сопровождающих освоение интродуцированным видом новых территорий. Макроклиматические факторы оказывают слабо выраженный эффект, относительно сильнее на единственный неметрический признак оказывает влияние географическое происхождение выборки. Поскольку географическая широта интегрирует важные биотопические характеристики, можем предполагать, что фенетические особенности американской норки отчасти зависят от разнообразия среды обитания. Это не противоречит наблюдениям за модельным видом бурозубкой обыкновенной *Sorex araneus*, морфо-фенетические особенности её субпопуляций зависели от типа местообитаний (Wojcik et al., 2007).

4.4. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК американской норки Каспийско-Балтийского водораздела

В генетическом отношении американская норка — относительно изученный вид как в пределах естественного ареала (Belliveau et al., 1999; Stevens et al., 2005; Kidd, 2008; Harding, Smith, 2009), так и в местах интродукции (Lecis et al., 2008; Zalewski et al., 2009, 2010; Michalska-Prada et al., 2009; Bifulchi et al., 2010; Shimatani et al., 2010). Однако исследования полиморфизма митохондриальной ДНК носят пока единичный характер (Zalewski et al., 2011).

Цель этапа исследования — на основании изучения полиморфизма гиперварибельного участка контрольного региона мтДНК американской норки различного происхождения, населяющей территорию Каспийско-Балтийского водораздела, и сравнительного анализа фрагментов ДНК изученных животных с гомологичными участками мтДНК норок из других частей ареала, дать филогеографическую характеристику инвазионного вида в центре европейской части России.

Исходным материалом для изучения этого вопроса послужили образцы тканей (в основном фрагменты сухих шкур) от 108 особей американской норки. После выделения ДНК, проведения полимеразной цепной реакции, очистки ПЦР-продукта и секвенирования доступными для дальнейшего анализа были 48 (выделены из 41 фрагмента сухих шкур, 7 — свежая мышечная ткань, сохранявшаяся в 95%-ном этаноле) хорошо расшифрованных последовательностей, что позволило минимизировать вероятность технических ошибок.

Животные, от которых получены образцы, добыты в период с 2001 по 2013 г. в семи административных районах Тверской и Псковской областей в результате легальной охоты. Выборка из популяции domestцированных норок получена от животных, содержащихся на Знаменской звероферме, которая расположена в Торопецком районе на западе Тверской области. На ферме содержатся преимущественно норки стандартной окраски, серо-голубые и сапфир. По данным Го-



Рис. 96. Места сбора материала.

Номерами обозначены пункты сбора в: 1 — Удомельском районе ($n = 7$), 2 — Нелидовском районе ($n = 11$), 3 — Оленинском районе ($n = 10$), 4 — Пеновском районе ($n = 4$), 5 — Торпецком районе ($n = 3$), 6 — Дновском районе ($n = 3$), 7 — Знаменской звероферме ($n = 10$).

сударственного мониторинга охотничьих ресурсов, в период сбора материала численность норки на территории Тверской области оценивалась в 10,4–11,4 тыс. особей и проявляла тенденцию к росту. В Псковской области обитало 7,85 тыс. особей, численность также характеризовалась положительной динамикой (данные уполномоченных региональных органов Росприроднадзора).

Расстояние между пунктами сбора материала составляло от 20 до 330 км. Районы сбора материала представляют запад и северо-восток Тверской области, восток Псковской области (рис. 96).

В качестве маркера молекулярно-генетической изменчивости выбран фрагмент гипервариабельного участка митохондриальной ДНК (D-петля). D-петля, или контрольный регион, это некодирующий участок мтДНК, относительно быстро накапливающий мутации и отражающий дивергенцию материнских линий. Этот маркер получил широкое распространение в генетических исследованиях позвоночных животных на популяционном, видовом и межвидовом уровнях (Холодова, 2009; Zalewski et al., 2011; и др.). В качестве сравнительного материала в работе используется 31 фрагмент гомологичных участков ДНК американской норки, депонированных в Генбанке (JF430903–JF430933 (Zalewski et al., 2011)).

Тотальную ДНК из тканей выделяли сорбентным методом с использованием набора 0206 Литех (ООО Научно-производственная фирма ЛИТЕХ, Москва, Россия). В целом, следуя прописи производителя набора, вносили некоторые изменения, исходя из специфики используемого материала. Небольшой кусочек ткани

помещали в дистиллированную воду, где образец освобождали от шерсти и грязевых наслоений. Затем ткань гомогенизировали и помещали в пробирку с 300 мкл лизирующего буфера, после чего термостатировали при 31–32 °С на термощейкере с частотой вращения 500 об/мин в течение 10–12 ч. Время нахождения в лизирующем реагенте свежих тканей сокращали до 4 часов при тех же условиях.

Постановка каждого раунда полимеразной цепной реакции (ПЦР) включала внутренний отрицательный контроль, — пробирку со всеми компонентами реакционной смеси, за исключением пробы ДНК. Для приготовления реакционной смеси использовали наборы 5X Mas^{DD}TaqMIX-2025 и 5X Mas^{MC}TaqMIX-2025 производства «Диалат Лтд.» (Москва, Россия).

Для амплификации выбранного фрагмента применяли два праймера, дизайн которых предложен в работе (Hundertmark et al., 2002): прямой — LGL283 (L15693, 5'—TACACTGGTCTTGTA AAC—3') и обратный — ISM015 (H00068, 5'—ATGGCCCTGTAGAAAGA AC—3'). Общий объем реакционной смеси для каждого образца составлял 20 мкл.

Использовали следующий режим работы амплификатора: 1. Предварительная денатурация — 94 °С — 3 мин; 2. Денатурация-отжиг-элонгация (94 °С — 45 с, 50 °С — 50 с, 72 °С — 1 мин) × 30 циклов; 3. Заключительная элонгация — 72 °С — 10 мин; 4. Охлаждение реакционной смеси — 4 °С — 3 мин.

Визуальную оценку результатов ПЦР осуществляли электрофоретическим методом в 1,5%-ном агарозном геле с добавлением бромистого этидия. Электрофорез проводили в течение 10 мин при выходном напряжении 200 В, силе тока 50 Вт. Затем плашку переносили из электрофорезера в трансиллюминатор, где при освещении УФ-светом зрительно определяли результативность ПЦР для каждого образца.

Продукт амплификации очищали с помощью осаждающего раствора ацетата натрия в этаноле и последующей промывки 70%-ным этиловым спиртом.

Определение нуклеотидных последовательностей выполняли на автоматическом анализаторе ABI 3500 с применением набора реагентов BigDye Terminator v.3.1. (Applied Biosystems) с прямым и обратным праймерами, следуя инструкции производителя.

Полученные последовательности выравнивали с помощью программы BioEdit 7.0.9 (Hall, 1999). Филогенетические отношения между гаплотипами оценены на основе дендрограмм, построенных по методу ближайшего связывания (NJ) с использованием двухпараметрической модели Кимуры (K2P) в программе MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Статистическую достоверность узлов дендрограммы оценивали на основе бутстрэп-поддержки (1000 реплик). Построение медианных сетевых деревьев выполнено в программе Network 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999). Оценка показателей гаплотипического (H) и нуклеотидного (π) разнообразия, а также значений F_{ST} между выборками произведена в программе Arlequin v. 3.5 (Excoffier, 2005). Оценка «изоляции расстоянием» в исследованных выборках диких американских норок проведена путем сопоставления парных генетических дис-

танций, выраженных в $F_{ST}/(1-F_{ST})$, к логарифму географического расстояния между выборками. Оценка статистической значимости корреляции матриц осуществлена с применением теста Мантеля (1000 итераций) в программе IBD (Bohonak, 2002). Для оформления картографического материала использовали программы MapInfo и Excel.

Полученные нуклеотидные последовательности депонированы в базе данных Генбанк с указанием района происхождения под номерами KT355782–KT355794.

Получен и использован для анализа участок контрольного региона мтДНК длиной 369 п.н. Соотношение нуклеотидов в нем составило: аденин — 27,2%, гуанин — 14,6%, цитозин — 28,1%, тимин — 30,2%. Амплифицированный фрагмент содержал 16 переменных позиций, среди них 10 транзиций, 2 трансверсии и 4 делеции. Обнаружено 13 гаплотипов, различия между которыми варьировали от 1 до 10 нуклеотидов (0,27–2,71%). Среди выявленных гаплотипов шесть ранее не описаны и не представлены в базе данных Генбанк, семь — общие с гаплотипами интродуцированной в Польшу американской норки (CBX1: JF430903; CBX3: JF 430909; 2134: JF430908; 1999: JF430915; 1228: JF430922; 21: JF430924; 1861: JF430933 (Zalewski et al., 2011)). Среднее число парных различий между гаплотипами $3,44 \pm 1,79$. Значения нуклеотидного π и гаплотипического H разнообразия для диких ($n = 38$) и доместичированных ($n = 10$) американских норок составили $\pi = 0,0098 \pm 0,0056$; $H = 0,82 \pm 0,05$ и $\pi = 0,0074 \pm 0,0048$; $H = 0,73 \pm 0,12$, соответственно.

Преобладающий гаплотип (1676) объединял около 40% особей и был распространен среди как диких, так и доместичированных животных. В выборке диких американских норок выявлено 11 гаплотипов, два из которых общие с животными зверофермы. У последних выявлено 4 гаплотипа, среди них два (CBX1 и CBX3) оказались уникальными для данной выборки. В географически разобщенных выборках диких норок гаплотипы распределились неравномерно. Так, наиболее часто встречающийся гаплотип 1676 был обнаружен только у животных Нелидовского, Оленинского и Торопецкого районов Тверской обл., а также у норок зверохозяйства. Пять гаплотипов оказались уникальными и относились к оленинской (1652 и 2035), пеновской (1999), удомельской (1228) и дновской (10) выборкам (рис. 97–98).

Для выяснения связи популяционной генетической структуры с географическим распределением особей было проведено попарное сравнение выборок на основе критерия F_{st} . Достоверные различия были выявлены в пяти парах сравнений (табл. 142), в то время как различия между дикими и доместичированными норками в целом недостоверны.

Несмотря на достоверные различия некоторых выборок американской норки по значениям F_{st} , специально проведенный анализ указывает на отсутствие статистически значимой корреляции между географической дистанцией и генетической дифференциацией населения вида в природе. Значения теста Мантеля, как для натуральных, так и логарифмированных данных матриц (табл. 142) варьировали: $r = -0,02 \dots -0,13$, $Z = 593,8 \dots -27,6$, при $p \leq 0,5$.

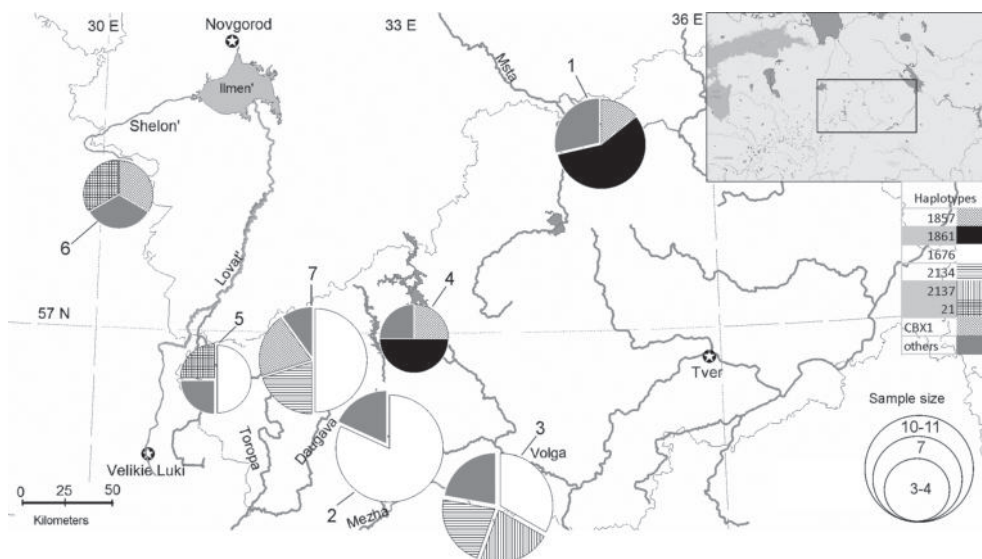


Рис. 97. Пространственное распределение гаплотипов в исследованных выборках американской норки. Номера выборки соответствуют таковым на рис. 96.

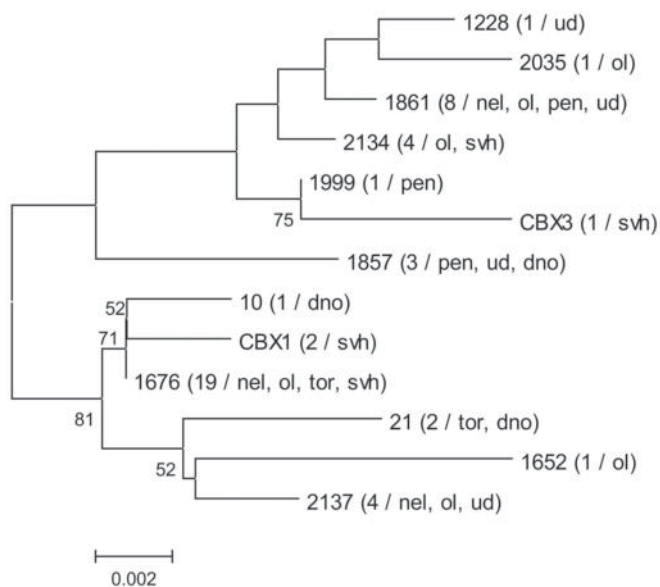


Рис. 98. Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов контрольного региона мтДНК американской норки Тверской и Псковской областей. В скобках указано число образцов с данным гаплотипом и места его обнаружения: nel — Нелидовский, ol — Оленинский, pen — Пеновский, tor — Торопецкий, ud — Удомельский районы Тверской обл., dno — Дновский район Псковской обл., svh — зверохозяйство.

Дендрограмма филогенетических отношений, полученных нами гаплотипов, демонстрирует большую разобщенность отдельных последовательностей изучаемого фрагмента ДНК. Шесть гаплотипов формируют генетический кластер со сравнительно высокой бутстрэп-поддержкой (81) (рис. 98).

Таблица 142. Сравнение выборок американской норки на основе критерия *Fst*

Выборка	Нелидово	Оленино	Пено	Торопец	Удомля	Дно	Зв. хоз-во
Нелидово	11	0,08	0,61**	0,02	0,52**	0,13	0,02
Оленино	60	10	0,21	0,01	0,16	0,02	0,01
Пено	60	100	4	0,52	0,18	0,23	0,36*
Торопец	80	140	80	3	0,42*	0,22	0,02
Удомля	240	230	190	270	7	0,23	0,31*
Дно	220	280	180	150	300	3	0,03
Зв. хоз-во	60	120	70	20	250	170	10

Примечание. Над диагональю — значения *Fst*, * уровень значимости различий $\geq 0,5$; ** $p \geq 0,05$. Под диагональю — прямая географическая дистанция между выборками, км. По диагонали число особей в каждой выборке. Выделены пары достоверно различающихся выборок.

Заметно, что топология распределения гаплотипов в географическом пространстве (рис. 97) и на дендрограмме (рис. 98) не проявляет согласованности с пунктами обитания особей, несущих данные гаплотипы. Вместе с тем, обращает на себя внимание тот факт, что наиболее многочисленный гаплотип 1676 помимо domestцированных норок встречается только в трех географически не столь удаленных от Знаменской зверофермы местах сбора материала — Нелидовском, Оленинском и Торопецком районах. Отмеченная генетическая структура населения вида изучаемого региона хорошо прослеживается и на медианной сети гаплотипов (рис. 99).

На основании анализа полученных гаплотипов и гомологичных последовательностей из Генбанка, построена филогенетическая дендрограмма, отражающая взаимосвязь генетической структуры населения вида в центре европейской части России и в Восточной Европе (рис. 100).

Последовательности изученного фрагмента мтДНК норки из центральной России в совокупности с гаплотипами из Польши на филогенетическом дереве формируют слабо дифференцированную структуру. С относительно высокой поддержкой бутстрэпа (80) выделяется лишь кластер из четырех гаплотипов, выявленных среди польских животных. Залевский с соавторами относят эти гаплотипы к одной из двух существующих, по их предположению, гаплогрупп в польской популяции норок (Zalewski et al., 2011). В остальном, не прослеживается статистически подтвержденной филогенетической и филогеографической структурированности интродуцированного вида по изученному маркеру. Гаплотипы норок из Тверской и Псковской областей и из Польши по отношению друг к другу не образуют обособленных генетических групп.

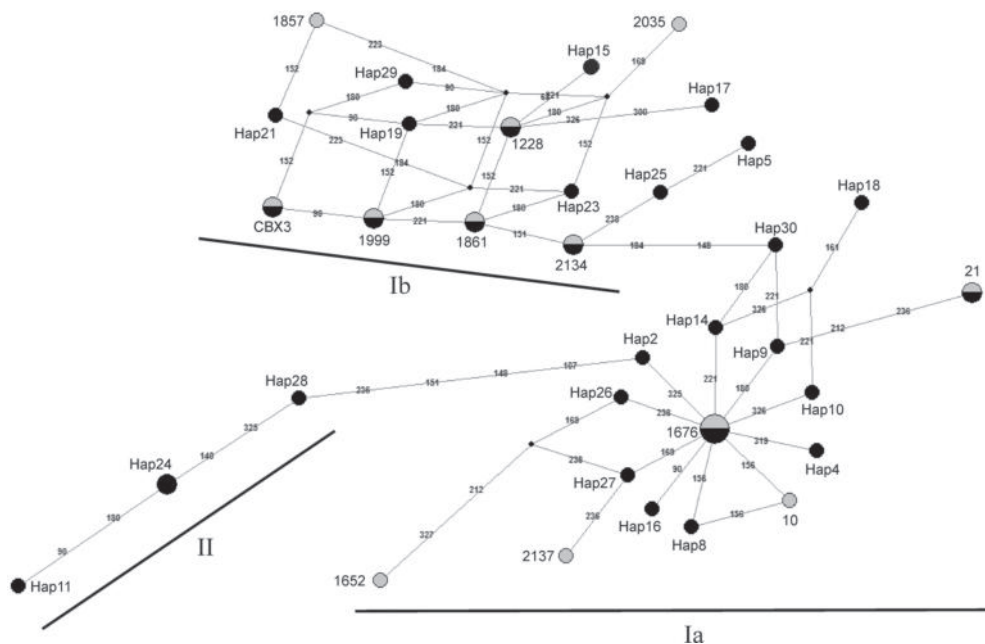


Рис. 99. Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК американской норки Каспийско-Балтийского водораздела. Серый цвет — дикие норки, черный цвет — доместифицированные норки.

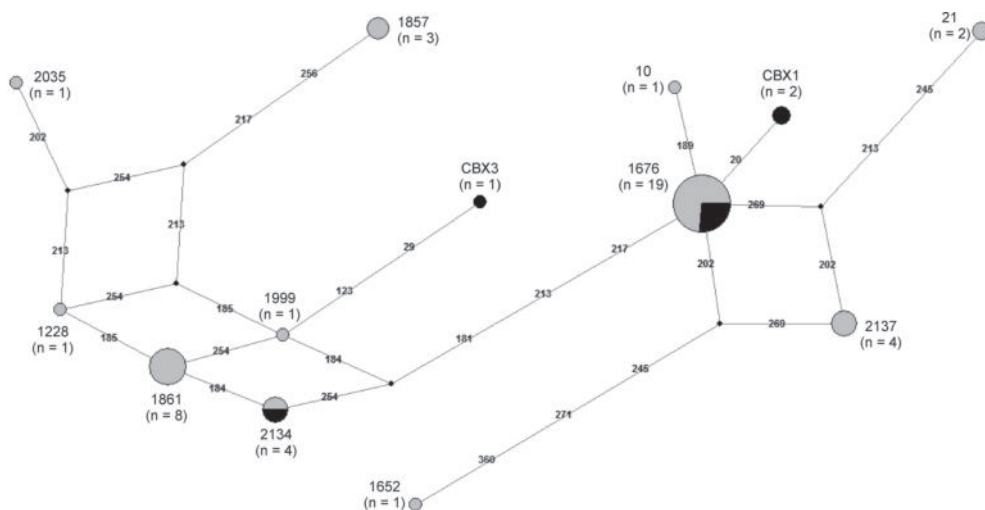


Рис. 100. Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов контрольного региона мтДНК американской норки из области Каспийско-Балтийского водораздела и Польши (336 п.н.).

Сравнение показателей полиморфизма диких популяций американской норки, населяющих Каспийско-Балтийский водораздел и территорию Польши, позволяет отметить практически полное соответствие нуклеотидного и гаплотипического разнообразия ($\pi = 0,0094$, $H = 0,82$ в Польше). Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие domesticированных норок в Польше ($\pi = 0,0064$ и $H = 0,711$) было ниже, чем в популяциях, населяющих естественную среду, сходная тенденция обнаружена и нами.

Аналогично нашим данным, польские исследователи отмечают отсутствие достоверных статистических различий полиморфизма мтДНК одичавших и domesticированных норок, но обнаруживают большее количество гаплотипов у содержащихся на звероферме животных (21 гаплотип против 19 в диких популяциях вида) (Zalewski et al., 2011).

Меньшие значения и пределы изменчивости гаплотипического и нуклеотидного разнообразия domesticированных норок можно объяснить проводимой селекцией, что подразумевает константность породы. Также можно предполагать эффект генетического дрейфа, оказывающий влияние на полиморфизм при смене поколений животных на зверофермах. Генетический полиморфизм в диких популяциях норки подвержен влиянию иных механизмов филогенетического масштаба, в основе которых лежат внутривидовые процессы, сопровождавшие формирование ареала вида в Неарктике.

Для объективной оценки генетического разнообразия используемого нами фрагмента ДНК американской норки Каспийско-Балтийского водораздела приведем сравнительный анализ с аборигенными видами куных по тому же генетическому маркеру на территории этого же географического региона (табл. 143).

Таблица 143. Значения полиморфизма американской норки в ряду аборигенных видов куных, рассматриваемой географической области

Вид/длина фрагмента мтДНК, п.н.	Нуклеотидное разнообразие (π)	Гаплотипическое разнообразие (H)	Источник
<i>Mustela lutreola</i> / 526	0,0092±0,0055	0,95±0,054	Кораблёв М. и др., 2013
<i>Mustela putorius</i> / 465	0,0026±0,0019	0,74±0,052	Кораблёв М. и др., 2015
<i>Martes martes</i> / 487	0,0069±0,0041	0,90±0,039	Кораблёв М. и др., 2016
<i>Neovison vison</i> / 369	0,0093 ± 0,0054	0,81 ± 0,05	Настоящее исследование

По сравнению с видами, исторически населяющими данную местность, американская норка характеризуется самым высоким нуклеотидным разнообразием, практически равным своему экологическому аналогу — европейской норке. Гаплотипическое разнообразие интродуцированного вида ниже, чем у европейской норки и куницы, но выше, чем у лесного хоря, который на фоне остальных представителей семейства отличается наиболее низким полиморфизмом.

У видов, подвергавшихся транслокациям, из-за влияния эффекта основателя и бутылочного горлышка — стадии низкой численности, можно предполагать существенное снижение генетического полиморфизма. Действительно, в интро-

дуцированных популяциях ондатры *Ondatra zibethicus* отмечали практически полное отсутствие варибельности наиболее полиморфных локусов (Zachos et al., 2007), в современных автохтонных и реинтродуцированных популяциях евроазиатского бобра *Castor fiber* при сравнении их с позднеголоценовыми субфоссильными останками отмечали утрату около 25% уникальных гаплотипов (Horn et al., 2009). В то же время один из распространенных в Европе интродуцированных хищников — енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* — отличается высоким нуклеотидным и гаплотипическим разнообразием (Pitra et al., 2010). Данные, полученные нами для енотовидной собаки Тверской и юга Вологодской областей (599 п.н. D-петля) составили $\pi = 0,015 \pm 0,0077$; $H = 0,95 \pm 0,02$ (Кораблёв и др., 2011). Высокие показатели нуклеотидного и гаплотипического разнообразия мы связываем со множественными интродукциями и стремительным ростом численности инвазионных популяций вскоре после транслокаций. Высокое нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие американской норки также может быть объяснено множественными интродукциями в течение длительного времени и быстрым ростом численности. Полученные данные позволяют предполагать большой эффективный размер популяции, населяющей Каспийско-Балтийский водораздел.

Генетическое разнообразие изученных выборок американской норки относительно ниже её фенетического разнообразия, оцениваемого на основе неметрических признаков черепа и зубной системы (Кораблёв М. и др., 2012; Кораблёв Н. и др., 2016). Залевский и соавторы (Zalewski et al., 2011) анализируя аналогичный используемому нами участок мтДНК, отмечают высокое генетическое разнообразие диких и domestцированных норок, несмотря на потенциальные факторы сокращения гетерозиготности (эффект основателя и «бутылочное горлышко»). При этом авторы формулируют две не исключающие друг друга причины: 1) большое количество основателей, колонизировавших территорию; 2) выпуск особей из различных первичных популяций (множественная интродукция) и последующие популяционные процессы — заселение территории субпопуляциями, дальнейшее их объединение — панмиксия и формирование сложно структурированной метапопуляции.

Дискуссионный момент в изучении интродуцированных популяций американской норки — их филогеографическая структура. Предположение польскими исследователями существования в интродуцированных популяциях двух гаплогрупп (Zalewski et al., 2011) не находит полного подтверждения в нашем исследовании. Вместе с тем, обособление на филограмме генетического кластера с относительно высокой статистической поддержкой перекликается с результатами, полученными польскими авторами. Однако значение взвешенной межгрупповой дистанции (net distance) между обсуждаемым кластером и остальными гаплотипами, равное $0,70 \pm 0,30\%$, не дает оснований различать обособленные филогенетические группы в популяции вида на изучаемой территории. В то же время, можно предполагать наличие генетически обособленных подвидов по марке-

ру мтДНК, потомки которых формируют кластеры гаплотипов, определяемых с высокой статистической достоверностью как в нашем случае, так и в популяции Польши.

Поскольку мы не располагаем данными о характере изменчивости мтДНК норки в Северной Америке, судить о подвидовой дифференциации можно по изменчивости микросателлитных локусов ядерной ДНК (Belliveau et al., 1999; Stevens et al., 2005; Kidd, 2008) и фенотипическому полиморфизму животных (Lariviere, 1999). Исследования, проведенные в различных провинциях центра и востока Канады, показали, что характер генетического разнообразия указывает на выраженную пространственную подразделенность популяций, и в пределах Неарктики отчетливо проявляется морфологическая изменчивость животных, имеющая адаптивный характер к природно-климатическим условиям, формирующим контрастные различия на севере и юге естественного ареала.

Большинство исследований микросателлитных локусов ядерной ДНК американской норки указывает на генетическую подразделенность интродуцированных популяций. На сопоставимом географическом пространстве обнаруживали от двух в Польше (Michalska-Prada et al., 2009) до четырех кластеров в Испании (Lecis et al., 2008) и Японии (Shimatani et al., 2010). Причинами наблюдаемой дифференциации исследователи полагают смешение автохтонных подвидов, которые продолжают сохранять некоторую генетическую самостоятельность внутри доместичированных пород норок, а также факторы естественной среды, которые привели к формированию дивергентных генетических линий в донорских популяциях нативного ареала.

Тенденция популяционного генетического полиморфизма в соответствии с моделью «изоляция расстоянием» (Wright, 1943) имеет неоднозначный характер, и большинство исследователей проявление данного эффекта не отмечали (Stevens et al., 2005; Lecis et al., 2008; Shimatani et al., 2010; Zalewski et al., 2011; наши данные), в то время как в отдельных популяциях Неарктики (Belliveau et al., 1999; Kidd, 2008) и местах интродукции он присутствует (Zalewski et al., 2009; Bifolchi et al., 2010). Минимальное расстояние, на котором проявлялась генетическая подразделенность популяций американской норки в Шотландии при оценке полиморфизма микросателлитных локусов — 5 км (Zalewski et al., 2009), но была отмечена высокая миграционная активность животных, даже при отсутствии водоемов. В то же время изучение генетической структуры вида по четырем полиморфным микросателлитным локусам на юго-востоке США (Арканзас) не обнаружило зависимости географического расстояния между точками сбора и их генетическими различиями в пределах 100 км вследствие существенного потока генов в панмиксной популяции, вероятно, из-за того, что животные активно перемещались между бассейнами разных водоемов (Stevens et al., 2005).

Молекулярно-генетическая изменчивость американской норки Каспийско-Балтийского водораздела согласуется с морфологической в том, что различия найдены между выборками, географически представляющими северо-восток

(Удомельский район), и юго-запад области (Торопецкий; Пеновский и Нелидовский районы). Население этих двух частей области формировалось по-разному: за счет преднамеренной интродукции (северо-восточная часть) и норок, сбегавших из звероферм (юго-западная часть). Репродуктивные контакты между ними, вероятно, в силу характера гидрографической сети, происходили на юго-западе области в районе Центрально-Лесного заповедника (Кораблёв М. и др., 2012). Поэтому полагаем, что даже на относительно небольшой по площади территории население интродуцированного вида структурировано, что проявляется при изучении отдельных морфологических и молекулярно-генетических маркеров.

Следует отметить, что некоторое противоречие в пространственной структуре населения американской норки, определяется и временем начала инвазии и скоростью расселения интродуцента. Этим, возможно, объясняется отсутствие корреляции между генетической изменчивостью и расстоянием между локалитетами американской норки, что отмечается в Европе и на Японских островах, хотя, как мы установили, при использовании размерных и неметрических морфологических признаков эффект изменчивости, обусловленный расстоянием, присутствует.

Отдельно необходимо коснуться генетических различий диких и domestцированных норок. При использовании микросателлитов как маркеров популяционного полиморфизма, очевидные различия между дикими и domestцированными американскими норками, включая отдельные селекционные линии вида, обнаружены (Belliveau et al., 1999; Kidd, 2008; Zalewski et al., 2010). Фрагменты мтДНК диких и domestцированных животных достоверно не различаются (Zalewski et al., 2011, наши данные). Таким образом, анализ результатов изучения американской норки с использованием различных маркеров генетической изменчивости, представленных ядерным и митохондриальным геномом, показал, что структура современных интродуцированных популяций лучше выражена на уровне полиморфизма микросателлитных локусов.

Анализ факторов филогеографической структуры популяций в местах естественного и сформированного в результате интродукций ареала американской норки указывает на их различную природу. В Северной Америке генетическая подразделенность диких популяций, в первую очередь, вызвана длительной филогенетической историей, в процессе которой формировалась сложная метапопуляционная структура населения вида (Stevens et al., 2005). Изменчивость групп особей в этом случае объясняется адаптацией к природно-климатическим условиям, направлениями естественного отбора и географической изоляцией (Harding, Smith, 2009). Во-вторых, присутствует и фактор преднамеренной интродукции из-за побегов животных со звероферм (Belliveau et al., 1999; Kidd, 2008). Изменчивость популяций американской норки в Евразии определяется первоначальным генетическим пулом интродуцентов, представленных различными подвидами, затем вовлеченных в селекцию domestцированных американских норок (Dunstone, 1993). Общим фактором, влияющим на генетическую изменчивость диких популяций двух континентов, следует признать систематический приток животных со

звероферм, которые пополняют природные группировки вида. Результативность таких репродуктивных контактов в природе, по оценкам польских специалистов, составляет от 12% (Michalska-Parda et al., 2009) до 17% и положительно коррелирует с поголовьем животных на зверофермах (Zalewski et al., 2010). Важным следствием систематической утечки domesticiрованных норок в дикую природу может быть сокращение численности диких популяций вида из-за гибридизации диких и domesticiрованных форм с последующей утратой важных адаптивных качеств диких норок (гибридный дисгенез и, как следствие, аутбредная депрессия) (Kidd, 2008; Кораблёв и др., 2012) и заноса в дикие популяции инфекций из ферм, например, алеутской болезни норок. Специальные исследования образцов тканей американской и европейской норок, хоря и выдры из различных районов Тверской области выявили регулярно встречающихся инфицированных алеутской болезнью особей (Manas et al., 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В XX веке на территории Евразии положено начало масштабным проектам транслокаций млекопитающих. Практическая сторона реализованных мероприятий очевидна — реконструкция фауны, повышение продуктивности охотничьих угодий. Фундаментальный аспект обусловлен тем, что процесс искусственного разделения исходной популяции — стартовый механизм, приводящий к начальным этапам видообразования. Среди порядка 60 видов млекопитающих, активно расселяемых в России и соседних государствах, несомненный успех достигнут в отношении трех видов: *Castor fiber*, *Nyctereutes procyonoides*, *Neovison vison*. Спустя десятилетия после транслокаций этих животных, появилась возможность оценить масштаб их морфо-генетической изменчивости, а также интеграцию в природные сообщества.

С использованием размерных и дискретных морфологических признаков черепа сформулирован принципиально важный вывод о том, что при диверсификации полиморфизма (в понимании адаптивных норм Шмальгаузена и Медникова) в популяциях видов-вселенцев они сохраняют исходные особенности материнских популяций. Очевидно, что «таксономическая стабильность» в них очень сильна, поскольку такие потенциально дестабилизирующие факторы как средовой стресс, адаптивная изменчивость и стохастические процессы не привели к появлению новых устойчивых таксонов: присутствует адаптивно-направленная градуальная морфологическая изменчивость.

Проведенный эколого-морфо-генетический анализ млекопитающих отдельных систематических групп, занимающих различные экологические ниши, но объединяемых мощным фактором, интенсифицирующим микроэволюционные процессы в популяциях — транслокациями, позволил выявить следующие закономерности и особенности морфогенеза.

Во-первых, сам фактор расселения животных по природно-климатическим зонам вызывает заметное увеличение морфологического разнообразия в популяциях видов-вселенцев. Его влияние тем существеннее, чем выше контраст условий обитания между автохтонным ареалом, откуда происходят животные-основатели, и местами их интродукции или реинтродукции. Однако, подобные морфологические изменения во вновь образованных популяциях не являются сальтациями, а носят характер континуальной изменчивости. Эта изменчивость канализирована подвидовыми морфо-генетическими особенностями животных-основателей. Поэтому при обнаруживаемых размерных и качественных морфологических различиях в популяциях они продолжают сохранять существенные черты исходных подвидов, в условиях генетической «чистоты», т.е. при отсутствии гибридизации подвидовых форм. Фактор гибридизации подвидов, или различных морфологических форм, порождаемых селекцией, также оказывает существенное влияние на фенотипическую изменчивость. В этом случае подвидовые особен-

ности в таких популяциях нивелируются. Не смотря на теоретически ожидаемый морфологический сдвиг (punctuated equilibrium) в интродуцированных и реинтродуцированных популяциях наблюдается градуальная адаптивная изменчивость (phyletic gradualism). Это известная дилемма, рассматриваемая в работе Элдриджа и Гулда (Eldredge, Gould, 1972), а также других биологов-эволюционистов.

Во-вторых, особенности морфологической изменчивости в акклиматизированных популяциях находятся под влиянием факторов окружающей среды. Заметное воздействие имеют также макроклиматические параметры: температура и влажность. Однако в этом случае характер изменчивости может не соответствовать биогеографическим правилам (Бергмана, Аллена). Он имеет более сложную природу и подчиняется комплиментарному влиянию биотических и абиотических факторов среды. Из них, в первую очередь, можно выделить первичную продуктивность экосистем, внутри- и межвидовые конкурентные отношения, а также преобладающий спектр питания. Все это указывает на адаптивную, а не стохастическую (случайную, ненаправленную) природу изменчивости.

Очевидные признаки генетико-автоматических процессов в изученных транслоцированных популяциях отсутствуют. Однако, новейшая история рассматриваемых видов, неизбежно нашла отражение в их генофонде, что особенно существенно проявляется в популяциях *Castor fiber* и *Neovison vison*. Тем не менее, в акклиматизированных популяциях, как правило, не проявляется «эффект основателя» (founder effect) или последствия «бутылочного горлышка» (bottleneck effect). По всей видимости, по следующим причинам: изначального запаса генетической изменчивости особей-основателей, даже при сверхнизкой эффективной численности популяции, и множественных транслокаций, когда животных выпускали небольшими партиями, но в разнообразные места обитания. Исключения составляют случаи вторичной искусственной репродуктивной изоляции из-за антропогенного влияния, и особенности освоения новой территории в процессе естественного расселения. В этих условиях могут образовываться авангарды (дэмы), характеризующиеся некоторым морфо-генетическим своеобразием. Морфологическая изменчивость, вызванная этими причинами, эфемерна, созвучна эффекту Валунда (Wahlund effect) в сложно структурированной популяции и нивелируется при условии панмиксии.

Эффект транслокаций вызывает стресс в акклиматизирующихся популяциях, который проявляется на уровне тенденции увеличения флуктуирующей асимметрии в них. Признаки инбредной депрессии в транслоцированных популяциях не выявлены, но отдельные последствия близкородственного скрещивания, в первую очередь, одонтологические аномалии имели место.

Другой аспект рассматриваемой проблемы — вторжение новых видов в сложившуюся структуру биогеоценозов. Практически восстановленный в пределах исторического ареала *Castor fiber* не имеет прямых конкурентов, за исключением викариата *C. canadensis* на Русском Севере и юге Дальнего Востока. Реинтродуцированный вид оказывает влияние на фитоценозы и гидрологический режим

водоемов, что влечет изменения взаимосвязанных фаунистических комплексов. *Nyctereutes procyonoides* за счет широкой реализованной экологической ниши не вступает в серьезную конфронтацию с аборигенными Canidae. Отдельные антогонистические эпизоды возникают при совместном использовании нор с *Meles meles* и *Vulpes vulpes*. *Neovison vison* при расселении и натурализации в экосистемах реализует агрессивную стратегию. *Mustela lutreola* исчезает с арены жизни, в том числе по причине конкурентного исключения Гаузе, её замещает более жизнеспособный американский вид, кроме того в конкурентные отношения вовлечен *Mustela putorius*. Освоение новых экологических ниш видами-вселенцами сопровождается не только морфологическими адаптациями, но и встречает «сопротивление среды» со стороны аборигенных видов, занимающих сходные экологические ниши, характеризующиеся пищевыми отношениями, топической средой обитания, поведенческими особенностями, т.е. в понимании ниши-гиперобъема Хатчинсона (Hutchinson, 1978). Эколого-демографический успех интродуцентов объясняется их высокой экологической валентностью и широкой реализованной экологической нишей. Эти обстоятельства позволяют минимизировать межвидовую конкуренцию или, напротив, вступить в конфронтацию с аборигенными видами, но неизменно обеспечивают нарастание численности и расширение ареала.

Отдельные маркеры молекулярно-генетической изменчивости видов-вселенцев, несмотря на кратковременную стадию низкой численности, характеризуются высоким полиморфизмом, который соответствует или превосходит аналогичные показатели у родственных аборигенных видов. Это также способствует их успешной акклиматизации. Маркеры генетической изменчивости, использованные в работе, отражают филогенетическую историю видов. Они указывают, на то, что современный генофонд формировался под влиянием фрагментации ареала в прошлые исторические периоды, и нынешние акклиматизанты сочетают в себе различные митохондриальные линии, происходящие из автохтонных популяций. В отдельных случаях улавливается тенденция, согласно которой высокий генетический полиморфизм видов, оцениваемый по изменчивости фрагментов мтДНК, соответствует и большему морфологическому разнообразию, определяемому по метрическим и дискретным признакам черепа. Подвидовые же генетические особенности сохраняются в современных популяциях, в том числе и при недавней гибридизации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абражко В.И., Абражко М.А. 1991. Режим почвенно-грунтовых вод еловых лесов Центрально-Лесного заповедника // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тез. докл. XI Всесоюз. полевого семинара-экскурсии по болотоведению. Л. С. 68–70.
- Абрамов А.В. 1999. Систематика рода *Mustela* (Carnivora: Mustelidae) мировой фауны. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. СПб.: ЗИН РАН. 24 с.
- Абрамов А.В., Туманов И.Л. 2002. Краниологическая характеристика европейской норки Северо-Запада России // Сб. тез. второго раб. совещ. по европейской норке (*Mustela lutreola* L.). (Центрально-Лесной заповедник, 5–9 сент. 2001). Нелидово. С. 7–9.
- Аксенов А.А. 1960. Речной бобр в Нелидовском и Жарковской районах Калининской области // Науч. тр. Калининск. отд-я Моск. о-ва испыт. прир. Калинин. С. 7–14.
- Алейников А.А. 2010. Состояние популяции и средообразующая деятельность бобра европейского на территории заповедника «Брянский лес» и его охранной зоны. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Тольятти: ИЭВБ РАН. 22 с.
- Александрович Н.А. 2014. Археозоологический анализ охотничьей териофауны средневековой Беларуси. Osteологическая оценка географической и хронологической изменчивости охотничьих млекопитающих в X–XVII веках. LAP: Lambert Academic Publishing. 232 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 288 с.
- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига. 282 с.
- Арсеньев В.А. 1948. Работа заповедников по изучению и реакклиматизации речного бобра // Науч.-метод. зап. Гл. упр. по запов. Вып. 10. М. С.185–201.
- Балодис М.М. 1990. Бобр: Биология и место в природно-хозяйственном комплексе республики. Рига: Зинатне. 271 с.
- Банникова А.А. 2004. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биол. Т. 65. № 4. С. 278–305.
- Бекетов С.В. 2015. Изменчивость вторичного соотношения полов у пушных зверей промышленного разведения // Кролиководство и звероводство. № 2. С. 21–23.
- Беляев Д.К. 1977. К проблеме дестабилизирующего отбора // А.Б. Жукова (ред.). Фундаментальные исследования. Биологические науки. Новосибирск: Наука. С. 117–120.
- Беляев Д.К. 1979. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа. № 1. С. 36–45.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. 2008. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Т-во науч. изданий КМК. 232 с.
- Бородина М.Н. Жарков И.В. 1959. Временная инструкция по учету численности речного бобра. М.: Главохота РСФСР. 20 с.
- Бородина М.Н. 1966. Материалы к изучению мокшанской бобровой популяции // Тр. Мордовск. гос. запов. Вып. 3. Саранск. С. 5–38.
- Бородина М.Н. 1970. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков бобров мокшанской популяции // Тр. Мордовск. гос. запов. Вып. 5. Саранск. С. 91–130.
- Бородина М.Н. 1974. О влиянии гидрометеорологических условий 1968–1969 гг. на бобров, населяющих течение реки Мокши // Тр. Мордовск. гос. запов. Вып. 6. Саранск. С. 31–37.

- Броздняков В.В., Скобелев А.А., Шестун К.В. 1997. Динамика популяций бобра Самарской области // Экология. № 4. С. 278–283.
- Варнаков А.П. 2011. Мониторинг численности енотовидной собаки и других норных зверей — основных переносчиков бешенства // Ветеринария. № 8. С. 32–37.
- Васильев А.Г. 1982. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 15–24.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 1996. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. № 2. С. 117–124.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 1997. Фенетический анализ отдаленных последствий радиационного загрязнения природной популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Популяционная фенетика. М.: Наука. С. 149–160.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А. 1999. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология. № 6. С. 433–441.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд., испр. Новосибирск. 232 с.
- Васильев А.Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной меронии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной меронии. М.: Т-во науч. изданий КМК. 511 с.
- Васильев А. Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2010. Эволюционно-экологический анализ закономерностей фенетической изменчивости гомологичных морфоструктур: от популяций до экологических рядов видов // Экология. № 5. С. 323–329.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Синева Н.В. 2014. Отдаленные морфогенетические последствия акклиматизации ондатры в Западной Сибири // Докл. РАН. Т. 455. № 4. С. 478–480.
- Вейль Г. 1968. Симметрия. М.: Наука. 192 с.
- Воробейчик Л.Е. 2001. Статическая аллометрия в случае существенно неоднородных выборок: опасность артефакта // Сиб. экол. ж. № 5. С. 631–636.
- Галл Я.М. 1997. Г.Ф. Гаузе: эколог и эволюционист. СПб.: Альманах. 160 с.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир. 488 с.
- Гасилин В.В. 2009. Фауна крупных млекопитающих Урало-Поволжья в голоцене. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Екатеринбург: ИЭРиЖ РАН. 17 с.
- Гелашвили Д.Б., Солдатов Е.Н., Чупрунов Е.В. 2004. Меры сходства и разнообразия в оценке флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков // Поволж. экол. ж. № 2. С. 132–143.
- Геллер В.И., Семикрасова А.Н., Петрова И.В. 2015. Алеутская болезнь норок (современный взгляд на проблему) // Кролиководство и звероводство. № 6. С. 27–28.
- Гептнер В.Г., Матюшкин Е.Н. 1973. Доместикационные изменения объема мозговой коробки млекопитающих в историческом аспекте (на примере кошки) // Журн. общ. биол. Т. 34. № 3. С. 360–370.
- Геодакян В.А. 1977. Эволюционная логика дифференциации полов // Мат. методы в биологии. Киев: Наук. думка. С. 84–106.

- Геодакян В.А. 1991. Эволюционная теория пола // Природа. № 8. С. 60–69.
- Гилёв А.Н., Каренина К.А., Малашичев Е.Б. 2016. Асимметрия использования конечностей у млекопитающих. М.: Т-во науч. изданий КМК. 129 с.
- Гиляров М.С. 1944. О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. ж. Т. 23. № 5. С. 213–215.
- Глик Б., Пастернак Дж. 2002. Молекулярная биотехнология. Принципы и применение. М.: Мир. 589 с.
- Горшков Д.Ю. 2004. Экология и средообразующая роль бобра (*Castor fiber*) в центральной части Волжско-Камского края. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: ИПЭЭ РАН. 26 с.
- Граве Г.Л. 1931. Речной бобр в пределах СССР и его хозяйственное значение // Тр. по лесному опытному делу, отделения биологии и промысловой охоты. М.: ОГИЗ Сельколхозгиз. С. 75–140.
- Григорьев Н. 1964. Участвуют ли самцы пушных зверей в воспитании молодняка? // Охота и охот. х-во. № 7. С. 17.
- Григорьев Н.Д., Михайлов В.Б. 1976. Некоторые черты морфологии речного бобра Нижнего Заволжья // Тр. Воронежск. гос. запав. Вып. 21. Воронеж. С. 78–83.
- Григорьева О.О., Шестак А.Г., Потапов С.Г., Борисов Ю.М., Ирхин С.Ю., Корablёв Н.П., Орлов В.Н. 2011. Полиморфизм микросателлитных локусов и поток генов в зоне контакта четырёх хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 501–510.
- Губарь Ю.П. 2011. Енотовидная собака (Мангут) *Nyctereutes procyonoides*, Gray, 1874) // Управление ресурсами. С. 111–113.
- Давиташвили Л.Ш. 1961. Теория полового отбора. М.: Изд-во АН СССР. 537 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. 1976. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 256 с.
- Данилов П.И., Канышиев В.Я., Фёдоров Ф.В. 2007. Речные бобры Европейского севера России. М.: Наука. 199 с.
- Данилов П.И., Канышиев В.Я., Фёдоров Ф.В. 2008. Европейский (*Castor fiber*) и канадский (*Castor canadensis*) бобры на Северо-Западе России // Зоол. ж. Т. 87. № 3. С. 348–360.
- Данилов П.И. 2009. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 308 с.
- Дарвин Ч. 1987. Происхождение видов путем естественного отбора. М.: Просвещение. 383 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Луцкеина А.А., Неронов В.М. 2009. Чужеродные виды и биоразнообразие России // Экология и жизнь. Т. 88. № 3. С. 32–39.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Рос. ж. биол. инвазий. № 1. С. 2–8.
- Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.В. 1986. Бобр. М.: Агропромиздат. 256 с.
- Дёжкин В.В. 2001. Необходимость адекватного управления популяциями бобра на национальной и международной основе и решение в Евразии проблемы канадского бобра // Тр. Волжско-Камск. запав. Вып. 4. Казань. С. 20–26.
- Дубинин Н.П. 1986. Общая генетика. М.: Наука. 541 с.
- Дубинин Е.А. 2010. Половой диморфизм в зимнем питании соболя (*Martes zibellina* L.) // Экология. № 3. С. 207–211.
- Дьяков Ю.В. 1975. Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Московский рабочий. 479 с.
- Егоров Ю.Е. 1983. Механизмы дивергенции. М.: Наука. 172 с.

- Ефишин Ю.Н. 1983. Распространение и численность бобра в Центрально-Лесном государственном заповеднике и его охранной зоне. Дипломная работа. Калининский университет.
- Жарков И.В. 1969. Итоги расселения речных бобров в СССР // Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Воронеж: Центр.-Черноземн. кн. изд-во. С. 10–51.
- Жданов А.П. 1965. Материалы по акклиматизации в Барабе речного бобра и соболя. Животный мир Барабы. Новосибирск: Сиб. отд-е АН СССР. С. 208–219.
- Жданов А.П., Ставровский Д.Д. 1981. Результаты выпуска речного бобра березинского происхождения в Западной Сибири на реках Тевриз и Таре // Заповедники Белоруссии. Вып. 5. Минск: Ураджай. С. 106–114.
- Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. Т. 40. № 4. С. 587–602.
- Животовский Л.А. 1982. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38–44.
- Журовский В. 1976. Бобры в Польской народной республике // Тр. Воронежск. гос. запов. Вып. 21. Воронеж. С. 183–191.
- Загребельный С.В., Пузаченко А.Ю. 2006. Изменчивость черепа песцов беринговского *Alopex lagopus beringensis*, медновского *A.l. semenovi*, материкового *A. l. lagopus* подвидов (Carnivora, Canidae) // Зоол. ж. Т. 85. № 8. С. 1007–1023.
- Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Л.: Наука. 396 с.
- Завьялов Н.А. 2008. Бобры — ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и матер. докл. Всеросс. школы-конф. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. (18–21 нояб. 2008). Ярославль: Ярославский печатный двор. С. 4–24.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горяйнова З.И. 2010. Инвазия средообразователя — речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Рос. ж. биол. инвазий. № 3. С. 39–61.
- Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблёв Н.П. 2011. Бобры бассейна р. Тюдма (Центрально-Лесной заповедник) — от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 116. № 3. С. 12–23.
- Завьялов Н.А. 2015. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Тр. Гос. прир. запов. «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород. 320 с.
- Зайцев Г.Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 424 с.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. 215 с.
- Звычайная Е.Ю., Пузаченко А.Ю. 2009. Краниометрическая изменчивость рода *Capra* (*Atriodactyla*, Bovidae) // Зоол. ж. Т. 88. № 5. С. 607–622.
- Зубов А.А., Халдеева Н.И. 1989. Одонтология в современной антропологии. М.: Наука. 231 с.
- Иванов С.Ю., Мустатов В.Ю., Фетисов С.А. 2006. История и итоги реакклиматизации речного бобра *Castor fiber* L. в российской части бассейна Псковско-Чудского озера (Мониторинг численности и распространения вида в 1950–1990–х гг. и оценка его современного состояния) // Природа Псковского края. Вып. 21. Псков: Росприроднадзор. С. 3–58.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. Введение в количественную биологию: учеб. пособие. Петрозаводск: ПетрГУ. 304 с.
- Ильяшенко В.Ю., Шилин Н.И., Семенов Д.В., Бобров В.В., Мищенко А.Л., Волков С.В., Ильяшенко Е.И., Хляп Л.А., Рожнов В.В., Варшавский А.А., Поспелов И.Н. 2014. Каталог редких позвоночных животных России. М.: Т-во науч. изданий КМК. 74 с.

- Истомин А.В., Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П. 2013. Особенности популяционной биологии некоторых чужеродных видов млекопитающих в зоне южной тайги Европейской части России // Вестн. Псковск. гос. ун-та. Сер.: Естеств. и физ.-мат. н. № 2. С. 16–28.
- Калашникова Л.А., Дунин И.М., Глазко В.И., Рыжова Н.В., Голубина Е.П. 1999. ДНК-технологии оценки сельскохозяйственных животных. М.: ВНИИплем. 147 с.
- Кайданов Л.З. 1996. Генетика популяций. М.: Высш. шк. 320 с.
- Калецкая М.Л. 1953. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. прир. С. 95–121.
- Каньшиев В.Я. 1998. Особенности морфологии европейского (*Castor fiber* L.) и канадского (*Castor canadensis* Kuhl.) бобров в северо-западных областях России // Зоол. ж. Т. 77. № 2. С. 222–230.
- Кашталъян А.П. 2010. Краткий исторический обзор по состоянию популяции речного бобра (*Castor fiber* L.) на территории Березинского биосферного заповедника в XX веке // Заповедное дело в Республике Беларусь: итоги и перспективы. Матер. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию Березинского биосферн. запов. Минск: Белорусский Дом печати. С. 42–49.
- Кашталъян А.П. 2010. 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., посвящ. 85-летию Березинского биосферн. запов. Минск: Белорусский Дом печати. С. 5–57.
- Кеппен Ф.П. 1902. О прежнем и нынешнем распространении бобра в пределах России // Журнал Министерства народного просвещения. Часть 341 (июнь). С. 330–368; Часть 342 (июль). С. 101–153; Часть 343 (август). С. 241–286.
- Клевезаль Г.А. 1988. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука. 142 с.
- Клевезаль Г.А. 2007. Принципы и методы определения возраста. М.: Т-во науч. изданий КМК. 283 с.
- Князев С.П., Куликова А.В., Аксенович Т.И., Аульченко Ю.С. 2003. Олигодонтия и ее наследственная обусловленность у собак породы керри-блю-терьер // Генетика. Т. 39. № 6. С. 805–812.
- Ковалёва В.Ю., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М. 2013. Землеройки (Soricidae, Eulipotyphla) Сибири и Дальнего Востока: комбинирование и поиск конгруэнтности молекулярно-генетических и морфологических данных // Зоол. ж. Т. 92. № 11. С. 1383–1398.
- Козло П.Г., Ставровский Д.Д. 1975. Речной бобр (*Castor fiber* L.) в Березинском заповеднике // Березинский заповедник. Исследования. Вып. 4. Минск: Ураджай. С. 137–146.
- Козло П.Г., Янута Г.Г., Литвинов В.Ф. 2011. Состояние численности белорусских популяций бобра (*Castor fiber*) и проблемы рационального использования их ресурсов // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. о-ва при РАН). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 235.
- Козлов В.И. 1952. Материалы к изучению биологии енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) в Горьковской области // Зоол. ж. Т. 31. № 5. С. 761–768.
- Козлов М. 2001. Стабильность развития: мнимая простота методики (о методическом руководстве «Здоровье среды: методика оценки») // Бюл. Заповедники и национальные парки. № 36. С. 23–25.
- Копыткин С.И., Щеблыкина Л.С. 1993. Видовой состав и экология млекопитающих Псковской области // Н.К. Венцель (ред.). Краеведение и охрана природы. Псков. С. 154–164.

- Кораблёв П.Н., Попова Т.А., Приклонский С.Г. 1996. Оценка микроэволюционных тенденций в популяции лося (*Alces alces*) Окского биосферного заповедника // Зоол. ж. Т. 75. № 8. С. 1259–1272.
- Кораблёв П.Н., Алексеева Т.А., Кораблёв Н.П. 1997. Бобр речной (*Castor fiber*) // Популяционная феноетика. Каталог основных неметрических вариаций краниологических признаков млекопитающих. М.: Наука. С. 209–220.
- Кораблёв П.Н., Глушкова Ю.В., Качановский В.А., Кораблёв Н.П. 2002. Сравнительный анализ фенофона популяций трех симпатрических видов куных // Сб. тез. второго раб. совещ. по европейской норке (*Mustela lutreola* L.). (Центрально-Лесной заповедник 5–9 сент. 2001). Нелидово. С. 46–48.
- Кораблёв Н., Кораблёв П., Николаев А., Кудряшов В. 2002. Оценка эволюционной перспективности реинтродуцированной популяции речного бобра *Castor fiber* (Rodentia, Castoridae) на основе анализа их фенофона // Заповедное дело. Вып. 10. С. 17–34.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёва В.Н., Кораблёв М.П. 2005. Методические рекомендации по изучению фенофона популяций хищных млекопитающих // Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М.: Экоterra. С. 185–231.
- Кораблёв Н.П. 2005. Микроэволюционные процессы в реинтродуцированных популяциях бобра *Castor fiber* L. Европейской части России. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: ИПЭЭ РАН. 28 с.
- Кораблёв Н.П. 2005. Методические рекомендации по учёту европейского бобра // Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М.: Экоterra. С. 174–184.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П. 2007. Прикладные аспекты и фундаментальные основы оценки популяционного разнообразия массовых видов хищных млекопитающих // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Матер. 2-й Межд. науч.-практ. конф. (Москва 29-30 нояб. 2006). М.: РГАУ. С. 257–259.
- Кораблёв Н.П. 2007. Эколого-морфогенетический анализ реинтродуцированной популяции европейского бобра Центрально-Лесного заповедника // Комплексные исследования в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике: их прошлое, настоящее и будущее. Тр. Центрально-Лесного зап. Вып. 4. Тула: Гриф и К. С. 425–443.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П. 2007. Результаты изучения внутривидовой структуры хищных млекопитающих на основе сравнительного анализа фенофона // Заповедники России и устойчивое развитие. Тр. Центрально-Лесного гос. природн. биосферн. зап. Вып. 5. Великие Луки. С. 262–269.
- Кораблёв П.Н., Кораблёва В.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П. 2007. Краниологические исследования в Центрально-Лесном заповеднике и их место в структуре научных исследований ООПТ // Заповедники России и устойчивое развитие. Тр. Центрально-Лесного гос. природн. биосферн. зап. Вып. 5. Великие Луки. С. 270–278.
- Кораблёв Н.П. 2008. Изменчивость черепа аборигенной и реинтродуцированных популяций европейского бобра (*Castor fiber* L.) березинской линии // Экология и животный мир. № 3. С. 73–82.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. 2010. Морфогенетическая характеристика европейского бобра Мордовского государственного заповедника // Зоологические исследования в

- регионах России и на сопредельных территориях: Матер. межд. науч. конф. Саранск. С. 252–254.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв П.Н. 2010. Эколого-географические предпосылки формирования морфологического своеобразия млекопитающих в Дарвинском заповеднике // Пробл. сохранения биологического разнообразия Волжского бассейна и сопредельных территорий. Сб. матер. всеросс. конф. Чебоксары. С. 64–65.
- Кораблёв Н.П. 2010. Роль Березинского заповедника в реинтродукции бобра. Итоги работы с микроэволюционных позиций // Заповедное дело в Республике Беларусь: итоги и перспективы: матер. Межд. науч.-практ. конф. Минск: Белорусский Дом печати. С. 58–61.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П. 2010. Изменчивость енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) на макро- и микрогеографической шкале // Вестн. охотведения. Т. 7. № 2. С. 215–219.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. 2011. Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, енотовидная собака, американская норка // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 187–197.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Рожнов В.В., Кораблёв П.Н. 2011. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), интродуцированной в бассейне Верхней Волги // Генетика. Т. 47. № 10. С. 1378–1385.
- Кораблёв М.П., Рожнов В.В., Кораблёв П.Н. 2011. Генетическое разнообразие трех видов куньих (*Mustela putorius*, *Mustela lutreola*, *Martes martes*), обитающих в центральной части Европейской России: полиморфизм контрольного региона мтДНК // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. о-ва при РАН). М.: Т-во науч. изданий КМК. С.242.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П. 2011. Оценка состояния популяций хищных млекопитающих в зоне влияния Калининской АЭС на основе анализа их фенотипа // Экология. № 4. С. 272–279.
- Кораблёв Н.П. 2011. Оценка внутривидовой изменчивости бобра *Castor fiber* L. на основе краниометрического анализа реинтродуцированных популяций // Исследования бобров в Евразии. Вып. 1. Киров: ВНИИОЗ. С. 53–66.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. 2012. Закономерности морфологической изменчивости реинтродуцированных популяций, на примере двух подвидов бобра *Castor fiber orientoeuropaicus* и *Castor fiber belorussicus* (Castoridae, Rodentia) // Журн. общ. биол. Т. 73. № 3. С. 210–224.
- Кораблёв Н.П., Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Завьялов Н.А. 2012. Многолетняя динамика численности реинтродуцированной популяции бобра (*Castor fiber* L.) на охраняемой территории Центрально-Лесного заповедника // Тр. Центрально-Лесного зап. Вып. 6. Великие Луки. С. 243–256.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Рожнов В.В., Кораблёв П.Н. 2012. Молекулярно-генетическая характеристика автохтонных и транслоцированных хищников центра Европейской части России // Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России. Матер. Всеросс. научн. конф., посвящ. 80-летию Центрально-Лесного зап. (20–24 авг. 2012). Великие Луки. С. 388–392.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П. 2012. Транслокация видов и морфогенез // Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России. Матер. Всеросс. научн. конф., посвящ. 80-летию Центрально-Лесного зап. (20–24 авг. 2012). Великие Луки. С. 393–397.

- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. 2012. Краниометрическая изменчивость енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, Carnivora, Canidae) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 117. Вып. 1. С. 16–25.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. 2012. Изменчивость фенотипа хищных млекопитающих при разной степени промысловой нагрузки и естественной гибели // Вестн. охотоведения. Т. 9. № 2. С. 192–199.
- Кораблёв Н.П., Шума Э., Кораблёв П.Н. 2012. Полиморфизм одонтологических признаков в автохтонной и интродуцированных популяциях енотовидной собаки // Актуальные проблемы современной териологии: тез. докл. конф. (Новосибирск, 18–22 сент. 2012). Новосибирск. С. 58.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. 2012. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Рос. ж. биол. инвазий. № 4. С. 36–56.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. 2013. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии кунных Mustelidae, на примере четырёх видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 70–78.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Туманов И.Л. 2013. Одонтологическая аномалия у американской норки *Neovison vison* (Carnivora, Mustelidae) и возможные причины ее появления // Онтогенез. Т. 44. № 6. С. 417–422.
- Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Туманов И.Л. 2013. Характеристика полиморфизма исчезающей популяции европейской норки (*Mustela lutreola*, Carnivora, Mustelidae) в районе Центрально-Лесного заповедника // Зоол. ж. Т. 92. № 8. С. 1259–1268.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П. 2014. Векторы влияния основных факторов на степень выраженности полового диморфизма краниометрических признаков у млекопитающих // Усп. соврем. биол. Т. 134. № 1. С. 73–80.
- Кораблёв Н.П., Зиновьев А.В. 2014. Место бобра (*Castor fiber* L.) из средневекового Новгорода Великого среди ископаемых, автохтонных и реинтродуцированных популяций Восточной Европы: сравнительная краниометрия // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер. биология и экология. № 1. С. 101–114.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. 2014. Роль экологической ниши в формировании морфологического разнообразия млекопитающих // Вестн. охотоведения. Т. 11. № 2. С. 110–115.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. 2014. Морфологическое разнообразие размеров головного мозга в диких и domesticiрованных популяциях американских норок *Neovison vison* // Вестн. охотоведения. Т. 11. № 2. С. 216–220.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. 2014. Факторы морфологического разнообразия краниометрических признаков американской норки (*Neovison vison*) // Рос. ж. биол. инвазий. № 4. С. 30–54.
- Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П. 2014. Внутрипопуляционное разнообразие и внутрипопуляционная дифференциация (на примере пяти видов отряда Carnivora) // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер. биология и экология. № 4. С. 114–122.
- Кораблёв Н.П., Вавилова О.В., Кораблёв П.Н., Зиновьев А.В. 2014. Анализ морфофизиологического состояния автохтонных и интродуцированных популяций енотовидной собаки // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер. биология и экология. № 4. С. 233–249.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. 2014. История формирования и морфологические особенности популяции американской норки Полистово-Лу-

- ватской водно-болотной системы // С.Ю. Игошева (ред.). Современ. тенденции развития особо охраняемых природных территорий. Матер. науч.-прак. конф., посвящ. 20-летию Гос. природн. запов. «Полистовский» (9–11 окт. 2014). Великие Луки. С. 76–81.
- Кораблёв Н.П., Савельев А.П., Пузаченко Ю.Г. 2015. Факторы полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евроазиатского бобра (*Castor fiber*, Castoridae, Rodentia) // Зоол. ж. Т. 94. № 2. С. 241–258.
- Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Туманов И.Л. 2015. Внутрипопуляционный полиморфизм лесного хоря (*Mustela putorius*, Carnivora, Mustelidae) // Зоол. ж. Т. 94. № 5. С. 580–592.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. 2016. Внутрипопуляционный полиморфизм лесной куницы (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) Тверской области // Зоол. ж. Т. 95. № 1. С. 80–93.
- Кораблёв Н.П., Савельев А.П. 2016. Онтогенетическая внутривидовая аллометрия автохтонных и реинтродуцированных популяций евразийского бобра *Castor fiber* // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 499–510.
- Косинцев П.А. 1983. Динамика внутривидовой структуры бобра в голоцене Восточной Европы и Западной Сибири // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. Тез. докл. Всес. совещ. М. С. 92–93.
- Кофман Г.Б. 1981. Исследования динамики роста организмов. Новосибирск. С. 36–55.
- Кудряшов В.С. 1973. Влияние промысла на структуру, размножение и численность бобровой популяции // Тез. докл. 5-го Всес. совещ. по бобру. Воронеж. С. 74–76.
- Кудряшов В.С. 1973. Факторы, определяющие движение численности населения бобров Окского заповедника в 1967–1972 гг. // Тез. докл. 5-го Всес. совещ. по бобру. Воронеж. С. 87.
- Кудряшов В.С. 1975. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окск. гос. запов. Вып. 11. Рязань. С. 5–124.
- Кучерук В.В., Бокштейн Ф.М. 1987. Некоторые итоги и задачи изучения грызунов фауны СССР // Зоол. ж. Т. 66. № 11. С. 1654–1667.
- Лавров Л.С. 1948. Некоторые наследственные особенности воронежских бобров // Тр. Воронежск. гос. запов. Вып. 2. Воронеж. С. 129–154.
- Лавров Л.С. 1953. Определение возраста у речных бобров // Тр. Воронежск. гос. запов. Вып. 4. Воронеж. С. 77–84.
- Лавров Л.С. 1960. Возрастные и половые особенности строения черепа бобра (*Castor fiber vistulanus* Matschie) // Тр. Воронежск. гос. запов. Вып. 9. Воронеж. С. 145–155.
- Лавров Л.С. 1969. Аборигенные колонии речных бобров в Евразии, их состояние, значение и пути охраны. // Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Тр. Воронежск. гос. запов. Вып. 14. Воронеж. С. 168–177.
- Лавров Л.С. 1978. Исследование вопросов биологии бобра и его разведение в условиях неволи в Воронежском заповеднике // Восстановление и изучение природных экосистем в Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Воронежск. гос. ун-т. С. 27–31.
- Лавров Л.С. 1981. Бобры Палеарктики. Воронеж: Воронежск. гос. ун-т. 272 с.
- Ланде Р., Бэрроуклаф Д.Ф. 1989. Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями // М. Сулей (ред.). Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир. С. 117–157.
- Ларина Н.И., Еремина И.В. 1988. Каталог основных неметрических вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–52.

- Лебедько Е. 2012. Возраст и размеры тела: ростовые модели // Животноводство России. № 9. С. 41–42.
- Лукашов В.В. 2009. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. М.: БИНОМ. 256 с.
- Льюин Б. 1987. Гены. М.: Мир. 544 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Макаров В.В., Сухарев О.И., Гулюкин А.М., Соколов М.Н., Литвинов О.Б. 2009. Бешенство енотовидных собак: статистический анализ заболеваемости // Ветеринария. № 6. С. 20–25.
- Матюшкин Е.Н. 2000. Традиции и приоритеты «заповедной» науки // Охрана дикой природы. №3 (18). С. 33–36.
- Матюшкин Е.Н. 1979. Рыси Голарктики // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 18. М. С. 76–162.
- Машкин В.И. 2007. Биология промысловых зверей России: Учебное пособие для студентов биологических (охотоведческих) факультетов вузов. Киров: ВГСХА. 424 с.
- Медников Б.М. 1969. Ненаследственная изменчивость и ее молекулярные механизмы // Усп. соврем. биол. Т. 68. № 3 (6). С. 399–411.
- Медников Б.М. 1987. Проблемы видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биол. Т.48. № 1. С. 15–26.
- Милишников А.Н., Савельев А.П., Лихнова О.П. 1997. Аллозимная изменчивость европейского бобра из бассейнов рек Березина и Чепца // Генетика. Т. 33. № 5. С. 667–672.
- Милишников А.Н. 2004. Популяционно-генетическая структура бобровых сообществ и оценка эффективной репродуктивной величины N_e элементарной популяции // Генетика. Т. 40. № 7. С. 949–960.
- Милишников А.Н. 2006. Формирование аллозимной изменчивости в популяциях млекопитающих. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. М.: ИПЭЭ РАН. 53 с.
- Минаева Т.Ю., Истомин А.В., Абражко В.И., Баженова Т.П., Кораблёв Н.П., Кураева Е.Н., Куракина И.В., Пугачевский А.В., Русанович Н.Р., Шапошников Е.С. 2001. К изучению реакции биоты Центрально-Лесного заповедника на изменения климата // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Рус. ун-т. С. 87–100.
- Молтби М., Гамильтон-Даер Ш. 1995. Кости животных из раскопок в Новгороде и его округе // Новгород и Новгородская земля. История и археология. Вып. 9. Новгород. С. 129–157.
- Монахов В.Г. 1999. Краниометрическая изменчивость соболя *Martes zibellina* (Carnivora, Mustelidae) в связи с реакклиматизацией // Зоол. ж. Т. 78. № 2. С. 260–265.
- Монахов В.Г. 2001. Фенетический анализ аборигенных и интродуцированных популяций соболя (*Martes zibellina*) России // Генетика. Т. 37. № 4. С. 1281–1289.
- Монахов В.Г., Ранюк М.Н. 2005. К фенетическому мониторингу популяционной структуры видов рода *Martes* // Вестн. охотоведения. Т. 2. № 1. С. 34–43.
- Монахов В.Г. 2012. Возрастные изменения размерного полового диморфизма у соболя в природе и неволе // Онтогенез. Т. 43. № 4. С. 287–298.
- Монахов В.Г. 2015. Географическая изменчивость соболя в ареале и филогеография // Экология. № 3. С. 219–228.
- Мюнтцинг А. 1967. Генетика. М.: Мир. 610 с.
- Назаров В.И. 2007. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: ЛКИ. 520 с.
- Нанова О.Г., Павлинов И.Я. 2009. Структура морфологического разнообразия признаков черепа трех видов хищных млекопитающих (Carnivora) // Зоол. ж. Т. 88. № 7. С. 883–891.

- Наумов Н.П., Никольский Г.В. 1962. О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных // Зоол. журн. Т. 51. № 8. С. 1132–1141.
- Николаев А.Г. 1978. История и современные тенденции развития бобровой популяции Воронежского заповедника // Восстановление и изучение природных экосистем в Воронежском государственном заповеднике. Воронеж: Воронежск. гос. ун-т. С. 54–59.
- Николаев А.Г. 1985. Особенности формирования и возрастная изменчивость рисунка жевательной поверхности зубов у речного бобра (*Castor fiber*) // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 233–234.
- Николаев А.Г. 1997. Структурированность и взаимосвязи внутривидовых группировок у бобров бассейна р. Воронеж // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Воронеж: БИОМИК. С. 157–158.
- Николаев А.Г. 1997. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях. Тр. Воронежск. гос. зап. Вып. 23. Воронеж: БИОМИК. С. 81–98.
- Николюк В.С. 1997. Общие принципы биомеханики челюстного аппарата млекопитающих // Зоол. ж. Т. 76. № 1. С. 94–103.
- Новиков Г.А. 1939. Европейская норка. Л.: Ленинградск. гос. ун-т. 178 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. М.: Мир. Т.1, 328 с.; т.2, 376 с.
- Олейников А.Ю., Савельев А.П. 2009. Экология дальневосточной популяции бобров (*Castor fiber*) березинского происхождения // М.Е. Никифоров (ред.). Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Матер. науч.-практ. конф. и X зоол. конф. Ч. 2. Сб. науч. работ. Минск. С. 127–129.
- Олейников А.Ю. 2011. Современное состояние популяций двух видов бобров (*Castor* sp.), акклиматизированных в Хабаровском крае // Исследования бобров в Евразии. Киров: ВНИИОЗ. С. 79–86.
- Орлов Ф.М. 1983. Словарь ветеринарных клинических терминов. М.: Россельхозиздат. 367 с.
- Орлов В.Н., Окулова Н.М. 2001. Применение уравнения Харди-Вайнберга для анализа географической изменчивости желтогорлой мыши *Apodemus flavicollis* (Muridae, Rodentia) // Зоол. ж. Т. 80. № 5. С. 607–617.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М. 2007. Эндемизм хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) и возможность сохранения рефугиумов в области покровного оледенения поздневалдайской эпохи // Докл. РАН. Т. 416. № 6. С. 841–844.
- Орлов В.Н. 2010. Модели видообразования млекопитающих // Матер. конф.: Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 62.
- Огнев С. И. 1947. Звери СССР и прилежащих стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 5. 809 с.
- Павлинов И.Я. 1977. Возрастные изменения черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia: Mustelidae) в позднем постнатальном периоде развития // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 82. Вып. 5. С. 33–50.
- Павлинов И.Я. 2003. Систематика современных млекопитающих. М.: МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журн. общ. биол. Т. 69. № 5. С. 344–354.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Лисовский А.А. 2008. Корреляционная структура щечных зубов песца (*Alopex lagopus*) // Зоол. ж. Т. 87. № 7. С. 1–14.

- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Т-во науч. изданий КМК. 604 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. 1973. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров. Т. 1. 536 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. 1974. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров. Т. 2. 460 с.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б. 2009. Территориальное распределение речного бобра в Окском заповеднике // Матер. межд. науч.-практ. конф. «Экология, эволюция и систематика животных». Рязань: НП «Голос губернии». С. 253–254.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б. 2011. История формирования и современное состояние популяции бобра на территории Окского заповедника // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. о-ва при РАН). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 362.
- Пантелеев П.А. 2000. Роль температурного фактора в географическом видообразовании (на примере грызунов) // Экология. №2. С. 83–88.
- Пантелеев П.А., Терехина А.Н., Варшавский А.А. 1990. Экогеографическая изменчивость грызунов. М.: Наука. 373 с.
- Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Симакин Л.В., Рожнов В.В. 2009. Результаты молекулярно-генетического анализа мтДНК лесной куницы, соболя и кидаса Северного Урала // Матер. конф. «Соврем. проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих». М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 74.
- Повецкая М.А. 1951. Изменение товарных свойств шкурки белок, акклиматизированных в новых районах // Вопр. товароведения пушно-мехового сырья. Вып. 10. М.: Гос. изд-во техн. и экон. лит. по вопросам заготовок. С. 18–33.
- Попов В.А. 1949. Материалы по экологии норки (*Mustela vison* Br.) и результаты акклиматизации ее в Татарской АССР // Тр. Казанск. ф-ла АН СССР. Сер. биол. и сельскохозяйств. н. Вып. 2. Казань. 142 с.
- Поярков В.С. 1953. Основы ведения бобрового хозяйства // Тр. Воронежск. гос. запов. Вып. 4. Воронеж. С. 51–65.
- Проворов Н.В. 1969. Современное состояние бобровых колоний в северо-западных областях европейской части РСФСР, перспективы их роста и реальные возможности использования в текущей пятилетке // Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Воронеж: Центрально-Черноземное книжное издательство. С. 75–79.
- Пугачевский А.В., Шапошников Е.С. 1999. Возрастная динамика древостоев и развитие лесных сообществ // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб. С. 325–332.
- Пузаченко Ю.Г. 1987. Экологические исследования наземных позвоночных // Зоол. ж. Т. 66. № 11. С. 1615–1623.
- Пузаченко Ю.Г. 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г. 2009. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Пузаченко Ю.Г., Кузьмин С.Л., Сандлерский Р.Б. 2011. Количественная оценка параметров ареалов (на примере представителей рода *Rana*) // Журн. общ. биол. Т. 72. № 5. С. 339–354.
- Пузаченко Ю.Г., Лапшов В.А. 1994. Анализ изометрических отображений в морфологии на примере нижней челюсти крыс (*Rattus*, Rodentia) // Журн. общ. биол. Т. 55. № 1. С. 96–109.

- Пузаченко Ю.Г., Санковский А.Г. 2005. Климатическая обусловленность чистой продукции биосферы // Изв. РАН. Сер. геогр. № 5. С. 5–19.
- Пузаченко А.Ю. 1993. Географическая изменчивость черепа гигантского слепыша *Spalax giganteus* (Rodentia, Spalacidae) // Зоол. ж. Т. 72. № 1. С. 112–119.
- Пузаченко А.Ю. 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоол. ж. Т. 80. № 3. С. 1–15.
- Пузаченко А.Ю. 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 2. Изменчивость самок, половой диморфизм и возрастная изменчивость // Зоол. ж. Т. 80. № 4. С. 476–481.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В. 2008. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоол. ж. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Пузаченко А.Ю. 2013. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. М. 48 с.
- Пузаченко А.Ю., Кораблёв Н.П. 2014. Морфологическое разнообразие в постнатальном онтогенезе черепа представителей двух семейств грызунов (Spalacidae, Castoridae, Rodentia) // Онтогенез. Т. 45. № 3. С. 187–200.
- Пукинская М.Ю. 2007. Индикационные признаки условий формирования еловых древостоев в Центрально-Лесном заповеднике // Тр. Центрально-лесного гос. природн. биосферн. запов. Вып. 5. Великие Луки. С. 310–315.
- Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г., Павлов М.П. 1985. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX в // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. С. 261–266.
- Ранюк М.Н., Монахов В.Г. 2011. Изменчивость краниологических признаков соболя (*Martes zibellina*), возникших в результате акклиматизации // Зоол. журн. Т. 90. №1. С. 82–96.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В. 1994. Микроэволюционный процесс. М.: ЦНИЛ. 364 с.
- Рожнов В.В., Абрамов А.В. 2006. Половой диморфизм перевязки *Vormela peregusna* (Carnivora: Mustelidae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 183–187.
- Рожнов В.В., Петрин А.А. 1998. Материалы по межвидовым отношениям европейской норки (*Mustela lutreola* L.) с близкородственными видами в период покоя половой системы животных // В.Е Соколов, В.В. Рожнов, М.А. Сербенюк (ред.). Поведение, коммуникации и экология млекопитающих. М. С. 67–105.
- Россолимо О.Л. 1958. Возрастная изменчивость черепа нутрии // Уч. зап. МГПИ. М. Т. 84. С. 83–134.
- Россолимо О.Л. 1979. Географическая изменчивость, градиент среды и адаптивная организация млекопитающих // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М. Т. 18. С. 44–75.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. 1974. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 79. № 6. С. 23–35.
- Рябов Л.С. 1962. Некоторые возрастные особенности морфологии кавказских лесных и каменных куниц // Зоол. ж. Т. 41. № 11. С. 1731–1738.
- Савельев А.П. 1989. Сравнительная биологическая характеристика европейских и канадских бобров в СССР (адаптивные изменения при акклиматизации). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: ВНИИПрирода. 19 с.
- Савельев А.П., Ставровский Д.Д. 1989. Морфологические изменения у акклиматизированных в Приамурье бобров березинского происхождения // Тез. докл. 6-й зоол. конф. «Динамика зооценозов, проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии». (Витебск, 19–21 сент. 1989). Минск. С. 219–220.

- Савельев А.П. 2000. Нерешенные вопросы систематики и перспективы описания новых таксонов у рецентных бобров (*Castor* sp.) Евразии // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. С. 144–148.
- Савельев А.П. 2003. Биологические особенности аборигенных и искусственно созданных популяций бобров Евразии и их значение для стратегии управления ресурсами. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Киров: ВНИИОЗ. 50 с.
- Савельев А.П., Путинцев Н.И., Кыныраа М.М., Савельев А.А. 2007. Современное состояние ресурсов бобров в республике Тыва и неотложные задачи управления ими // Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и общества. Вып. 9. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН. С. 268–274.
- Савельев А.П. 2009. Концепции, полезные в практике управления и сохранения популяций диких животных // Вестн. Удмуртск. ун-та. Биология. Науки о Земле. Вып. 1. С. 73–79.
- Савельев А.П., Мунцлингер П., Албрехтова А. 2011. Ревизия происхождения и «чистоты» аборигенных бобров России и Беларуси с использованием новых генетических данных // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. о-ва при РАН). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 418.
- Савельев А.П. 2011. Спасенный расселением // Охота и охотничьи ресурсы Российской Федерации. М.: МПР РФ. С. 161–165.
- Самусенко Э.Г., Фоменков А.Н. 1983. Сходство и различия белорусских и воронежской популяций бобров // Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии. Минск: Ураджай. С. 145–146.
- Сафонов В.Г. 1966. Морфологические особенности и структура популяций бобра // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Вып. 4. С. 5–19.
- Сафонов В.Г., Павлов М.П. 1973. Речной бобр (*Castor fiber* L.) // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров: ВНИИОЗ. Т. 1. С. 203–293.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П. 1984. Изменчивость годовых слоев в цементе зубов бобров и некоторые причины, ее определяющие // Тез. докл. Всес. конф. «Регистрирующие структуры и определение возраста млекопитающих». М. С. 58–60.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П. 2001. Бобры стран Содружества: ресурсы, транслокации, промысел // Тр. Волжско-Камск. запов. Вып. 4. Казань. С. 27–38.
- Сегаль А.Н. 1975. Очерк экологии и физиологии американской норки. Новосибирск: Наука. 261 с.
- Сидорович В.Е., Крук Х., Макдональд Д.В. 1997. Тестирование конкуренции в гильдии кунных // Куньи в Беларуси. Эволюционная биология, демография и биоценологические связи. Минск: Золотой улей. С. 107–114.
- Скалон В.Н. 1951. Речные бобры Северной Азии. М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. прир. 207 с.
- Смирнов В.С., Шварц С.С. 1959. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Вопр. акклиматизации млекопитающих на Урале. Тр. АН СССР. Урал. фил. Ин-т биологии. Вып. 18. Свердловск. С. 91–137.
- Соколов В.Е. 1977. Систематика млекопитающих (Отряды: зайцеобразных, грызунов). М.: Высш. школа. 494 с.
- Соловьев В.А. 1964. Интродукция бобра и ее результаты в верховьях бассейнов рек Западной Двины, Мсты и Волги // Уч. зап. Калининск. гос. пед. ин-та. Т.31. Калинин.
- Соловьев В.А. 1967. Речной бобр Валдайской возвышенности и Верхневолжских низин. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 18 с.

- Соловьев В.А. 1971. Количественный учет бобра методом измерения ширины следов резца на древесных погрызах // Уч. зап. Рязанск. пединститута Т. 105. Рязань. С. 110–125.
- Соловьев В.А. 1985. Некоторые морфологические изменения черепа речного бобра в связи с реаклиматизацией в Западном Притиманье // Сб. науч. тр. Калининск. гос. ун-та. Калинин. С.133–139.
- Соловьев В.А. 1991. Речной бобр европейского Северо-востока. Л.: ЛГУ. 208 с.
- Сорокин М.Г. 1954. Биологические и морфологические изменения енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray), акклиматизированной в Калининской области. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Калинин. 20 с.
- Сорокин М.Г. 1956. Биологические и морфологические изменения енотовидной собаки, акклиматизированной в Калининской области // Уч. зап. Калининск. гос. пед. ин-та. Т. 20. Калинин. С. 183–214.
- Ставровский Д.Д., Ватолин Б.А. 1979. Результаты акклиматизации речного бобра (*Castor fiber* L.) березинской популяции в Брянской области // Заповедники Белоруссии. Вып. 3. Минск: Ураджай. С. 122–128.
- Ставровский Д.Д. 1986. Бобры Березинского биосферного заповедника (морфо-экологический анализ популяций). Минск: Ураджай. 111 с.
- Теплов В.В. 2004. Распространение и экология млекопитающих. Речной бобр // Млекопитающие Печеро-Ильчского заповедника. Сыктывкар. С. 189–205.
- Терновский Д.В. Терновская Ю.Г. 1994. Экология куницеобразных. Новосибирск. 200 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 301 с.
- Ткаченко В.С. 1990. О нарушениях строения черепа у семи видов песчанок (*Meriones*, *Cricetidae*) фауны СССР // Зоол. ж. Т. 69. № 8. С. 155–157.
- Трапезов О.В. 2013. Доместикация как самое раннее интеллектуальное достижение человечества // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 17. № 4(2). С. 872–883.
- Трут Л.Н. 1997. Эволюционная концепция Д.К. Беляева — десять лет спустя // Генетика. Т. 33. № 8. С. 1060–1068.
- Туманов И.Л., Терновский Д.В. 1975. Европейскую норку — под охрану // Наша охота. Л. С. 275–279.
- Туманов И.Л. 1996. Проблема европейской норки (*Mustela lutreola* L.): причины исчезновения и стратегия охраны // Зоол. ж. Т. 75. № 9. С. 1394–1403.
- Туманов И.Л. 2001. Половозрастная структура популяций европейской и американской норки // Матер. эколого-просветительского семинара: Сохранение европейской норки в России — итоги и перспективы. Центральнo-Лесной заповедник. Нелидово. С. 17–21.
- Туманов И.Л. 2009. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). Санкт-Петербург: Бранко. 448 с.
- Чашухин В.А. 2009. Норка американская. М.: Т-во науч. изданий КМК. 103 с.
- Чесноков Н.И. 1989. Дикie животные меняют адреса. Теория и практика акклиматизации. М.: Мысль. 221 с.
- Уиллиамс У.Т., Д.Н. Ланс 1986. Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука. С. 269–301.
- Улявичюс А.С. 1988. Сравнительный фенетический анализ населения бобра // Териологические исследования в Литве. Вильнюс. С.24–30.
- Федюшин А.В. 1935. Речной бобр, его история, жизнь и опыты по разведению. М.: Главпушнина НКВД. 356 с.
- Фомин С.В., Фомина Н.С., Трапезов О.В. 2011. Фенотипический параллелизм в аберрациях окраски волосяного покрова у северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*), аме-

- риканских норок (*Mustela vison*) и соболей (*Martes zibellina*) // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 15. №3. С. 439–515.
- Фролов В.В., Бейдик О.В., Анников В.В., Волков А.А. 2006. Стоматология собак. М.: Аквариум-Принт. 288 с.
- Харламова А.В., Фалеев В.И., Трапезов О.В. 1999. Изменения размеров и формы черепа американской норки (*Mustela vison* Schhreb.) при селекции на ручной и агрессивный тип поведения // Докл. РАН. Т. 367. № 2. С. 276–278.
- Харламова А.В., Фалеев В.И., Трапезов О.В. 2000. Влияние селекции по поведению на краниологические признаки американской норки (*Mustela vison*) // Генетика. Т. 36. № 6. С. 823–828.
- Хлебович В.К. 1938. Итоги экспедиции по обследованию и количественному учету бобров в бассейне р. Воронеж в 1934 году // Тр. Воронежск. гос. запов. Вып. 1. Воронеж. С. 145–169.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. 2011. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Рос. ж. биол. инвазий. № 3. С. 79–88.
- Холодова М.В. 2009. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление // Молекулярная биология. Т. 43. № 5. С. 910–917.
- Холодова М.В., Арамилев С.В., Воробьев П.А., Полторак Н.П., Рожнов В.В. 2007. Генетическая вариабельность пятнистых оленей (*Cervus nippon*) из Приморского края и Европейской части России: анализ нуклеотидных последовательностей D-петли мтДНК // Матер. межд. науч. конф. «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики». (Черноголовка, 26–30 нояб. 2007). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 270–277.
- Церевитинов В.Ф. 1951. Изменчивость меха ондатры в связи с ее акклиматизацией в СССР // Вопр. товароведения пушно-мехового сырья. Вып. 10. М.: Гос. изд-во техн. и экон. лит. по вопросам заготовок. С. 34–58.
- Шварц С.С. 1959. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // Вопр. акклиматизации млекопитающих на Урале. Тр. Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. Свердловск. С. 3–22.
- Шварц С.С., Добринский Л.Н., Большаков В.Н., Бирлов Р.И. 1963. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных // Тр. Ин-та биологии. Уральский ф-л АН СССР. Свердловск. С. 3–10.
- Шварц С.С. 1963. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие // Тр. Ин-та биологии. Уральский ф-л АН СССР. Вып. 29. Свердловск. С. 5–14.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука. 452 с.
- Шмальгаузен И.И. 1983. Пути и закономерности эволюционного. Избранные труды. М.: Наука. 360 с.
- Шубин И.Г., Шубин Н.Г. 1975. Половой диморфизм и его особенности у кунных // Журн. общ. биол. Т. 36. № 2. С. 283–290.
- Щербаков И.Д. 1947. Расселение и учет бобров в Центрально-Лесном государственном заповеднике. Отчет. Архив Центрально-Лесного заповедника.
- Щербаков И.Д. 1960. Расселение и численность бобров в Мордовской АССР // Тр. Воронежск. гос. запов. Вып. 11. Воронеж. С. 31–40.
- Юдин В.Г. 1977. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. М.: Наука. 161 с.

- Юргенсон П.Б. 1947. О половом диморфизме в питании как экологической адаптации вида // Бюлл. Моск. о-ва. испыт. прир. Отд. биол. Т. 52. № 46. С. 33.
- Юргенсон И.А., Юргенсон П.Б. 1951. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного заповедника и его окрестностей. (Итоги за 1931-1950 гг.). Архив Центрально-Лесного заповедника.
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 362 с.
- Яблоков А.В. 1980. Фенетика. М.: Наука. 135 с.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк. 303 с.
- Яскин В.А., Емельченко Н.Н. 2003. Сезонная и географическая изменчивость объема мозговой капсулы красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) // Зоол. ж. Т. 82. № 11. С. 1375–1380.
- Abramov A.V. 1999. A taxonomic review of the genus *Mustela* (Mammalia, Carnivora) // Zoo-syst. Ross. Vol. 8. No. 2. P. 357–364.
- Abramov A.V., Tumanov I.L. 2003. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* (Carnivora, Mustelidae) from NW part of Russia // Acta Theriol. Vol. 48. No. 2. P. 239–246.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Yu. 2005. Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles spp.* (Carnivora, Mustelidae) // Zool. Anzeiger. Vol. 244. No. 1. P. 11–29.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Yu., Wiig Ø. 2009. Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 157. P. 433–450.
- Andersen D.H., Pertoldi C., Loeschcke V., Sacali V. 2006. Developmental instability, hybridization and heterozygosity in stick insects of the genus *Bacillus* (Insecta, Phasmatodea) with different models of reproduction // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 87. P. 249–259.
- Ansonge H. 1994. Intrapopular skull variability in the red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia: Carnivora: Canidae) // Zool. Abh., Staat. Mus. Tierk. Dresden. Vol. 48. P. 103–123.
- Ansonge H. 2001. Assessing non-metric skeleton characters as a morphological tool // Zoology. Vol. 104. P. 268–277.
- Ansonge H., Ranyuk M., Kauhala K., Kowalczyk R., Stier N. 2009. Raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, populations in the area of origin and in colonised regions — the epigenetic variability of an immigrant // Ann. Zool. Fenn. Vol. 46. No. 1. P. 51–62.
- Alados L.A., Escós J., Emlen J.M. 1995. Fluctuating asymmetry and fractal dimension of the sagittal suture as indicators of inbreeding depression in dama and dorcas gazelles // Can. J. Zool. Vol. 73. No. 10. P. 1967–1974.
- Asahara M. 2014. Shape variation in the skull within and between wild populations of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Japan // Mammal Study. Vol. 39. No. 2. P. 105–113.
- Ashton K.G., Tracy M.C., Queiroz A. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? // The Amer. Natur. Vol. 156. P. 390–415.
- Aryan I.R. 1993. Asymmetry in the skulls of California sea otters (*Enhydra lutra nereis*) // Marine Mammal Sci. Vol. 9. No. 2. P. 190–194.
- Avise J.S. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, Massachusetts London, England: Harvard Univ. Press. 447 p.
- Bacigalupe L.D. 2009. Biological invasions and phenotypic evolution: a quantitative genetic perspective // Biol. Invasions. Vol. 11. P. 2243–2250.
- Bandelt H.J., Forster P., Rohlf A. 1999. Median-Joining Networks for inferring Intra specific Phylogenies // Mol. Biol. Evol. Vol. 16. No. 1. P. 37–48.
- Barabash-Nikiforov I.I. 1962. The sea otter. Translated from Russian by Israel Programm for Scientific Translations. Israel. 227 p.

- Bauchau V. 1988. Non-metrical variation in wild mammals: a bibliography // *Mammal Revue*. Vol. 18. P. 195–200.
- Beasley D., Bonisoli-Alquati A., Mousseau T.A. 2013. The use of fluctuating asymmetry as a measure of environmentally induced developmental instability: A meta-analysis // *Ecol. Indicators*. Vol. 30. P. 218–226.
- Bechshoft T.O., Riget F.F., Wiig ø., Sonne C. 2008. Fluctuating asymmetry in metric traits; a practical example of calculating asymmetry, measurement error, and repeatability // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 45. P. 32–38.
- Bejenaru L., Stanc S., Popovici M., Balasescu A. 2015. Beavers (*Castor fiber*) in the Past: Holocene Archaeological Evidence for Beavers in Romania // *Int. J. Osteoarchaeology*. Vol. 25. P. 375–391.
- Belliveau A.M., Farid A., O'Connell M., Wright J. M. 1999. Assessment of genetic variability in captive and wild American mink (*Mustela vison*) using microsatellite markers // *Can. J. Animal Sci.* Vol. 79. No. 1. P. 7–16.
- Berry A.C., Berry R.J. 1967. Epigenetic variation in the human cranium // *J. Anat.* Vol. 101. P. 361–379.
- Berry R.J. 1986. Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 28. P. 205–230.
- Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth // *Human Biol.* Vol. 10. P. 181–213.
- Bifulchi A., Picard D., Lemaire C., Cormier J.P., Pagano A. 2010. Evidence of admixture between differentiated genetic pools at a regional scale in an invasive carnivore // *Conserv. Genet.* No. 11. P. 1–9.
- Bochkov A.V., Labrzycka A., Skoracki M., Saveljev A.P. 2012. Fur mites of the genus *Schizocarpus* Trouessart (Acari: Chirodiscidae) parasiting the Eurasian beaver *Castor fiber bolorussicus* Lavrov (Rodentia: Castoridae) in NE Poland (Suwalki) // *Zootaxa*. Vol. 3162. P. 39–59.
- Bohonak A.J. 2002. IBD (Isolation By Distance): a program for analyses of isolation by distance // *J. Heredity*. Vol. 93. P. 153–154.
- Bonesi L., Palazon S. 2007. The American mink in Europe: Status, impacts, and control // *Biol. Conserv.* Vol. 134. P. 470–483.
- Borisov V.I., Baranov A.S., Valetsky A.V., Zakharov V.M. 1997. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB // *Acta Theriol. Suppl.* Vol. 4. P. 17–26.
- Bouwmeester J., Mulder J.L., Van Bree P. 1989. High incidence of malocclusions in an isolated population of the red fox (*Vulpes vulpes*) in The Netherlands // *J. Zool., Lond.* Vol. 219. P. 123–136.
- Brown J.H., Laziewski R.C. 1972. Metabolism of weasels: the cost of being long and thin // *Ecology*. Vol. 53. P. 939–943.
- Brzeziński M., Marzec M. 2003. The origin, dispersal and distribution of the American mink *Mustela vison* in Poland // *Acta Theriol.* Vol. 48. P. 505–514.
- Busher E.P. 2001. The long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // *Тр. Волжско-Камск. запов. Вып. 4. Казань, С. 39–50.*
- Campbell R.D., Nouvellet P., Newman C., Macdonald D.W., Rosell F. 2012. The influence of mean climate trends and climate variance on beaver survival and recruitment dynamics // *Global Change Biology*. Vol. 18. No. 9. P. 2730–2742.
- Campbell R.D., Nouvellet P., Newman C., Macdonald D.W., Rosell F. 2013. Proximate weather patterns and spring green-up phenology effect Eurasian beaver (*Castor fiber*) body mass and reproductive success: the implications of climate change and topography // *Global Change Biol.* Vol. 19. No. 4. P. 1311–1324.

- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Australian J. Ecol. Vol. 18. P. 117–143.
- Cuervo J.J., Dhaoui M., Espeso G. 2011. Fluctuating asymmetry and blood parameters in three endangered gazelle species // Mammalian Biol. Vol. 76. P. 498–505.
- Davison A., Birks J.D.S., Brooks R.C., Messenger J.E., Griffiths H.I. 2001. Mitochondrial phylogeography and population history of pine martens, *Martes martes*, compared with polecats, *Mustela putorius* // Mol. Ecol. Vol. 7. P. 1776–1778.
- Dayan T., Simberloff D., Tchernov E., Yom-Tov Y. 1989. Inter- and intraspecific displacement in Mustelids // Ecology. Vol. 70. No. 5. P. 1526–1539.
- Dayan T., Simberloff D. 1994. Character displacement, sexual size dimorphism, and morphological variation among British and Irish Mustelids // Ecology. Vol. 75. P. 1063–1073.
- Dayan T., Simberloff D. 1998. Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations // Mammal Rev. Vol. 28. P. 99–124.
- De Marinis A.M. 1995. Craniometric variability of polecat *Mustela putorius* L., 1758 from North-Central Italy // Hystrix (n.s.). Vol. 7. P. 57–68.
- Dillman B.V., Barnett R.J. 1984. Skull size in beavers from California to Alaska // The Murrelet. Vol. 65. No. 3. P. 78–79.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. 2008. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // Mol. Ecol. Vol. 17. P. 431–449.
- Drygala F., Stier N., Zoller H., Bögelsack K., Mix H.M., Roth M. 2008. Habitat use of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in north-eastern Germany // Mammal Biol. Vol. 73. P. 371–378.
- Drygala F., Stier N., Zoller H., Mix H.M., Bögelsack K., Roth M. 2008. Spatial organisation and intra-specific relationship of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Central Europe // Wildl. Biol. Vol. 14. P. 457–466.
- Drygala F., Zoller H. 2013. Spatial use and interaction of the invasive raccoon dog and the native red fox in Central Europe: competition or coexistence? // Eur. J. Wildl. Res. Vol. 59. P. 683–691.
- Drygala F., Korablёv N., Ansoerge H., Fickel J., Isomursa M., Elmeros M., Kowalczyk R., Baltrunaite L., Saarma U., Schulze C., Borkenhagen P., Frantz C.A. 2016. Homogenous population genetic structure of the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Europe as a result of rapid population expansion // PLoS ONE. Vol. 11. No. 4: e0153098. doi:10.1371/journal.pone.0153098.
- Ducrož J.F., Stubbe M., Saveljev A.P., Heidecke D., Samjaa R., Ulevicius A., Stubbe A., Durka W. 2005. Genetic variation and population structure of the Eurasian beaver *Castor fiber* in Eastern Europe and Asia // J. Mammal. Vol. 86. No. 6. P. 1059–1067.
- Durka W., Babik W., Ducrož J. F., Heidecke D., Rosell F., Samjaa R., Saveljev A.P., Stubbe A., Ulevicius A., Stubbe M. 2005. Mitochondrial phylogeography of the Eurasian beaver *Castor fiber* L. // Mol. Ecol. Vol. 14. No. 12. P. 3843–3856.
- Dunstone N. 1993. The Mink. London: T & A D Poyser Natural History. 232 p.
- Dzięciółowski R., Gozdziwski J. 1999. The reintroduction of European beaver, *Castor fiber*, in Poland. A success story // P.E. Busher, R.M. Dzieciolowski (eds.). Beaver Protection, Management, and Utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic Press. P. 31–35.
- Edmunds S. 2007. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management // Mol. Ecol. Vol. 16. P. 463–475.

- Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // T.J.M. Schopf (ed.). Models in Paleobiology. San Francisco: Freeman Cooper. P. 82–115.
- Erlinge S. 1979. Adaptive significance of sexual dimorphism in weasel // *Oikos*. Vol. 33. P. 233–245.
- Espenkötter E. 1982. Vergleichende quantitative Untersuchungen an Iltissen und Frettchen. Diss. Thesis. Veterinary Highschool Hannover.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // *Evolutionary Bioinformatics Online*. Vol. 1. P. 47–50.
- Frahnert S. 2000. Wachstumsbedingte Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers, *Castor fiber* L., 1758 (Rodentia, Castoridae): Taxonomische Bedeutung and Diskission funktioneller Aspekte // *Bonn. zool. Beitr.* Bd. 49. Nr. 1–4. S. 131–153.
- Frahnert S., Heidecke D. 1992. Kranio-metrische Analyse Eurasischer Biber, *Castor fiber* L. (Rodentia, Castoridae) — erste Ergebnisse // *Semiaquatische Säugetiere. Wiss. Beitr. Univ. Halle.* Bd. 1. S. 175–189.
- Frosch C., Haase P., Nowak C. 2011. First set of microsatellite markers for genetic characterization of the Eurasian beaver (*Castor fiber*) based on tissue and hair samples // *Eur. J. Wildl. Res.* Vol. 57. P. 679–682.
- Frosch C., Kraus R.H.S., Angst C., Allgöwer R., Michaux J., et al. 2014. The Genetic Legacy of Multiple Beaver Reintroductions in Central Europe // *PLoS ONE*. Vol. 9. No 5: e97619. doi:10.1371/journal.pone.0097619
- Gabrys G., Ważna A. 2003. Subspecies of the European beaver *Castor fiber* L., 1758 // *Acta Theriol.* Vol. 48. No. 4. P. 433–439.
- Gay S.W., Best T.L. 1995. Geographic variation in sexual dimorphism of the puma (*Puma concolor*) in North and South America // *Southwest. Nat.* Vol. 40. P. 148–159.
- Gannon M.R., Michael R., Willig J., Knox J. 1992. Morphometric variation, measurement error, and fluctuating asymmetry in the red fig-eating bat (*Stenoderma rufum*) // *Texas J. Sci.* Vol. 44. No. 4. P. 389–404.
- Genovesi P., Bacher S., Kobelt M., Pascal M., Scalera R. 2009. Alien mammals of Europe // *Handbook of Alien Species in Europe*. Dordrecht: Springer. P. 119–128.
- Gittelman J.I. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates // *Oecologia*. Vol. 67. P. 540–554.
- Gittleman J.L., Van Valkenburgh B. 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioural ecology // *J. Zool.* Vol. 242. P. 97–117.
- Goodenough A.T., Stafford R., Catlin-Groves C.L., Smith A.L., Hart A.G. 2010. Within- and among observer variation in measurements of animal biometrics and their influence on accurate antification of common biometric-based condition indices // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 47. P. 323–334.
- Gould S.J. 1975. Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain // *Contributions to Primatology*. Vol. 5. P. 244–292.
- Griffith B., Scott J.M., Carpenter J.W., Reed C. 1989. Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy // *Science*. Vol. 245. No. 4917. P. 477–480.
- Haba C., Oshida T., Sasaki M., Endo H., Ichikawa H., Masuda Y. 2008. Morphological variation of the Japanese raccoon dog: implications for geographical isolation and environmental adaptation // *J. Zool.* Vol. 274. P. 239–247.
- Habermehl K.H. 1986. Altersbestimmung bei Wild und Pelztieren. Hamburg; Berlin: Verlag P. Purey. 223 S.
- Hall E. R. 1981. The mammals of North America. Second ed. New York: John Wiley and Sons. 600 p.

- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. Ser. Vol. 41. P. 95–98.
- Halley D.J. 2011. Sourcing Eurasian beaver *Castor fiber* stock for reintroductions in Great Britain and Western Europe // Mammal Rev. Vol. 41. No. 1. P. 40–53.
- Halley D., Rosell F., Saveljev A. 2012. Population and distribution of Eurasian beaver (*Castor fiber*) // Baltic Forestry. Vol. 18. No. 1. P. 168–174.
- Halley D.J., Rosell F. 2002. The beaver's reconquest of Eurasia: status, population development, and management of a conservation success // Mammal Rev. Vol. 32. P. 153–178.
- Halley D.J. 2011. Sourcing Eurasian beaver *Castor fiber* stock for reintroductions in Great Britain and Western Europe // Mammal Rev. Vol. 41. P. 40–53.
- Harada Y., Ogawa K., Mori S., Kobayashi S., Kubo H., Kiyosue T. 1989. Variations of dentition in raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides viverrinus* T.). Anomalies in number of the teeth // Jap. J. Oral Biol. Vol. 31. No. 3. P. 257–264.
- Hartman G. 1994. Ecological studies of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population. Dissertation. Swedish Univ. of Agricultural Sciences Department of Wildlife Ecology. Uppsala. 109 p.
- Hartova-Nentvichova M., Andera M., Hart V. 2010. Sexual dimorphism of cranial measurements in the red fox *Vulpes vulpes* (Canidae, Carnivora) from the Czech Republic // Folia Zool. Vol. 59. No. 4. P. 285–294.
- Hammershøj M., Pertoldi C., Asferg T., Møller T.B., Kristensen N.B. 2005. Danish free-ranging mink populations consist mainly of farm animals: evidence from microsatellite and stable isotope analyses // J. Nature Conserv. Vol. 13. P. 267–274.
- Hammershøj M., Thomsen E.A., Madsen A.B. 2004. Diet of freeranging American mink and European polecat in Denmark // Acta Theriol. Vol. 49. P. 337–347.
- Huxley J.S. 1932. Problems of relative growth. New York: Dover Publications. 312 p.
- Harding L.E., Smith F.A. 2009. *Mustela* or *Vison*? Evidence for the taxonomic status of the American mink and a distinct biogeographic radiation of American weasels // Mol. Phylogen. Evol. Vol. 52. P. 632–642.
- Helle P., Paule L., Sevcenko L.S., Danko S., Panigaj L., Vit'az V. 1989. Craniometrical investigation of the red fox (*Vulpes vulpes*) from Slovak Carpathians and adjacent lowlands // Folia Zool. Vol. 38. P. 139–155.
- Helle E., Kauhala K. 1993. Age structure, mortality and ratio of raccoon dog in Finland / E. Helle, // J. Mammal. Vol. 74. No. 4. P. 936–942.
- Hillis T.L., Mallory F.F. 1996. Sexual dimorphism in wolves (*Canis lupus*) of the Keewatin District, Northeast Territories, Canada // Can. J. Zool. Vol. 74. P. 721–725.
- Hong Y.J., Kim K.-S., Lee H., Min M.-S. 2013. Population genetic study of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in South Korea using newly developed 12 microsatellite markers // Genes Genet. Syst. Vol. 88. P. 69–76.
- Horn S., Benecke N., Hufthammer A.K., Schouwenburg C., Toskan B., Hofreiter M. 2009. DNA from thousands of years ago: insights into the genetic history of the Eurasian beaver (*Castor fiber*) // Abstracts of 5th International beaver symposium. Dubingiai, Lithuania. Kaunas: Vitautas Magnus Univ. P. 40.
- Horn S., Prost S., Stiller M., Makowiecki D., Kuznetsova T., Benecke N., Pucher E., Hufthammer A.-K., Schouwenburg C., Shapiro B., Hofreiter M. 2014. Ancient mitochondrial DNA and the genetic history of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Europe // Mol. Ecol. Vol. 23. P. 1717–1729.
- Howe W.L., Parsons P.A. 1967. Genotype and environment in the determination of minor skeletal variants and body weight in mice // J. Embryol. Exp. Morph. Vol. 17. P. 283–292.

- Howell A.B. 1925. Asymmetry in the skulls of mammals // Proc. U.S. Natnl Mus. Vol. 67. Article 27. 18 p.
- Hundertmark K.J., Shields G.F., Udina I.G., Bowyer R.T., Danilkin A.A., Schwartz C.C. 2002. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): late Pleistocene divergence and population expansion // Mol. Phylogen. Evol. Vol. 22. P. 375–387.
- Huston M.H., Wolvertson S. 2011. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule and related phenomena // Ecol. Monograph. Vol. 81. P. 349–405.
- Hutchinson G.E. 1978. An Introduction to Population Ecology. Yale Univ. Press. 260 p.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 1998. Predation in vertebrate communities: the Białowieża Primeval Forest as a case study // Ecol. Stud. Vol. 135. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag. 450 p.
- Johnson D.D., Macdonald D.W., Dickman A.J. 2000. An analysis and review of the sociobiology of the Mustelidae // Mamm. Rev. Vol. 30. P. 171–196.
- Kauhala K., Helle E., Taskinen K. 1993. Home range of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in southern Finland // J. Zool., London. Vol. 231. P. 95–106.
- Kauhala K., Kowalczyk R. 2011. Invasion of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe: History of colonization features behind its success, and threats to native fauna // Curr. Zool. Vol. 57. P. 584–598.
- Kauhala K., Saeki M. 2004. Finnish and Japanese raccoon dogs: On the road to speciation? // D.W. Macdonald, C. Sillero-Zubiri (eds.). Biology and Conservation of Wild Canids. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 217–226.
- Kauhala K., Viranta S., Kishimoto M., Helle E., Obara I. 1998. Skull and tooth morphology of Finnish and Japanese raccoon dogs // Ann. Zool. Fenn. Vol. 35. No. 1. P. 1–16.
- Kidd A.G. 2008. Mink gone wild: hybridization between escaped farm and wild American mink (*Neovison vison*) in a natural context. Thesis in the Masters of Science (M.Sc.) in Biology. Laurentian Univ., Sudbury, Ontario, Canada. 68 p.
- Kilvitis H., Alvarez M., Foust C.M., Robertson M., Schrey A.W., Richards C.L. 2014. Ecological epigenetics // C. Landry, N. Aubin-Horth (eds.). Ecological and evolutionary genomics. Dordrecht: Springer. P. 191–210.
- Kim S.-In., Suzuki J., Oh D., Koyabu T., Oshida H., Lee H., Min M.-S., Kimura J. 2012. Sexual Dimorphism of Craniodental Morphology in the Raccoon Dog *Nyctereutes procyonoides* from South Korea // J. Vet. Med. Sci. Vol. 74. No. 12. P. 1609–1616.
- Kim S., Oshida T., Lee H., Min M.-S., Kimura J. 2015. Skull morphological variation of raccoon dogs *Nyctereutes* // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 116. No. 4. P. 856–872.
- Kitchener A.C., Lynch J.M. 2000. A morphometric comparison of the skulls of fossil British and extant European beavers, *Castor fiber* // Scottish Natural Heritage Review. No 127. 31 p.
- Klingenberg C.P. 1996. Multivariate allometry // L.F. Marcus et al. (eds.). Advances in Morphometrics. New York: Plenum Press. P. 23–49.
- Klingenberg C.P. 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis // Phil. Trans. Roy. Soc. B: Biol. Sci. Vol. 369. No. 1649: 20130249. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0249>.
- Komosa M., Frackowiak H., Godynicki S. 2007. Skull of Neolithic Eurasian Beavers (*Castor fiber* L.) in Comparison with Skulls of Contemporary Beavers Natural Biotopes of Wielkopolska Region (Poland) // Polish J. Environ. Stud. Vol. 16. No. 5. P. 697–705.
- Korablev N.P. 2006. Metric and non-metric characteristics of maternal and reintroduced beaver populations of European Russia // Abstracts of 4th European Beaver Symposium 3th Euro-American Beaver Congress. Freising, (Germany, 11–14 Sept. 2006). P. 34.

- Korablev N., Zheltukhin A., Zavyalov N., Puzachenko Yu. 2009. Long-term dynamics of reintroduced population of European beaver Central-Forest reserves' area // Abstracts of 5th International beaver symposium. Dubingiai, Lithuania Kaunas: Univ. Vitautas Magnus. P. 43.
- Korablev N., Puzachenko Yu., Zavyalov N., Zheltukhin A. 2011. Long-term Dynamics and Morphological Peculiarities of Reintroduced Beaver Population in the Upper Volga Basin // Baltic Forestry. Vol. 17. No. 1. P. 136–146.
- Korablev N., Zheltukhin A., Zavyalov N., Puzachenko Yu. 2012. General look on translocations: Patterns of morphological variability in reintroduced populations of *Castor fiber* // Abstracts 6th International Beaver Symposium. Univ. of Zagreb, Croatia. P. 29.
- Korablev N.P., Szuma E. 2014. Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: looking at translocations from a morphological point of view // Acta Theriol. Vol. 59. No. 1. P. 61–79.
- Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N. 2013. Morphophenetic Analysis of American Mink (*Neovison vison*) Populations from the Caspian-Baltic Watershed // Rus. J. Biol. Invasions. Vol. 4. No. 1. P. 24–38.
- Korablev N.P., Korablev M.P., Korablev P.N., Tumanov I.L. 2015. The Factors of Morphological Variation in Craniometrical Traits of the American Mink (*Neovison vison*) // Rus. J. Biol. Invasions. Vol. 6. No. 1. P. 21–36.
- Korablev N.P., Szuma E., Korablev P.N., Zinoviev A.V. 2017. Dental polymorphism of the raccoon dog in indigenous and invasive populations: internal and external causation // Mammal Research. T. 62. № 2. C. 163–177.
- Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A., Jędrzejewski W. 2008. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland // Can. J. Zool. Vol. 86. P. 1389–1396.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jędrzejewska B., Ansoerge H., Bunevich A. 2008. Reproduction and mortality of invasive raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in the Bialowieza Premeval Forest (eastern Poland) // Ann. Zool. Fenn. Vol. 46. P. 291–301.
- Kruska D. 1996. The effect of domestication on brain size and composition in the mink (*Mustela vison*) // J. Zool., London. Vol. 239. P. 645–661.
- Kruska D. 2005. On the Evolutionary Significance of Encephalization in Some Eutherian Mammals: Effects of Adaptive Radiation, Domestication, and Feralization // Brain Behav. Evol. Vol. 65. P. 73–108.
- Kruska D., Röhrs M. 1974. Comparative-Quantitative Investigations on Brains of Feral Pigs from the Galapagos Islands and of European Domestic Pigs // Z. Anat. Entwickl.-Gesch. Vol. 144. P. 61–73.
- Kruska D., Sidorovich V. 2003. Comparative allometrics in mink (*Mustela vison*) of Canadian and Belarus origin; taxonomic status // Mammalian Biol. Vol. 68. P. 257–276.
- Kruskal J.B., Wish M. 1978. Multidimensional Scaling. Sage University Paper series on Quantitative Application in the Social Sciences, 07-011, Beverly Hills and London: Sage Publications. 96 p.
- Kupeczik K., Stynder D. 2012. Tooth root morphology as an indicator for dietary specialization in carnivores (Mammalia: Carnivora) // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 105. P. 456–471.
- LaBarbera M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 20. P. 97–117.
- Lahti S., Helminen M. 1974. The beaver *Castor fiber* (L.) and *Castor canadensis* (Kuhl) in Finland // Acta Theriol. Vol. 19. No. 1–3. P. 177–189.

- Lahti S. 1995. Bäckerns Utredning I Finland från 1980-talet fram till Idag // The 3rd Nordic Beaver Symposium. Helsinki. P. 41.
- Larivière S. 1999. *Mustela vison* // Mammalian Species. Vol. 608. P. 1–9.
- Lecis R., Ferrando A., Ruiz-Olmo J., Mañas S., Domingo-Roura X. 2008. Population genetic structure and distribution of introduced American mink (*Mustela vison*) in Spain, based on microsatellite variation // Conservation Genetics. No. 9. P. 1149–1161.
- Lewontin R.C. 1966. On the measurement of relative variability // Syst. Zool. Vol. 15. P. 141–142.
- Lönnberg E. 1909. A study of the variation of European beavers // Arkiv för zoology. Bd. 5. H. 6. P. 1–16.
- Lynch J.M. 1996. Sexual dimorphism in cranial size and shape among red fox *Vulpes vulpes* from North-East Ireland // Biol. Environ: Proc. Roy. Irish Acad. B. Vol. 96. P. 21–26.
- Lynch J.M., Hayden T.J. 1995. Genetic influences on cranial form: variation among ranch and feral American mink *Mustela vison* (Mammalia: Mustelidae) // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 55. P. 293–307.
- Lynch M. 1991. The Genetic Interpretation of Inbreeding Depression and Outbreeding Depression // Evolution. Vol. 45. No. 3. P. 622–629.
- MacArthur R.H. 1968. The theory of niche // R.C. Lewontin (ed.). Population biology and evolution. Syracuse: Syr. Univ. Press. P. 159–176.
- Macdonald D.W., Sidorovich V.E., Anisomova E.I., Sidorovich N.V., Johnson P.J. 2002. The impact of American mink *Mustela vison* and European mink *Mustela lutreola* on water voles *Arvicola terrestris* in Belarus // Ecography. Vol. 25. P. 295–302.
- Maltby M., Hamilton-Dyer S. 2001. Animal bone studies in Novgorod and its hinterlands // The archaeology of a medieval Russian city and its hinterland. London. Vol. 141. P. 119–126.
- Mammal Species of the World. 2005. A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd ed. / D.E. Wilson, D.M. Reeder (eds.). Johns Hopkins University Press. 142 p.
- Manas S., Cena J.C., Palazon S., Ruiz-Olmo J., Katchanovsky V., Katchanovskaia P., Fournier P., Domingo M., Wolfbarger J.B., Bloom M.E. 2002. Identification of Aleutian mink disease parvovirus infections in wild riparian mustelids // The European mink second workshop. Abstracts. Central-Forest Reserve. P. 61–62.
- Markova E., Malygin V., Montuir, S., Nadachowski A., Jean-Pierre Quéré J.P., Ochman K. 2010. Dental Variation in Sibling Species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia): Between-Species Comparisons and Geography of Morphotype Dental Patterns // J. Mammalian Evol. Vol. 17. P. 121–139.
- Mayr E. 1954. Changes in genetic environment and evolution // J.S. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford (eds.). Evolution as a Process. London: Allen and Unwin. P. 157–180.
- Mazak J.H. 2010. Craniometric variation in the tiger (*Panthera tigris*): implications for patterns of diversity, taxonomy and conservation // Mammal Biol. Vol. 75. P. 45–68.
- McCune B., Grace J.B. 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software. Glenden Beach, Oregon 97388.
- Meiri S., T. Dayan 2003. On the validity of Bergmann's rule // J. Biogeogr. Vol. 30. P. 331–351.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. 2004. Carnivores, biases and Bergmann's rule // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 81. P. 579–588.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. 2005. Variability and Sexual Size Dimorphism in Carnivores: Testing the Niche Variation Hypothesis // Ecology. Vol. 86. No. 6. P. 1432–1440.
- Melero Y., Santulli G., Gomez A., Gosalbez J., Rodrigues-Refojos C., Palazon S. 2012. Morphological variation of introduced species: The case of American mink (*Neovison vison*) in Spain // Mammalian Biol. Vol. 77. P. 345–350.

- Michalska-Parda A., Brzezicki M., Zalewski A., Kozakiewicz M. 2009. Genetic variability of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // *Acta Theriol.* Vol. 54. P. 1–10.
- Minnig S., Angst C., Jacob G. 2016. Genetic monitoring of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Switzerland and implications for the management of the species // *Rus. J. Theriol.* Vol. 15. No. 1. P. 20–27.
- Mitchel S.C., Cunjac R.A. 2007. Stream flow, salmon and beaver dams: roles in the structuring of stream fish communities within an anadromous salmon dominated stream // *J. Animal Ecol.* Vol. 76. P. 1062–1074.
- Monakhov V.G. 2010. Veränderlichkeit von Körpermaßen in introduzierten Biberpopulationen Osteuropas // *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung.* Bd. 35. S. 259–267.
- Møller A.P. 2006. A review of developmental instability, parasitism, and disease infection, genetics and evolution // *Infection Genetics and Evolution.* Vol. 6. P. 133–140.
- Møller A.P., J.P. Swaddle 1997. *Asymmetry, developmental stability and evolution.* Oxford: Oxford Univ. Press. 302 p.
- Moors P.J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of Mustelids (Carnivora): the roles food, habit and breeding systems // *Oikos.* Vol. 34. P. 147–158.
- Müller-Schwarze D., Sun L. 2003. *The Beaver. Natural History of a Wetlands Engineer.* Ithaca: Cornell Univ. Press. 192 p.
- Nei M., Maruyama T., Chakraborty R. 1975. Bottleneck effect and genetic variability in populations // *Evolution.* Vol. 29. P. 1–10.
- Nentvichova M., Andera N. 2008. Dental anomalies and dental variations in the red fox *Vulpes vulpes* in the Czech Republic // *Acta Theriol.* Vol. 53. No 3. P. 217–228.
- Niemiec A., Brook A. 2013. *Veterinary periodontology.* First Edition. John Wiley & Sons, Inc. 358 p.
- Nolet B.A., Broftová L., Heitkönig I.M.A. 2005. Slow growth of a translocated beaver population partly due to a climatic shift in food quality // *Oikos.* Vol. 111. No 3. P. 632–640.
- Nørgaard L.S., Götz-Mikkelsen D. M., Elmeros M., Chriél M., Bo Madsen A., Nielsen J.L., Per-toldi C., Randi E., Fickel J., Brygida S., Ruiz-González A. 2017. Population genomics of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Denmark: insights into invasion history and population development // *Biol. Invasions.* Vol. 19. P. 1637–1652.
- Nowak E. 1993. *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834. Marderhund // J. Niethammer, F. Krapp (Hrsg.). *Handbuch der Säugetiere Europas.* Bd. 5/2: Wiesbaden: Aula-Verlag. S. 213–248.
- Okarma H., Buchalczyk T. 1993. Craniometrical characteristics of wolves *Canis lupus* from Poland // *Acta Theriol.* Vol.38. P. 253–262.
- O'Regan H.J., Kitchener A.C. 2005. The effects of captivity on the morphology of captive, domesticated and feral mammals // *Mammal. Rev.* Vol. 35. No. 3–4. P. 215–230.
- Owen R.B., McBee K. 1990. Analysis of asymmetry and morphometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice // *Texas J. Sci.* Vol. 42. P. 319–332.
- Pankakoski E. 1985. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats // *J. Mammal.* Vol. 66. No. 1. P. 52–57.
- Pankakoski E., Koivisto I., Hyvarinen H. 1992. Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common shrew *Sorex araneus* // *Acta Zool. Fenn.* Vol.191. P. 137–144.
- Patterson B.D. 1983. Grasshopper mandibles and the niche variation hypothesis // *Evolution.* Vol. 37. P. 375–388.
- Paulauskas A., Ulevicius A. 2001. Genetic variability of European Beaver (*Castor fiber* L.) in Lithuania // A. Czech, G. Schwab (eds.). *Proc. 2nd European Beaver Symposium.* P. 73–84.

- Paulauskas A., Gričiuvienė L., Radzijeuskaja J., Gedminas V. 2016. Genetic characterization of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*), an alien species in the Baltic region // Turk. J. Zool. Vol. 40. P. 933–943.
- Pavlinov I.Ya. 1975. Tooth anomalies in some Canidae // Acta Theriol. Vol. 20. P. 507–519.
- Pitra C., Schwarz S., Fickel J. 2010. Going west invasion genetics of the alien raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe // Eur. J. Wildl. Res. Vol. 56. P. 117–129.
- Potvin F., Breton L., Pilon C., Macquart M. 1992. Impact of an experimental wolf reduction on beaver in Papineau-Labelle Reserve, Quebec // Can. J. Zool. Vol. 70. No. 1. P. 180–183.
- Puzachenko A.Yu., Korablev N.P. 2016. Allometry of the skull in one autochthonous and two reintroduced populations of Eurasian beavers (*Castor fiber*, Castoridae, Rodentia) // Rus. J. Theriol. Vol. 15. No. 1. P. 28–33.
- Puzachenko Yu., Sandlerisky R., Svirejeva-Hopkins A. 2011. Estimation of thermodynamic parameters of the biosphere, based on remote sensing // Ecol. Modelling. Vol. 222. No. 16. P. 2913–2923.
- Reig S., Ruprecht A. 1989. Skull variability of *Martes martes* and *Martes foina* from Poland // Acta Theriol. Vol. 34. No. 41. P. 595–624.
- Reig S., Daniels M.J., Name A. 2001. Craniometric differentiation within wild-living cats in Scotland using 3D morphometrics // J. Zool. Vol. 253. P. 121–132.
- Ritke M.E. 1990. Sexual dimorphism in the Raccoon (*Procyon lotor*): morphological evidence for intrasexual selection // Am. Midl. Nat. Vol. 124. P. 342–351.
- Rosell F. Kile N.B. 1998. Abnormal incisor growth in Eurasian beaver // Acta Theriol. Vol. 43. No. 3. P. 329–332.
- Rosell F., Zedrosser A., Parker H. 2010. Correlates of body measurements and age in Eurasian beaver from Norway // Eur. J. Wildl. Res. Vol. 56. P. 43–48.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. Vol. 4. P. 406–425.
- Saveljev A.P. 1989. Dental abnormalities in Canadian beaver from USSR // Abstracts of 5th Intern. Theriol. Congr. Rome, Italy. Vol. 1. P. 312–313.
- Saveljev A.P. 1996. Kunstliche Aussiedlung von Tieren — ein Atavismus oder eine Notwendigkeit in der Mensch-Natur-Beziehung // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung. Bd. 21. S. 255–259.
- Saveljev A., Milishnikov A. 2002. Biological and genetic peculiarities of cross-composed and aboriginal beaver populations in Russia // Acta Zool. Lithuanica. Vol. 12. No 4. P. 397–401.
- Selander R.K., Johnston R.F. 1967. Evolution in the house sparrow. I. Intrapopulation variation in North America // Condor. Vol. 69. P. 217–258.
- Shackelford R.M. 1949. Origin of the American ranch-bred mink // Am. Fur Breeder. Vol. 22. P. 12–14.
- Shimatani Y., Fukue Y., Kishimoto R., Masuda R. 2010. Genetic Variation and Population Structure of the Feral American Mink (*Neovison vison*) in Nagano, Japan, Revealed by Microsatellite Analysis // Mammal Study. Vol. 35. No. 1. P. 1–7.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // Quart. Rev. Biol. Vol. 64. P. 419–461.
- Sidorovich V. 1992. Comparative analysis of the diets of European mink (*Mustela lutreola*), American mink (*M. vison*), and Polecat (*M. putorius*) in Byelorussia // Small Carnivore Conservation. No. 6. P. 2–4.
- Sidorovich V., Macdonald D.W. 2001. Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus // Neth. J. Zool. Vol. 51. P. 107–126.

- Sjöberg G. 1996. Genetic characteristics of introduced birds and mammals // *Wildlife Biol.* Vol. 2. P. 159–164.
- Soule M.E., Zegers G.P. 1996. Phenetics of natural populations. V. Genetic correlates of phenotypic variation in the pocket gopher (*Thomomys bottae*) in California // *J. Heredity.* Vol. 87. P. 341–350.
- Strayer D.L. 2012. Eight questions about invasions and ecosystem functioning // *Ecol. Lett.* Vol. 15. P. 1199–1210.
- Stevens R.T., Kennedy M.L. 2005. Spatial Patterns of Sexual Dimorphism in Minks (*Mustela vison*) // *Am. Midl. Nat.* Vol. 154. No. 1. P. 207–216.
- Stevens R.T., Kennedy M.L., Kelley V.R. 2005. Genetic structure of American mink (*Mustela vison*) populations // *Southwest. Natur.* Vol. 50. No. 3. P. 350–355.
- Stevens R.T., Kenndy M.L. 2006. Geographic variation in body size of American mink (*Mustela vison*) // *Mammalia.* Vol. 70. No. 1–2. P. 145–152.
- Suchentrunk F., Hartl G.B., Flux J.E.C., Parkes J., Haiden A., Tapper S. 1998. Allozyme heterozygosity and fluctuating asymmetry in brown hares *Lepus europaeus* introduced to New Zealand: Developmental homeostasis in populations with a bottleneck history // *Acta Theriol.* Vol. (Suppl) 5. P. 35–52.
- Suchentrunk F., Alkon P.U., Willing R., Yom-Tov Y. 2000. Epigenetic dental variability of Israeli hares (*Lepus* sp.): ecogenetic or phylogenetic causation? // *J. Zool.* Vol. 252. P. 503–515.
- Sutor A., Kauhala K., Ansoerge H. 2010. Diet of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* a canid with an opportunistic foraging strategy // *Acta Theriol.* Vol. 55. P. 165–176.
- Szuma E. 1999. Dental abnormalities in the red fox *Vulpes vulpes* from Poland // *Acta Theriol.* Vol. 44. No. 4. P. 393–412.
- Szuma E. 2000. Variation and correlation patterns in the dentition of the red fox from Poland // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 37. P. 113–127.
- Szuma E. 2003. Microevolutionary trends in the dentition of the Red fox (*Vulpes vulpes*) // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* Vol. 41. P. 47–56.
- Szuma E. 2008. Geography of sexual dimorphism in the tooth size of the red fox *Vulpes vulpes* (Mammalia, Carnivora) // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* Vol. 46. P. 73–81.
- Szuma E. 2008. Evolutionary and climatic factors affecting tooth size in the red fox *Vulpes vulpes* in the Holarctic // *Acta Theriol.* Vol. 53. No. 4. P. 289–332.
- Szuma E. 2011. Ecological and evolutionary determinants of dental polymorphism in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus* // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 48. P. 191–213.
- Tamlin A.L., Bowman J., Hackett D.F. 2009. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // *Wildl. Biol.* Vol. 15. No 3. P. 266–277.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 24. P. 1596–1597.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // *Mol. Biol. Evol.* doi:10.1093/molbev/mst197 Advance Access publication October 16.
- Thom M.D., Harrington L.A., Macdonald D.W. 2004. Why are American mink sexually dimorphic? A role for niche separation // *Oikos.* Vol. 105. P. 525–535.
- Ulevicius A. 1997. Different levels of phenetical diversity in an allopatric beaver (*Castor fiber*) population in Lithuania // *Acta Zool. Lithuanica.* Vol. 7. P. 46–49.
- Ulevicius A., Paulauskas A. 2003. On morphology and genetics of a successfully restored beaver population in Lithuania // *Lutra.* Vol. 46. No 2. P. 197–209.
- Van Valen L.M. 1965. Morphological variation and the width of the ecological niche // *Am. Nat.* Vol. 99. P. 377–390.

- Valetsy A.V., Dmitrieva I.L., Krushinskaya N.L., Zakharov V.M. 1997. Social stress impact on developmental stability of laboratory rats *Rattus norvegicus* // *Acta Theriol.* Vol. 4 (Suppl). P. 27–32.
- Van Dongen S., Molenberghs G., Matthysen E. 1999. The statistical analysis of fluctuating asymmetry: REML estimation of a mixed regression model // *J. Evol. Biol.* Vol. 12. P. 94–102.
- Virgos E., Kowalczyk R., Trua A., Marinis A., Mangas J.G., Barea-Azcon J.V., Geffen E. 2011. Body size clines in the European badger and the abundant centre hypothesis // *J. Biogeogr.* Vol. 38. P. 1546–1556.
- Voigt C.C., Heckel G., Mayr F. 2005. Sexual selection favours small and symmetric males in the polygynous greater sac-winged bat *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae, Chiroptera) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 57. P. 457–464.
- Wayne R.K., Modi W.S., O' Brien S.J. 1986. Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species // *Evolution.* Vol. 40. P. 78–85.
- Whitehead H., Walde S.J. 1993. Territoriality and the evolution of character displacement and sexual dimorphism // *Ecol. Evol.* Vol. 5. P. 303–318.
- Wiig Ø., Lie R.W. 1979. Metrical and non-metrical skull variations in Norwegian Wild Mink (*Mustela vison* Schreber) // *Zool. Scripta.* Vol. 8. P. 297–300.
- Wiig Ø., Lie R.W. 1980. Sex identification in the mink (*Mustela vison*) by Metrical Measurements on the Skull // *Zool. Scripta.* Vol. 9. P. 79–80.
- Wiig Ø. 1982. Sexual Dimorphism in the Skull of the Feral American Mink (*Mustela vison* Schreber) // *Zool. Scripta.* Vol. 11. No. 4. P. 315–316.
- Wilson L.A.B., Marcelo R.S.V. 2010. Diversity trends and their ontogenetic basis: an exploration of allometric disparity in rodents // *Proc. Roy. Soc. B.* Vol. 277. P. 1227–1234.
- Wojeik J.M., Polly P.D., Wojeik A.M., Sikorski M.D. 2007. Epigenetic variation of the common shrew, *Sorex araneus*, in different habitats // *Rus. J. Theriol.* Vol. 6. No1. P. 43–49.
- Wolfe M.L. 1974. An overview of moose coactions with other animals // *Naturaliste Canadien.* Vol. 101. P. 437.
- Wolsan M. 1984. The origin of extra teeth in mammals // *Acta Theriol.* Vol. 29. No 10. P. 128–133.
- Wolsan M. 1989. Dental polymorphism in the genus *Martes* (Carnivora: Mustelidae) and its evolutionary significance // *Acta Theriol.* Vol. 34. P. 545–593.
- Wozencraft W.C. 2005. Order Carnivora // D.E. Wilson, D.M. Reeder (eds.). *Mammal Species of the World. Third Edition.* Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 532–628.
- Wright S. 1943. Isolation by distance // *Genetics.* Vol. 28. No. 2. P. 114–138.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagoe S. 2003. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the twentieth century: an effect of improved diet? // *Evol. Ecol. Res.* Vol. 5. P. 1037–1048.
- Yom-Tov Y., Geffen E. 2006. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation // *Oecologia.* Vol. 148. P. 213–218.
- Yom-Tov Y., Geffen E. 2011. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls // *Biol. Reviews.* Vol. 86. P. 531–541.
- Zakharov V.M. 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fenn.* Vol. 191. P. 7–30.
- Zalewski A. 2007. Does size dimorphism reduce competition between sexes? The diet of male and female pine martens at local and wider geographical scales // *Acta Theriol.* Vol. 52. P. 237–250.
- Zalewski A., Piertney S.B., Zalewska H., Lambin X. 2009. Landscape barriers reduce gene flow in an invasive carnivore: geographical and local genetic structure of American mink in Scotland // *Mol. Ecol.* Vol. 18. No. 8. P. 1601–1615.

- Zalewski A., Michalska-Parda A., Bartoszewicz M., Kozakiewicz M., Brzezinski M. 2010. Multiple introductions determine the genetic structure of an invasive species population: American mink *Neovison vison* in Poland // *Biol. Conserv.* Vol. 143. P. 1355–1363.
- Zalewski A., Michalska-Parda A., Ratkiewicz M., Kozakiewicz M., Bartoszewicz M., Brzezinski M. 2011. High mitochondrial DNA diversity of an introduced alien carnivore: comparison of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // *Diversity and Distributions. J. Conserv. Biogeogr.* Vol. 17. No 4. P. 757–768.
- Zalewski A., Bartoszewicz M. 2012. Phenotypic variation of an alien species in a new environment: the body size and diet of American mink over the time and at local and continental scales // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 105. P. 681–693.
- Zavyalov N., Zheltukhin A., Korablev N. 2009. The beavers of the Tudma river: from a reintroduction to a climax population // *Abstracts of 5th International beaver symposium. Dubingiai, Lithuania Kaunas: University Vitautas Magnus.* P.76.
- Zelditch M.L., Lundrigan B.L., Garland T. 2004. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance // *Evol. Dev.* Vol. 6. No 3. P. 194–206.
- Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D. et al. 2006. Developmental regulation of skull morphology II: Ontogenetic dynamics of covariance // *Evol. Dev.* Vol. 8. No 1. P. 46–60.
- Zinoviev A.V., Korablev N.P. 2017. Comparative craniometry of a young Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) from the Medieval Novgorod the Great (Russia) a case study // *Int. J. Osteoarchaeology.* Vol. 27. No 2. P. 305–311.
- Zurowski W. 1979. Preliminary results of European beaver reintroduction in the tributary streams of the Vistula river // *Acta Theriol.* Vol. 24. 7. P. 85–91.
- Zurowski W., Kasperczyk B. 1986. Characteristics of European Beaver Population in the Suwalki Lakeland // *Acta Theriol.* Vol. 31. No. 24. P. 311–325.
- Zurowski W. 1988. European Beaver in the Vistula river watershed and North-East Poland // *Investigations on Beavers.* Vol. 7. P. 7–14.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Фотографии и описания девиаций черепов в популяциях бобра *Castor fiber*

В выборке черепов из популяции Центрально-Лесного заповедника аномалии не отмечены. Встречены две травмы: откол небольшого фрагмента скуловой кости с последующим сращением и повреждение носовой и верхнечелюстной костей, последствия которого проявились в виде небольшого углубления в костной ткани. Среди патологий отмечен артроз суставной головки нижней челюсти у бобра старшей возрастной группы (рис. А.1).

В объединенных сериях черепов Окского заповедника, в четырех случаях, обнаружена олигодонтия. На черепе S 88018 — олигодонтия по M_3 на левой ветви нижней челюсти. На черепах более поздних сборов (серия ОЗП) выявлено уже три черепа с адентией. Асимметричное проявление у двух особей и на одном черепе симметричное отсутствие зубов (рис. А.2). Во всех трех случаях M_3 отсутствуют на нижней челюсти.

Травмы встречены на черепах 9 животных. На черепе S 88056 следы сросшегося перелома двух носовых костей в средней их части и перелом левой резцовой кости ближе к назальному отростку. Еще один сросшийся перелом носовых костей найден на черепе S 87929. Череп S 96022 имел овальное углубление в костной ткани обеих носовых костей ближе к оральной стороне, повреждения получены, видимо, в результате агрессивного контакта с другим бобром. Черепа трех животных имели следы ранений дробью. У черепа S 96104 повреждена правая сторона в области орбитального края лобной и скуловой костей. Череп S 96090 носит следы более многочисленных повреждений: резцовой, носовых, скуловой, верхнечелюстной и теменной костей. У черепа S 96087 повреждена правая резцовая кость, имеющая крупное сквозное отверстие с рваными краями. Еще одна травма встречена на черепе S 96087 — скол правой резцовой кости параллельно корню резца. На черепах бобров более поздних сборов, хранящихся в фондах Краниологической лаборатории Центрально-Лесного заповедника, найдены следующие травмы: между носовой и резцовой костью округлое отверстие, в другом случае округлое углубление в носовой кости по левому краю.

Патологии отмечены на 21 черепе, среди них первое место по встречаемости занимает пародонит, обнаруженный на 12 черепах (S 96131, S 88069, S 96106, S 96086, S 88009, S 96118, S 96104, S 96083, S 96021, S 96025, S 96114, 121). Во всех случаях проявляется в виде различной степени деструкции костной ткани в области альвеол коренных зубов верхней и нижней челюстей. Артроз най-

ден у двух бобров, относящихся к старшей возрастной группе (череп S 96100, S 88074), проявляется в виде разрастания костной ткани суставной головки одной из нижних челюстей и деформации суставной поверхности соответствующей стороны верхней челюсти.

Также отмечено укорочение суставного и венечного отростков, и аномалия зубного ряда в виде значительного промежутка между 4P и 1M на левой стороне верхней челюсти. В одном случае аномалия в строении M^3 проявилась в том, что коронка зуба состоит из двух неравномерных частей. Из патологий отмечены, прежде всего, пародонтит и один случай артроза у бобра старшей возрастной группы. На одном черепе поражен правый сустав нижней челюсти. В отдельных случаях тяжелые стадии пародонтита приводят к потере зубов, вследствие значительной атрофии стенок альвеол внутри зубного ряда. Такую картину можно наблюдать на черепе № 74, заболевание привело к утрате P_4-M_2 . Аналогичные последствия этой патологии отмечались у лосей в разных частях ареала (Кораблев, 1989).

Выборка черепов из Мордовского заповедника содержит черепа двух животных с аномалиями в строении зубной системы. Череп S 102540 имеет неправильный прикус, в результате чего жевательная поверхность 4P неравномерно сточена, кроме того, на этом же черепе 3M развернут перпендикулярно зубному ряду. Аналогичная аномалия найдена на черепе S 102556, где 4P повернут углом к зубному ряду.

Череп трех животных травмированы дробью. У экземпляра S 102579, повреждена скуловая кость на левой стороне черепа, S 101370 имеет следы более обширного поражения скуловой, верхнечелюстной, и резцовой костей правой стороны черепа, следствием ранения явилось искривление сагиттального гребня вправо. У черепа S 102588 дробью повреждена скуловая кость, скуловый отросток верхнечелюстной кости, подглазничный отросток верхнечелюстной кости. Череп S 102612 имеет сросшийся перелом левой носовой кости.

Патологические изменения найдены на черепах четырех животных. S 103427 — артроз левого челюстного сустава, бобр старшей возрастной группы. S 102588 — поражена пародонтитом левая нижняя челюсть, разрушена альвеолярная перегородка между первым и вторым моляром. Кариес обнаружен у двух животных. На черепе S 101372 поражены кариесом M^2 и 3M . На черепе S 102584 кариес найден на P^4 (рис. А.3).

В серии черепов из Псковской области Стругокрасненского района аномалии и патологии выявлены не были. Обнаружен один череп (№ 7) со следами ранения дробью правой ветви нижней челюсти. Травма представляет собой крупное округлое отверстие с ровными краями.

Осмотр коллекции черепов бобров из Березинского заповедника и сборов из других речных бассейнов Белоруссии выявил 14 животных с девиациями различного происхождения. Аномальные отклонения в строении были встречены на четырех черепах, под номерами 9, 10, 35, 40. На черепе №40 одновременно фикс-

сируется две аномалии: четко выраженная асимметрия вправо, преобладающая в ростральной части черепа, наличие дополнительных костных трубок наружного слухового прохода (рис. А.4).

Эти изменения вызывают наибольший интерес, поскольку из просмотренных нами черепов евроазиатского бобра, только у одного была встречена подобная аномалия. Внешне подобное образование напоминает нормально развитый слуховой отросток, однако, с меньшим диаметром и толщиной стенок наружного слухового прохода, чем в норме. На левой стороне находится менее развитое дополнительное слуховое отверстие с неровными краями слухового прохода и еще меньшим диаметром.

Череп № 35 тоже несет следы ярко выраженной асимметрии вправо, охватывающей мозговую и ростральный отделы. В частности, сильно асимметричны носовые и межтеменные кости, причем правая межтеменная кость на четверть меньше левой. На черепах 9, 10 аномалии связаны с зубной системой животных. Экземпляр 9 с олигодонтией по M_3 , а у экземпляра 10 выявлена симметричная адентия по третьему моляру на нижней челюсти.

Травмы отмечены на четырех черепах: 44, 51, S 86666, S 61190. На первом черепе отмечены последствия травмы, повлекшей разрушение орбитального края левой скуловой кости. Она могла быть получена от покусов другого бобра, в ее форме и характере расположения угадываются следы резцов. На черепе 51 отсутствует 1M , судя по тому, что альвеола на его месте заполнена рыхлой костной тканью более чем наполовину, зуб был утерян при жизни бобра. На черепе S 86666 бобра, добытого в бассейне Березины, обнаружена травма обеих носовых костей в области межносого шва, напоминающая последствия укуса другим бобром. У второго бобра, также добытого в бассейне Березины (череп S 61190), отмечен сросшийся перелом левой скуловой дуги и след от укуса другим бобром в области носорезцового шва слева (рис. А.5).

Патологии найдены в шести случаях, на черепах 10, 51, 43, 44, 40, S 61194. Кариес обнаружен на двух черепах 10, 51. В первом случае поражена незначительная площадь жевательной поверхности M^1 . На втором черепе обнаружена обширная кариозная полость, разрушившая ткани до пульпы, как и в первом случае, поражен первый моляр на верхней челюсти справа. Пародонтит между P^4 – M^1 обнаружен на черепе 43. Отмечено три случая заболевания артрозом у бобров в возрасте старше 10 лет. На черепах №№ 44, 51 заболевание привело к аномальному разрастанию костной ткани суставной головки и суставной поверхности верхней челюсти с левой (череп 44) и правой (череп 51) сторон.

Череп под номером 40 сочетает в себе весь комплекс дефектов — аномалии, травму и патологию. Правая скуловая, височная, глазничное крыло основной кости перфорированы частыми, довольно крупными отверстиями. По всей видимости, это следствие течения воспалительного процесса мягких тканей головы. Причиной могла послужить рана, нанесенная другим бобром или хищником. На черепе S 61190 обнаружены следы заболевания пародонтитом — локальное раз-

рушение альвеол на левой ветви нижней челюсти между $1M$, $2M$. В выборке бобра из Брянской области черепов с отклонениями обнаружено не было.

На черепах, собранных в Новосибирской области классифицировано две травмы и две аномалии. На черепе 4 — ярко выраженная правосторонняя симметрия рострального отдела. У черепа 9 — аномальное строение левой скуловой кости, которая состоит из двух фрагментов, при этом следов травмы не фиксируется. Одна её часть прикреплена к скуловому отростку верхнечелюстной кости, а меньшая по размеру часть — частично без облитерации с хорошо различимым швом к скуловому отростку височной кости.

У животного с номером черепа 14 — следы недавнего обширного травматического повреждения: сросшийся перелом скулового отростка левой верхнечелюстной кости, отсутствует левая скуловая кость, перелом скулового отростка левой височной кости, вероятно, как следствие сильного удара слева.

На черепе 22 — травма носовых костей и верхнечелюстных отростков резцовых костей. По характеру повреждений травма напоминает следы дробы.

В выборке из популяции Томской области очевидных девиаций строения черепа не выявлено, однако, на экземплярах 31 и 68 выражена диспропорция в соотношении размеров: скуловая ширина и длина роострума — короткая лицевая часть при сильно развитых скуловых дугах.

В коллекции черепов, собранных в восточной части Польши, травма найдена на черепе 696, ростральная часть которого носит следы повреждения дробью. Характерные округлые повреждения костной ткани обнаружены на носовых и верхнечелюстных костях.

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Фотографии и описания девиаций черепов енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides*

Северо-восток Тверской области. В выборке черепов енотовидной собаки Удомельского района отмечено 18 черепов с различными травмами. На черепе 10.183.1 сломан второй премоляр левой зубной аркады нижней челюсти. На правой ветви нижней челюсти черепа 10.189.1 имеется несросшийся перелом на уровне третьего премоляра (рис. Б.1).

На черепе 10.195.1 отмечены следы консолидированного перелома левой ветви нижней челюсти на уровне первого премоляра (рис. Б.2).

На черепе 10.196.1 отмечается частично консолидированный перелом правой ветви нижней челюсти; в результате травмы была утеряна часть зубного ряда с первого по третий премоляры (рис. Б.3).

На черепе 10.93.1 обнаружено неровное отверстие размером 10x5 мм в лобных костях позади заглазничного отростка и более крупное отверстие 10x10 мм в правой лобной кости латерально позади заглазничного отростка; сагиттальный гребень в затылочной части деформирован; наблюдается общая асимметрия черепа вправо; по косвенным признакам травма была получена животным давно (рис. Б.4).

На черепе 10.89.1 обнаружен несросшийся перелом правой ветви нижней челюсти на уровне третьего премоляра и незначительная левосторонняя асимметрия. На черепе 10.107.1 зафиксировано частично заросшее отверстие диаметром 3x2 мм в районе небноверхнечелюстного шва. На черепе 10.157.1 обнаружены следы несросшегося перелома правой ветви нижней челюсти на уровне клыка, трещина на уровне премоляра, также повреждены носовая, верхнечелюстная, небная кости с правой стороны. Характер и форма повреждений позволяют предположить агрессивное взаимодействие с хищником, вероятно, другого вида, более крупным (рис. Б.5). На черепе выражена левосторонняя асимметрия, явившаяся следствием полученной травмы.

На черепе 10.197.1 выявлен перелом второго премоляра на правой верхней челюсти с последующей атрофией альвеолярного отростка кости. На черепе 10.211.1 имеется перелом вторых премоляров слева на верхней и нижней челюстях и атрофия альвеолярного отростка. На черепе 10.223.1 второй премоляр на левой нижней челюсти утерян при жизни, произошла полная атрофия альвеолярного отростка кости; в районе небноверхнечелюстного шва имеется отверстие 7x3 мм, вытянутое вдоль сагиттальной линии черепа.

На правой ветви нижней челюсти на черепе 340 в районе клыка обнаружены следы травмы и последовавшего за ней альвеолита. На левой ветви нижней челюсти часть зубного ряда с четвертого премоляра по второй моляр носит следы пародонтита, сопровождающегося разрушением альвеол и потерей зубов (рис. Б.6а).

На верхней челюсти слева на черепе 374 в результате травмы утеряна часть зубного ряда с клыка по второй премоляр, альвеолы отсутствующих зубов частично атрофированы. На нижней челюсти симметрично отсутствуют первый и второй премоляры (рис. Б.6б).

На черепе 392 имеется симметричный несросшийся перелом обеих ветвей нижней челюсти на уровне третьего премоляра (рис. Б.7). При каудо-вентральном направлении линии перелома создаются неблагоприятные условия для его консолидации, что связано с постоянным смещением фрагментов костей. Это обусловлено давлением жевательных мышц на дистальный сегмент и оттягиванием роstralного сегмента двубрюшинными мышцами вниз и назад (Немек, 2013). Развившийся остеомиелит осложняет перелом, также препятствуя разрешению патологического процесса.

На черепе 402 отмечается прижизненная потеря левого клыка верхней челюсти, вероятнее всего, в результате травмы (рис. Б.8).

На черепе 410 отмечаются признаки травмы: на небной пластинке верхнечелюстной кости, небноверхнечелюстном шве, носовой кости, выявлены повреждения от клыков другого зверя. На левых носовой и резцовой костях имеется консолидированный перелом. Диаметр и расстояние между прокусами соответствуют клыкам енотовидной собаки, поэтому данный случай можно диагностировать как агрессивный внутривидовой контакт (рис. Б.9).

На черепе 411 отмечается разрушение альвеолярных отростков правой ветви нижней челюсти с первого по второй моляры в результате пародонтита.

На черепе 419 обнаруживаются следы остеомиелита обеих нижних челюстей и патологического перелома на уровне первого-второго премоляров правой челюсти (рис. Б.10). По наличию оголенных корней зубов, уменьшению размера альвеолярного отростка кости можно предположить, что остеомиелит развился в результате прогрессирующего пародонтита.

На черепе 345 отмечается перелом тела правой ветви нижней челюсти на уровне второго-третьего моляров (рис. Б.11). Линия перелома проходит в каудо-вентральном направлении, что приводит к постоянному смещению отломков и нарушению процесса консолидации. В результате развития остеомиелита и некроза имеется значительный дефект кости и утрачены зубы.

Следы патологического процесса на черепях енотовидной собаки популяционной группировки северо-востока Тверской области рассмотрены ниже (рис. Б.12).

На черепе 10.141.1 (рис. Б.13), возможно, наблюдаются последствия пародонтита — воспаление надкостницы между корнем зуба и костной стенкой альвеол. Патологический процесс локализован в области премоляров на нижней челюсти и четвертого премоляра–первого моляра на верхней.

Часто причиной возникновения этого заболевания являются механические повреждения мягких тканей, окружающих зуб, попадание инородного предмета между зубом и десной, перелом коронки зуба с обнажением пульпы (Лукьяновский и др., 1984).

На теменных костях черепов 10.144.1 и 10.183.1 (рис. Б.14) обнаружен гипертостоз в виде многочисленных губчатых наростов. Подобная периостальная реакция может быть следствием воспаления на травмированном участке черепа.

На черепе 10.181.1 имеются признаки пародонтита второго, третьего моляров правой зубной аркады нижней челюсти. На черепе 10.187.1 (рис. Б.15) отмечается разрушение альвеолы и утрата левого клыка верхней челюсти, вероятнее всего, в результате травмы.

На черепе 10.82.1 (рис. Б.16) отмечается деформация поверхности суставной головки левой нижней челюсти.

На черепе 10.118.1 отмечен пародонтит четвертых премоляров левой и правой сторон с разрушением альвеол и обнажением медиальных корней.

На черепе 10.126.1 (рис. Б.17) отмечаются признаки остеомиелита резцовых, верхнечелюстных и нижнечелюстных костей, сопровождающегося потерей части зубного ряда.

На черепе 10.222.1 обнаружен множественный кариес жевательной поверхности четвертого премоляра и первых двух моляров на верхней и нижней челюстях.

На черепе 389 отмечается остеоартроз атланта-окципитального сустава. Суставные поверхности левого мыщелка и атланта деформированы (рис. Б.18). На левой нижней челюсти обнаруживается разрушение альвеолы первого моляра, вероятно, в результате травматического остеомиелита.

На черепе 370 отмечается разрушение альвеолярного отростка кости с потерей второго моляра слева на верхней челюсти, что могло быть результатом хронического периодонтита (рис. Б.19). Подобный процесс отмечается и справа на нижней челюсти, на уровне четвертого премоляра. В результате перелома коронки зуба и повреждения пульпы могло возникнуть повреждение эндодонта с вторичным вовлечением пародонта (Nemek, 2013).

На черепе 376 отмечается аномалия расположения зубного ряда левой ветви нижней челюсти: третий и четвертый премоляры при этом находятся в инфрапозиции, а первый моляр — в супрапозиции (рис. Б.20).

Череп 339. На этом экземпляре наблюдается общая левосторонняя асимметрия, особенно заметная в пределах мозговой капсулы. Левая скуловая дуга вогнута внутрь, нарушена симметрия затылочного гребня (рис. Б.21). Общая картина изменений черепа может свидетельствовать о травме левой стороны головы в области скуловой дуги.

Запад Тверской области. В выборке из района Центрально-Лесного заповедника найдено шесть черепов с различными травмами. Череп 10.39.1 (рис. Б.22) — следы сросшегося перелома правой барабанной камеры.

На черепе 10.28.1 (рис. Б.23) обнаруживаются следы консолидированного перелома правой ветви нижней челюсти на уровне клыка, последний утерян в результате травмы.

Левый верхний клык на черепе 10.43.1 сломан на уровне шейки, отмечается частичная атрофия альвеолярного отростка кости. Череп 10.65.1 — отмечены обширные прижизненные травматические повреждения верхне- и нижнечелюстных костей с нарушением их целостности. Правый нижний клык на черепе 10.70.1 утерян животным, вероятно, в результате травмы, отмечается выраженная атрофия альвеолярного отростка.

На левой нижней челюсти черепа 10.36.1 (рис. Б.24) обнаружены изменения, характерные для остеомиелита, возможно, имеющего одонтогенный характер. В результате произошла утрата четвертого премоляра и моляров.

На нижней челюсти черепа 10.64.1 (рис. Б.25) слева отсутствуют резцы, клык и первый премоляр, альвеолярные отростки кости атрофированы. Причиной патологии стал, вероятно, пародонтит.

В материале из района Центрально-Лесного заповедника обнаружены две аномалии зубной системы. На черепе 10.9.1 второй премоляр справа на нижней челюсти смещен дистально относительно зубной аркады. На черепе 10.50.1 третий премоляр правой верхней зубной аркады наклонен мезиально под углом 45° относительно четвертого премоляра.

На черепе 348 отмечается скол коронок первого-третьего премоляров на верхней и нижней челюстях.

Череп без номера (мандибула). Четвертый премоляр слева на нижней челюсти находится расщепленный на два зуба четвертый премоляр, расположенный в торпозиции с углом поворота 90° (рис. Б.26). При этом в области аномального зуба наблюдается локальное утолщение ветви нижней челюсти. Данную аномалию, вероятно, следует рассматривать как полидонтию.

Череп 448. Травма. Обширное повреждение роострума молодого животного. На черепе значительно редуцированы верхнечелюстные и носовые кости. Это привело к укорочению роостральной части черепа примерно наполовину. Нижние челюсти имеют нормальное строение. На верхней челюсти клыки отсутствуют (рис. Б.27).

Центральная часть Тверской области. Череп 58. Редкий случай полидонтии. На верхней левой зубной аркаде находится добавочный третий моляр, формой напоминающий аналогичный зуб нижней челюсти, но несколько крупнее размером (рис. Б.28).

Правый верхний клык на черепе 44 утерян животным при жизни, вероятно, в результате травмы. Наблюдаем полную атрофию альвеолярного отростка кости. Аналогичная травма обнаружена у енотовидной собаки в Удомельском районе.

На черепе 11, предположительно, в результате пародонтита произошло разрушение альвеолы первого моляра правой верхней челюсти с потерей зуба.

На черепе 37 наблюдается симметричное отсутствие вторых премоляров на верхней челюсти. Олигодонтия в данном случае может быть как истинной, свя-

занной с отсутствием эмбрионального зачатка зубов, так и ложной, связанной с нарушением смены зубов или их ранней утратой (рис. Б.29).

На черепе 37 (другой экз. с тем же коллекционным номером) имеется два четвертых премоляра, находящихся в торпозиции с углом поворота около 90° (рис. Б.30). Данная аномалия абсолютно идентична случаю полидонтии, обнаруженному в Удомельском районе. Область альвеолы этого зуба заметно утолщена.

Юг Вологодской области. На нижней челюсти черепа 4 справа имеются два четвертых премоляра различной величины (рис. Б.31). Данный случай полидонтии напоминает два предыдущих, однако на этом экземпляре все премоляры расположены в одной плоскости, но добавочный зуб находится в инфрапозиции. Локальное утолщение ветви мандибулы отсутствует, это говорит о том, что в предыдущих случаях оно было вызвано расположением аномального дополнительного зуба перпендикулярно к зубному ряду.

На черепе 9 выражены следы обширного пародонтита в области третьего-четвертого моляров двух ветвей нижней челюсти (рис. Б.32). Заболевание привело к разрушению альвеол зубного ряда и обнажению корней зубов.

Амурская область. Среди одонтологических аномалий в выборке из Амурской области были встречены семь черепов животных с олигодонтией. Во всех случаях она проявлялась в отсутствии третьего моляра на нижней челюсти. Пять из семи черепов характеризовались симметричным отсутствием зубов на двух ветвях нижней челюсти.

Череп S 142046. Травма правой верхнечелюстной кости, округлое отверстие с ровными краями, по всей видимости, след от ранения крупной дробью.

На верхней и нижней челюстях черепа S 142090 отмечается пародонтит, который привел к частичному разрушению альвеолярных отростков костей.

S 142144. Травматическое повреждение скуловой дуги венечного отростка нижней челюсти, а также теменной кости.

S 142132. Травма. Перелом венечного отростка левой ветви нижней челюсти.

S 142171. Травматическое повреждение лобных костей. Вмятая травма со множеством костных осколков. Травма верхнечелюстной кости слева, картина та же (рис. Б.33).

На черепе S 142158 отмечается довольно распространенная для енотовидной собаки травма — утерян левый верхний клык. Альвеолярный отросток кости атрофирован.

Хабаровский край. Два аналогичных случая полидонтии найдены на черепках s142219 и s142221. Аномалия проявляется в наличии дополнительного третьего премоляра на нижней челюсти слева. При этом положение дополнительного зуба в аркаде соответствует нормальной топографии.

Также в этой выборке найдены три случая олигодонтии по третьему моляру на нижней челюсти. В одном случае (череп S 142225) зубы отсутствовали симметрично, на двух ветвях нижней челюсти.

Череп S 142213. Травма, патология. Травма лицевой части черепа в районе лобных и носовых костей. Фронтально повреждена верхнечелюстная кость слева в районе $^1M - ^2M$. В местах сращения перелома фронтально два заросших отверстия с раздробленными краями, вероятно, следы укуса другим хищником. Трещина на небной кости слева, как результат сильного сжатия роstralной части черепа. На левой верхней челюсти в районе $^1M - ^2M$ имеются признаки остеомиелита с потерей секвестрированного участка кости. Отмечается общая левосторонняя асимметрия (рис. Б.34).

На левой стороне мозговой части черепа S 142232, в районе теменных и височных костей, отмечается выраженная периостальная реакция в виде губчатых шероховатых выростов (рис. Б.35). Локализация патологического процесса показана стрелкой. Подобные изменения могут быть следствием воспалительной реакции на месте травмы. Аналогичная патология была обнаружена у енотовидной собаки в Удомельском районе Тверской области.

Череп S 142221. Нарушение строения P_4 , коронки которого состоят из двух разделенных разновеликих частей. Это уже четвертый случай полидонтии, обнаруживаемый у енотовидной собаки на четвертом предкоренном зубе нижней челюсти.

Череп S 142226 (самец). Река Тунгуска Хабаровского края, молодой зверь. В результате обширного травматического повреждения череп практически лишен носовых, верхнечелюстных и резцовых костей. Повреждены обе нижние челюсти. В области перелома частичная консолидация осколков кости (рис. Б.36).

Похожая травма была найдена в популяции енотовидных собак, населяющих запад Тверской области. Характер повреждений и значительное заживление переломов говорит о том, что животные получали их в молодом возрасте и, несмотря на обширный характер травм, сохраняли не только жизнеспособность, но, очевидно, могли добывать себе корм.

Восточная Польша, преимущественно территория польской части Беловежской пуши. На черепе 109956, принадлежащем взрослому самцу, диагностирована травма в виде двух симметричных округлых отверстий на левой и правой небных костях, являющихся следами укуса другого хищника. Сопоставление размеров отверстий на черепе показало, что они соответствуют размерам клыков взрослого барсука (рис. Б.37).

Череп 95594 имеет два симметричных отверстия овальной формы на уровне P^4 и одно, меньшего размера, в оральном направлении относительно предыдущих. Травма является следами укуса другим хищником и по размеру отверстий соответствует как следам клыков енотовидной собаки, так и лисицы (рис. Б.38).

Череп 71625 имеет следы травмы — округлые отверстия с признаками воспалительного процесса на костной ткани в районе левой верхнечелюстной кости, ближе к орбите. Подобное отверстие обнаруживается на левой небной кости, их размеры соответствуют клыкам взрослого барсука (рис. Б.39).

На черепе 168995 обнаружена травма в виде округлого отверстия ближе к орбите на левой верхнечелюстной кости. Характер повреждений соответствует следам укусов енотовидной собакой.

На правой нижней челюсти черепа 169484 утрачена часть зубного ряда со второго по третий моляр с частичной атрофией альвеолярных отростков, причиной патологии, вероятнее всего, служит травма.

На небной кости черепа 169496, ближе к внутренним хоанам, имеется овальный перелом, обращенный в сторону рострума. Характер травмы соответствует нижним клыкам взрослого барсука (рис. Б.40).

На лобном отростке верхнечелюстной кости черепа 169488 обнаруживается перелом овальной формы со следами консолидации. В результате травмы на левой верхней челюсти утрачен первый премоляр, отмечается атрофия альвеолярного отростка.

На черепе 169546 отмечаются следы покусываний в виде отверстий округлой формы на левом и правом отростках верхнечелюстной кости и на левой небной кости напротив четвертого премоляра и первого моляра. Диаметр и форма отверстия в верхнечелюстной кости соответствуют верхним клыкам енотовидной собаки, это позволяет предполагать, что животное получило повреждения в результате агрессивных внутривидовых взаимодействий (рис. Б.41).

Череп 169546 имеет характерные травмы, соответствующие размеру и форме верхних резцов енотовидной собаки, А — Б последовательные стадии реконструкции.

На черепе 110587 отсутствуют резцы нижней челюсти (рис. Б.42).

Среди аномалий отмечена полиодонтия. На черепе 169710 наблюдаем дополнительный сильно редуцированный зуб перед первым премоляром правой ветви нижней челюсти, т.е. редкий для енотовидной собаки случай полиодонтии. В другом случае на черепе 169493 отмечается срастание коронок и корневой части первого и второго премоляров на нижней челюсти справа, вероятно, в результате слияния зубных зачатков (Фролов и др., 2006), что может рассматриваться как случай олигодонтии.

В исследованных коллекциях нами были найдены черепа енотовидных собак, размеры которых в пределах одной половозрастной группы существенно различались. На рисунке Б.43 представлены два контрастных размера черепа. Животные принадлежат одному полу и одной возрастной группе. Череп, изображенный слева, сравнительно длиннее и уже, изображенного справа. Оба типа или их вариации встречаются в каждой из обследованных выборок. Однако еще более контрастные различия в размерах черепа мы нашли в выборке енотовидной собаки из популяций, населяющих восточную Польшу (рис. Б.44).

Экземпляр, изображенный слева, принадлежит взрослому самцу, однако его размеры значительно меньше, чем средние размеры черепа самцов енотовидной собаки, населяющих восточную Польшу. Так, кондиллобазальная (наибольшая) длина черепа этого животного составила 103,64 мм, в то время как среднее

значение для этой половозрастной группы — $118,31 \pm 0,83$, скуловая ширина — $60,28$ мм и $68,13 \pm 0,47$, Длина нижней челюсти — $79,81$ мм и $87,45 \pm 0,64$ соответственно. Таким образом, большие различия в размерах подтверждаются не только визуально, но и на уровне абсолютных значений. Также этот череп отличается от типичного облика более инфантильной формой: относительно короткий и грациальный лицевой отдел сочетается с объемной и округлой мозговой капсулой, гребни и заглазничные отростки развиты слабо.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Методология, методика исследований	9
1.1. Фундаментальные предпосылки к проведению исследований.....	13
Глава 2. Евразийский бобр. Современная таксономия и распространение <i>Castor fiber</i>	19
2.1. Эколого-демографический очерк исследуемых популяций	28
2.1.1. Особо охраняемые природные территории	28
2.1.1.1. Воронежский заповедник.....	28
2.1.1.2. Центрально-Лесной заповедник	31
2.1.1.3. Окский заповедник	40
2.1.1.4. Мордовский заповедник.....	41
2.1.1.5. Березинский заповедник и Белоруссия	44
2.1.2. Областные и краевые территории	47
2.1.2.1. Псковская область.....	47
2.1.2.2. Брянская область	49
2.1.2.3. Томская область	50
2.1.2.4. Новосибирская область.....	51
2.1.2.5. Восточная часть Польши (Воеводство Подляское Белостокская область)	51
2.1.2.6. Хабаровский край.....	52
2.2. Морфо-фенетическая изменчивость популяций бобра.....	53
2.2.1. Экогенетические и филогенетические причины изменчивости неметрических признаков в популяциях бобра	75
2.2.2. Краниометрический анализ популяций бобра	90
2.2.2.1. Онтогенетическая внутривидовая аллометрия автохтонных и реинтродуцированных популяций бобра	90
2.2.2.2. Морфологическое разнообразие черепа бобра в постнатальном онтогенезе.....	103
2.2.2.3. Современные и субфоссильные бобры в контексте закона необратимости эволюционных процессов Долло.....	105
2.2.2.4. Факторы размерного полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях бобра.....	118
2.2.2.5. Анализ асимметрии краниометрических признаков в популяциях бобра.....	140
2.2.2.6. Морфофизиологическое состояние популяций бобра	153
Глава 3. Енотовидная собака <i>Nyctereutes procyonoides</i> . Современная таксономия и распространение рода <i>Nyctereutes</i>	156

3.1. Краниометрическая изменчивость автохтонных и инвазионных популяций енотовидной собаки: взгляд на транслокацию с морфологической точки зрения	159
3.1.1. Анализ асимметрии размерных признаков черепа и зубной системы енотовидной собаки	191
3.2. Полиморфизм одонтологических неметрических признаков инвазионных и автохтонных популяций енотовидной собаки: влияние экогенетических факторов	197
3.3. Влияние суммарной гибели на фенетический полиморфизм черепа енотовидной собаки	231
3.4. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК популяции енотовидной собаки, интродуцированной в бассейне Верхней Волги.....	239
3.5. Анализ морфофизиологического состояния популяций енотовидной собаки	248
Глава 4. Американская норка. Современная таксономия и распространение рода <i>Neovison (Mustela)</i>	255
4.1. Факторы полиморфизма краниометрических признаков американской норки.....	257
4.1.1. Половой диморфизм в популяциях американской норки	282
4.1.2. Анализ асимметрии краниометрических признаков американской норки	292
4.2. Изменчивость относительных размеров головного мозга в диких и domestцированных популяциях американских норок	299
4.3. Морфо-фенетическая изменчивость американской норки Восточной Европы: поиск факторов полиморфизма	312
4.4. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК американской норки Каспийско-Балтийского водораздела	345
Заключение	357
Список литературы	360
Приложение А. Фотографии и описания девиаций черепов в популяциях бобра <i>Castor fiber</i>	389
Приложение Б. Фотографии и описания девиаций черепов енотовидной собаки <i>Nyctereutes procyonoides</i>	393

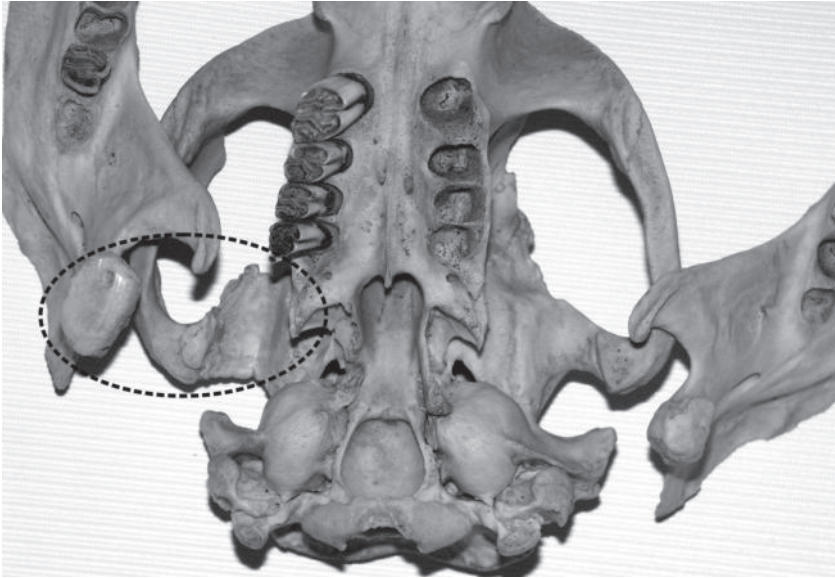


Рис. А.1. Артроз проявляется в виде разрастания костной ткани *caput mandibulae* (суставной головки нижней челюсти) и *facies articularis* (суставной поверхности верхней челюсти).



Рис. А.2. На черепе животного, добытого в районе Окского заповедника, отмечено симметричное отсутствие коренных зубов M_3 на нижней челюсти.

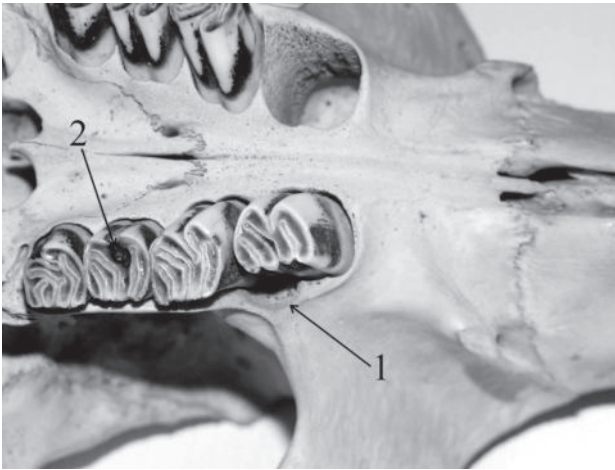


Рис. А.3. Пародонтит (1), проявляется в виде деградации стенок альвеол, кариес (2), как правило, локализуется на небольшом участке жевательной поверхности зуба.

Рис. А.4. Череп бобра из Березинского заповедника, на котором встречены дополнительные слуховые отверстия (обозначены стрелками).



Рис. А.5. На черепе бобра из Центрально-Лесного заповедника заметны следы агрессивных внутривидовых контактов. След от резца находится на *sutura incisivonasalis* (шве между правой носовой и резцовой костью).

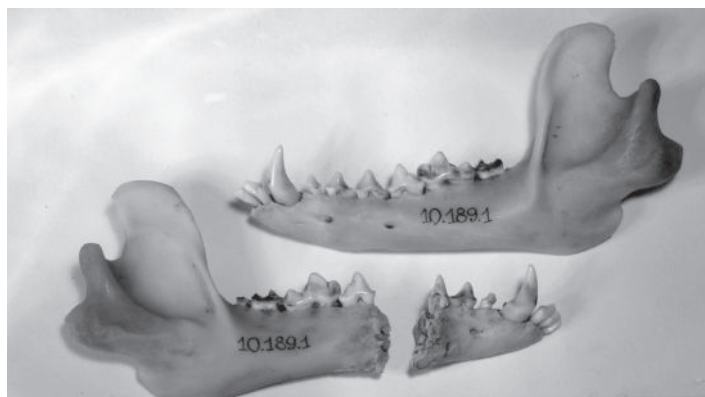


Рис. Б.1. Несросшейся перелом правой ветви нижней челюсти.

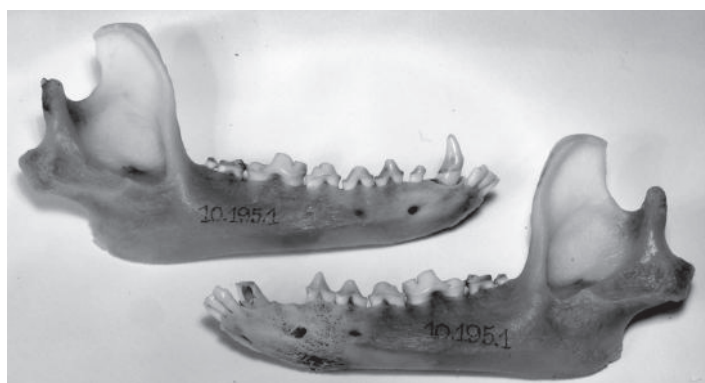


Рис. Б.2. Следы консолидированного перелома левой ветви нижней челюсти на уровне первого премоляра.

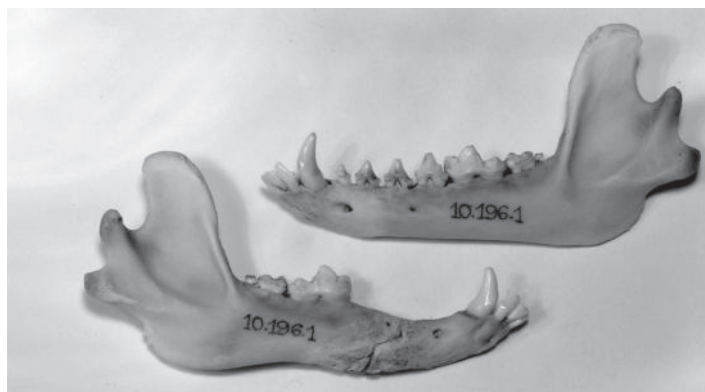


Рис. Б.3. Частично сросшийся перелом правой ветви нижней челюсти на уровне третьего премоляра.



Рис. Б.4. Неровное отверстие размером 10×5 мм в лобных костях позади заглазничного отростка; более крупное отверстие 10×10 мм, в правой лобной кости латерально позади заглазничного отростка; сагиттальный гребень в затылочной части деформированы; наблюдается общая асимметрия черепа вправо.

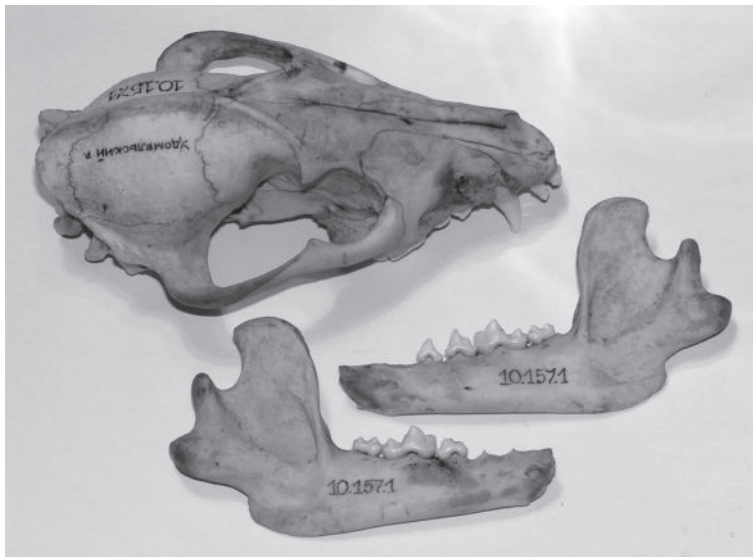


Рис. Б.5. Следы несросшегося перелома правой ветви нижней челюсти на уровне клыка; трещина на уровне премоляра; повреждены носовая, верхнечелюстная, небная кости с правой стороны; характер и форма повреждений позволяют предположить агрессивное взаимодействие с другим хищником; на черепе выражена левосторонняя асимметрия.

а



б

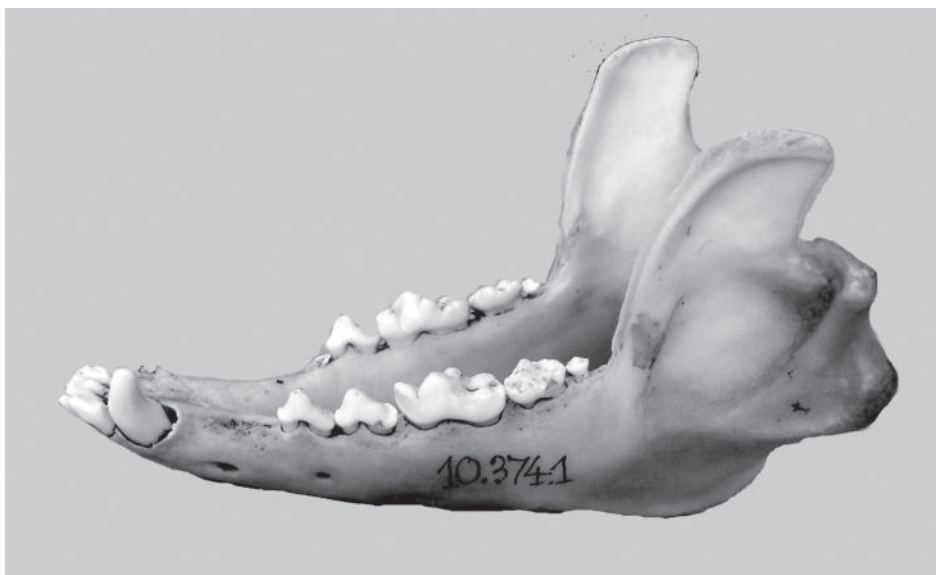


Рис. Б.6. а-б — прижизненная утрата премоляров на верхней и нижней челюсти как следствие травмы.



Рис. Б.7. Симметричный перелом обеих ветвей нижней челюсти, несросшийся, вероятно, из-за воспалительного процесса и отсутствия конгруэнтности поверхностей или подвижности отломков.

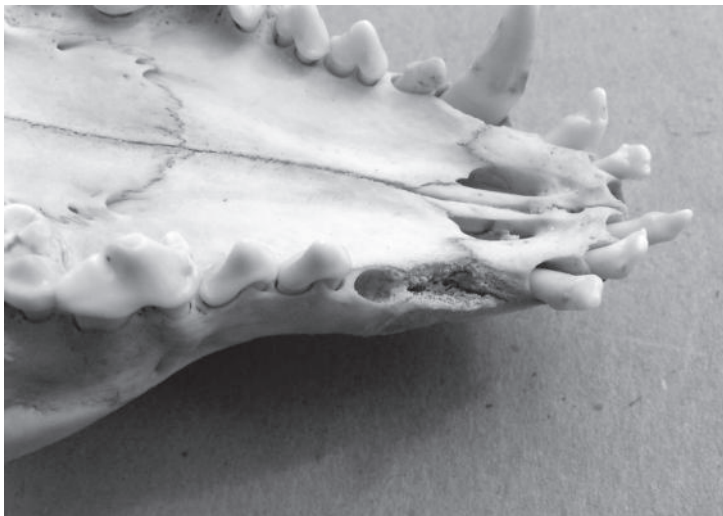


Рис. Б.8. Клык на левой верхней челюсти утрачен животным при жизни.

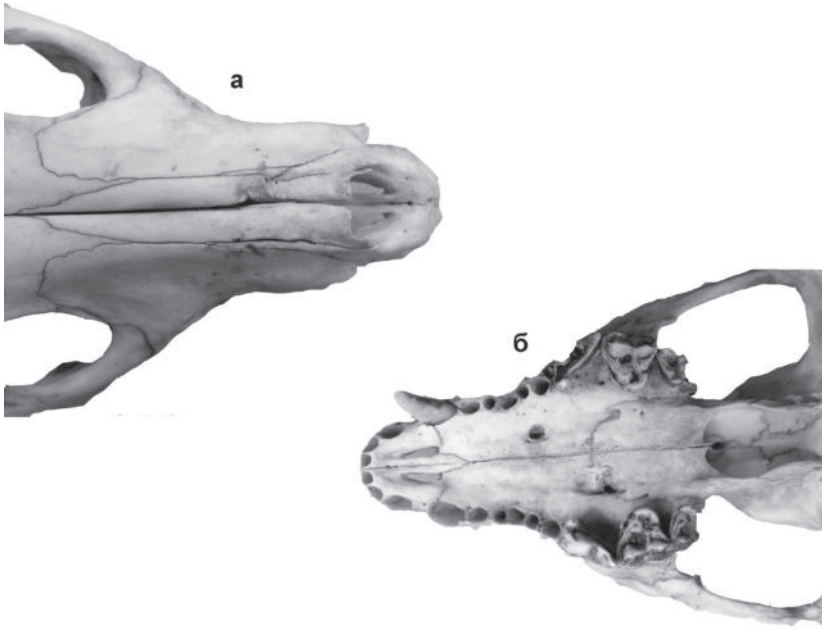


Рис. Б.9. Последствия агрессивного внутривидового взаимодействия; а — дорзальная проекция черепа, заметны следы сросшегося перелома левых носовой и резцовой костей; б — вентральная проекция — следы прокуса костей неба.

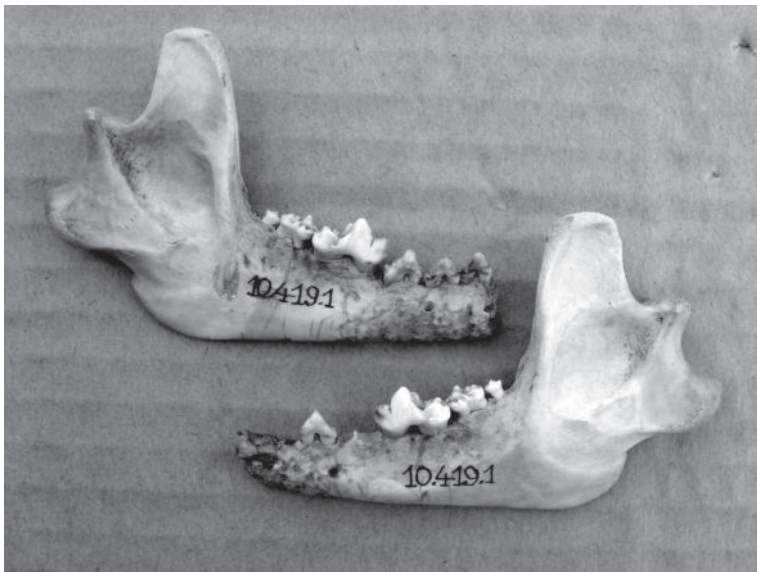


Рис. Б.10. Перелом нижних челюстей на уровне резцов, вероятно, послужил причиной воспаления, приведшего к разрушению костной ткани.

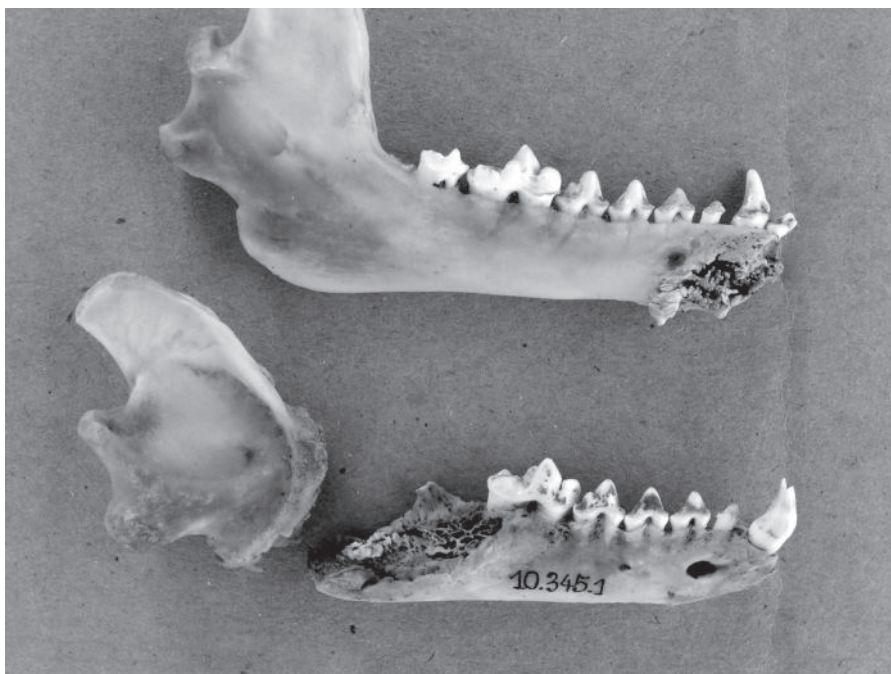


Рис. Б.11. Разрушение правой ветви нижней челюсти, видимо, из-за некротических процессов костной ткани вследствие воспалительного процесса.

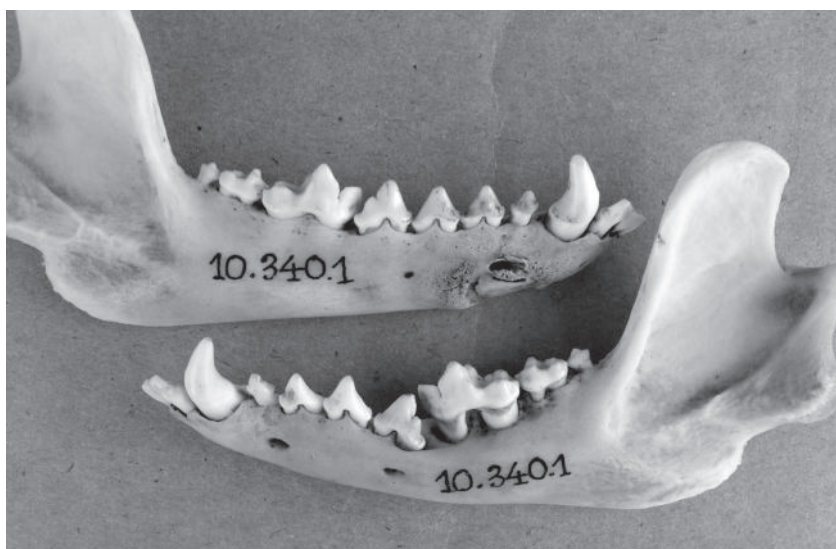


Рис. Б.12. Проявление пародонтита у енотовидной собаки, приводящее к разрушению тканей пародонта.



Рис. Б.13. Альвеолярный периодонтит — воспаление надкостницы между корнем зуба и костной стенкой альвеол.

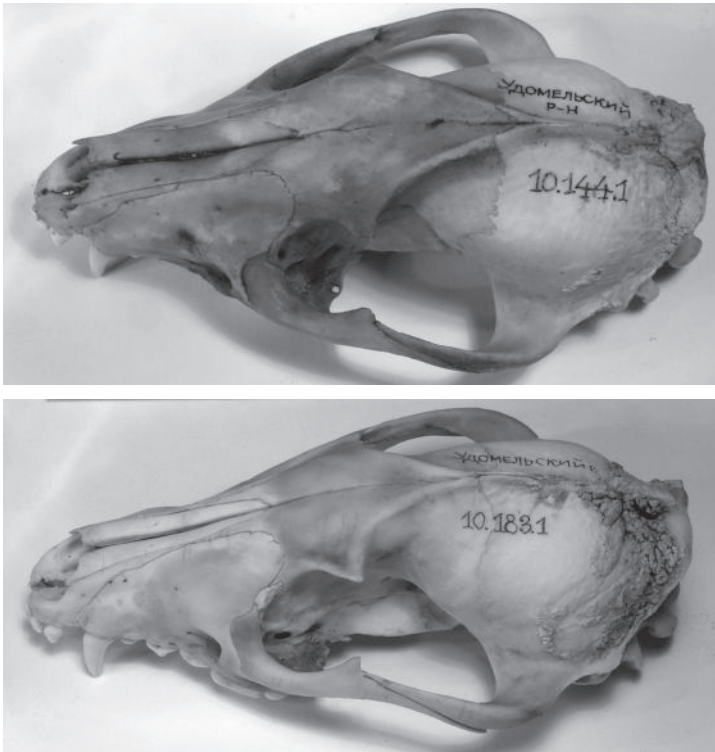


Рис. Б.14. На черепах № 144 и 183 обнаружены многочисленные костные выросты, которые могут быть диагностированы как признаки фиброзной остеодистрофии. Заболевание сопровождается декальцинацией и опухолевидными разрастаниями костной ткани. Развивается при гиперфункции парашитовидных желез и нарушении минерального обмена.

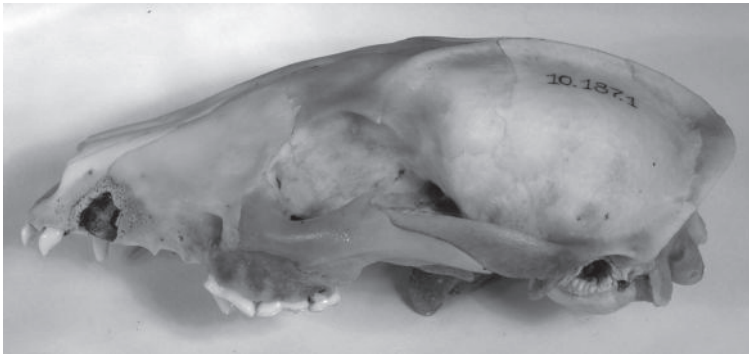


Рис. Б.15. Вследствие пародонтита разрушена альвеола клыка с его последующей утратой на верхней челюсти.



Рис. Б.16. Артроз суставной головки левой нижней челюсти; суставная поверхность деформирована и частично разрушена.



Рис. Б.17. Обширный некроз резцовых, верхнечелюстных и нижнечелюстных костей, сопровождающийся потерей части зубного ряда.

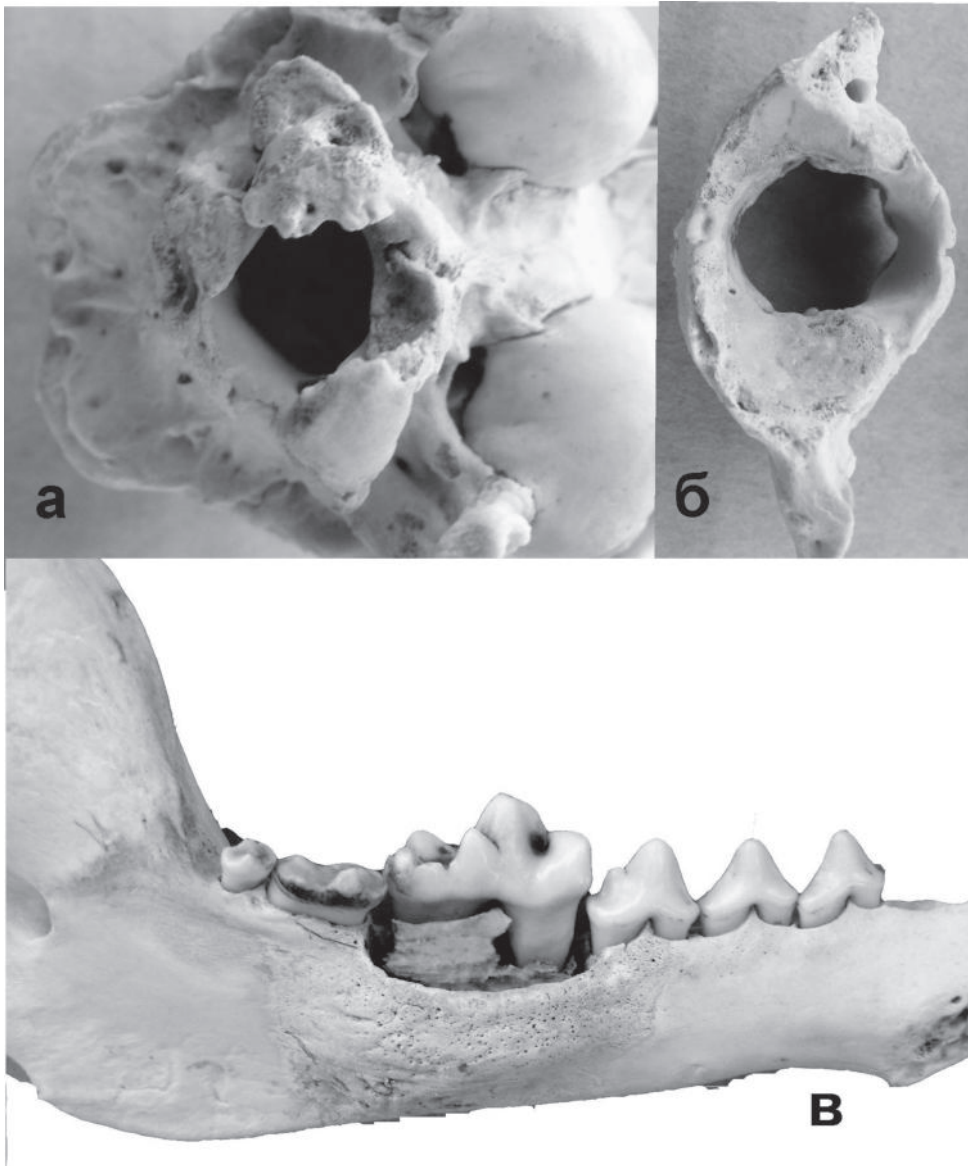


Рис. Б.18. Очаги патологических процессов на черепе енотовидной собаки; а — артроз двух мыщелков; б — последствия артроза проявились на суставной поверхности первого шейного позвонка (*atlant*); в — альвеолярный периодонтит привел к разрушению альвеолы первого коренного зуба левой зубной аркады нижней челюсти.

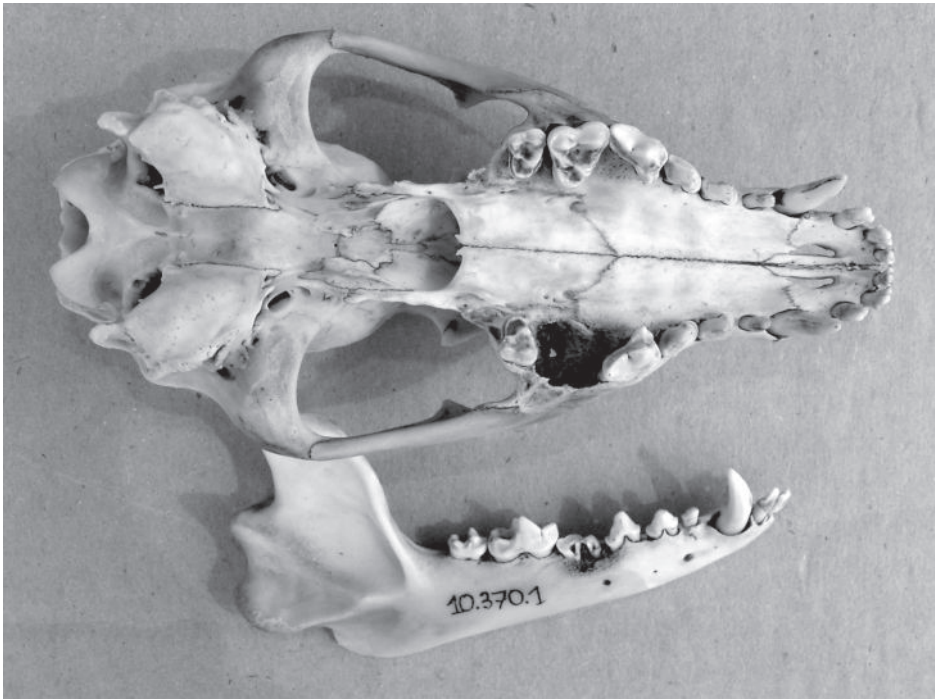


Рис. Б.19. Длительный периодонтит привел к потере М² левой зубной аркады.



Рис. Б.20. Нарушение уровня расположения зубов в пределах левой нижней аркады.



Рис. Б.21. Проявление общей направленной левосторонней асимметрии на черепе.



Рис. Б.22. Следы сросшегося перелома правой барабанной камеры.



Рис. Б.23. Следы сросшегося перелома правой ветви нижней челюсти на уровне клыка.



Рис. Б.24. Обширный некроз костной ткани левой ветви нижней челюсти, повлекший утрату полного ряда предкоренных и коренных зубов.



Рис. Б.25. Слева на нижней челюсти отсутствуют резцы, клык и первый предкоренной зубы, альвеолы полностью разрушены. Причиной патологии стал остеопороз, спровоцированный воспалительным процессом, возможно, вследствие травмы мягких тканей нижней челюсти.

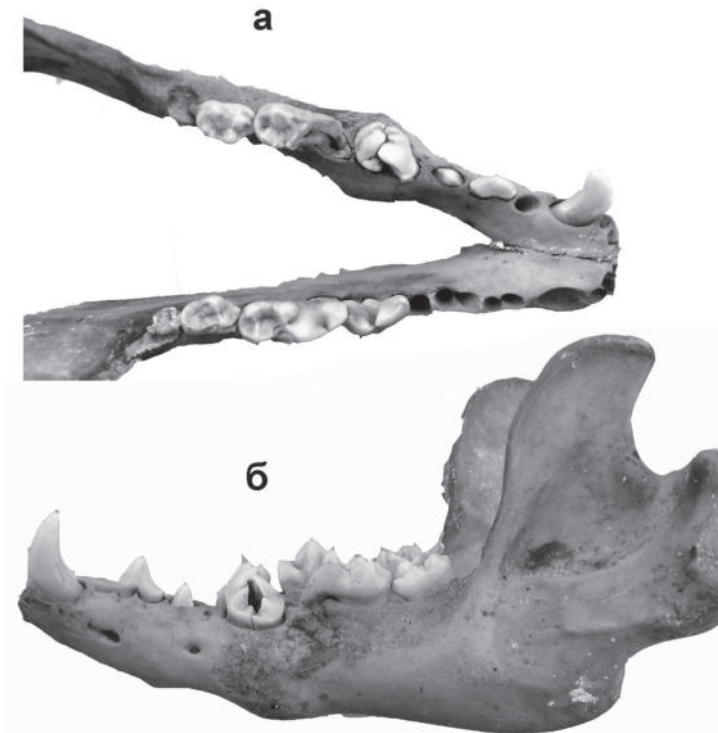


Рис. Б.26. Одонтологическая аномалия, проявившаяся в аномальном строении P_4 ; а. — окклюзивная проекция; б. — латеральная.



Рис. Б.27. Обширное травматическое повреждение рострума, привело к существенному укорочению лицевой части черепа и утрате предкоренных зубов на верхней челюсти.

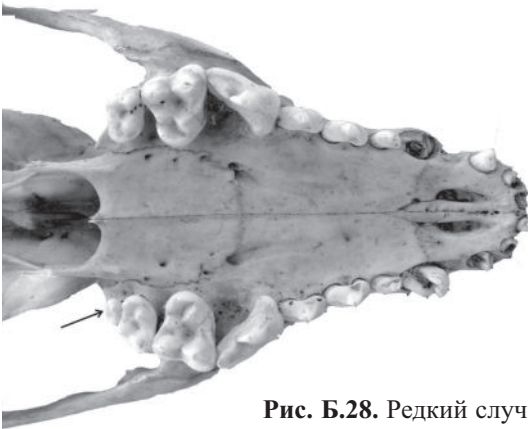


Рис. Б.28. Редкий случай полидонтии. Дополнительный моляр указан стрелкой.



Рис. Б.29. Симметричное отсутствие вторых премоляров на верхней челюсти.

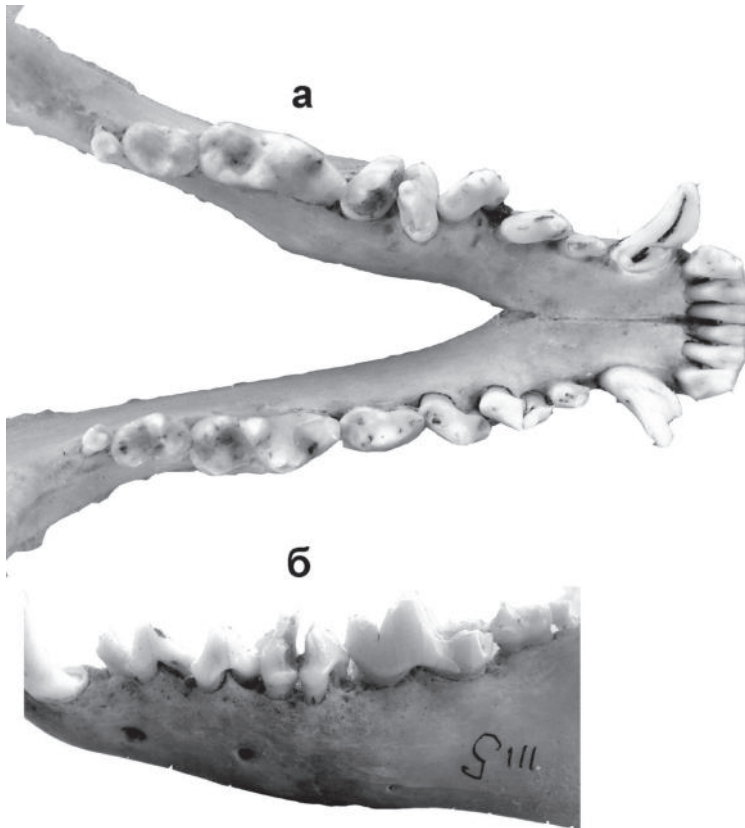


Рис. Б.30. Одонтологическая аномалия, проявившаяся в аномальном строении P_4 ; а — окклюзивная проекция, б — латеральная. Этот тип аномалии следует рассматривать как частный случай полидонтии.

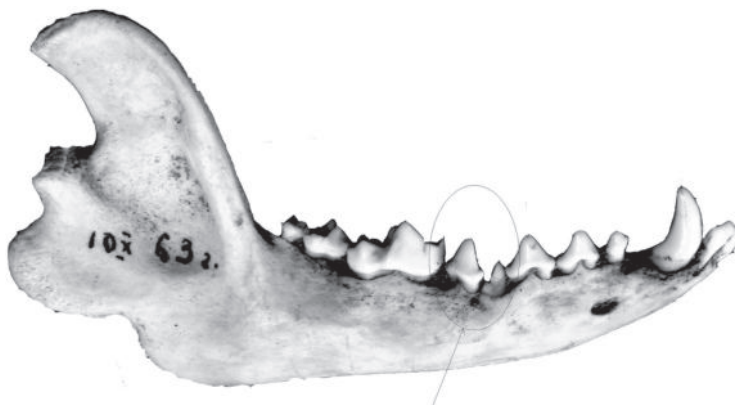


Рис. Б.31. Аномальное строение P_4 . Область его расположения отмечена стрелкой.



Рис. Б.32. Последствия пародонтита проявились на всем зубном ряду нижней челюсти.



Рис. Б.33. Обширное травматическое повреждение лобных костей.

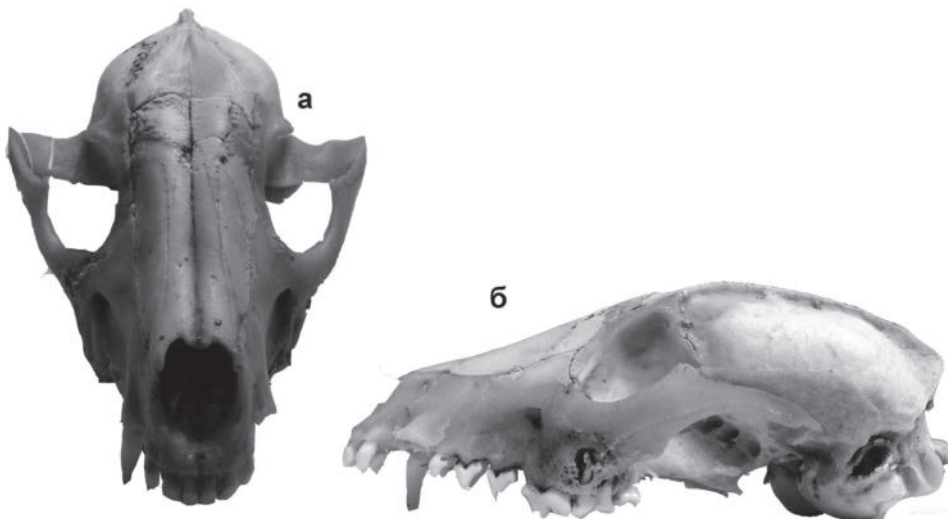


Рис. Б.34. Травматические повреждения — следы частично сросшихся переломов на черепе енотовидной собаки из Хабаровского края; а — фронтальная; б — латеральная проекции.

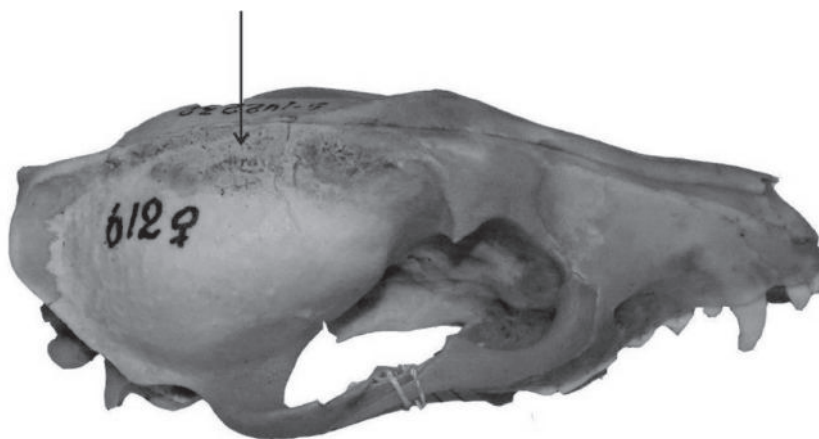


Рис. Б.35. Следы патологического процесса на костной ткани в области теменных и височных костей.



Рис. Б.36. Обширное травматическое повреждение роstralной части черепа.

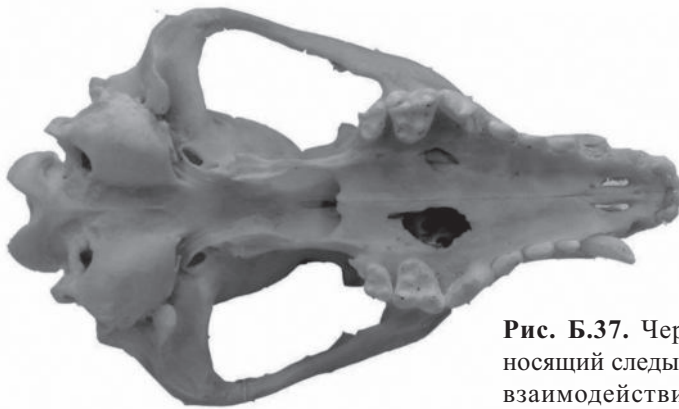


Рис. Б.37. Череп енотовидной собаки, носящий следы агрессивных межвидовых взаимодействий, размеры отверстий в небных костях соответствуют диаметру нижних клыков взрослого барсука.



Рис. Б.38. Череп енотовидной собаки, носящий следы агрессивных внутри- или межвидовых взаимодействий, размеры отверстий в небных костях соответствуют диаметру нижних клыков енотовидной собаки или лисицы.

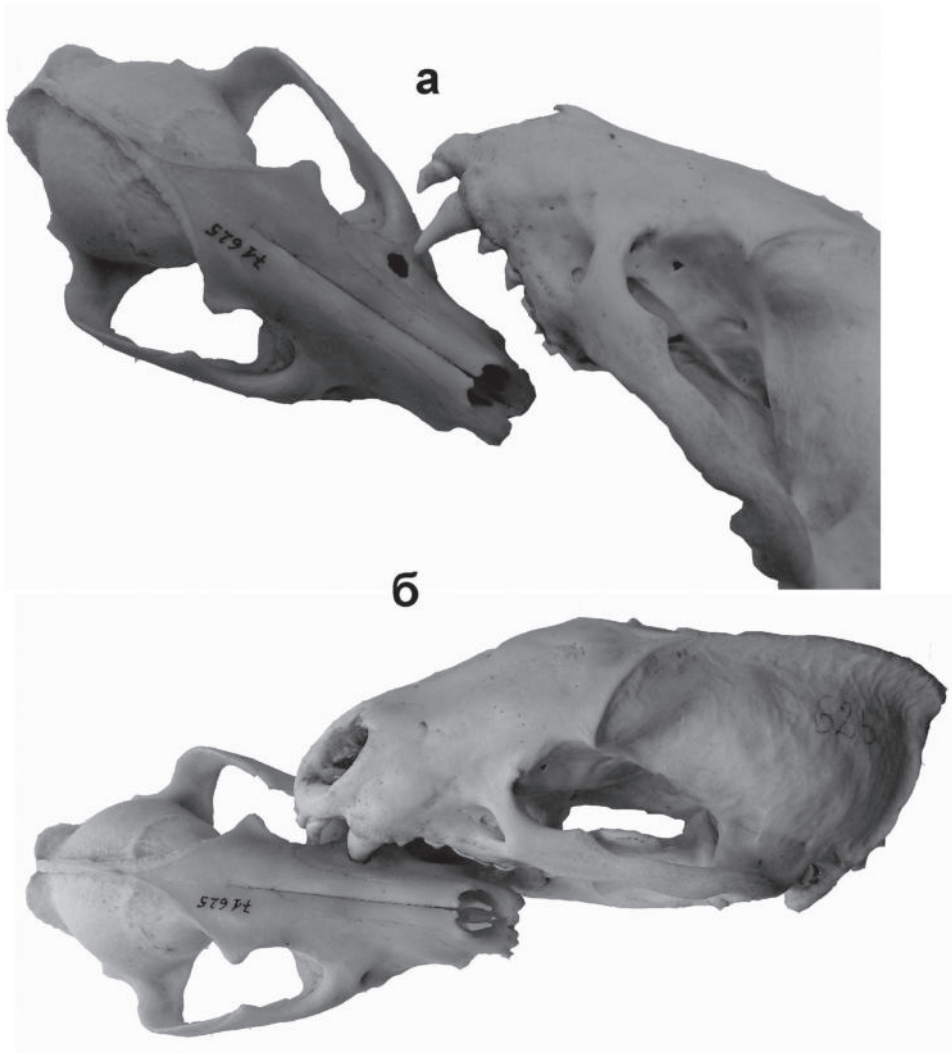


Рис. Б.39. Реконструкция агрессивного межвидового взаимодействия, смоделированная с использованием черепа травмированной енотовидной собаки и барсука. Оба черепа принадлежат взрослым животным; а-б — последовательные стадии реконструкции.

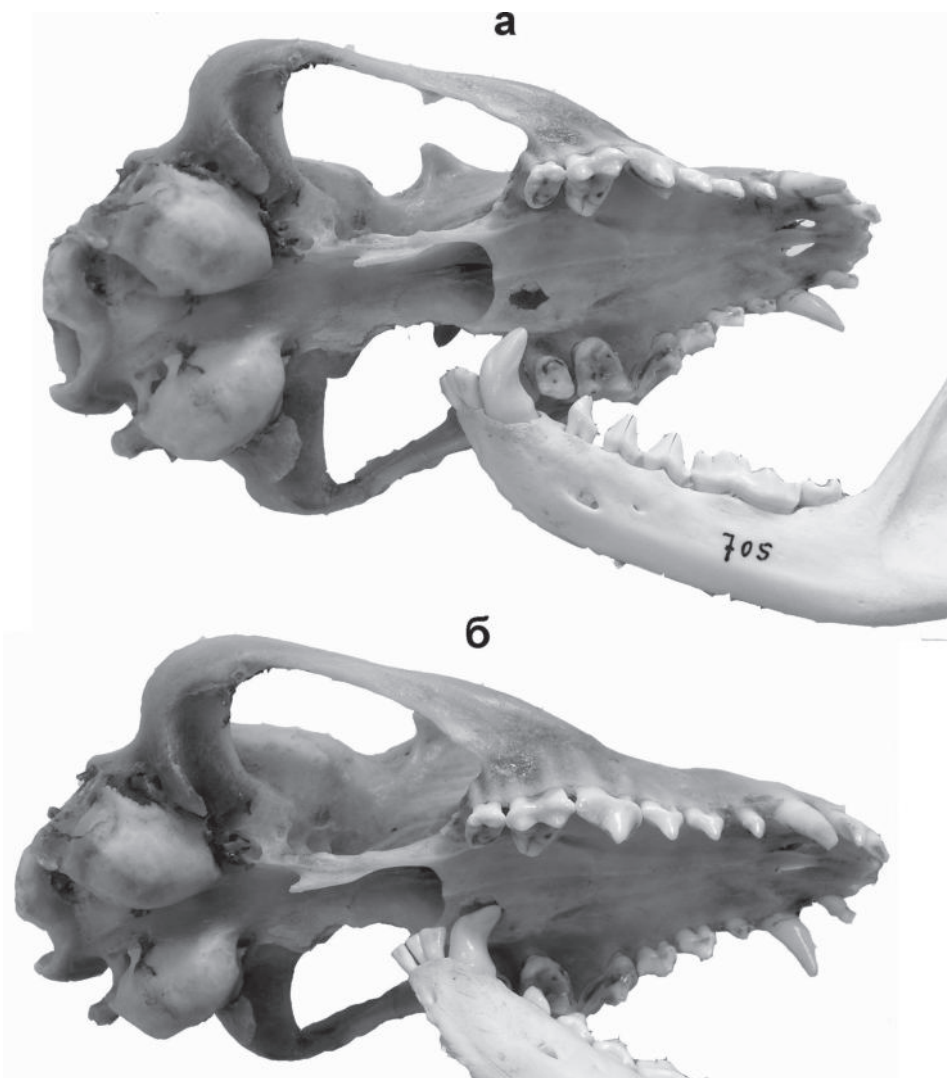


Рис. Б.40. Второй случай травмирования енотовидной собаки барсуком. Характер повреждения небной кости соответствует размеру нижних клыков барсука; а-б — последовательные стадии реконструкции.



Рис. Б.41. Реконструкция агрессивных внутривидовых взаимодействий.



Рис. Б.42. Отсутствие резцов на обеих ветвях нижней челюсти. Возможные причины: 1) в результате травматической потери зубов произошло развитие альвеолита, признаки которого отмечаются в области лунок утерянных зубов; 2) развитие одонтогенного остеомиелита могло произойти в результате травмирования зубов с последующим переходом воспаления на костную ткань.

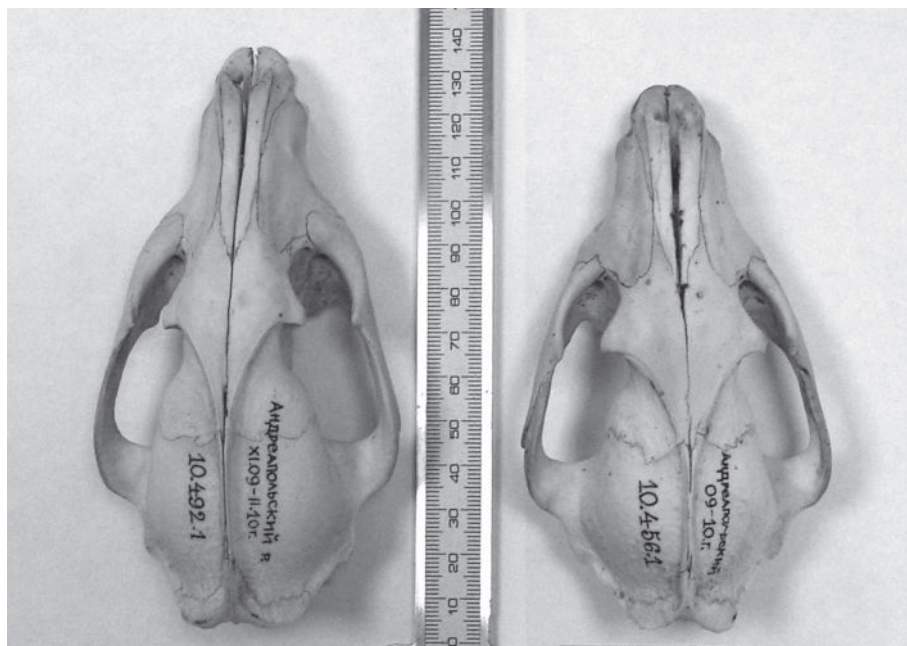


Рис. Б.43. Два морфологических типа черепа енотовидной собаки — «крупный» и «мелкий».

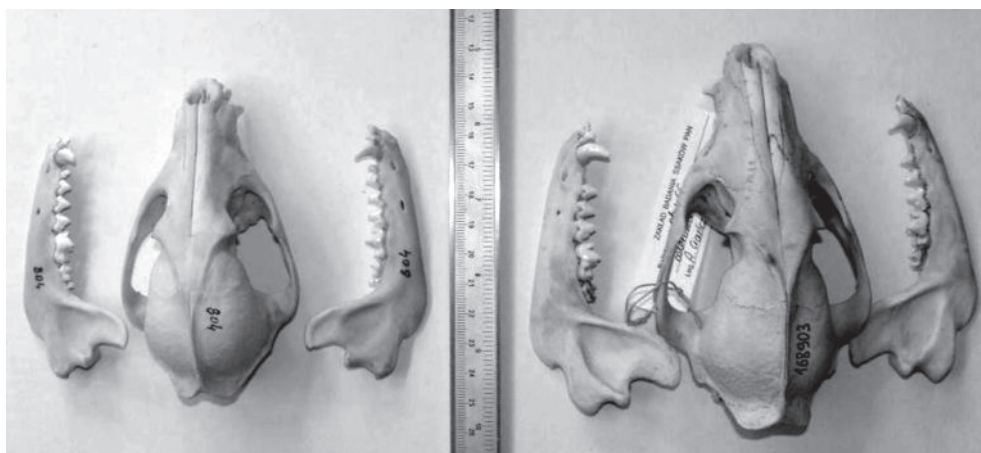


Рис. Б.44. Контрастные различия размеров животных в пределах одной половозрастной группы.