

На правах рукописи

Кораблёв Мирослав Павлович

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХИЩНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЦЕНТРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН)

Научный руководитель:

Рожнов Вячеслав Владимирович, доктор биологических наук, академик РАН, директор ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты:

Захаров Владимир Михайлович, доктор биологических наук, член-корр. РАН, заведующий лабораторией постнатального онтогенеза ФГБУН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Тирронен Константин Феликсович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией зоологии ФГБУН Институт биологии Карельского научного центра РАН

Ведущая организация:

ФГБОУ ВПО Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, Научно-исследовательский зоологический музей

Защита диссертации состоится «___» _____ 2019 года в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН по адресу 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33.

Тел./факс: 8(495)952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский просп., д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу www.sev-in.ru и на сайте ВАК по адресу www.vak.ed.gov.ru

Автореферат разослан «___» _____ 2018 года

Ученый секретарь диссертационного совета,

к.б.н. Кацман Елена Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Полиморфизм популяций представляет собой сложное динамическое явление, одно из фундаментальных свойств живой природы, и характеризуется высокой вариабельностью в пространственно-временном континууме. С позиций популяционной биологии значение изменчивости организмов признается чрезвычайно важным для целостности и устойчивости популяции как биологической системы (Яблоков, 1987). Без изучения популяционного полиморфизма немыслимо грамотное описание внутривидового разнообразия и различий между близкими видами, что особенно важно при решении задачи сохранения генофондов (Яблоков, 1987). Информация о характеристиках внутривидового полиморфизма, сопряженная с известными экологическими факторами и демографическими параметрами видов, служит основой природоохранных концепций, направленных на оптимизацию управления и сохранения природных объектов, поэтому без оценки популяционного разнообразия невозможна рациональная эксплуатация промысловых видов.

Многочисленность, широкая распространенность, эврибионтность хищных млекопитающих и, как следствие этого, исключительно важная роль в биоценозах, способствовали изучению разных сторон их биологии. Массовая добыча пушных зверей позволяла собирать краниологический материал, размерная характеристика которого составляла основу морфологических очерков. Размерная характеристика черепов приводилась для подтверждения таксономического статуса животных в районе изучения, а если позволял материал, то рассматривалась внутривидовая изменчивость на большей (Граков, 1981) или меньшей (Данилов, Русаков, Туманов, 1979) географической шкале. В абсолютном большинстве случаев морфологическая характеристика рассматривается на видовом уровне, являясь при этом ценной основой для последующих сопоставимых сравнительных исследований.

В морфологии млекопитающих, построенной на изучении краниологического материала, сложилась парадоксальная ситуация: при наличии трудно обозримого объема исследований по внутривидовой изменчивости чрезвычайно мало работ по внутривидовому полиморфизму. Еще меньше исследований по сопряженному изучению полиморфизма природных популяций млекопитающих морфологическими и молекулярно-генетическими методами и поиску взаимосвязей между этими данными (исключая работы по систематике и таксономии) (Рожков и др., 2009; Пищулина, 2013; Кораблев и др., 2013, 2015, 2016).

Настоящая работа посвящена изучению внутривидовой изменчивости массовых видов хищных млекопитающих: американской норки *Neovison vison* Schreber, 1777, европейской норки *Mustela lutreola* L., 1761, лесного

хоря *Mustela putorius* L., 1758, лесной куницы *Martes martes* L., 1758, лисицы *Vulpes vulpes* L., 1758 и енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 с применением краниологических и молекулярно-генетического подходов.

Учитывая плотность населения видов и реальную экологическую ситуацию, характеризующуюся отсутствием изолирующих барьеров и генеральной однородностью воздействия биотических и абиотических факторов в разных частях изучаемой территории, можно с большой долей вероятности предположить, что выборки, собранные в изучаемом регионе, включающем Тверскую область и прилегающие территории Псковской, Новгородской и Вологодской областей, принадлежат одним популяциям исследуемых видов.

Четко очерченные морфологические и генетические исследования промысловых видов на популяционном уровне, среди которых представители разных экологических групп с разной историей формирования популяций, очень актуальны с прикладной точки зрения и для дальнейшего изучения микроэволюционных процессов.

Цель работы – провести сравнительный анализ внутривидовой изменчивости млекопитающих отряда хищных (*Neovison vison*, *Mustela lutreola*, *Mustela putorius*, *Martes martes*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*), населяющих центр европейской части России, фенетическими, краниометрическими и молекулярно-генетическими методами.

В задачи исследования входило:

1. Провести сравнительный анализ фенетического полиморфизма и структуры популяций указанных видов хищных млекопитающих на основе двух относительно независимых групп признаков – краниологических и одонтологических.
2. Оценить уровень изменчивости популяций на основе краниометрических признаков.
3. На основе молекулярно-генетического анализа селективно нейтрального маркера (контрольный регион мтДНК) выявить уровень генетического полиморфизма популяций изучаемых видов.
4. Сопоставить данные о фенетическом, краниометрическом и молекулярно-генетическом полиморфизме популяций исследованных видов.

Научная новизна. Впервые на основе значительного объема материала, собранного на ограниченной территории, проведен сравнительный анализ внутривидового полиморфизма шести массовых видов хищных млекопитающих, включающий оценку фенетической, краниометрической и, для некоторых видов, молекулярно-генетической изменчивости. Обсуждается взаимосвязь данных, полученных с применением морфологических и молекулярно-генетического методов. Для оценки фенетического полиморфизма

впервые разработан унифицированный для разных видов хищных млекопитающих каталог неметрических вариаций краниологических признаков. Впервые использованы две относительно независимые полигенные системы признаков при изучении фенотипа природных популяций.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученный диапазон фоновых значений популяционных параметров, характеризующих степень и структуру внутривидового разнообразия, а также стабильность онтогенеза, является «точкой отсчета» для слежения за динамикой явлений и процессов в популяциях и природных комплексах. Разработанный специально для этих исследований каталог неметрических вариаций краниологических признаков шести видов хищных млекопитающих может быть использован при оперативной оценке состояния популяций, в том числе для контроля степени промысловой нагрузки. Полученные молекулярно-генетические данные вносят вклад в дальнейшее изучение филогеографической структуры и особенностей исторического расселения изученных видов в пределах их ареалов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Исследованные популяции хищных млекопитающих в центре европейской части России морфологически неоднородны. Различия между внутривидовыми группировками не глубоки, не имеют определенной направленности и определяются сочетанием эндогенных и внешних факторов.
2. Характеристики полиморфизма митохондриальной ДНК исследованных аборигенных видов отражают исторические демографические события в предковых популяциях, процессы заселения местности, и в значительной степени зависят от состояния популяций на протяжении всей истории их существования на данной территории.
3. В формировании морфологической изменчивости изученных хищных млекопитающих важную роль играет экологическая ниша вида, в то время как полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК в большей степени является следствием стохастических процессов.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы были представлены на двенадцати международных и всероссийских конференциях, среди них: 2-я и 3-я Международные научно-практические конференции «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России» (Москва, 2007, 2009), International conference «Man and environment in boreal forest zone: past, present and future» (Fedorovskoe, Russia, 2008), Всероссийская конференция «Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация» (Петергоф, 2010), Международная научная конференция «Зоологические исследования в регионах России и на сопредельных территориях» (Саранск, 2010), I Всероссийская научно-практическая заочная конференция студентов, аспирантов

и молодых ученых с международным участием (Чебоксары, 2010), V и VI Международные симпозиумы «Динамика популяций диких животных Северной Европы» (Рабочееостровск, 2010; Киркколахти, 2014) Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (IX съезд Териологического общества при РАН) (Москва, 2011), International symposium «Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics» (Vladivostok, Russia, 2011), Международная научно-практическая конференция «Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства» (Киров, 2012), Всероссийская научно-практическая конференция «Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России» (Центрально-Лесной государственный заповедник, 2012).

Личный вклад автора. Автор участвовал в сборе и подготовке материала, принимал непосредственное участие в описании фенетических признаков и измерении черепов, статистической обработке морфологических данных. Все этапы молекулярно-генетического анализа и интерпретация его результатов выполнены лично автором. Формулировка рабочих гипотез, обсуждение и сравнительный анализ полученных в рамках диссертационного исследования данных выполнены при непосредственном участии автора. Автором в соавторстве с коллегами выполнена работа по написанию научных публикаций.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 28 печатных работ, из них 13 статей в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Рукопись состоит из введения, семи глав, выводов, списка литературы, двух приложений. Общий объем диссертации – 217 страниц. Основной текст содержит 87 таблиц и 52 рисунка, список литературы включает 290 наименований, из них 106 – на иностранном языке. Приложения содержат 13 таблиц.

Благодарности. Автор глубоко признателен научному руководителю академику РАН Вячеславу Владимировичу Рожнову за наставничество и всестороннюю поддержку в проведении исследований. Неоценимый вклад в выполнение работы внесли родные и коллеги автора – отец Павел Николаевич Кораблёв и брат д.б.н. Николай Павлович Кораблёв. Автор благодарит д.б.н. Марину Владимировну Холодову за пристальное внимание на всем протяжении исследований, помощь в освоении молекулярно-генетических методов, ценные советы, научную поддержку и рецензирование диссертации. Значительную методическую помощь при проведении генетических исследований оказали сотрудники Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН к.б.н. И.Г. Мещерский и к.б.н. П.А. Сорокин. Отдельную благодарность автор выражает к.б.н. А.Д. Пояркову за моральную поддержку и импульс к завершению диссертации.

Всем коллегам, принимавшим участие в обсуждении диссертационной работы, выражается признательность за их рекомендации по ее улучшению.

На разных этапах исследования были поддержаны грантами фонда Джона Д. и Кэтрин Т. Макартуров (грант № 02-73130-000-GSS), РФФИ (грант № 14-04-97510-р_центр_a), Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы, формулируются цель, задачи исследования и защищаемые положения.

Глава 1. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В данной главе дается характеристика использованных в настоящей работе методических подходов – фенетического, краниометрического и молекулярно-генетического и рассматривается их применение в изучении изменчивости природных популяций хищных млекопитающих.

Глава 2. ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности морфологического и генетического полиморфизма млекопитающих во многом обуславливаются их биологическими характеристиками и экологическими требованиями по отношению к среде обитания. В данной главе приводятся сведения о биологии и экологии исследуемых видов, дается демографическая характеристика их популяций на изучаемой территории.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1. Регион исследования

Регион исследования расположен на западе средней части Восточно-Европейской равнины, включает Тверскую область и прилегающие районы Псковской, Новгородской и Вологодской областей. Общая протяженность – около 450 км с запада на восток и около 300 км с севера на юг. Территория представляет собой равнинный рельеф с амплитудой высот около 250 м, имеет насыщенную гидрологическую сеть (Дорофеев, 1992). Характер растительности соответствует подзоне южной тайги (Тихомирова, 1992).

3.2. Материал и методы краниологического анализа.

Описание вариаций неметрических признаков (фенов) и измерение пластических признаков произведено на основании анализа 1709 черепов шести видов хищных млекопитающих: американская норка – 367 черепов, европейская

норка – 103 черепа, лесной хорь – 250 черепов, лесная куница – 269 черепов, лисица – 341 череп, енотовидная собака – 379 черепов.

Разделение на выборки определялось по территориальному признаку для всех видов, а также временными периодами для некоторых видов. Описание выборок приводится для каждого вида в соответствующих разделах. Расстояние между участками сбора материала составляло от 60 до 350 км (рис. 1).

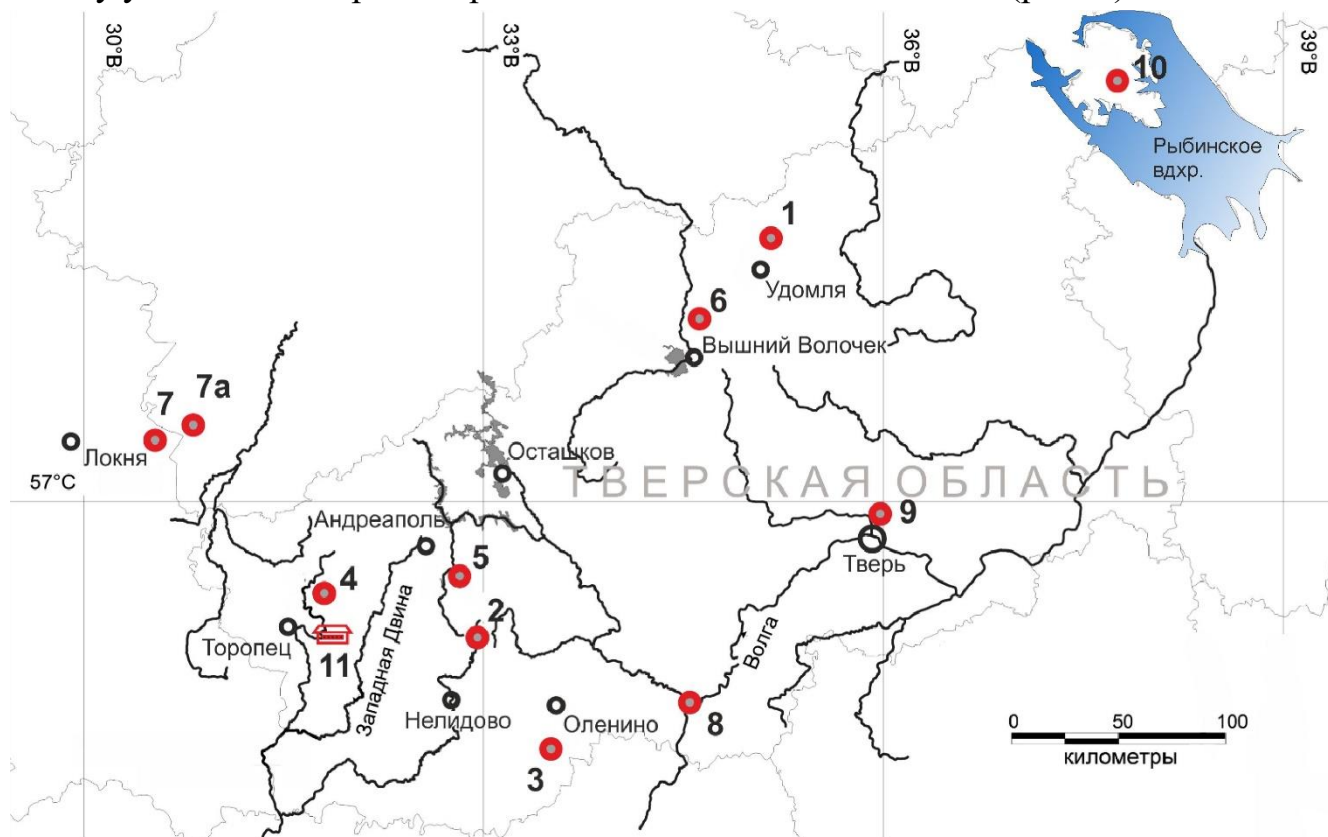


Рисунок 1. Карта региона исследования. Места сбора материала: 1 – Удомельский р-н; 2 – Нелидовский р-н; 3 – Оленинский р-н; 4 – Торопецкий р-н; 5 – Пеновский р-н; 6 – Вышневолоцкий р-н; 7, 7а – Полистовский, Рдейский заповедники; 8 – Зубцовский р-н; 9 – Калининский р-н; 10 – Дарвинский заповедник; 11 – зверохозяйство «Знаменское».

При описании фенотипов использовали специально разработанный для данного исследования каталог неметрических вариаций краниологических признаков (Кораблев и др., 2005). Для разных видов использовали от 9 до 14 одонтологических и 5 краниологических признаков, образующих от 41 (*N. procyonoides*) до 44 (*N. vison*) вариаций. На основе частот встречаемости фенотипов были рассчитаны популяционные показатели, предложенные Л.А. Животовским (1982): показатель внутривидового разнообразия (μ), доля редких фенотипов (структура внутривидового разнообразия) (h), показатель сходства выборок (r). Помимо этого, оценен уровень флуктуирующей асимметрии, или стабильности онтогенеза (ФА) (Захаров, 1987). При расчете показателей выделяли две группы признаков: одонтологические и собственно краниологические.

При краниометрическом анализе использовали промеры с четкими точками привязки (Огнев, 1947; Новиков, 1956; Юдин, 1977; Ansorge, 1994). Измерялись черепа особей старше одного года. Возраст животных определяли по признакам зарастания швов черепа (Клевезаль, 2007), развития сагиттального гребня (Habermehl, 1986), формы и размера *os penis* (Walton, 1968; Habermehl, 1985; Клевезаль, 2007).

На основе полученного цифрового материала рассчитывались стандартные биометрические показатели (Зайцев, 1984): *среднее арифметическое выражение выборок* (M), *среднее квадратическое отклонение от среднего арифметического значения* (σ), *коэффициент вариации* (Cv). *Индекс полового диморфизма* (I_{SD}) рассчитывали по формуле, предложенной Россолимо и Павлиновым (1974). Характер и наличие внутрипопуляционной изменчивости оценивали с применением методов вариационной статистики: однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), дискриминантный анализ, канонический анализ, кластерный анализ.

При сравнительном анализе морфологических данных применяли *ранговый коэффициент корреляции Спирмана* и *критерий Вилкоксона*.

Все расчеты выполнялись в программах Statistica 7–12 и MS Excel 2007–2016.

3.3. Материал и методы молекулярно-генетического анализа

Молекулярно-генетическое исследование выполнено на основании анализа 70 образцов мягких тканей и остеологического материала трех видов хищных млекопитающих: европейская норка – 11 экземпляров, лесной хорь – 38 экземпляров, лесная куница – 21 экземпляр.

В качестве маркера генетического полиморфизма использовали гипервариабельный фрагмент левого домена контрольного региона (D-петли) митохондриальной ДНК (мтДНК): европейская норка – 526 п.н., лесной хорь – 465 п.н., лесная куница – 487 п.н.

Амплификацию проводили с использованием прямого и обратного праймеров: VPCR-L1 (Рожнов и др., 2006) и VPCR-H674-martes (Рожнов и др., 2010) для европейской норки и лесного хоря, VPCR-L1L-martes и VPCR-H674-martes (Рожнов и др., 2010) для лесной куницы. Определение нуклеотидных последовательностей выполняли на автоматическом анализаторе ABI PRISM 3130.

Полученные последовательности выравнивали вручную в программе Bioedit 7.0.9 (Hall, 1999). Дальнейшая статистическая обработка данных включала: оценку *гаплотипического* (H) и *нуклеотидного* (π) *разнообразия*, характера *распределения парных различий между гаплотипами* (mismatch distribution), *генетической подразделенности популяций* (F_{st}), построение *филогенетических деревьев* (Neighbor-Joining, Kimura 2 Parameter) и *медианных сетей* (Median-Joining). Для

расчетов использовали программы Arlequin v. 3.5 (Excoffier et al., 2005), MEGA 6 (Tamura et al., 2013), Network 5.0.0.3 (Bandelt et al., 1999).

Глава 4. АНАЛИЗ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

4.1. Разработка каталога неметрических вариаций краниологических признаков

Представленный в работе каталог неметрических вариаций краниологических признаков описывает фенотипические вариации на черепаках американской норки, европейской норки, лесного хорька, лесной куницы, лисицы обыкновенной и енотовидной собаки. Каталог опубликован ранее (Кораблев и др., 2005).

4.2. Характеристика фенотипов исследованных видов

4.2.1. Американская норка

Исследованы выборки черепов из Удомельского, Нелидовского, Оленинского, Торопецкого районов Тверской обл., Локнянского р-на Псковской обл. и Холмского р-на Новгородской обл., а также из зверохозяйства «Знаменское» Торопецкого р-на, всего 329 экз. На основе проявления частот фенотипов рассчитаны показатели фенетического полиморфизма для каждой выборки. Значения показателя сходства (r) свидетельствуют, что локальные выборки диких норок проявляют высокое сходство друг с другом, а также с доместифицированными (содержащимися на звероферме) норками по комплексу краниологических признаков (r 0.900–0.995, $P \geq 0.01$). По комплексу одонтологических признаков выявлены высоко достоверные отличия диких норок от доместифицированных (r 0.968–0.974, $P \leq 0.001$), установлены достоверные различия между некоторыми локальными выборками диких норок (r 0.977–0.990, $P \geq 0.001$). Показатели фенетического полиморфизма (μ), доли редких фенотипов (h) и флуктуирующей асимметрии оказались сходными между выборками вольно живущих норок и между дикими и доместифицированными. Значения показателей μ и стабильности онтогенеза для одонтологических признаков (μ 1.69–1.97, ФА 7.6%–12.6%) ниже, чем для краниологических (μ 2.09–2.69, ФА 22.5%–37.4%), обратная картина наблюдается для показателя h (одонтологические 0.24–0.37, краниологические 0.18–0.26).

4.2.2. Европейская норка

Исследованы выборки черепов из района Центрально-Лесного заповедника (ЦЛЗ) и Торопецкого р-на Тверской обл., всего 103 экз. Отдельно изучены выборки из района ЦЛЗ двух временных периодов: 1 – 1983–1992 гг., стабильная численность; 2 – 1994–2006 гг., демографическая депрессия. Между локальными выборками выявлены достоверные различия по одонтологическим ($r = 0.982$, $P = 0.01$) и краниологическим ($r = 0.940$, $P = 0.001$) признакам. Показатели внутривидового полиморфизма (μ) и доли редких фенотипов (h) в целом стабильны между выборками. Более высокие значения показателя μ и стабильности

онтогенеза характерны для краниологических признаков (одонтологические: μ 1.48–1.87, ФА 10.4%–16.9%; краниологические: μ 2.42–2.66, ФА 25.0%–34.5%), для показателя h ситуация обратная (одонтологические 0.22–0.29, краниологические 0.18–0.22). Выявлено достоверное увеличение уровня флуктуирующей асимметрии одонтологических (первый период – 11.3%, второй – 16.9%) и краниологических признаков (25.0% и 34.5%), а также частоты олигодонтии (5.7% и 21.1%) на фоне демографической депрессии популяции.

4.2.3. Лесной хорь

Исследованы выборки черепов из Нелидовского, Оленинского, Торопецкого и Удомельского районов Тверской обл. и две хронографические выборки из Оленинского р-на (1: 1999–2004, 2: 2005–2008 гг.), всего 250 экз. Статистически значимых различий между локальными выборками не выявлено. Достоверные различия обнаружены между двумя хронографическими выборками по одонтологическим ($r = 0.985$, $P = 0.01$) и по совокупности признаков ($r = 0.987$, $P = 0.05$). Показатели фенетического внутривнутрипопуляционного полиморфизма (μ) и флуктуирующей асимметрии стабильны между выборками, показатель доли редких фенов (h) колеблется и максимален в выборке из Нелидовского р-на. Значения фенетического полиморфизма и флуктуирующей асимметрии существенно выше в группе собственно краниологических признаков (одонтологические: μ 1.64–1.86, ФА 10.2%–13.5%; краниологические: μ 2.55–2.98, ФА 28.8%–41.8%). Значения показателя h несколько выше для одонтологических признаков (одонтологические 0.16–0.30, краниологические 0.16–0.20).

4.2.4. Лесная куница

Изучены выборки черепов из Нелидовского, Торопецкого и Удомельского районов Тверской обл., всего 250 экз. Достоверные различия по показателю сходства (r) между локальными выборками отсутствуют. Относительный мономорфизм неметрических признаков проявляется в сравнительно низких значениях показателей внутривнутрипопуляционного полиморфизма (μ : одонтологические 1.14–1.26, краниологические 1.84–2.28), доли редких фенов (h : одонтологические 0.08–0.24, краниологические 0.18–0.26), а также флуктуирующей асимметрии (ФА: одонтологические 2.3%–5.0%, краниологические 18.2%–30.2%). Во всех случаях значения показателей выше в группе собственно краниологических признаков.

4.2.5. Лисица обыкновенная

Изучены выборки черепов из района ЦЛЗ и Удомельского р-на Тверской обл., всего 103 экз. Не глубокие, но достоверные различия между выборками выявлены по краниологическим ($r = 0.973$, $I = 27.0$, $P = 0.001$) и по совокупности признаков ($r = 0.991$, $I = 34.4$, $P = 0.001$). По степени внутривнутрипопуляционного полиморфизма (μ), доле редких фенов (h) и флуктуирующей асимметрии не

проявляется существенных различий между выборками, значения этих показателей для краниологических признаков (μ 2.18–2.47, h 0.22–0.28, ФА 22.6%–27.0%) существенно выше, чем для одонтологических (μ 1.13–1.16, h 0.17–0.26, ФА 1.2%–1.7%).

4.2.6. Енотовидная собака.

Изучены современные выборки черепов из района ЦЛЗ, Удомельского р-на, а также выборка из Вышневолоцкого р-на Тверской обл. 1947–1949 гг., всего 351 экз. Выявлены достоверные различия частот фенотипов между выборками на географической и хронографической шкалах (r 0.954–0.983, $P \geq 0.001$). Отсутствие достоверных различий между выборками из соседних районов (Удомельского и Вышневолоцкого), но разделенных интервалом 60 лет может свидетельствовать о стабильности фенотипа на протяжении длительного времени. Значения показателей μ и флуктуирующей асимметрии сходны между выборками и выше для краниологических признаков (μ : одонтологические 1.67–1.81, краниологические 2.35–2.63; ФА: одонтологические 5.5%–6.7%, краниологические 28.1%–29.6%). Доля редких фенотипов максимальна в вышневолоцкой выборке, значения показателя выше для одонтологических признаков (h : одонтологические 0.40–0.42, краниологические 0.29–0.35).

4.3. Сравнительный анализ фенетической изменчивости изученных видов

У исследованных видов более высокие значения фенетических показателей характерны для краниологических признаков, и меньшие – для одонтологических, что свидетельствует об относительном консерватизме последних. Наиболее отчетливо это проявляется для показателей внутривидового полиморфизма и флуктуирующей асимметрии (рис. 2 А–Б). Эти результаты согласуются с представлениями об относительно большом весе генетических факторов в формировании признаков зубной системы (Wolsan, 1989; Зубов, Халдеева, 1989; Ansorge, 2001; Szuma, 2003). Факторы внешней среды оказывают большее влияние на формирование собственно краниологических признаков, одонтологические признаки в большей степени отражают генетические процессы в популяциях. Доля редких фенотипов у американской, европейской норки и енотовидной собаки, наоборот, выше для одонтологических признаков (рис. 2 В). Это виды, в популяциях которых можно ожидать большую интенсивность генетических процессов, обусловленную демографическими тенденциями, причем для интродуцентов – положительной, а для европейской норки – отрицательной. У интродуцированных видов выявлен относительно высокий уровень полиморфизма на фоне аборигенов, что свидетельствует о восстановлении их генетического потенциала, необходимого для адаптивной эволюции (Ланде, Берроуклаф, 1989) (рис 2 А). Сравнение показателей сходства локальных выборок свидетельствует, что популяции изученных видов фенетически не мономорфны (рис. 2 Г). Проявление различий между

внутрипопуляционными группировками у разных видов имеет сложный характер, но, в целом, можно отметить, что виды с большей пространственной активностью – меньшей плотностью популяций и большими участками обитания (в частности, *M. martes* и *V. vulpes*), характеризуются меньшей структурированностью по сравнению с менее мобильными видами на одинаковой географической шкале.

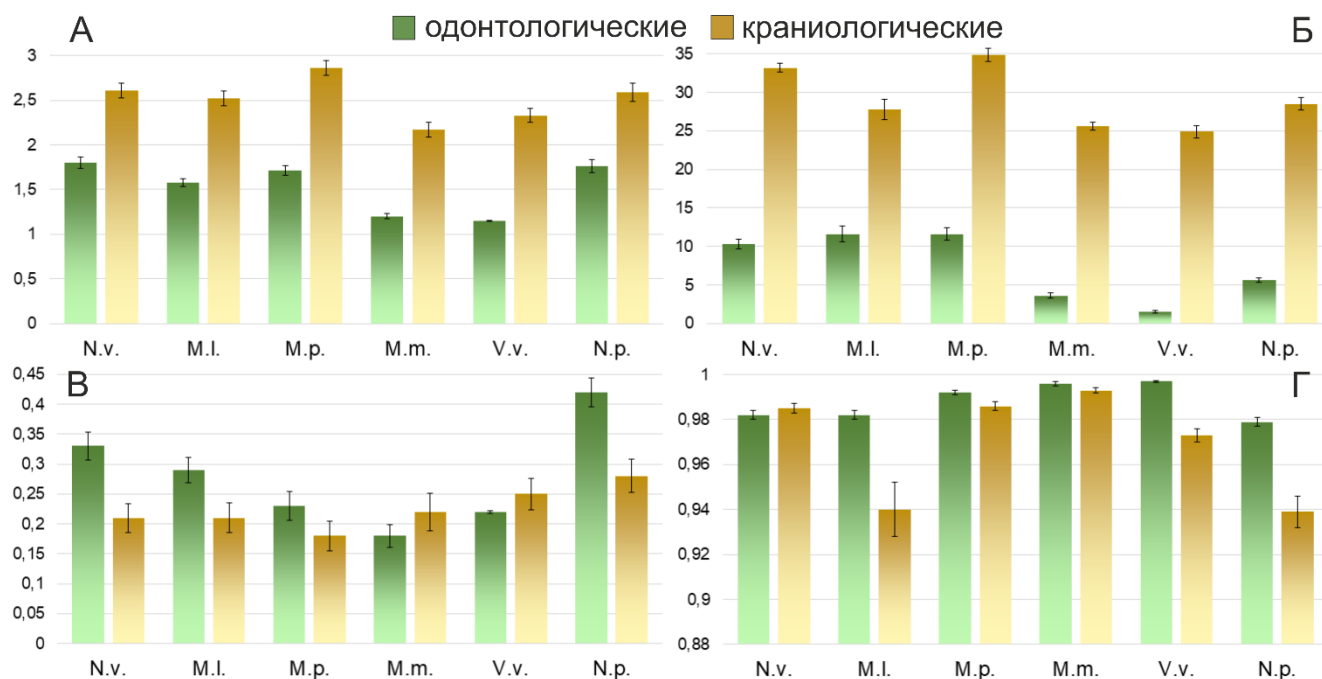


Рисунок 2. Сравнительная характеристика значений популяционных показателей для групп признаков. А – степень внутрипопуляционного разнообразия μ ; Б – стабильность онтогенеза, %; В – структура внутрипопуляционного разнообразия (для редких фенотипов) h ; Г – показатель сходства локальных выборок g .

Существенное увеличение уровня флуктуирующей асимметрии признаков на фоне снижения численности у *M. lutreola* может указывать на повышенную инбредность популяции и повышенный уровень стресса. Частота олигодонтии у европейской норки достоверно выше, чем у экологически близких видов – *N. vison* ($F = 11.95$; $P = 99.9\%$) и *M. putorius* ($F = 10.34$; $P = 99\%$) (Кораблев и др., 2013). Эти данные указывают на возможность повышенного уровня инбредности в популяции (Zakrzewski, 1969; Pilleri, 1983 по Савельев, 1986). Однако сопоставимый с экологически близкими видами уровень изменчивости свидетельствует о том, что исчезновение вида на данной территории не явилось следствием инбредной депрессии.

Достоверные различия частот фенотипов между двумя выборками *M. putorius* с одной территории, разделенных коротким временным интервалом, могут свидетельствовать о повышенном уровне суммарной смертности в популяции, что было показано ранее для еотовидной собаки (Кораблев и др., 2012; Кораблев, 2016).

Глава 5. АНАЛИЗ КРАНИОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

5.1. Американская норка

Исследованы выборки черепов из Удомельского, Нелидовского, Оленинского, Торопецкого районов Тверской, Локнянского района Псковской и Холмского района Новгородской областей и из зверохозяйства «Знаменское», всего 204 экз. (♂ 121, ♀ 83). Между дикими и domesticiрованными норками установлены высоко достоверные различия по всем размерным признакам (ANOVA $F = 2.533-98.488$; $p \leq 0.03$). Среди локальных выборок из дикой популяции наибольшие различия установлены между тверскими и псковско-новгородскими животными (последние достоверно крупнее в среднем по 36.6% признаков для ♂ и 62.4% для ♀). Норки из Удомельского района имеют наименьшие размеры черепа. Распознавание отдельных диких выборок дискриминантным анализом по частоте корректной классификации сравнительно высокое (♂ 50.0–80.0%, в среднем 68.6%, ♀ 50.0–100%, в среднем 77.5%). Различия в морфологическом облике локальных выборок мы связываем с разным происхождением диких группировок и разной степенью участия беглых клеточных норок в их формировании.

5.2. Европейская норка

Исследованы выборки черепов из района Центрально-Лесного заповедника (ЦЛЗ) и Торопецкого района Тверской области, всего 63 экз. (♂ 49, ♀ 14). Локальные выборки показали высокую степень сходства по результатам ANOVA. Дискриминантный анализ позволил выявить незначительные, но достоверные различия между самцами из двух выборок ($D^2 = 10.63$; $p = 0.01$). Слабый уровень различий подтверждается относительно невысокой корректной классификацией среди самцов (62.5%). Уровень морфологической изменчивости в изученной популяции, оцененный по величине коэффициента вариации, существенно ниже полиморфизма *M. lutreola* в других частях ареала (Данилов, Туманов, 1976; Егоров, 1983). Стабилизация признаков, в данном случае проявляющаяся в снижении диапазона изменчивости, может быть следствием усиления конкуренции и прямой борьбы за существование (Симпсон, 1948 по Яблоков, 1966) в условиях сокращения численности.

5.3. Лесной хорь

Исследованы выборки черепов из Удомельского, Нелидовского, Оленинского, Торопецкого районов Тверской обл., всего 169 экз. (♂ 148, ♀ 21). Черепа самок, ввиду малого их количества, объединены в одну совокупность. Выявлены ощутимые различия между локальными выборками самцов по результатам ANOVA (среднее число достоверно различающихся признаков на одну выборку – 5.75), наибольшим своеобразием обладают хори Оленинского района. Дискриминантный анализ не подтверждает подобных различий между выборками ($W-\lambda 0.53-0.57$; $F 0.23-1.47$; $p > 0.05$), что объясняется трансгрессией абсолютных значений признаков при хорошо выраженных различиях их средних

значений в разных локальных выборках. Среднее качество классификации составляет около 66%. Выявлена высокая индивидуальная изменчивость в размерах черепа, что также отмечается другими авторами (Гептнер и др., 1967; Buchalczuk, Ruprecht, 1977). Возможная причина – чувствительность вида к воздействию временных экологических факторов.

5.4. Лесная куница

Исследованы выборки черепов из Удомельского, Нелидовского, Оленинского районов Тверской обл., всего 151 экз. (♂ 88, ♀ 63). Полученные результаты свидетельствуют о высоком сходстве локальных выборок самцов и некотором своеобразии выборки самок Нелидовского р-на (достоверно отличаются по 3 признакам по результатам ANOVA). Невысокая пространственная изменчивость подтверждается дискриминантным анализом. Выявлено низкое качество корректной классификации для самцов (в среднем 58.3%). Самки достоверно различаются по одному признаку ($W-\lambda = 0.10$; $F = 8.13$; $p = 0.015$), но при этом имеют высокий процент корректной классификации в выборки (в среднем 95.5%). Канонический анализ демонстрирует выраженные отличия самок Нелидовского р-на от остальных. Выявленная изменчивость размерных признаков (♂ $Cv = 4.22\% \pm 0.77$, ♀ $Cv = 2.95\% \pm 0.65$) сопоставима с куницами из других частей ареала (Кузнецов, 1941; Когтева, 1974; Павлинов, 1974; Данилов, Туманов, 1976) и может быть охарактеризована как относительно низкая.

5.5. Лисица обыкновенная

Изучены выборки черепов из района Центрально-Лесного заповедника, Зубцовского, Калининского и Удомельского районов Тверской области, всего 341 экз. (♂ 183, ♀ 158). Выявлены неглубокие, но достоверные различия по ряду признаков между локальными выборками самцов и самок. По результатам ANOVA четыре признака вносят вклад в различия между локалитетами у самцов ($F 5.33-14.67$, $p \leq 0.001$) и самок ($F 3.23-11.28$, $p \leq 0.02$). Дискриминантный анализ самцов выделяет три признака, вносящих наибольший вклад в различия между выборками ($W-\lambda 0.54-0.61$; $F 2.7-9.6$; $p \leq 0.05$), самок – два признака ($W-\lambda 0.51-0.61$; $F 2.8-12.0$; $p \leq 0.04$). При этом отмечается низкое качество классификации у обоих полов (♂ 59.6%, ♀ 58.2%). Выполненный анализ позволяет судить о более или менее выраженном своеобразии животных из района ЦЛЗ и, в несколько меньшей степени, Зубцовского района. Наибольшую изменчивость проявили признаки, связанные с характеристиками зубочелюстного аппарата. Это позволяет предположить, что вариабельность этих структур может быть связана с особенностями как диеты, так и внутри- и межвидовых зоосоциальных отношений в разных частях исследуемого региона.

5.6. Енотовидная собака

Изучены современные выборки черепов из Удомельского района и охранной зоны ЦЛЗ, а также выборки из Вышневолоцкого района Тверской обл. (1947–1949 гг.) и охранной зоны Дарвинского заповедника Вологодской обл. (1960–1964 гг.),

всего 205 экз. (♂ 96, ♀ 109). Между выборками выявлены пространственно-временные различия по ряду признаков. Результаты ANOVA указывают на достоверную изменчивость между выборками самцов по семи признакам ($F 2.5-7.4$, $p \leq 0.02$), самок – по десяти ($F 2.7-10.7$, $p \leq 0.02$). Наибольшим количеством признаков отличается выборка Вышневолоцкого района, представленная прямыми потомками первых интродуцентов. Кластерный и дискриминантный анализы позволили выявить иной характер изменчивости. Наибольшим своеобразием характеризуются животные Дарвинского заповедника. Разные выборки проявляют большее сходство с «пионерной» группировкой Вышневолоцкого района, чем между собой. Выявленная изменчивость связана как с историей расселения животных, сопровождавшейся повторяющимися «эффектами основателя» (Ansorge et al., 2009), так и с вторичной изоляцией Рыбинским водохранилищем.

5.7. Сравнительный анализ краниометрической изменчивости

Для сравнительной оценки степени внутривидовой полиморфизма краниометрических признаков использовали значения коэффициента вариации, рассчитанного для всей совокупности черепов каждого вида. Закономерности проявления краниометрической изменчивости согласуются с экологическими особенностями изученных видов: более высокая изменчивость размерных признаков свойственна более эврибионтным и экологически пластичным хищникам, в частности, *N. vison*, *M. putorius*, *V. vulpes*, *N. procyonoides* (рис. 3).

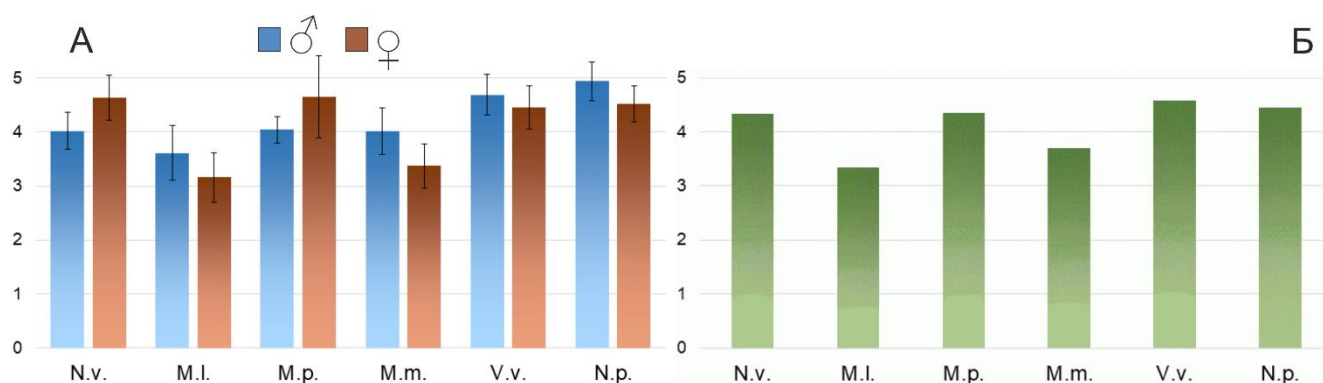


Рисунок 3. Средние значения коэффициента вариации в популяциях изученных видов (C_v , %). А – самцы и самки; Б – усредненный для обоих полов.

Результаты изучения краниометрической изменчивости хищных млекопитающих показывают, что их популяции не мономорфны, внутри них существуют группировки, обладающие морфологическим своеобразием. Как и в случае анализа фенетической изменчивости, степень внутривидовой структурированности у разных видов различна. Различия между группировками не глубоки и определяется сочетанием эндогенных и внешних факторов. Структурированность популяций динамична, морфологические различия между группировками не носят адаптивного характера, хотя, повышая общепопуляционное разнообразие, могут являться материалом для адаптациогенеза (Завадский, 1968) в условиях постоянной трансформации среды обитания. Самые контрастные различия между внутривидовыми

группировками выявлены у интродуцированных видов. При этом предпосылками внутрипопуляционной дифференциации опосредованно послужили антропогенные факторы: продолжительная направленная селекция (*Neovison vison*) и масштабное преобразование ландшафта, повлекшее частичную изоляцию групп особей (*Nyctereutes procyonoides*).

5.8. Размерный половой диморфизм как фактор внутрипопуляционного полиморфизма

Для мелких видов куньих характерно наличие полового диморфизма, проявляющегося, в том числе, в размерах черепа (Россолимо, Павлинов, 1974; Шубин, Шубин, 1975; Монахов, Бакеев, 1981; Wiig, 1982; Егоров, 1983; Абрамов, 1999; Монахов, 1999, 2009; Абрамов, Туманов, 2002а; Stevens, Kennedy, 2005; Рожнов, Абрамов, 2006; Туманов, 2009; Дубинин, 2010). Известно, что степень полового диморфизма имеет географическую изменчивость и хронографическую динамику (Шубин, Шубин, 1975; Meiri et al., 2005; Stevens, Kennedy, 2005; Zalewski, 2007; Szuma, 2008; Монахов, 2009; Дубинин, 2010), что позволяет считать его одной из популяционных характеристик. В данном разделе обсуждаются факторы полового диморфизма и его связь с другими популяционными характеристиками в изученных популяциях семейства Mustelidae. По степени уменьшения различий между самцами и самками виды распределились в следующем порядке: *M. putorius* (среднее значение $I_{SD} = 20.35$), *N. vison* ($I_{SD} = 15.37$), *M. lutreola* ($I_{SD} = 12.78$), *M. martes* ($I_{SD} = 9.40$). Величина полового диморфизма дает характеристику экологической пластичности вида и отражает условия обитания, а также степень меж- и внутривидовой конкуренции на изучаемой местности в конкретное время. Вероятно, эти факторы вносят решающий вклад в флуктуации уровня половых различий в популяциях. Наличие полового диморфизма у изученных видов хищных млекопитающих способствует повышению уровня их фенотипического разнообразия, увеличивая устойчивость популяций в меняющихся условиях среды. Исходя из полученных данных показано, что *M. martes* занимает специфическую и относительно узкую экологическую нишу лесных экосистем, вступая в слабые конкурентные отношения с более мелкими видами куньих. Уровень полового диморфизма *M. lutreola* и *N. vison*, а также *M. putorius* отражает напряженность их межвидовых взаимоотношений на изученной территории. Высокий уровень полового диморфизма *M. putorius* обусловлен дальнейшей дивергенцией экологических ниш самцов и самок, являясь компенсаторным механизмом, смягчающим последствия ужесточившихся требований среды.

Глава 6. АНАЛИЗ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

6.1. Европейская норка

На основании изученного фрагмента выявлено 8 гаплотипов. Нуклеотидное разнообразие π составило 0.0092 ± 0.0055 , гаплотипическое разнообразие $H = 0.95 \pm 0.05$. При включении в анализ последовательностей из Генбанка (Davison et al., 2000; Michaux et al., 2004, 2005; Sabria et al., 2011) филогеографическая структурированность отсутствует, положение гаплотипов из Центральной России, так же как из других частей ареала, не характеризуется дискретностью (рис. 4).

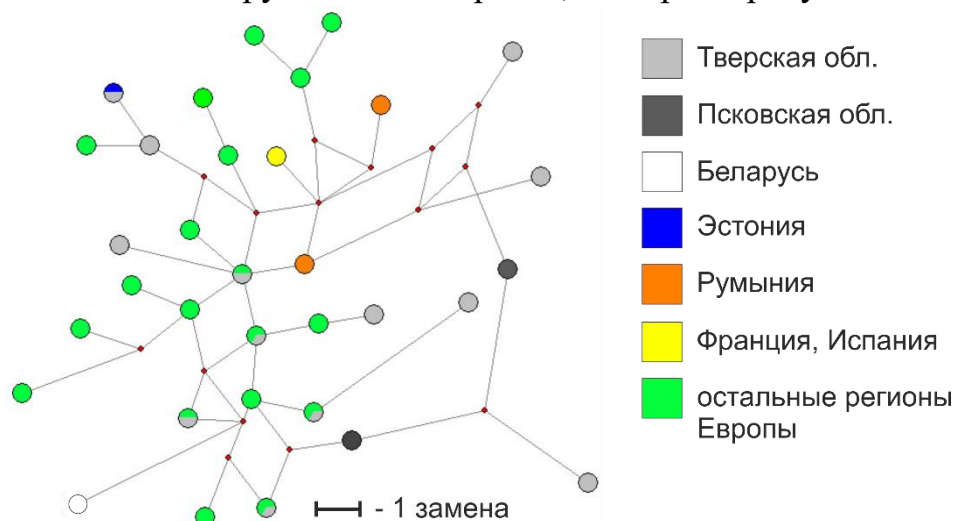


Рисунок 4. Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК европейской норки из разных частей ареала. Длина анализируемого фрагмента – 256 п.н.

Выявленный паттерн свидетельствует о послеледниковом расселении из одного рефугиума (Davison et al., 2000; Michaux et al., 2004, 2005). Сравнение с литературными данными позволяет говорить о высокой молекулярно-генетической изменчивости изученной популяции по сравнению с западной частью ареала (Davison et al., 2000; Michaux et al., 2004, 2005). Полученные характеристики внутривидовой генетической изменчивости позволяют заключить, что популяция европейской норки Тверской области генетически не обеднена. Выявленный характер полиморфизма митохондриальных линий отражает стохастические процессы, которые претерпевала метапопуляция в историческом прошлом, такие как локальная изоляция, дрейф генов и эффект основателя.

6.2. Лесной хорь

В исследуемой популяции выявлено 6 гаплотипов. Значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия составили $\pi = 0.0026 \pm 0.0019$ и $H = 0.74 \pm 0.05$. Структура медианного сетевого дерева, построенного на основании анализа полученных гаплотипов, свидетельствует о вероятности заселения изучаемой местности сравнительно небольшим числом основателей, происходящих из единой предковой популяции (рис. 5).

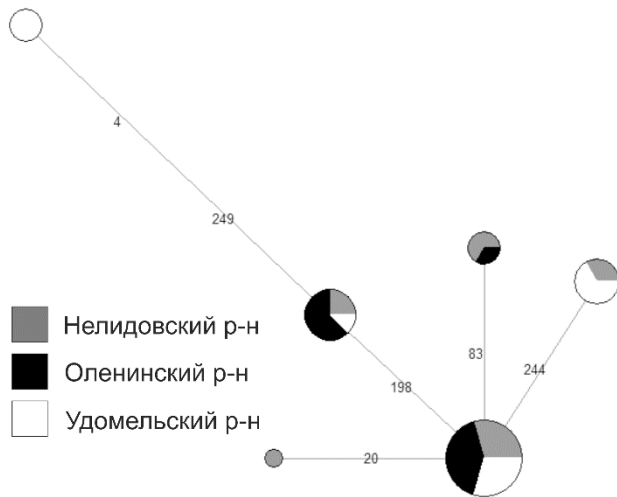


Рисунок 5. Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК лесного хоря Тверской области. Длина анализируемого фрагмента – 465 п.н.

При включении в анализ данных из Генбанка (Pertoldi et al., 2006) формируются две гаплогруппы, гаплотипы тверских животных включаются только в одну из них (рис. 6).

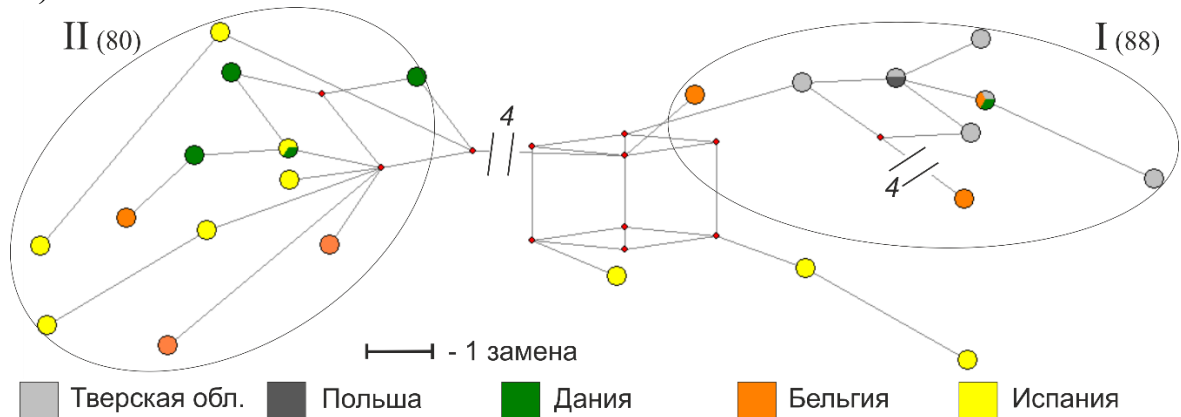


Рисунок 6. Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК лесного хоря из разных частей ареала. Длина анализируемого фрагмента – 473 п.н. I, II – номера гаплогрупп. В скобках указан уровень поддержки бутстрэп (1000 реплик) аналогичных гаплогрупп на дереве NJ, K2P.

Полученные данные подтверждают ранее выдвинутое предположение о послеледниковой реколонизации ареала из разных рефугиумов (Pertoldi et al., 2006) и позволяют предположить, что популяция хоря Тверской области сформировалась за счет мигрантов из восточноевропейского рефугиума. Уровень генетической изменчивости изученной популяции можно признать низким и близким к североευропейской популяции (Pertoldi et al., 2006). Низкий уровень генетической изменчивости у животных Центральной России может объясняться относительно поздним вселением вида на изучаемую местность и сравнительно небольшой и генетически однородной группой животных-основателей.

6.3. Лесная куница

В исследуемой популяции *M. martes* выявлено 10 гаплотипов. Значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия составили $\pi = 0.0069 \pm 0.0041$ и $H = 0.90 \pm 0.039$. При включении в анализ последовательностей из Генбанка (Рожнов и др., 2010; Ruiz-González et al., 2013) на медианной сети формируются четыре гаплогруппы (рис. 7).

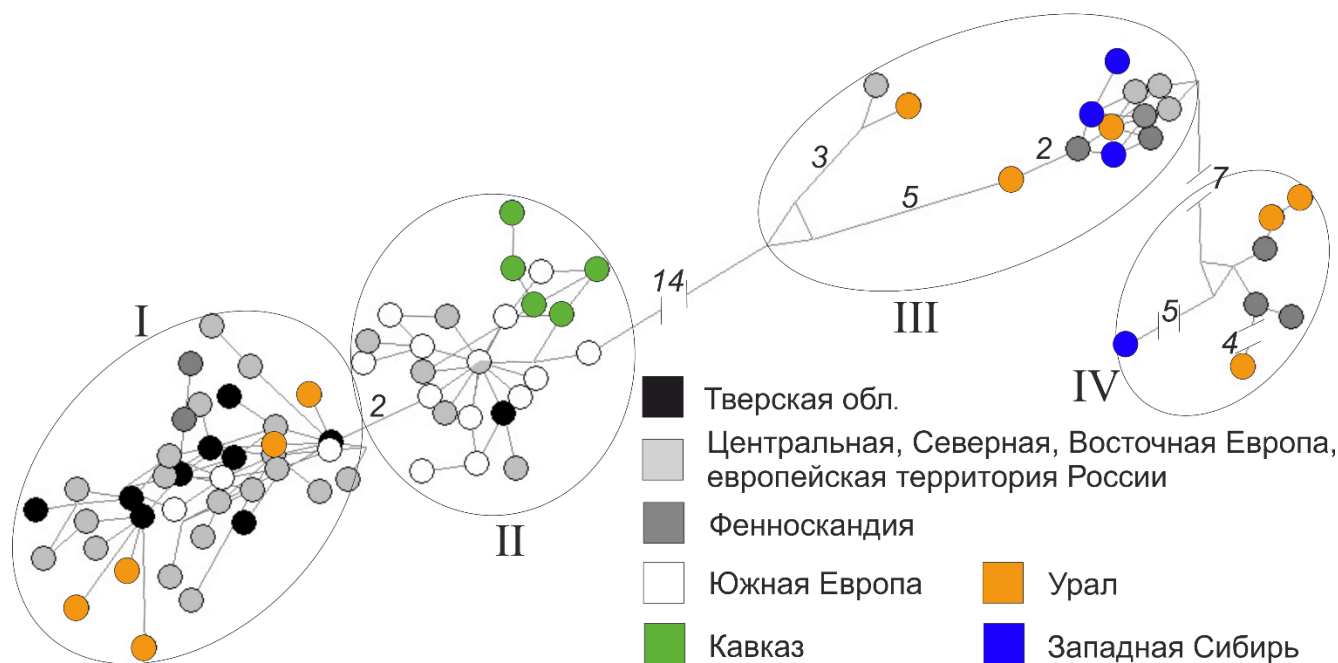


Рисунок 7. Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК лесной куницы из разных частей ареала. Длина анализируемого фрагмента – 489 п.н. I–IV – номера гаплогрупп. Цифрами указано число нуклеотидных замен.

Полученные данные согласуются с гипотезой послеледниковой реколонизации ареала *M. martes*, выдвинутой Руиз-Гонсалес с соавторами (Ruiz-González et al., 2013) и свидетельствуют о заселении изученной территории потомками куниц из центрально-европейского рефугиума. Уровень генетического полиморфизма изученной популяции ниже значений, характерных для популяций Швеции и Центральной Европы (Pertoldi et al., 2008, 2014), но выше, чем в Южной Европе, Зеландии, Дании и на Урале (Pertoldi et al., 2008, 2014; Ruiz-González et al., 2013; Пищулина, 2013). Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие куниц Тверской обл. приближается к значениям, выявленным у животных Центральной и Северной Европы (Ruiz-González et al., 2013), что объясняется генетической преемственностью популяции вида исследованного нами региона в частности и, вероятно, центра европейской части России в целом, от популяций куницы центрально-североевропейских регионов, которые ведут свое происхождение от предковой формы из центрально-европейского рефугиума. Подтверждением этой точки зрения является принадлежность подавляющего большинства выявленных нами гаплотипов к центрально-североевропейской филогруппе (I) из работы Ruiz-González et al., 2013.

6.4. Сравнительный анализ молекулярно-генетической изменчивости

Среди трех аборигенных видов хищных млекопитающих наибольшим полиморфизмом мтДНК обладает европейская норка. Промежуточное положение в этом ряду занимает лесная куница. Лесной хорь демонстрирует самый низкий уровень молекулярно-генетической изменчивости. Известно, что полиморфизм контрольного региона мтДНК во многом зависит от относительно древних

демографических видовых процессов, но может отражать и недавние события, такие как «бутылочное горлышко» и «эффект основателя» (Avice, 2000). Особенности генетической изменчивости лесного хоря могут быть обусловлены ранней и быстрой послеледниковой экспансией, вызвавшей редукцию полиморфизма мтДНК в результате повторяющихся эффектов основателя и бутылочного горлышка (Hewitt, 1999; Davison et al., 2001; Sommer, Benecke, 2004; Pertoldi et al., 2006), поздним вселением в изучаемую местность (Гептнер и др., 1967) и генетически однородной группой основателей. Лесная куница заселила изучаемую территорию сравнительно поздно, о чем свидетельствуют палеонтологические данные (Верещагин, Русаков, 1979; Sommer, Benecke, 2004). Источником популяции, по всей вероятности, были животные с периферии исторического ареала, что могло привести к снижению генетической изменчивости вида в центральной части Европейской России по сравнению с западными популяциями. Сравнительно высокая генетическая изменчивость европейской норки в регионе исследования могла сформироваться в результате первоочередного заселения видом восточной части ареала и большого числа основателей, что способствовало сохранению полиморфизма мтДНК, который наблюдается в настоящее время. Таким образом, характер внутривидовой генетической изменчивости определяется, главным образом, микроэволюционной историей видов, обусловленной как их адаптивными возможностями, так и экологической изменчивостью среды. Каждый из исследованных видов имеет собственную историю становления популяции. Важную роль в формировании генетического полиморфизма и популяционной структуры представителей аборигенной териофауны играли процессы исторического заселения территории. В то же время, эти особенности зависят от биологических характеристик видов и их требований к условиям окружающей среды. Высокое молекулярно-генетическое разнообразие исчезающей популяции европейской норки свидетельствует о том, что формирование генетической изменчивости (полиморфизма мтДНК) у аборигенных видов в значительной степени отражает состояние популяций на протяжении всей истории их существования на данной территории.

Глава 7. СОПОСТАВЛЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ, КРАНИОМЕТРИЧЕСКОЙ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Сравнительный анализ фенетической, краниометрической и молекулярно-генетической изменчивости у разных изученных видов хищных млекопитающих позволяет констатировать, что в большинстве случаев более высокий уровень полиморфизма контрольного региона мтДНК соответствует более высокому уровню морфологической изменчивости (рис. 8).

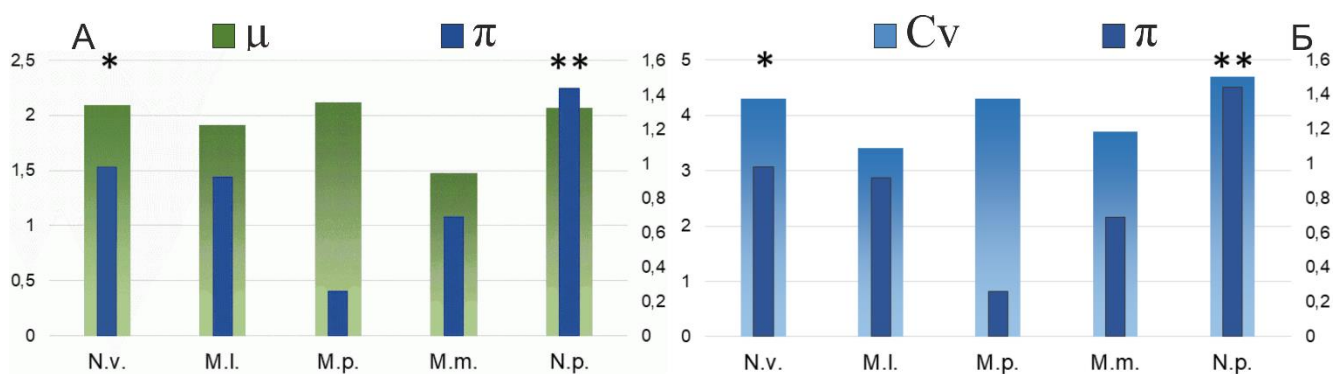


Рисунок 8. Взаимосвязь характеристик внутрипопуляционного полиморфизма. А – фенетический полиморфизм μ и нуклеотидное разнообразие π , %; Б – коэффициент вариации и нуклеотидное разнообразие π , %. * данные о нуклеотидном разнообразии *N. vison* по Кораблев и др., 2016; ** данные о нуклеотидном разнообразии *N. procyonoides* по Кораблев и др., 2011.

Подобное соответствие дает основание предположить, что, с одной стороны, биологические особенности изученных видов и экологические факторы среды оказывали синхронное влияние на формирование генетического полиморфизма и фенотипической изменчивости их популяций в процессе исторического развития. С другой стороны, характеристики полиморфизма условно селективно нейтрального митохондриального маркера и морфологической изменчивости обусловлены влиянием разнокачественных и далеко не всегда взаимосвязанных процессов. Если характеристики полиморфизма материнских линий мтДНК являются следствием микроэволюционных тенденций и в наибольшей степени отражают события, претерпеваемые видами или предковыми популяциями в масштабах исторического прошлого, то проявление морфологической изменчивости, очевидно, можно рассматривать как результат адаптациогенеза. Факт, что при меньшем нуклеотидном и гаплотипическом разнообразии у хоря сформировался более высокий, чем у других экологически близких видов, уровень морфологической изменчивости, свидетельствует о важной роли экологической ниши в формировании фенотипа. Высокий уровень молекулярно-генетического и морфологического полиморфизма, свойственный интродуцированным *Neovison vison* и *Nyctereutes procyonoides* поддерживался благодаря их высокой экологической пластичности, способствовавшей быстрой адаптации в новых условиях и переходу к быстрому росту численности. Результаты наших исследований показывают, что у экологически близких видов с разной эволюционной судьбой может формироваться сходный уровень фенотипической изменчивости в соответствии с требованиями среды. Таким образом, последствия некогерентной эволюции экосистем, вызванные последним оледенением, у видов, испытавших наибольшие потери начального генетического пула в результате ледниковой депрессии и процессов заселения изучаемой местности, компенсируются интенсивным адаптациогенезом, позволяющим увеличить ширину экологической ниши и наиболее полно использовать ресурсы среды.

ВЫВОДЫ

1. Показатели фенетического полиморфизма краниологических и одонтологических признаков у исследованных видов существенно различаются. Для краниологических признаков характерен больший уровень полиморфизма и флуктуирующей асимметрии, что является следствием их большей реактивности на факторы внешней среды.
2. Наиболее контрастные различия между внутрипопуляционными группировками по краниометрическим признакам выявлены у интродуцированных видов. Предпосылками внутрипопуляционной дифференциации опосредованно послужили антропогенные факторы: продолжительная направленная селекция (*Neovison vison*) и масштабное преобразование ландшафта, повлекшее частичную изоляцию групп особей (*Nyctereutes procyonoides*).
3. Группировка европейской норки не успела утратить свойственный виду высокий полиморфизм при катастрофически быстром сокращении численности. Вероятно, исчезновение *M. lutreola* на изучаемой территории не является следствием инбредной депрессии.
4. Значения показателей полиморфизма интродуцированных видов (енотовидной собаки и американской норки) сопоставимы с таковыми у аборигенных видов, что свидетельствует об изначальной гетерогенности и успешной морфогенетической адаптации, обусловленной высокой экологической пластичностью интродуцентов.
5. Наибольшим уровнем полиморфизма контрольного региона мтДНК среди проанализированных видов обладает европейская норка, лесной хорь демонстрирует самый низкий уровень молекулярно-генетической изменчивости. Различия в уровне полиморфизма использованного генетического маркера отражают главным образом изменения численности и структуры ареала в эволюционной истории исследованных видов.
6. У экологически близких видов при разной степени генетического разнообразия может формироваться сходный уровень фенетического полиморфизма в соответствии с требованиями среды, что свидетельствует о важной роли экологической ниши в формировании фенофонда.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в научных журналах, рекомендуемых ВАК:

1. Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., **Кораблев М.П.** Изменчивость енотовидной собаки на макро- и микрогеографической шкале // Вестник охотоведения. – 2010. – Т. 7, № 2. – С. 215–219.
2. Кораблев Н.П., **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н. Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, енотовидная собака, американская норка // Известия РАН. Серия биологическая. – 2011. – №2. – С. 187–197.

3. Кораблев П.Н., **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П. Оценка состояния популяций хищных млекопитающих в зоне влияния Калининской АЭС на основе анализа их фенофона // Экология. – 2011. – № 4. – С. 272–279.
4. Кораблев Н.П., **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н. Краниометрическая изменчивость енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Grey, Carnivora, Canidae) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2012. – Т. 117, вып. 1. – С. 16–25.
5. **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. – 2012. – № 4. С. 36–56.
6. Кораблев Н.П., **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н. Изменчивость фенофона хищных млекопитающих при разной степени промысловой нагрузки и естественной гибели // Вестник охотоведения. – 2012. – Т. 9, № 2. – С. 192–199.
7. **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии куньих Mustelidae, на примере четырёх видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Известия РАН. Серия биологическая. – 2013. – № 1. – С. 70–78.
8. **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н., Кораблев Н.П., Туманов И.Л. Характеристика полиморфизма исчезающей популяции европейской норки (*Mustela lutreola*, Carnivora, Mustelidae) в районе Центрально-Лесного заповедника // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 9, № 10. – С. 1259–1268.
9. **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н., Кораблев Н.П. Внутрипопуляционное разнообразие и внутрипопуляционная дифференциация (на примере пяти видов отряда Carnivora) // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2014. – № 4. – С. 114–122.
10. **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Роль экологической ниши в формировании морфологического разнообразия млекопитающих // Вестник охотоведения. – 2014. – Т. 11, № 2. – С. 110–115.
11. **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н., Кораблев Н.П., Туманов И.Л. Внутрипопуляционный полиморфизм лесного хоря (*Mustela putorius*, Carnivora, Mustelidae) // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94, №5. – С. 580–592.
12. **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Внутрипопуляционный полиморфизм лесной куницы (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) Тверской области // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95, № 1. – С. 80–93.
13. Кораблев Н.П., **Кораблев М.П.**, Кораблев А.П., Кораблев П.Н., Зиновьев А.В., Жагарайте В.А., Туманов И.Л. Факторы полиморфизма краниометрических признаков лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*, Carnivora, Canidae) в центре европейской части России // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 9. 1175–1188.

Публикации в других изданиях:

14. Кораблев П.Н, Кораблев Н.П, Кораблева В.Н, **Кораблев М.П.** 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.: ЭкоТерра, 2005. – С. 185–231.
15. **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н., Кораблев Н.П. Результаты изучения внутривидовой структуры хищных млекопитающих на основе сравнительного анализа фенофона / Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, вып. 5 – Великие Луки, 2007. – С. 270–278.
16. Кораблев П.Н., **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П. Морфологическая и молекулярно-генетическая характеристика исчезающей популяции европейской норки / Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, вып. 6 – Великие Луки, 2012. – С. 257–275.

Публикации в сборниках тезисов научных конференций:

17. **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н., Кораблев Н.П. Прикладные аспекты и фундаментальные основы оценки разнообразия популяций массовых видов хищных млекопитающих // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Материалы 2-й научно-практической конференции. – М.: ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, 2007. – С 257–259.
18. Korablev P.N., **Korablev M.P.**, Korablev N.P. Results of studies of the Kalinin power station impact on carnivorous mammal populations // Proceedings of International Conference «Man and environment in boreal forest zone: past, present and future». July 24–29, 2008. Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Fedorovskoe, Russia. – Moscow: Institute of Geography RAS, 2008. – P. 45–46.
19. **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. Оценка влияния клеточных американских норок (*Neovison vison*) на фенофонд природных группировок // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Материалы 3-й научно-практической конференции. – М.: Изд-во РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, 2009. – С. 340–341.
20. **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. Сравнительный анализ внутривидового разнообразия интродуцированных и аборигенных видов хищных млекопитающих Тверской области // Зоологические исследования в регионах России и на сопредельных территориях. Материалы международной научной конференции. – Саранск, 2010. – С. 69–71.
21. Кораблев Н.П., **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н. Эколого-географические предпосылки формирования морфологического своеобразия млекопитающих в Дарвинском заповеднике // Сборник материалов I Всероссийской научно-практической заочной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых с международным участием. – Чебоксары, 2010. – С. 64–65.
22. Кораблев Н.П., **Кораблев М.П.**, Кораблев П.Н. Интродукция и целостность вида // Целостность вида у млекопитающих. Изолирующие барьеры и

- гибридизация. Материалы конференции. Петергоф, 12–17 мая 2010 г. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. – С. 43.
23. Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., **Кораблев М.П.** Внутривидовая изменчивость енотовидной собаки на макро- и микрогеографической шкале // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: тезисы докладов Международного симпозиума. – Петрозаводск: Институт Биологии КарНЦ РАН, 2010. – С. 130–131.
24. **Кораблев М.П.**, Рожнов В.В., Кораблев П.Н. 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. Материалы Международного совещания (IX Съезд Териологического общества при РАН), 1–4 февраля 2011 г. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011. – С. 242.
25. **Korablev M.P.**, Rozhnov V.V., Korablev P.N. Intrapopulation genetic diversity of the three Mustelid species (*Martes martes*, *Mustela putorius* and *Mustela lutreola*) in the Central Russia by means of mtDNA control region and cyt b gene sequences // Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics (МАРЕЕГ-2011). Materials of International Symposium. June 19–25 2011, Vladivostok. – 2011. – P. 27.
26. Кораблев П.Н., **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П. Морфологическая и молекулярно-генетическая характеристика исчезающей популяции европейской норки // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию ВНИИОЗ, 22–25 мая 2012 г. – Киров: ГНУ ВНИИОЗ, 2012. – С.156–157.
27. **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П., Рожнов В.В., Кораблев П.Н. Молекулярно-генетическая характеристика автохтонных и транслоцированных хищников центра европейской части России // Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России. Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию Центрально-Лесного заповедника, 20–24 августа 2012 г. – ФГБУ Центрально-Лесной государственный заповедник, 2012. – С. 388–392.
28. **Кораблев М.П.**, Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Формирование внутривидового полиморфизма у хищных млекопитающих // Динамика популяций диких животных Северной Европы: тезисы докладов VI Международного симпозиума (31 марта – 4 апреля 2014 г., п. Киркколахти, республика Карелия, Россия). – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. – С. 134–135.