

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Российской академии наук

*На правах рукописи*

Кораблёв Мирослав Павлович

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

03.02.04 – зоология

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук  
академик РАН  
Вячеслав Владимирович Рожнов

Москва – 2018

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.....	9
Фенетический подход.....	9
Краниометрический подход.....	11
Молекулярно-генетический подход.....	12
ГЛАВА 2. ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	17
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	32
3.1. Краткая характеристика региона исследования.....	32
3.2. Материал и методы краниологического анализа.....	34
3.2. Материал и методы молекулярно-генетического анализа.....	41
ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ.....	44
4.1. Разработка каталога неметрических вариаций краниологических признаков.....	44
4.2. Характеристика фенофондов исследованных видов.....	49
4.2.1. Американская норка.....	49
4.2.2. Европейская норка.....	53
4.2.3. Лесной хорь.....	55
4.2.4. Лесная куница.....	58
4.2.5. Лисица обыкновенная.....	61
4.2.6. Енотовидная собака.....	63
4.3. Сравнительный анализ фенофондов изученных видов.....	67
ГЛАВА 5. АНАЛИЗ КРАНИОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ.....	79
5.1. Американская норка.....	79
5.2. Европейская норка.....	91
5.3. Лесной хорь.....	96

5.4. Лесная куница.....	105
5.5. Лисица обыкновенная.....	117
5.6. Енотовидная собака .....	127
5.7. Сравнительный анализ краниометрической изменчивости.....	136
5.8. Размерный половой диморфизм как фактор внутрипопуляционного полиморфизма.	143
ГЛАВА 6. АНАЛИЗ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ	
.....	151
6.1. Европейская норка .....	151
6.2. Лесной хорь.....	155
6.3. Лесная куница.....	160
6.4. Сравнительный анализ молекулярно-генетической изменчивости .....	166
ГЛАВА 7. СОПОСТАВЛЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ, КРАНИОМЕТРИЧЕСКОЙ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ .....	171
ВЫВОДЫ.....	178
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	179
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	202
Приложение А. Частоты проявления фенотипов в исследованных выборках черепов хищных млекопитающих.....	203
Приложение Б. Средние значения промеров в исследованных выборках черепов хищных млекопитающих.....	212

## ВВЕДЕНИЕ

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 немислимо 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. В значительной степени это можно объяснить тем, что размеры популяций млекопитающих определить очень трудно. Близко собранные выборки, как правило, объединяются в одну совокупность, хотя именно материал, собранный на малой географической шкале, позволяет проводить корректный внутривидовой анализ (Кораблев и др., 2014в). Значительно меньше исследований по сопряженному изучению полиморфизма природных популяций млекопитающих морфологическими и молекулярно-

генетическими методами и поиску взаимосвязей между этими данными (исключая работы по таксономии и систематике) (Рожков и др., 2009; Пищулина, 2013; Кораблев и др., 2013б, 2015, 2016а).

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. Систематика видов приводится по И.Я. Павлинову (2003).

При подразделении исследований условно на межпопуляционные и внутривидовые важно определить понятие популяции, которое мы будем относить к исследуемым видам. В настоящей работе мы будем придерживаться определения, предложенного И.А. Шиловым (1998): «Популяция – это группировка особей одного вида, населяющих определенную территорию и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей» (с. 240). 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.

Выявление факторов, формирующих внутривидовое разнообразие, позволит создать фундаментальную основу для оперативной оценки состояния как самих популяций, так и среды их обитания. Наши знания в этой области пока находятся на стадии формирования представлений о фоновых значениях популяционных характеристик (Захаров, Чубунишвили, 2001). 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 внутрипопуляционной 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.

**Задачи:**

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, морфометрическом и молекулярно-генетическом полиморфизме популяций исследованных видов.

**Научная новизна.** Впервые на основе значительного объема материала, собранного на ограниченной территории, проведен сравнительный анализ внутрипопуляционного 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 внутрипопуляционного 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).

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

**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 рекомендации по ее улучшению.

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

## ГЛАВА 1. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

### Фенетический подход

Изучение фенофона природные популяций млекопитающих, объединяющее достижения полевой териологии, морфологии, физиологии и генетики, окончательно оформилось в самостоятельное направление к 1980 году (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Яблоков, 1980), хотя еще раньше фенетические методы широко применялись при изучении мышевидных грызунов (Berry, 1963, Berry, Searle, 1963; Petras, 1967; Hedges, 1969; Крылов, Яблоков, 1972; Ларина и др., 1976; Ларина, 1978; Otto, 1978 и др.). Изначально в понимании основоположников российской школы фенетики дискретные вариации признаков и свойств живых организмов (фены), рассматривались как маркеры, отражающие генотипическую структуру популяции (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985), что подразумевало их наследственную обусловленность. Более поздние молекулярные исследования показали отсутствие прямой связи между геном и признаком, что вынудило отказаться от рассмотрения большинства фенов как непосредственных маркеров генотипического состава популяции (Васильев, 2005), хотя еще раньше английские зоологи Р. Берри и А. Сирл (Berry, Searle, 1963 по Васильев, 2005) предположили, что в основе дискретного проявления неметрических признаков скелета лежат эпигенетические механизмы в понимании эпигенетической концепции К. Уоддингтона (Уоддингтон, 1964, 1970 по Васильев, 2005). В современных представлениях дискретные проявления изменчивости структурных морфологических признаков имеют эпигенетическую пороговую природу (Васильев, 2005). Показано, что структурные фенетические признаки скелета имеют низкую наследуемость (Self, Leamy, 1978; Richtsmeier, McGrath, 1986 по Ansorge, 2001), их проявление определяется особенностями эпигенетической системы организма и воздействием экзогенных и эндогенных (негенетических) факторов (Васильев, 2005). Считается, что совместный анализ ряда признаков на популяционном уровне позволяет оценивать пространственно-временную эпигенетическую изменчивость организмов как результат генетических взаимоотношений (Ansorge, 2001).

Хищные млекопитающие редко становились объектом фенетических исследований, несмотря на многолетнюю традицию изучения краниологического материала. Это, вероятно, можно объяснить двумя главными причинами. Прежде всего, анализ фенофона популяций на основе тщательного изучения выборок черепов, требующий длительной камеральной работы,

не вписывался в традиционное направление эколого-натуралистических исследований, которого придерживалось большинство зоологов, изучающих хищных млекопитающих. Во-вторых, в период становления фенетического направления не были предложены достаточно простые параметры, по которым можно было эффективно сравнивать частоты проявления вариаций признаков (фенов) в разных группировках. Однако популяционно-феногенетический подход быстро развивался, наполняясь конкретными методами, носящими рекомендательный характер. Л.А. Животовским (1979, 1980, 1982) были предложены показатели, характеризующие степень и структуру внутривидового разнообразия, которые тут же стали широко использоваться в фенетических работах отечественных исследователей. В 1987 году вышла монография В.М. Захарова, в которой содержался всесторонний анализ феномена флуктуирующей асимметрии животных и описывались методические основы использования гомеостаза развития как интегрального показателя состояния природных популяций (Захаров, 1987). Эта работа породила целое направление исследований, направленных на оценку состояния популяций и среды их обитания. В дальнейшем появился ряд публикаций, представляющих собой методические руководства по оценке стабильности развития на основе морфологических признаков (Захаров, Кларк, 1993; Захаров, 2000; Захаров и др., 2000а; Захаров и др., 2000б).

В этом же ряду исследований стоит работа Н.И. Лариной и И.В. Ереминой (1988) по каталогизации основных вариаций краниологических признаков у грызунов, которая поставила точку в поисках унифицированной схемы описания фенетической изменчивости черепа. Именно по этой схеме было сделано описание диагностических признаков для определения систематически близких видов куньих по черепам (Глушкова, Кораблев, Качановский, 1999), составлен каталог фенов волка *Canis lupus* L. (Кораблев, Алексеева, 1997) и европейской норки (Глушкова, Кораблев, 1997). В дальнейшем нами были составлены каталоги неметрических вариаций краниологических признаков американской и европейской норки, лесного хоря, лесной куницы, енотовидной собаки и лисицы, представленные ограниченным числом наиболее легко диагностируемых признаков, в том числе одонтологических (Кораблев и др., 2005). Методически важной для правильного выделения фенов и корректного анализа частот их проявления явилась работа А.Г. Васильева (1988) «Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции». Учебные пособия А.В. Яблокова и Н.И. Лариной «Введение в фенетику популяций» (1985) и А.В. Яблокова «Популяционная биология» (1987) поставили фенетику в ряд других биологических дисциплин, преподающихся в высших учебных заведениях. Эти работы способствовали изучению коллекционного материала, уже исследованного морфометрическими методами.

В мировой литературе немало примеров работ по фенетике природных популяций хищных млекопитающих, в частности, американской норки (Wiig, Lie, 1980; Borisov et. al., 1997; Ulevičius et. al, 2001; Кораблев и др., 2007а, Кораблев и др., 2012а; 2016в), лесной куницы (Ansorge, 1992; Кораблев и др., 2016а), соболя (Монахов, 2001, 2010), выдры (Ansorge, Stubbe, 1995), енотовидной собаки (Ansorge et al., 2009). Однако количество этих работ, особенно в отечественных изданиях, явно не соответствует потенциальным возможностям имеющегося коллекционного материала. Привлечение к фенетическому изучению популяций разных видов позволит лучше понять закономерности формирования их фенотипа, выявить факторы, определяющие внутривидовое разнообразие, заложить фундаментальную основу для оперативной оценки их состояния.

### **Краниометрический подход**

Изучение краниометрических параметров хищных млекопитающих для характеристики региональных особенностей и внутривидовой изменчивости неоднократно предпринималось исследователями как составная часть общебиологической характеристики видов (Данилов, Туманов, 1976; Юдин, 1977; Данилов и др., 1979; Граков, 1981; и др.). Однако в контексте наших исследований наибольший интерес представляют работы, специально посвященные изучению черепа млекопитающих с привлечением значительного по объему материала (Россолимо, Павлинов, 1974; Павлинов, 1977; Hell et al., 1989; Абрамов, Туманов, 2002а; Монахов, 2009; и др.). Так, для анализа половых различий (Россолимо, Павлинов, 1974) и возрастных изменений (Павлинов, 1977) черепа лесной куницы было изучено 642 черепа, а для характеристики изменчивости полового диморфизма лесной куницы использовано 676 черепов (Монахов, 2009). Таксономический статус лисицы, населяющей Словацкие Карпаты, был определен при изучении 1355 черепов, в том числе 780 черепов из европейской части России (Hell et al., 1989). Хронографическая внутривидовая изменчивость лисицы на Среднем Урале была изучена на основании анализа размерных признаков 260 черепов (Госьков и др., 2017). Для краниометрической характеристики енотовидной собаки юга Дальнего Востока В.Г. Юдин (1977) использовал 395 черепов, а при изучении изменчивости енотовидной собаки на макро- и микрогеографической шкале было исследовано 382 черепа (Кораблев и др., 2010г). Таким образом, черепа хищных млекопитающих являются достаточно традиционным объектом изучения, однако, это не означает, что подобные исследования более не актуальны. Напротив, изучение вновь собранного материала дополнит наши представления о географической изменчивости млекопитающих, создавая предпосылки для изучения факторов, определяющих эту изменчивость.

## Молекулярно-генетический подход

Изучение полиморфизма млекопитающих с использованием морфологических подходов предоставляет возможность оценки изменчивости популяций животных на основе анализа признаков, формирующихся под влиянием факторов экзо- и эндогенной природы. Привлечение к анализу молекулярно-генетических данных, полученных в результате изучения изменчивости последовательностей отдельных участков ДНК, позволяет дополнить морфологические данные и расширить картину изменчивости информацией о полиморфизме неморфологических структур, отражающих микроэволюционные и демографические события в истории видов.

Среди наиболее часто используемых генетических маркеров в филогеографических исследованиях животных можно выделить митохондриальную ДНК (Harrison, 1989; Taberlet et al., 1998; Avise, 2000; Лукашов, 2009; Холодова, 2009 и др.). Одной из причин этого является высокая скорость эволюции мтДНК по сравнению с ядерной ДНК (в 5–20 раз выше) (Brown et al., 1979). Разные участки мтДНК эволюционируют с различной скоростью. Так, при средней оценочной скорости замен в мтДНК 2–4% за 1 млн. лет (Brown et al., 1979; Wilson et al., 1985), скорость мутаций в контрольном регионе в 5 раз выше, чем в остальных участках митохондриального генома (Aquago, Grinberg, 1983; Birky et al., 1983). В этой связи последовательности мтДНК используются в исследованиях, имеющих самые разнообразные цели: от выяснения родственных отношений на уровне отрядов до изучения полиморфизма животных внутри одной популяции.

Наиболее распространенным митохондриальным маркером, применяемым для изучения генетической изменчивости животных на внутривидовом и популяционном уровнях, является контрольный регион (D-петля) мтДНК (Банникова, 2004). Применение конкретного типа маркера определяется, в первую очередь, целью, поставленной в работе. В исследованиях, связанных с выяснением филогенетических отношений на ранге выше вида используются, как правило, последовательности белок-кодирующего гена цитохрома b; в работах, посвященных вопросам филогеографии вида, а также изменчивости на уровне популяций, часто используется контрольный регион (D-петля) мтДНК или его гипервариабельные фрагменты; в последнее время для изучения внутривидовой изменчивости и генетической структуры популяций все чаще применяется анализ микросателлитных локусов, что связано, во многом, с высокой разрешающей способностью этого типа маркеров. Скорость мутирования микросателлитных локусов колеблется от  $10^{-4}$  до  $10^{-2}$  на локус за поколение (Nei, 1987), что позволяет широко использовать информацию об изменчивости этих участков генома во внутривидовых исследованиях.

В международной базе данных Генбанк накопилось значительное количество последовательностей локусов мтДНК хищных млекопитающих, исследуемых в настоящей работе. Это предоставляет широкие возможности для сравнительного анализа полученного нами материала с данными из других частей ареала.

Работы по изучению генетического разнообразия в популяциях хищников, включенных в наше исследование, проводились большим количеством авторов. Спектр проблем, которым посвящены те или иные исследования, достаточно широк – от видовой идентификации животных по следам их жизнедеятельности (Livia et al., 2007; Fernandes et al., 2008; Moran et al., 2008; Рожнов и др., 2008 и др.) до выяснения вопросов современной филогеографии, исторического расселения видов и гибридизации (Davison et al., 1999; 2000; 2001; Kyle et al., 2003; Michaux et al., 2004; 2005; Pertoldi et al., 2006; 2008b; 2014; Kidd et al., 2009; Рожнов и др., 2010; Пищулина, 2013; Ruiz-Gonzalez, 2013 и др.).

В настоящее время накоплено много данных, характеризующих особенности молекулярно-генетической изменчивости хищных млекопитающих. Результаты исследований представлены в ряде публикаций, обсуждающих особенности формирования популяционной генетической структуры, внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия, истории формирования популяций и демографических событий, претерпеваемых видами в разные палеогеографические эпохи.

Молекулярно-генетическая изменчивость американской норки *Neovison vison* изучалась как на естественном ареале (Belliveau et al., 1999; Stevens et al., 2005; Kidd et al., 2009), так и в местах интродукции (Lecis et al., 2008; Michalska-Prada et al., 2009; Zalewski et al., 2009; 2010; 2011; Bifulchi et al., 2010; Shimatani et al., 2010; Кораблев и др., 2016б; 2018а). Как правило, исследовались популяции вида на ограниченной территории с привлечением микросателлитных маркеров (Belliveau et al., 1999; Stevens et al., 2005; Kidd et al., 2009; Lecis et al., 2008; Michalska-Prada et al., 2009; Zalewski et al., 2009; 2010; Bifulchi et al., 2010; Shimatani et al., 2010; Кораблев и др., 2018а) или контрольного региона мтДНК (Zalewski et al., 2011; Кораблев и др., 2016б). Работы посвящены вопросам изучения популяционной структуры и генетического разнообразия вида, а также гибридизации диких и содержащихся на звероводческих фермах форм.

Для изучения филогеографии европейской норки *Mustela lutreola* в Восточной, Центральной и Южной Европе анализировались последовательности гена цитохрома b (Davison et al., 2000) и контрольного региона мтДНК (Michaux et al., 2004), а оценка уровня генетического полиморфизма вида во Франции была выполнена с использованием микросателлитных локусов (Peltier, Lode, 2003).

Генетическая характеристика популяций лесного хоря обсуждается в исследованиях, посвященных изучению полиморфизма ряда молекулярных маркеров. Филогеография вида в центре и на севере Европы изучалась на основании анализа последовательностей гена цитохрома *b* и контрольного региона мтДНК (Davison et al., 2001). Анализ микросателлитных локусов позволил выявить уровни полиморфизма и описать генетическую структуру популяций хоря в Дании (Møller et al., 2004), Нидерландах, Бельгии, Польше, Испании (Pertoldi et al., 2006). Совместный анализ митохондриальной ДНК и микросателлитных локусов был предпринят для изучения вопроса естественной гибридизации лесного хоря и европейской норки в широком географическом масштабе (Cabria et al., 2011).

Для изучения филогеографии лесной куницы и реконструкции процессов послеледниковой реколонизации Европы анализировались последовательности гена цитохрома *b* и контрольного региона мтДНК (Davison et al., 2001; Pertoldi et al., 2008b). Для более масштабного филогеографического исследования вида на пространстве от Западной Европы до Западной Сибири и от средиземноморских полуостровов до Фенноскандии также прибегали к анализу изменчивости контрольного региона (Ruiz-González et al., 2013). Этот же маркер применялся при сравнительном изучении уровней генетического разнообразия и структуры популяций куницы из разных регионов Европы (Pertoldi et al., 2014). Исследование генетического полиморфизма и популяционной структуры *M. martes* на континентальной Европе, в Шотландии и Ирландии проводилось на основании анализа микросателлитных локусов (Kyle et al., 2003). Генетическое разнообразие хищника в пространственно-временном аспекте было предпринято в Дании, при этом также анализировались микросателлитные локусы (Pertoldi et al., 2008a). Данные о полиморфизме микросателлитных локусов были использованы и при изучении таксономического статуса, происхождения и демографической истории популяции куницы средиземноморского острова Сардиния (Colli et al., 2011). Для исследования феномена гибридизации лесной куницы и соболя в зоне симпатрии применялся анализ как митохондриальных маркеров, так и микросателлитов (Рожнов и др., 2010; Пищулина, 2013).

Для изучения филогеографической структуры енотовидной собаки из Японии, Кореи и Вьетнама изучали полиморфизм митохондриальных маркеров – гена цитохрома *b* и контрольного региона (Kurose et al., 2009). Более масштабное по географическому охвату исследование филогеографии хищника на территории Японии и континентальной Азии, включая российский Дальний Восток, проведено на основании анализа последовательностей цитохрома *b* (Kim et al., 2013). Анализ полиморфизма микросателлитных локусов проводился для изучения генетической структуры популяции *N. procyonoides* на малой географической шкале в Южной Корее (Hong et al., 2013). Изучение молекулярно-генетических характеристик интродуцированной енотовидной собаки в европейской части континента выполнялось

разными исследователями. Так, для выявления уровней генетического разнообразия и популяционной структуры инвазионного хищника исследовались последовательности контрольного региона мтДНК из Центральной, Северной Европы (Pitra et al., 2010) и Прибалтики (Paulauskas et al., 2016). С использованием микросателлитных локусов ядерной ДНК проведено исследование паттернов генетической изменчивости *N. procyonoides* на обширной части европейского ареала (Drygala et al., 2016).

Таким образом, закономерности изменчивости хищных млекопитающих как на морфологическом, так и молекулярно-генетическом уровнях достаточно хорошо изучены в разных географических регионах. Большая часть исследований посвящена изучению полиморфизма видов в пределах относительно широких областей ареала, что, безусловно, необходимо для понимания закономерностей географической изменчивости, выявления видовой структуры, определения филогеографических паттернов и таксономического статуса. Лишь относительно небольшую часть из известных нам работ можно отнести к затрагивающим аспекты внутривидового разнообразия в разных отрядах млекопитающих (Robinson, Marks, 2001; Kirschning et al., 2007; Дупал, Абрамов, 2010; Фоминых и др., 2010; Переверзева и др., 2011; Magory Cohen et al., 2012; Hong et al., 2013; Дзюев, Хашкулова, 2015; Госьков и др., 2017). Вместе с тем, изучение внутривидового полиморфизма представляет значительный фундаментальный интерес, поскольку позволяет понять механизмы, формирующие сложную популяционную систему, устойчивую к воздействию внешних факторов. Кроме того, внутривидовая изменчивость служит основой адаптационного вектора, который задает направление микроэволюционным процессам филогенетического масштаба. Прикладной аспект исследования внутривидовой изменчивости состоит в том, что эти данные могут быть использованы для оценки состояния эксплуатируемых популяций, редких и охраняемых видов животных, а также популяций на потенциально экологически уязвимых территориях техногенной деятельности. Знание фундаментальных основ формирования полиморфизма как интегрированного показателя состояния популяций позволяет дать более объективную оценку демографических последствий интродукции экологически эквивалентных видов в места обитания аборигенных.

В настоящей работе главный акцент сделан на микрогеографической изменчивости как мере внутривидового разнообразия. При обсуждении результатов мы будем прибегать к сравнительной характеристике наших данных с опубликованными материалами других авторов. Подобная характеристика хищных млекопитающих на основе материала, собранного в нескольких локальных участках на ограниченной территории, с применением комплексного

подхода к изучению изменчивости (на метрическом, фенетическом, молекулярно-генетическом уровнях), насколько нам известно, проводится впервые.

## ГЛАВА 2. ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Не вызывает сомнения то, что особенности генетического и морфологического полиморфизма видов тесно связаны с их биологическими и экологическими характеристиками. А.В. Яблоков (1966) считает, что коэффициент вариации, который выражает степень морфометрической изменчивости, является показателем отношений в системе «среда-популяция». Таким образом, можно сказать, что размах варьирования морфологических признаков подвержен влиянию факторов окружающей среды и отражает реакцию организмов на воздействие этих факторов. Данная реакция определяется особенностями биологии видов и их экологическими требованиями по отношению к внешней среде. Так, нами показано, что степень размерного полового диморфизма, как одного из проявлений внутривидового полиморфизма, у разных видов куньих определяется остротой внутри- и межвидовых отношений на изучаемой территории (Кораблев и др., 2013а). На взаимосвязь экологических характеристик с полиморфностью видов указывает Ю.Е. Егоров (1983), когда объясняет высокую изменчивость размерных признаков у хоря по сравнению с европейской норкой его большей эвритопностью. Там же он пишет, что «эвритопность вида аналогична высокой морфологической изменчивости обычных фенотипических признаков, а во многих случаях степень изменчивости морфологических признаков отражает «ширину ниши» (стр. 60). Ю. Одум (1975), ссылаясь на ван Валена (Van Valen, 1965) пишет, что большее значение коэффициента вариации соответствует большему разнообразию мест обитания и поедаемой пищи, т.е. большей широте ниши (стр. 305).

Скорость размножения и период смены поколений также оказывают влияние на полиморфизм популяций млекопитающих: у видов с быстрой сменой поколений следует ожидать интенсивных изменений генетической и фенетической структуры популяций и наоборот (Ларина и др., 1976). Пространственная генетическая и фенотипическая структура популяций млекопитающих зависит от пространственной активности животных, и важными показателями здесь являются радиусы индивидуальной и репродуктивной активности особей (Яблоков, 1987). Очевидно также, что биологическими и экологическими особенностями видов определяются демографические характеристики их популяций, в первую очередь динамика численности. Последний фактор имеет большое значение в изменении генотипического и фенотипического состава популяции, обеспечивая резкое колебание концентраций разных генотипов (Яблоков, Ларина, 1985; Яблоков, 1987).

Учитывая столь тесную взаимосвязь внутривидового полиморфизма с основными видовыми характеристиками считаем необходимым привести краткий очерк биологических, экологических и демографических особенностей видов, изученных в настоящей работе.

Приведенные в настоящем разделе данные о динамике численности изученных видов в регионе исследования обобщены совместно с А.С. Желтухиным, Н.П. Кораблевым, П.Н. Кораблевым и опубликованы с ними в соавторстве (Желтухин и др., 2017).

**Европейская норка.** *Mustela lutreola* – типичный полуводный хищник, распространение ее тесно связано с географией малых водоемов, и, по выражению В.Г. Гептнера (1967), «носит характер тонкой кружевной сети». Наиболее привлекательными для этого вида местообитаниями выступают небольшие лесные речки и ручьи с незамерзающими участками, с лесистыми, сильно захламленными берегами (Данилов, Туманов, 1976).

Тип питания европейской норки в целом включает большинство элементов водной и прибрежной фауны. В целом же европейскую норку можно считать относительно широким эврифагом. Зимой основу пищи составляют мелкие млекопитающие, рыбы и земноводные. В бесснежный период возрастает роль лягушек, насекомых, птиц, речных раков (Данилов, Туманов, 1976).

Участок обитания в зависимости от кормности угодья колеблется в пределах от 12–14 га в кормных местообитаниях до 60–100 га в малокормных угодьях. По береговой линии – от 250 до 2000 м при ширине 50–100 м (Гептнер и др., 1967). Суточный ход весной у самцов может достигать 4–7 (до 10) км. Осенью – 50–1000 м, зимой переходы на поверхности снега сокращаются до 100–150 м. Для южной части Северо-Западного региона приводятся данные о средней величине индивидуального участка 32 га у самцов и 26 га у самок (Данилов, Туманов, 1976).

Индивидуальная активность увеличивается осенью при расселении молодняка и весной в брачный период. В последнем случае самцы могут пересекать водоразделы, что в обычных условиях наблюдается крайне редко (Данилов, Туманов, 1976). В целом же норка проявляет выраженную оседлость, распространяется медленно, о чем свидетельствует нескорое заселение опустошенных прежде мест ее обитания (Гептнер и др., 1967). Миграции для норки не характерны, однако расселяющийся молодняк совершает ограниченные кочевки, при которых могут осуществлять переходы через лесной массив протяженностью в несколько километров (Гептнер и др., 1967). В годы с неблагоприятными гидрологическими условиями (обмеление водоемов, их промерзание зимой) европейская норка может откочевывать на более полноводные реки (Данилов, Туманов, 1976).

В помете 3–7 детенышей, в среднем 4.7 (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976). Экспериментальные данные других авторов в целом подтверждают эти цифры, при этом лимит составил от 1 до 9 детенышей, а средний показатель – 4.3 (Терновский, Терновская, 1994). Половой зрелости норки достигают в конце первого года жизни (Туманов, 2003).

Наиболее серьезным соперником является американская норка, вступающая во враждебные конкурентные взаимоотношения с европейской норкой, и в местах их совместного обитания вытесняющая и заменяющая аборигенный вид (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976; Сидорович, 1995). В случае заселения пойм рек лесным хором, он также вступает в конкурентные отношения с европейской норкой (Гептнер и др., 1967). Роль выдры как конкурента в жизни европейской норки оценивается неоднозначно: одни авторы рассматривают ее как основного конкурента среди аборигенных видов (Гептнер и др., 1967), в то время как другие не подтверждают эту точку зрения (Данилов, Туманов, 1976).

Колебания численности, возможно, обусловлены климатическими особенностями разных годов. При сильном промерзании водоемов значительная часть норок погибает от голода. Средний период популяционных волн – 3–5 лет (Слудский, 1953 по Гептнер и др., 1967).

Средняя плотность вида в смежных с районом исследования областях Северо-Западного региона по данным Данилова и Туманова (1976) составила 1.0-1.2 особи на 1000 га (5–8 особей на 10 км береговой линии) в юго-западной части Новгородской обл. и 7–12 особей на 10 км побережья в юго-восточной части Псковской обл.

Начиная со второй половины 20 в. началось повсеместное сокращение границ ареала и численности вида. В районе Центрально-Лесного заповедника в Тверской обл. до конца 1980-х гг. обитала исключительно европейская норка, плотность которой на 1 км береговой линии составляла 0.39-0.59 особей, проявляя плавную тенденцию к снижению во времени (Летопись природы ЦЛЗ; Туманов, 2009). После проникновения сюда интродуцированного американского вида началось стремительное сокращение численности аборигенного. С 2003 по 2006 гг. в краниологическую коллекцию ЦЛЗ поступил один череп *M. lutreola*, и с этого момента в юго-западной части Тверской обл. добывались только интродуцированные зверьки (Кораблев и др., 2013б).

**Американская норка.** Формирование популяции интродуцированной норки *Neovison vison* в регионе исследования началось в 1948 г. после выпуска 60 особей в Вышневолоцком районе Тверской обл. (Павлов и др., 1973). На западе области (Торопецкий р-н) интродуцированные зверьки появились около 1980 г., и через десять лет уже доминировали над аборигенными в добыче охотников; при этом, в юго-западную часть региона (в районе ЦЛЗ)

инвазионный вид проник в середине 1980-х гг., и в конце 1990-х полностью доминировал над аборигенной норкой (Кораблев и др., 2012а). В соседних областях выпуски американских норок не проводились и их появление связано не столько с расселением выпущенных животных, сколько побегими domesticiрованных особей из зверосовхозов (Кораблев и др., 2012а). Вклад последних в успех акклиматизации подчеркивался разными исследователями (Данилов, Туманов, 1976; Larivière, 1999; Bowman et al., 2007; Туманов, 2009; Данилов, 2009; Чашухин и др., 2009).

В качестве местообитаний, как и европейская норка, предпочитает прибрежные зоны небольших лесных рек и ручьев. Однако, в отличие от аборигенного вида, не избегает также поселяться на побережьях озер (Данилов, Туманов, 1976).

Основу питания американской норки составляют мышевидные грызуны, рыба, раки, лягушки, водные насекомые, редко встречаются птицы и растительные корма (Попов, 1949 по Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976). В Ленинградской обл. в летнее время преобладают земноводные, насекомые, зимой в питании возрастает роль мелких млекопитающих, рыбы (Данилов, Туманов, 1976).

Как правило, каждый зверек занимает изолированный участок (Данилов, Туманов, 1976). Размер участка обитания в южной Татарии составляет от 1 до 40 га (в среднем 16 га) (Попов, 1949 по Гептнер и др., 1967), при этом в летнее время, при обилии кормов, площадь участка обитания сокращается. Если зимний участок суточной активности составляет 0.1–2.1 га, то летом в основном осваивается лишь площадь в радиусе 50–80 м от норы (Гептнер и др., 1967). Самая высокая пространственная индивидуальная активность наблюдается у самцов в предгонный и гонный период, когда за сутки они преодолевают до 10–12 км (Данилов, Туманов, 1976). В целом наибольшая подвижность наблюдается в конце зимы-начале весны, что связано с периодом размножения, а также осенью, при расселении молодняка (Данилов, Туманов, 1976). Наименьшая активность – в ноябре-феврале (Гептнер и др., 1967). Зимой суточный ход норки составляет от нескольких десятков метров до 4–5 км (в Татарии) (Гептнер и др., 1967). В Ленинградской обл. длина суточного наследа в начале зимы составляет 1–2 км (Данилов, Туманов, 1976). При неблагоприятных условиях обитания американская норка совершает кочевки с переходами 2–5 км за сутки в поисках более кормных и подходящих для обитания мест (Гептнер и др., 1967). Кочуют также расселяющиеся молодые звери. Нередко норки совершают переходы через лес между водоемами на расстояние 3–5 км, что не характерно для аборигенного вида (Данилов, Туманов, 1976).

После гона доля оплодотворенных самок составляет 95–100% (Клер, 1941 по Гептнер и др., 1967). В помете от 1 до 10 норчат (в среднем 5.4) (Терновский, Терновская, 1994). Для южной Татарии в зависимости от года этот показатель составлял 3.2–5.8 (Попов, 1941 по

Гептнер и др., 1967), для Северо-Запада России – 4.5 (Данилов, Туманов, 1976). Размеры взрослых и полного развития молодые звери достигают в ноябре-декабре (Данилов, Туманов, 1976). Половая зрелость наступает к концу первого года жизни (Туманов, 2003).

Среди прямых конкурентов американской норки следует указать европейский вид, однако более сильная, крупная и агрессивная американская вытесняет последнюю из общих местообитаний. Близкие трофоцентрические связи имеются также с хорем, выдрой, куницей (Данилов, Туманов, 1976).

По данным Государственного мониторинга охотничьих ресурсов в период сбора материала с начала 2000-х по 2014 гг. численность норки на территории Тверской области оценивалась в 10.4–11.4 тыс. особей и проявляла тенденцию к росту (Кораблев, 2016). Косвенные данные, основанные на количестве поступающих от охотников черепов так же позволяют говорить о том, что в период сбора краниологического материала американская норка была обычным видом с достаточно высокой численностью. С 2002 по 2007 гг. в Удомельском районе Тверской обл. было собрано 116 черепов этого хищника, в то время как лесного хоря – 45, лесной куницы – 136, лисицы – 71 (Желтухин и др., 2017). Примерно в этот же период (2002–2010 гг.) в Оленинском районе (юго-запад области) охотником В.А. Ситкиным добывалось ежегодно в среднем по 11 американских норок, то есть численность оставалась на одном и относительно высоком уровне. Однако по опросам охотников уже в сезон 2015–2016 гг. редко кому из них удавалось добыть по одной американской норке в районах, окружающих Центрально-Лесной заповедник, что может свидетельствует о некотором спаде численности вида после 2010 г.

**Лесной хорь.** К типичным местообитаниям *Mustela putorius* в средней полосе относятся поймы небольших рек, берега озер, пойменные луга, низовые болота. Хорь избегает сплошных лесных массивов, предпочитая отдельные островки леса, чередующиеся с полями и людскими поселениями, старые вырубки, опушки, мелколесья, окраины болот с граничащими лесными биотопами или полями (Гептнер и др., 1967; Сидорович, 1995). В Псковской и Новгородской обл., условия окружающей среды в которых схожи с регионом нашего исследования, наибольшее число встреч животных и следов приходится на прибрежные местообитания (Данилов, Туманов, 1976).

Отличительной чертой его по отношению к близким видам является отчетливая синантропность. Нередко хорь поселяется в хозяйственных постройках (скотных дворах), на территории селений и окраинах городов (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976). По данным для юга северо-западной зоны европейской части России встречаемость вида вблизи деревень и поселков составляет 18% (Данилов, Туманов, 1976). О синантропности вида также

свидетельствует высокая частота расположения жилищ хоря в хозяйственных постройках (Данилов, Туманов, 1976).

Основу питания хоря составляют мышевидные грызуны (обыкновенная, рыжая полевки и др.), лягушки и птицы (Данилов, Туманов, 1976). В поймах больших рек немалую долю рациона составляет водяная полевка (Гептнер и др., 1967). В зимний период первостепенное значение имеют мышевидные грызуны, за которыми по важности в питании следуют амфибии (Данилов, Туманов, 1976). Третье место в диете хоря занимают птицы, в том числе домашние куры. При недостатке основного корма в диету в разной степени включаются второстепенные корма – насекомые, рептилии, падаль. Зимой хищник часто добывает зимующих в водоемах травяных лягушек (Гептнер и др., 1967).

Лесной хорь ведет достаточно оседлый образ жизни, зверьки привязаны к в той или иной мере постоянному охотничьему участку (Данилов, Туманов, 1976). Хори, поселяющиеся в хозяйственных постройках и поселках, имеют очень небольшие участки обитания. В малокормные периоды (февраль–март) индивидуальный участок существенно увеличивается (Гептнер и др., 1967). На Северо-западе России площадь индивидуального участка колебалась от 0.1 до 2.5 км<sup>2</sup> в зависимости от кормности года, а длина суточного наследа – от 0.2 до 7.5 км (в среднем 4 км) (Данилов, Туманов, 1976). Сидорович (1995) приводит данные об индивидуальном участке 2–4 км<sup>2</sup>.

Плотность популяции хоря в разные годы для Псковской и Новгородской обл. составляла от 0.69 до 3.44 (в среднем 2.88) особей на 10 км<sup>2</sup> (Данилов, Туманов, 1976).

Миграции для хоря не свойственны, известны лишь небольшие сезонные кочевки. Осенью многие особи откочевывают к поселкам и объектам сельскохозяйственной инфраструктуры, где высока численность мышевидных грызунов (Гептнер и др., 1967; Сидорович, 1995).

Размер выводка от 2 до 12, в среднем 4–6 детенышей (Лавров, 1935 по Гептнер и др., 1967). По данным Терновских размер выводка колеблется от 1 до 11, при среднем показателе 5.8 хорьчат (Терновский, Терновская, 1994). Половой зрелости достигают около года, однако полного развития и размеров – к двум-трем годам (Гептнер и др., 1967).

Наиболее серьезным конкурентом хоря, по всей видимости, выступает американская норка. Это обусловлено их сходными экологическими особенностями, такими как относительная синантропность, частые охоты в прибрежных лесах и др. (Данилов, Туманов, 1976). Американская норка в продолжительные периоды сильных морозов, когда доступ к водной среде серьезно затруднен, практически полностью меняет рацион, переходя на добычу мелких млекопитающих (Сидорович и др., 1997). В этот период американская норка и хорь выступают как экологические эквиваленты, и роль антропогенной территории для хоря

становится жизненно важной (Желтухин и др., 2017). Трансформация угодий (исчезновение животноводческих комплексов, сокращение на целые порядки деревень, зарастание сельскохозяйственных угодий лесом) существенно сузила емкость этой ниши, которую, к тому же, освоила американская норка. Достоверные случаи поимки американской норки в хозяйственных постройках в населенных пунктах в районе Центрально-Лесного заповедника отмечены в 2011 г. Подобная информация поступала от охотников Тверской обл. именно в последние годы.

По данным А. Наумовой (Состояние ресурсов охотничьих животных..., 2011) в РФ с 2001 по 2010 гг. проявляется отчетливо выраженная тенденция снижения численности лесного хоря, причем в Центральном федеральном округе при более высокой общей численности она проявляется резче, чем в Северо-Западном при более низкой численности (Желтухин и др., 2017).

Численность хоря в Тверской обл. с середины 1980-х гг. проявляет устойчивую тенденцию к снижению (Желтухин и др., 2017) (рис. 1).

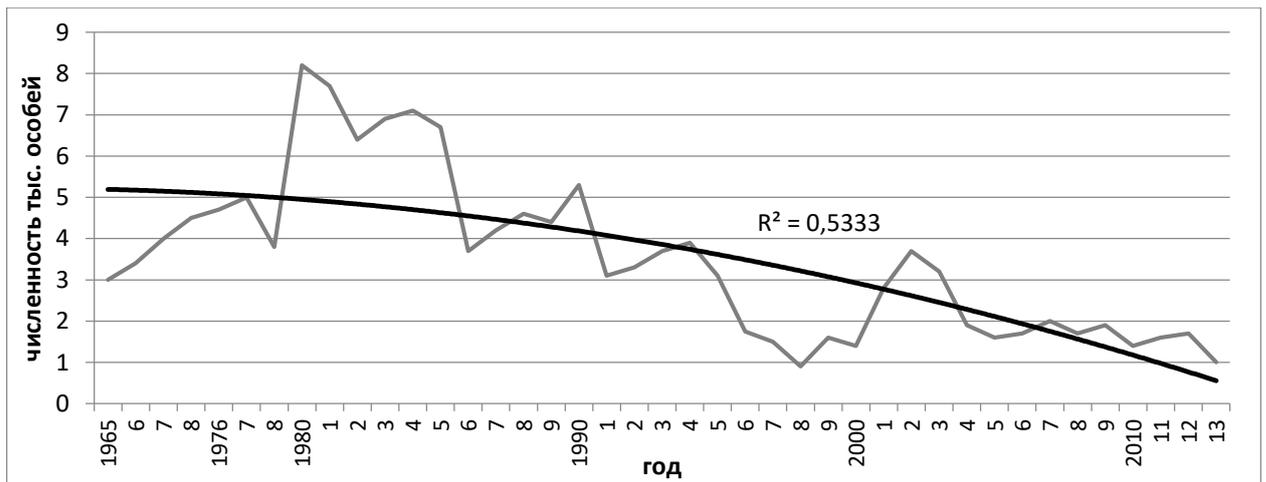


Рис. 1. Динамика численности лесного хоря в Тверской области. Серая линия – численность, черная – линия тренда.

Данные по численности этого вида в разных районах Тверской обл., полученные методом ЗМУ, представлены в табл. 1. Взята выборка за 2003–2005 гг., т.е. период наиболее интенсивного сбора краниологического материала. Для повышения репрезентативности данных, мы объединили районы в три разобщенные группы по участкам сбора черепов. Северная группа – пять районов, с центром в Удомельском (Удомельский, Бологовский, Вышневолоцкий, Максатихинский, Сандовский); западная группа – Торопецкий и Западнодвинский; южная группа – пять районов, окружающих Центрально-Лесной заповедник (Нелидовский, Андреапольский, Пеновский, Селижаровский, Оленинский).

Таблица 1. Средняя численность (запас) лесного хоря, приходящаяся на один административный район в каждой группе (по: Желтухин и др., 2017).

Группа районов	Год		
	2003	2004	2005
Северная	51	24	17
Западная	273	91	131
Южная	204	90	88

Эти цифры отражают тенденцию, которая подтверждается данными опроса охотников и количеством поступающего материала (тушек животных) (Желтухин и др., 2017).

Депрессия в популяции лесного хоря в связи с появлением американской норки была отмечена в Белоруссии (Сидорович, 1997). Закономерное снижение численности хоря в нашем случае также может являться результатом конкурентных отношений с американской норкой.

**Лесная куница.** *Martes martes* тесно связана с лесом, причем в пределах лесов проявляет значительную пластичность по отношению к условиям внешней среды (Гептнер и др., 1967). В нашей зоне куница предпочитает богатые кормом сильно захламливаемые уголья с наличием дуплистых деревьев. В зоне хвойных лесов тяготеет к темнохвойным насаждениям, при этом отдавая предпочтение спелым ельникам с примесью лиственных пород; охотно поселяется в смешанных лесах, сосняках с включением ели, березы, осины, зарастающих вырубках. Избегает лиственных молодняков, открытых болот, необлесенных вырубок (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976). Лесная куница ведет полудревесный образ жизни, но по верхушкам деревьев перемещается не всегда, а в основном лишь при охоте на белку, в то время как большое количество кормов она добывает на земле (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976).

Куница является многоядным хищником, поэтому ее благополучие не зависит строго от обилия какого-то одного корма. Для северо-запада России показано, что объектами ее питания служат более 40 видов корма (Данилов, Туманов, 1976). Среди основных кормов выделяются мышевидные грызуны, белка, птицы, насекомые, лесные плоды (Гептнер и др., 1967).

В питании хищника проявляется половой диморфизм. Крупная добыча (зайцы, тетерев, глухарь) встречается в пище самцов, в пище же самок преобладают мышевидные грызуны, рябчик и т.п. (Гептнер и др., 1967).

Зверьки имеют довольно четко ограниченный индивидуальный участок обитания, на котором проводят всю свою жизнь после распада выводка (Гептнер и др., 1967). Соседние участки самцов и самок разграничены достаточно условно, тогда как индивидуальные участки

особей одного пола перекрываются весьма редко (Данилов, Туманов, 1976). Размеры участка и длина суточного хода прямо зависят от кормности угодий и сокращаются по мере продвижения на юг (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976). Участок обитания для средней полосы (на примере Центрально-Лесного заповедника) в среднем составляет 6 км<sup>2</sup>, длина суточного хода – 3.1 км (0.6-5.5) (Кончиц, 1937; Юргенсон, 1939 по Гептнер и др., 1967). В лесах Белоруссии этот показатель в среднем составляет 2–3 км<sup>2</sup> (Сидорович, 1995).

Лесная куница, являясь в целом оседлым хищником, проявляет склонность к миграциям. Как правило, мигрируют молодые особи в поисках подходящего свободного участка обитания, при этом чем выше плотность популяции, тем дальше они перемещаются. В отдельных случаях наблюдаются миграции за кочующей белкой, а также в неблагоприятные годы в поисках наиболее доступной пищи. При расселении молодняка может происходить расширение ареала (Гептнер и др., 1967).

Половое созревание наступает на втором-третьем году жизни (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976). Беременность с длительной латентной паузой и продолжается в среднем 236–237 дней (Гептнер и др., 1967), по другим данным – 265–279 дней (Терновский, Терновская, 1994), однако может существенно меняться за счет изменения продолжительности латентного периода. Число молодых в помете чаще всего 3–5 (от 2 до 8) (Гептнер и др., 1967). Для Псковской и Новгородской обл. – 3.5 и 2.6 соответственно (Данилов, Туманов, 1976). По данным Терновского и Терновской (1994) в 5 пометах было 3–4 детеныша (в среднем 3.4).

Конкурентами в определенной мере могут выступать все населяющие леса хищные звери. Для нашей полосы это, прежде всего, лисица, енотовидная собака, лесной хорь (Данилов, Туманов, 1976). Однако случаев вытеснения конкурирующими видами куницы из ее местообитаний не известно (Гептнер и др., 1967).

Численность лесной куницы подвержена изменениям, однако их размах не велик. Относительной стабильности численности способствует всеядность вида (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976).

Линия тренда численности хищника в Тверской обл., построенная на основании данных ЗМУ, позволяет говорить о том, что на протяжении длительного периода мы имеем дело с естественными колебаниями численности (рис. 2).

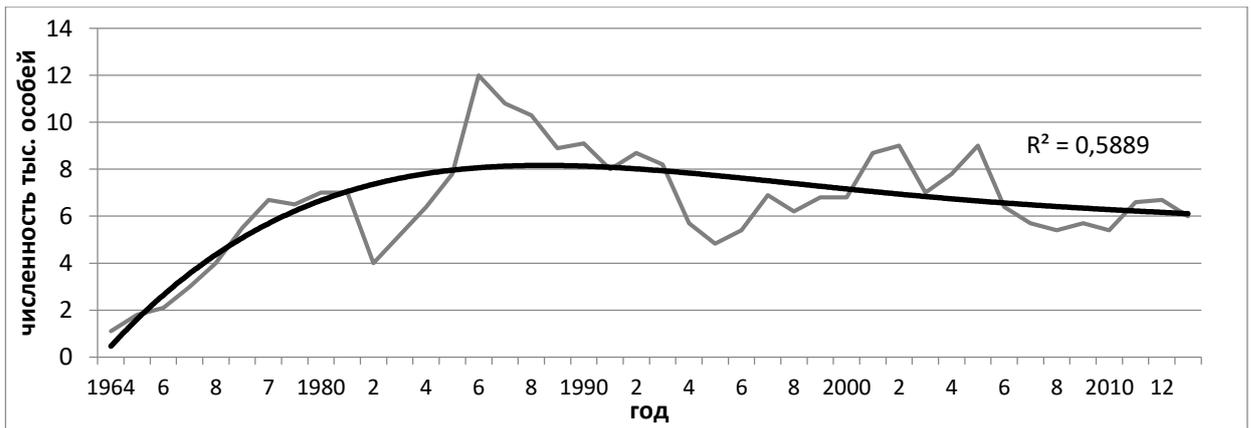


Рис. 2. Динамика численности лесной куницы в Тверской области. Серая линия – численность, черная – линия тренда.

**Лисица обыкновенная.** По отношению к описанным выше куньим *Vulpes vulpes* представляет достаточно крупных хищников. Длина тела составляет более 65 см, общая длина черепа – более 115 мм (Гептнер и др., 1967).

Лисица в целом весьма пластична в выборе стаций и хорошо приспособлена к обитанию в различных условиях – типичный эврибионт (Данилов и др., 1979; Вайсфельд, 1985). В качестве местообитаний предпочитает открытые и полуоткрытые пространства, мозаичные ландшафты с чередованием лесов и сельскохозяйственных угодий. В средней полосе европейской части нашей страны лисица держится в различных биотопах, но в целом предпочитает пойменные и суходольные луга, поля, окраины лесов; редка в глубине больших глухих высокоствольных лесов; в годы с недостатком кормов лисицы тяготеют к населенным пунктам (Гептнер и др., 1967; Вайсфельд, 1985).

Лисица является всеядным хищником, однако во всех случаях основой кормовой базы служат мышевидные грызуны (преимущественно полевки) (Гептнер и др., 1967; Данилов и др., 1979). В разных частях Тверской обл. встречаемость их останков в экскрементах варьировала от 40% зимой до 88% в бесснежный период (Вайсфельд, 1985). Помимо грызунов в рационе питания вида встречаются птицы (воробьиные, куриные, водоплавающие), зайцы, насекомые, растительные корма (фрукты, ягоды, семена, вегетативные части растений) (Гептнер и др., 1967; Данилов и др., 1979; Вайсфельд, 1985). При недостатке основного корма может переходить на второстепенные корма, как, например, более мелких хищников (ласка, горностай, редко куница), падаль, отбросы хозяйства человека (Гептнер и др., 1967). Состав питания лисицы подвержен существенной изменчивости в одной и той же местности в зависимости от сезона и биотопа (Вайсфельд, 1985).

Размер участка обитания хищника в средней полосе европейской России составляет 6–10 км в диаметре, в то же время размер участка и входящие в него биотопы варьируют по сезонам

года и в зависимости от обилия кормов (Гептнер и др., 1967). Зимой в Псковской и Ленинградской обл. площадь участка обитания варьирует от 20 до 70 км<sup>2</sup>, а длина суточного хода – от 0.5 до 12 км (среднее 5.6 км) (Данилов и др., 1979). Индивидуальные участки обитания лисицы в континентальной Европе достигают 30 км<sup>2</sup>, а длина суточного хода – до 11.8 км (Goszczycki, 2002 по Кораблев и др., 2018б). При этом индивидуальные участки особей перекрываются. Подобные биологические особенности вида способствуют высокой панмиксии на микрогеографической шкале. После распада выводков большинство молодых зверей уходят за пределы родительского участка и осваивают новые территории (Данилов и др., 1979).

В целом лисица – зверь очень подвижный, и во время дальних кочевок может покрывать значительные расстояния (Вайсфельд, 1985). Определенные сезонные передвижения лисиц (миграции, кочевки) известны для районов с условиями обитания, близкими к экстремальным (Гептнер и др., 1967; Вайсфельд, 1985). Однако при благоприятных условиях существования далекие целенаправленные кочевки не характерны. Для лесостепи Украины и Татарстана показано, что на протяжении 1–2 лет от места выпуска большинство лисиц расходились на 15–30 км, некоторые на 2–5 км, и лишь одна – на 120 км (Гептнер и др., 1967). В Тверской обл. полугодовалые лисицы из одного выводка не уходили от родительской норы далее 3 км (Чиркова, 1976 по Данилов и др., 1979).

Размножение происходит один раз в год (Гептнер и др., 1967). По данным для Северо-западного региона в выводках насчитывается от 1 до 9 щенков, наиболее часто 4–6. Средний показатель плодовитости в Псковской и Новгородской обл. составил 4.4 (Данилов и др., 1979). Вместе с тем, плодовитость зависит от кормового благополучия того или иного года (Данилов и др., 1979; Вайсфельд, 1985). Половое созревание большинства самок наступает к концу первого года жизни (Данилов и др., 1979).

Главные конкуренты лисицы по корму – все виды мелких и средних хищников, особенно виды куньих и псовых, питающиеся мышевидными грызунами (Гептнер и др., 1967; Данилов и др., 1979).

В Тверской обл. численность лисицы относительно стабильная и достаточно высокая. Тренд численности по данным ЗМУ позволяет считать, что на протяжении периода более 40 лет мы имеем дело с естественными колебаниями численности, или популяционными волнами (рис. 3).

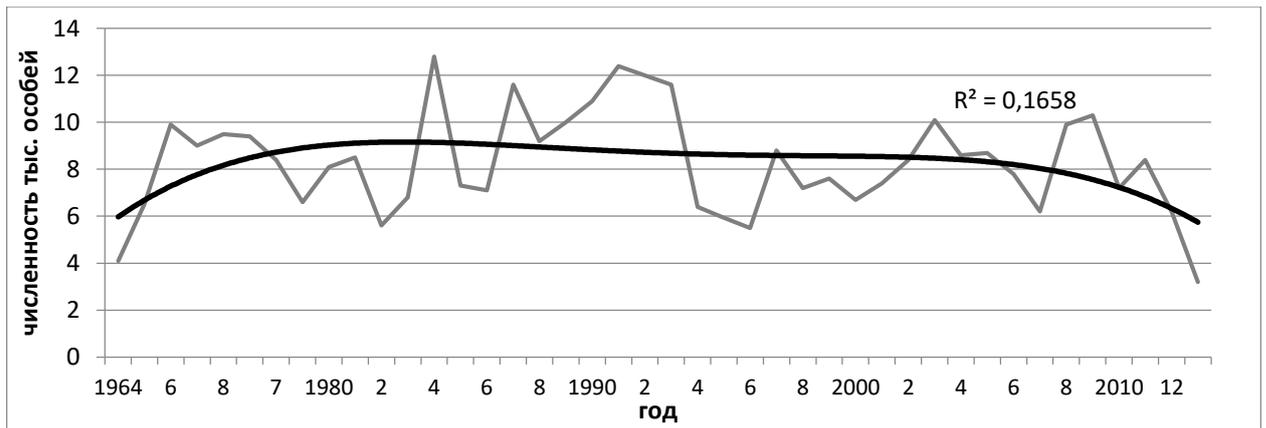


Рис. 3. Динамика численности лисицы в Тверской области. Серая линия – численность, черная – линия тренда.

**Енотовидная собака.** Интродуцированный в европейской части России хищник относится к уссурийскому подвиду *Nyctereutes procyonoides ussuriensis*, донорскими послужили аборигенные популяции юга Дальнего востока (Гептнер и др., 1967; Юдин, 1977). В Тверской обл. в 1934 г. 50 особей были выпущены в Вышневолоцком районе, и в первое же десятилетие после выпуска формирующаяся популяция достигла высокой численности; пространственная экспансия способствовала проникновению интродуцированного вида в соседние области (Сорокин, 1956; Павлов и др., 1974).

Вид отличается высокой экологической пластичностью (Насимович, 1985). С позиций стациального распределения можно отметить приуроченность зверей к местам повышенной влажности (Данилов и др., 1979). В средней полосе предпочитает припойменные лиственные и смешанные леса, болота, берега лесных рек; избегает сплошных хвойных массивов и больших открытых пространств (Гептнер и др., 1967; Насимович, 1985). На Северо-западе основные станции представляют пойменные участки рек и озер (берега водоемов) с зарослями ивняка, низинные участки мелколиственных и смешанных лесов, окраины болот, окраины сельскохозяйственных угодий, зарастающие вырубki (Данилов и др., 1979; Данилов, 2009). В целом можно констатировать, что смешанные и лиственные леса, чередующиеся с небольшими открытыми участками вблизи водоемов, представляют собой наиболее благоприятные места обитания хищника (Гептнер и др., 1967).

Енотовидная собака – один из самых широких эврифагов среди хищных млекопитающих (Данилов, 2009). Разнообразие кормовых объектов весьма широко. При этом первостепенное значение в питании играют мышевидные грызуны, прежде всего полевки (Гептнер и др., 1967; Насимович, 1985; Данилов, 2009). Помимо этого, в рацион хищника в разной степени входят птицы (преимущественно гнездящиеся на земле, водно-болотные), их птенцы и яйца, лягушки, насекомые, пресмыкающиеся, насекомоядные (еж, землеройки), большое значение имеют

растительные корма (Гептнер и др., 1967; Данилов и др., 1979; Насимович, 1985; Данилов, 2009). Сезонная смена питания хорошо выражена. В осенне-зимний период снижается разнообразие кормов, и в диете преобладают мышевидные грызуны, при резко неблагоприятных условиях – падаль и фекалии; при этом амфибии, рептилии, моллюски и насекомые исчезают (Гептнер и др., 1967). В конце лета и осенью важнейшую роль в питании приобретают растительные корма (Гептнер и др., 1967). Таким образом, всеядность хищника позволяет ему компенсировать недостаток одних кормов включением в питание других.

Размеры участка обитания сильно варьируют. На Северо-Западе России минимальная длина суточного хода наблюдалась поздней осенью и зимой (2–3 км и 3–6 км), а максимальная – ранней весной и ранней осенью (15–20 км и 8–12 км). При этом общая площадь, на которой совершались переходы составляла от 1 до 12 км<sup>2</sup> (Геллер, 1959 по Гептнер и др., 1967). По данным других авторов, суточный ход в начале весны и осени на Северо-Западе колеблется от 6 до 12 км (Данилов и др., 1979). В Татарстане длина суточного хода ранней весной составляла 10–14 км, летом при обилии корма радиус деятельности семьи енотовидных собак не превышал 600–800 м, зимой во время оттепелей звери не отходили от норы дальше 100–150 м (Попов, 1956 по Гептнер и др., 1967). В Финляндии средний участок обитания взрослых особей составляет 7.27 км<sup>2</sup> (Helle, Taskinen, 1991 по Данилов, 2009). Индивидуальные участки особей одного пола, как правило, не перекрываются (Данилов, 2009). В целом енотовидная собака – оседлый зверь, регулярные сезонные кочевки для нее не характерны (Гептнер и др., 1967). Вместе с тем, расселяющиеся из мест интродукции звери преодолевали за год расстояние около 50 км, а нередко и больше – от 80 до 250 (Козлов, 1952; Данилов, 2009). Также перемещения на большие расстояния характерны для молодых расселяющихся особей (Насимович, 1985).

Одной из отличительных особенностей енотовидной собаки по отношению к остальным исследованным в нашей работе хищникам является зимний сон. Вместе с тем, этот период жизни животных нельзя рассматривать как настоящую зимнюю спячку, в оттепели енотовидные собаки выходят из убежищ в поисках корма (Гептнер и др., 1967).

Енотовидные собаки моногамны. Гон в северо-западной части европейской территории страны протекает в начале-середине марта и до конца апреля (Данилов, 2009). Беременность чаще всего продолжается 59 дней. Размеры выводков в акклиматизированной части ареала существенно колеблются в зависимости от условий обитания, но в среднем составляют 4–7 щенков (Гептнер и др., 1967). В южной части Северо-западного региона этот показатель равен 6.3 (2–11) (Данилов и др., 1979). Половозрелость наступает уже в 8–10 мес., и осенью прибылые звери могут образовывать пары (Гептнер и др., 1967). Высокая плодовитость является одной из черт енотовидной собаки, позволяющей ей быстро осваивать новые пространства и поддерживать стабильно высокую численность (Насимович, 1985).

Существует трофическая конкуренция с американской норкой, лесным хорем, лисицей, но выражена она слабо (Данилов, 2009).

Основными факторами колебания численности у енотовидной собаки выступают эпизоотии, а также абиотические факторы. Среди последних можно выделить весенние половодья, в результате которых молодняк и беременные самки погибают в убежищах (Гептнер и др., 1967). Однако благодаря высокой плодовитости численность популяции быстро восстанавливается. Динамика численности подвержена цикличности с интервалами 7–9 лет (Данилов, 2009).

Специализированной методики учета численности енотовидной собаки не существует (Губарь, 2011). На основании косвенных данных приводится следующая численность в Тверской области: 2008 год – 6 тыс. особей, 2009 год – 11.3 тыс. особей (Губарь, 2011). Это значительно выше, чем в других областях центральной и северо-западной частей России. Количество собранного материала (черепов и тушек млекопитающих) и опрос охотников подтверждают эти данные на качественном уровне. С 2002 по 2007 гг. включительно в Удомельском районе Тверской обл. было собрано 603 черепа хищных млекопитающих, среди которых *Neovison vison* – 116, *Mustela putorius* – 45, *Martes martes* – 136, *Vulpes vulpes* – 71, *Nyctereutes procyonoides* – 235 черепов (Желтухин и др., 2017). Цифры добычи хищника в Удомельском районе позволяют считать, что в северной части Тверской обл. енотовидная собака была массовым видом в период сбора материала.

Таким образом, среди шести видов наиболее эврибионтным можно считать енотовидную собаку *N. procyonoides*. Высокая экологическая пластичность и плодовитость позволили ей успешно освоить разнообразные биотопы на новом участке ареала и быстро восстановить численность после стадии «бутылочного горлышка». Этому также помогла способность енотовидной собаки впадать в зимний сон, что позволяет виду избегать жестких конкурентных отношений с экологически близкими видами в наиболее трудный период. Следующим видом в этом ряду следует поставить лисицу *V. vulpes*, которая хорошо приспособлена к обитанию в различных условиях. Среди представителей семейства Mustelidae в качестве эврибионта можно рассматривать лесного хоря *M. putorius*, адаптированного к разнообразным местообитаниям и проявляющего выраженную синантропность. Аборигенная и интродуцированная норки *M. lutreola* и *N. vison* и лесная куница *M. martes* являются относительными стенотопами, распространение которых приурочено к гидрографической сети малых рек и ручьев в случае с норками и высокоствольным лесам в случае с куницей. Из двух видов норок *N. vison* экологически более пластична, чем аборигенная, и, к тому же, обладает рядом морфофизиологических преимуществ (Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2009). Эти

особенности способствовали успешной акклиматизации, в результате которой интродуцированный вид во многих частях совместного обитания полностью вытеснил европейскую норку (Туманов, 2003; 2009; Данилов, 2009).

Конкуренция, прежде всего трофическая, ожидаема между всеми обсуждаемыми видами, поскольку основу их кормовой базы составляют мышевидные грызуны. Вместе с тем, наибольшей остроты она должна достигать у близкородственных видов, имеющих сходные экологические требования к условиям внешней среды. Прежде всего, это относится к европейской и американской норкам и лесному хорю, экологические ниши которых в значительной степени перекрываются (Кораблев и др., 2013а). Всеядность лесной куницы обеспечивает ее пластичность в пределах занимаемой экологической ниши, что сглаживает последствия временных неблагоприятных факторов окружающей среды и ослабляет остроту конкуренции с экологически близкими видами.

Учитывая биологические и экологические особенности изучаемых видов, прежде всего мобильность особей и плотность популяций, можно ожидать, что у лисицы и лесной куницы передача наследственной информации будет осуществляться быстрее, чем у других хищников на одинаковой географической шкале.

## ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### 3.1. Краткая характеристика региона исследования

Исследуемая территория расположена 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 (от 30°30' до 37°45' в.д.) и около 300 км с севера на юг (от 55°51' до 58°43' с.ш.) (рис. 4).

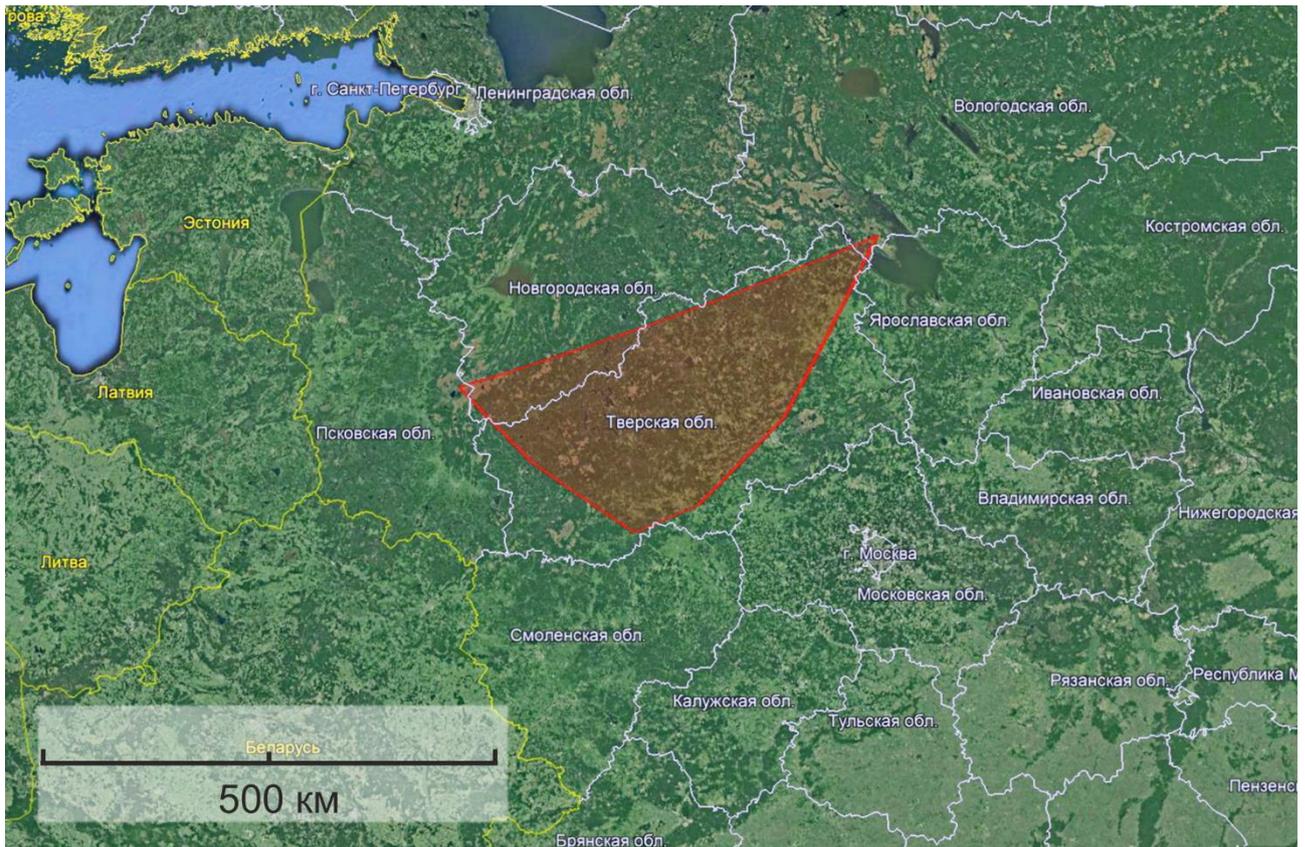


Рис. 4. Географическое положение региона исследования. Изучаемая область выделена в виде выпуклого полигона по крайним точкам сбора материала.

Для изучаемого региона в целом характерен равнинный рельеф с амплитудой высот около 250 м (Дорофеев, 1992). Наиболее протяженное поднятие – Валдайская возвышенность, расположенная в центральной части Тверской области и простирающаяся в соседние регионы, выполняет функцию главного водораздела Русской равнины, поэтому изучаемая нами территория входит в состав географической области Каспийско-Балтийского водораздела.

Исследуемый регион характеризуется высокой увлажненностью, имеет хорошо развитую речную сеть, сравнительно равномерно распределенную по поверхности (в среднем 0.2 км / км<sup>2</sup>). В северо-восточной части располагается крупный водный резервуар – Рыбинское

водохранилище, занимающее площадь около 5 тыс. км<sup>2</sup> (Дорофеев, 1992). В северо-западной своей части водохранилище образует два отрога, формирующих частично изолированную область суши, на которой расположена территория Дарвинского государственного заповедника.

Болота занимают порядка 8% территории исследуемого региона (Тихомирова, 1992). Наиболее крупный болотный массив, Полисто-Ловатская болотная система, расположен в северо-западной части, на территории Псковской и Новгородской областей, и составляет основу Полистовского и Рдейского государственных заповедников.

Территория изучаемой области расположена в лесной зоне, в подзоне южной тайги на севере, переходящей в смешанные широколиственно-хвойные леса на юге. Эта территория одна из наиболее лесистых в европейской части России, лесные массивы занимают до 55% площади (Тихомирова, 1992). В юго-западной части территории расположен участок старовозрастного елового леса, представляющего собой остатки древнего густого лесного массива, в прошлом занимавшего значительную часть центра европейской части России – Оковского леса (Новенко и др., 2011), составляющий основу Центрально-Лесного государственного заповедника. В пределах изучаемого региона лесные массивы разного типа чередуются с открытыми пространствами естественного и антропогенного происхождения, образуя мозаичную среду, формирующую высокий уровень ландшафтного разнообразия, благоприятного для обитания разных видов млекопитающих, в том числе изучаемых в настоящей работе.

В целом для территории исследования можно отметить генеральную однородность воздействия биотических и абиотических факторов, обусловленную общей равномерностью рельефа, условиями растительности, воздействием макроклиматических факторов, определяемых положением в континентальной области умеренного климата.

Отмеченные характеристики исследуемого региона создают условия для той или иной степени панмиксии в популяциях исследованных видов. Чередование лесов и безлесных участков, равномерная и достаточно густая речная сеть выполняют роль экологических коридоров, пригодных для миграций видов, относящихся к разным экологическим группам. Вместе с тем, наличие на исследуемой территории таких специфических и обширных образований как Рыбинское водохранилище и Полисто-Ловатский болотный массив могут выступать в качестве экологических факторов, создающих предпосылки для ограничения панмиксии и формирования внутривидовой дифференциации изученных видов хищных млекопитающих. В частности, изолирующий эффект рыбинского водохранилища проявляется в морфологическом своеобразии енотовидных собак и волков, черепа которых были собраны на территории охранной зоны Дарвинского заповедника (Кораблев и др., 2010в, 2012в; Седова и др., 2017). Комплекс экологических факторов, вызванных существованием обширного водно-болотного массива, наряду с особенностями формирования внутривидовых группировок

интродуцентов, может быть одной из причин выявленного морфологического своеобразия американских норок Полистовского и Рдейского заповедников (Кораблев и др., 2012а).

### 3.2. Материал и методы краниологического анализа

Основным материалом для работы послужила коллекция черепов млекопитающих Центрально-Лесного заповедника. Большинство изученного материала собрано в интервале 2002–2009 гг. Исключением является материал по европейской норке, разделенный на два периода: относительно стабильной численности (1983–1992 гг.) и стремительного сокращения численности (1994–2006 гг.). Кроме того, в исследование были вовлечены черепа енотовидной собаки из Вышневолоцкого района Тверской обл. (1947–1949 гг.), хранящиеся в коллекции кафедры биологии Тверского государственного университета, а также черепа, собранные в охранной зоне Дарвинского заповедника (1960–1964 гг.). Дополнительный материал привлечен по лисице – сборы черепов преимущественно из Калининского, Рамешковского и Лихославльского районов Тверской обл., находящиеся в коллекции кафедры биологии Тверского государственного университета (1996–2009 гг.). Всего для морфологического анализа использовано 1709 черепов (табл. 2).

Таблица 2. Объем материала (черепов), использованного для морфологического анализа.

Вид	Фенетический анализ	Краниометрический анализ	Всего
<i>Neovison vison</i>	329	204	367
<i>Mustela lutreola</i>	103	63	103
<i>Mustela putorius</i>	250	169	250
<i>Martes martes</i>	250	151	269
<i>Vulpes vulpes</i>	103	341	341
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	351	205	379

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. 5).

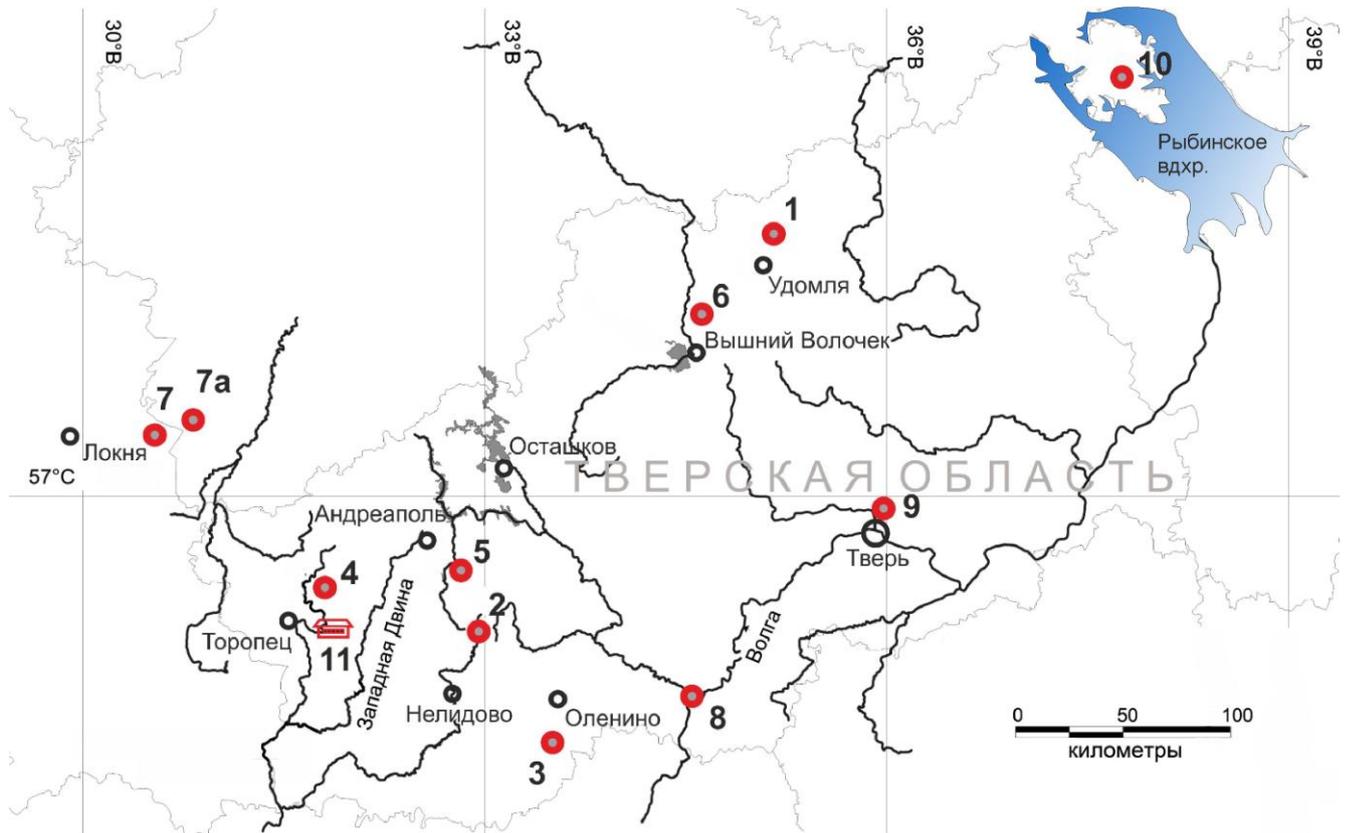


Рис. 5. Карта региона исследования. Места сбора материала: 1 – Удомельский р-н; 2 – Нелидовский р-н; 3 – Оленинский р-н; 4 – Торопецкий р-н; 5 – Пеновский р-н; 6 – Вышневолоцкий р-н; 7, 7а – Полистовский, Рдейский заповедники; 8 – Зубцовский р-н; 9 – Калининский р-н; 10 – Дарвинский заповедник; 11 –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

Использованные в настоящей работе статистические параметры проявляют некоторую зависимость от объема материала, поэтому при проведении сравнительного внутрипопуляционного анализа мы старались использовать выборки выровненного объема (Кораблев, 1997). Предпочтительная численность выборки составляла 50 черепов, однако, если позволял материал, формировались несколько выборок подобного объема из каждого локалитета. В этом случае в сравнительном межгрупповом анализе использованы средние значения показателей для выборок. При таком подходе реализуется возможность охвата всего массива материала при сохранении принципа выравнивания объема выборок, что, на наш взгляд, повышает репрезентативность данных (Кораблев и др., 2011д). Однако при характеристике фенотипа европейской норки в некоторых случаях использованы выборки меньшего объема. При этом их сравнительный анализ проводился с учетом зависимости значений популяционных показателей от объема выборки. Эта зависимость проявляется в том, что показатель внутрипопуляционного разнообразия до объема выборок в 50 экз. имеет неустойчивое значение с некоторой тенденцией к росту, а значение показателя «доля редких фенотипов» с увеличением объема выборок постоянно возрастает.

При описании фенотипов использовали специально разработанный для данного исследования каталог неметрических вариаций краниологических признаков (Кораблев и др., 2005) (см. раздел 4.1 диссертации). 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 ( $\mu$ ), доля редких фенотипов (структура внутривидового разнообразия) ( $h$ ), показатель сходства выборок ( $g$ ), критерий идентичности ( $I$ ). Помимо этого, оценена стабильность индивидуального развития (флуктуирующая асимметрия) (Захаров, 1987). В качестве интегрального показателя стабильности развития использовалась средняя частота асимметричного проявления на признак (Захаров, Крысанов, 1996).

При краниометрическом анализе использованы промеры с точными и однозначными точками привязки. При измерении черепов представителей семейства Mustelidae за основу была взята схема, предложенная С.И. Огневом (1947). Измерение черепов *V. vulpes* выполнено по схеме, предложенной Г. Анзорге (Ansorge, 1994). При работе с черепами *N. procyonoides* были выбраны признаки, использованные Г.А. Новиковым (1956) и В.Г. Юдиным (1977). Данные схемы были адаптированы к целям и задачам настоящего исследования (рис. 6–8) и опробованы ранее в ряде работ (Кораблев и др., 2010г; 2011б; 2012а; 2012в; 2013б; 2015; 2016а; 2018б; Кораблев, 2016). Промеры билатеральных признаков снимались с правой и левой сторон черепа. При дальнейших статистических анализах использовались средние значения промеров правой и левой сторон черепа. Измерения производились штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Коллекционный материал по лисице включал большое количество поврежденных черепов, измерение ряда признаков которых было невозможным. Для восполнения этих измерений применяли метод линейной регрессии (Кораблев и др., 2018б). Для этого определяли корреляционные связи измеренных признаков друг с другом у полностью комплектных экземпляров ( $n=153$ ). Наиболее сильно коррелирующий с искомым признаком промер выступал предиктором ( $x$ ), а восполняемый промер ( $y$ ) “отклик” – искомая переменная. Получали уравнение вида:  $y = a + b \times x$ . Для оценки качества прогнозирования признака использовали коэффициент детерминации  $R^2$  и уровень статистической значимости оценки –  $p$ . Заполнение пропусков осуществляли с учетом гендерной и территориальной принадлежности животных.

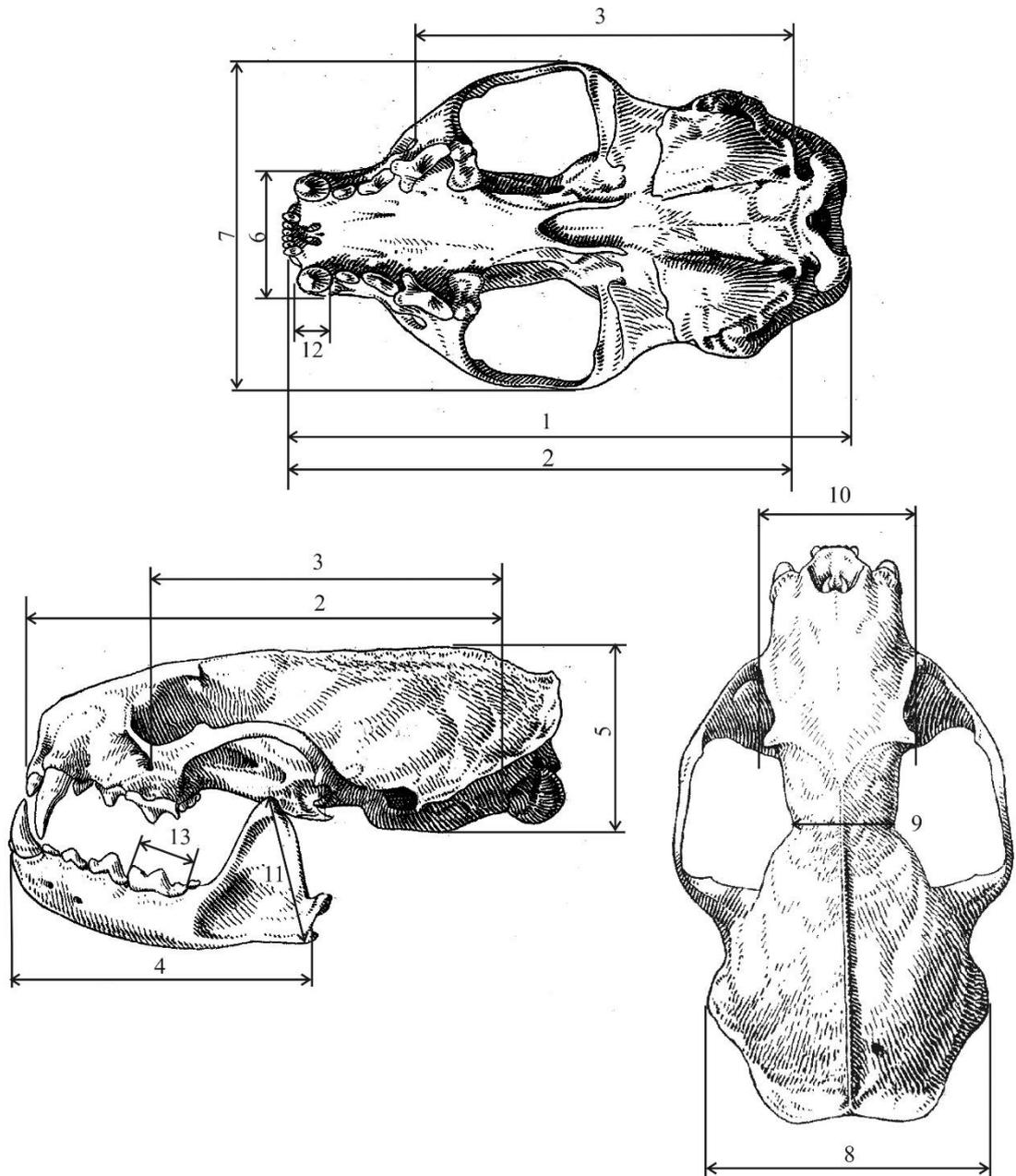


Рис. 6. Схема промеров черепов куньих (на примере американской норки). 1 – кондилобазальная длина; 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 – длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (*proc. condiloides*) и угловым (*proc. angularis*) отростками; 5 – максимальная высота черепа в области барабанных камер; 6 – ширина верхней челюсти над клыками; 7 – скуловая ширина; 8 – расстояние между латеральными краями сосцевидных отростков (мастоидная ширина); 9 – ширина заглазничного сужения; 10 – ширина заглазничных отростков; 11 – наибольшая высота венечного отростка; 12 – ширина верхнего клыка у альвеолы; 13 – коронарная длина первого нижнего моляра  $M_1$ .

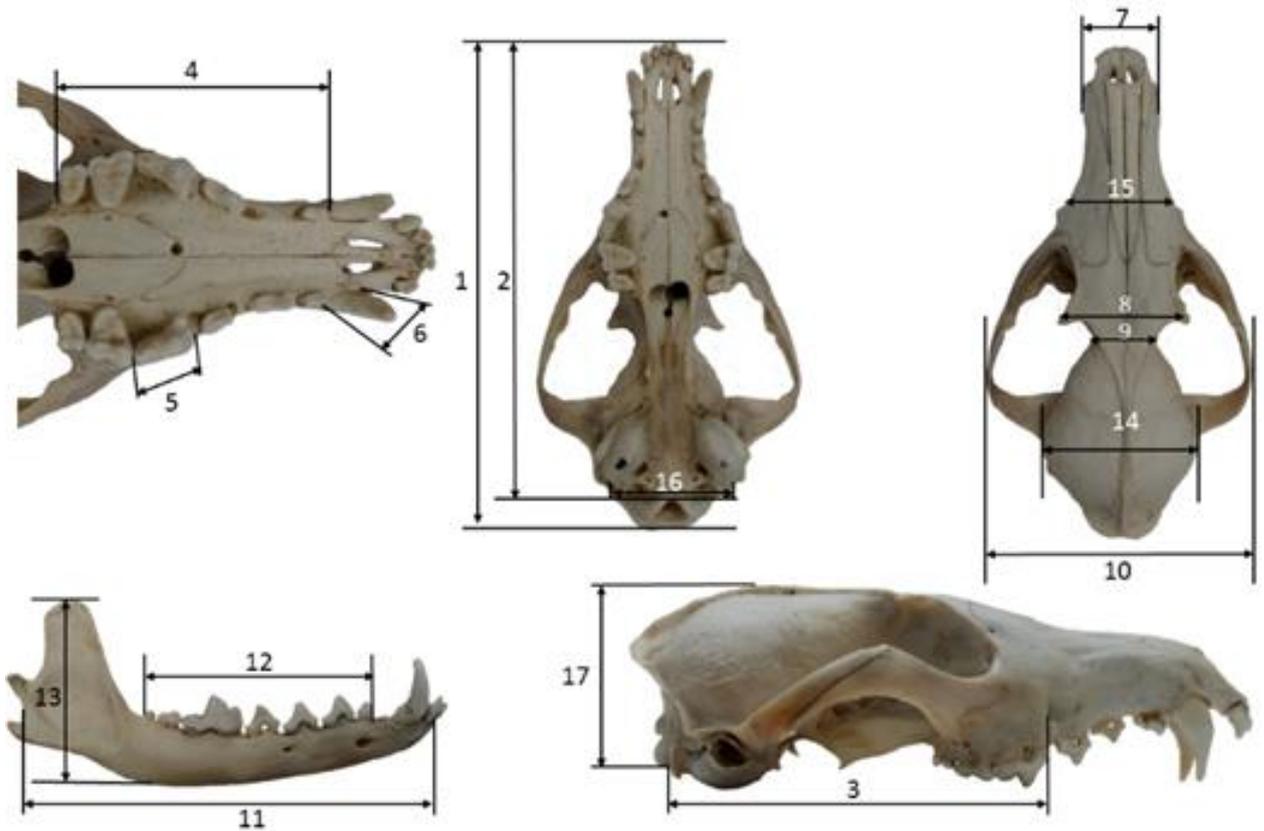


Рис. 7. Схема промеров черепов лисицы. 1 – кондилобазальная длина черепа; 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 – длина верхнего ряда коренных зубов; 5 – коронарная длина P4; 6 – ширина верхнего клыка у основания; 7 – ширина верхней челюсти над клыками; 8 – расстояние между латеральными краями заглазничных отростков; 9 – ширина заглазничного сужения; 10 – скуловая ширина; 11 – длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставными и угловыми отростками; 12 – длина нижнего ряда коренных зубов; 13 – наибольшая высота венечного отростка; 14 – ширина мозговой капсулы(максимальная) ; 15 – ширина роострума на уровне подглазничных отверстий; 16 – ширина на уровне яремных отростков; 17 – максимальная высота черепа.

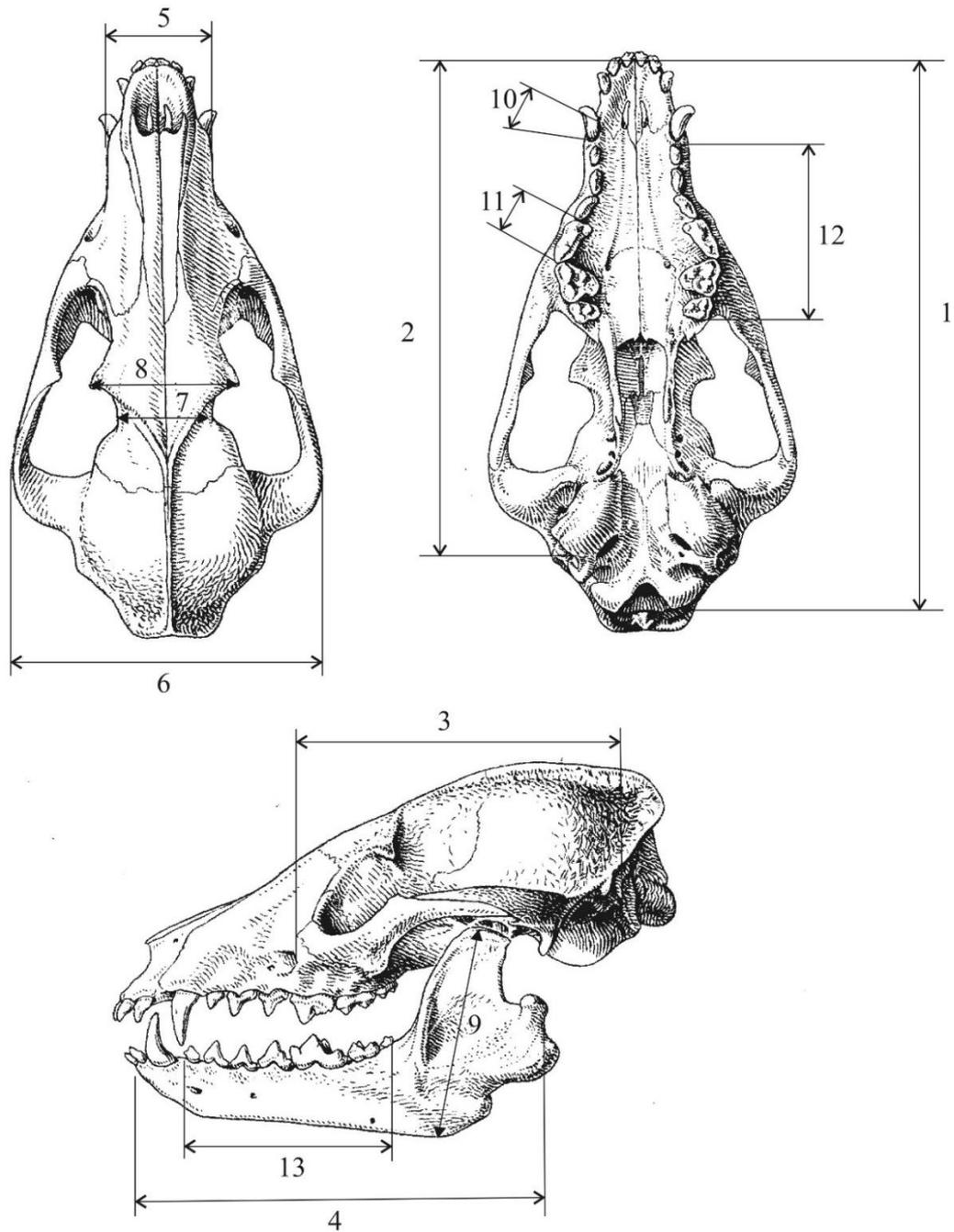


Рис. 8. Схема промеров черепа енотовидной собаки. 1 – кондилобазальная длина; 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 – длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (прос. *condiloides*) и угловым (прос. *angularis*) отростками; 5 – ширина верхней челюсти над клыками; 6 – скуловая ширина; 7 – ширина заглазничного сужения; 8 – ширина заглазничных отростков; 9 – наибольшая высота венечного отростка; 10 – ширина верхнего клыка у альвеолы; 11 – коронарная длина четвертого верхнего премоляра  $Pm^4$ ; 12 – длина ряда коренных зубов верхней челюсти (по альвеолам); 13 – длина ряда коренных зубов нижней челюсти (по альвеолам).

Для измерения использованы черепа особей старше одного года. Возрастные группы определены по комплексу признаков: зарастанию швов черепа (Клевезаль, 2007), развитию сагиттального гребня (Habermehl, 1986), форме и размерам os penis (Walton, 1968; Habermehl, 1986; Клевезаль, 2007).

Полученный цифровой материал обрабатывался с применением стандартных биометрических показателей (Зайцев, 1984): среднее арифметическое выражение выборок ( $M$ ), среднее квадратическое отклонение от среднего арифметического значения ( $\sigma$ ), коэффициент вариации ( $Cv$ ).

Для оценки характера и наличия внутрипопуляционной изменчивости массив данных, полученный при измерении черепов, обработан методами вариационной статистики: одномерный дисперсионный анализ (ANOVA), дискриминантный анализ, канонический анализ, кластерный анализ (Пузаченко, 2004; Павлинов и др., 2008). Выборки сравнивались с применением одномерного дисперсионного анализа, группирующими факторами в этом случае служили их географическая принадлежность или период сбора. Географическая и хронографическая изменчивость исследовалась с использованием стандартного пошагового дискриминантного анализа с учетом всех измеренных признаков. Для билатеральных признаков использовались средние значения между левой и правой сторонами. Дополнительно был проведен многомерный канонический анализ. Иерархическая классификация выборок исследована с применением кластерного анализа методом невзвешенного парно-группового арифметического усреднения (UPGMA) (Уиллиамс, Ланс, 1986). Основой для построения дендрограмм служили матрицы квадратов дистанций Махаланобиса, полученные в ходе дискриминантного анализа. В качестве метрики при построении дендрограмм использована дистанция Евклида.

Анализ размерного полового диморфизма проводили по схеме, использованной нами ранее (Кораблев и др., 2013а). Индекс полового диморфизма ( $I_{SD}$ ) рассчитывали по формуле, предложенной Россолимо и Павлиновым (1974). Оценку различий между полами проводили с использованием дисперсионного анализа. Степень полового диморфизма определяли по величине критерия Фишера и достоверности различий в блоке апостериорных сравнений на основе LSD-test (Meiri et al., 2005). Кроме того, применяли дискриминантный анализ для выявления наиболее значимых в описании межполовых различий признаков. Масштаб морфологических различий между полами оценивался по величине и статистической значимости квадрата дистанций Махаланобиса, что было предложено ранее Рожновым и Абрамовым (2006), а качественная оценка различий определена по процентному отношению корректно классифицированных особей в априори заданные классы: самцы и самки (Hartova-Nentvichova et al., 2010).

Для характеристики ширины экологических ниш использовали коэффициент вариации (Patterson, 1983; Meiri et al., 2005; Кораблев и др., 2013а; Кораблев, 2016). Достоверность различий коэффициента вариации между полами оценена с помощью непараметрического теста Вилкоксона (Meiri et al., 2005).

Для проверки корреляций при сравнительном анализе морфологических данных использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмана.

Все расчеты выполнены в программах Sttistica 7–12 и MS Excel 2007–2016.

### 3.2. Материал и методы молекулярно-генетического анализа

Молекулярно-генетическое исследование выполнено на основании анализа 70 образцов тканей трех видов хищных млекопитающих: европейской норки, лесного хоря, лесной куницы. Образцы тканей были представлены высушенной кожей и остеологическим материалом из коллекции Центрально-Лесного заповедника. Использованы пробы от животных, добытых на территории Тверской области в период с 1994 по 2008 гг. Изучение молекулярно-генетической изменчивости выполнено на основании анализа полиморфизма фрагмента левого домена контрольного региона мтДНК (табл. 3).

Таблица 3. Характеристика материала, использованного для молекулярно-генетического анализа.

Вид	n	Длина фрагмента мтДНК	География сбора образцов (см. рис. 5)
<i>Mustela lutreola</i>	11	526 п.н.	Нелидовский, Оленинский, Горопецкий районы
<i>Mustela putorius</i>	38	465 п.н.	Удомельский, Нелидовский, Оленинский районы
<i>Martes martes</i>	21	487 п.н.	Удомельский, Нелидовский, Оленинский районы

Для сравнительного анализа были привлечены гомологичные последовательности из международной базы данных GenBank.

Экстракцию ДНК проводили с использованием набора реагентов «Diatom DNA Prep 100» (ООО «Лаборатория Изоген», Москва) по инструкции производителя с некоторыми изменениями для лучшей адаптации к исследуемым типам проб.

Аmplификацию левого домена контрольного региона мтДНК осуществляли с использованием прямого и обратного праймеров. Для лесной куницы использовали праймеры

VPCR-L1L-martes (5` – AGA GTC TTT GTA GTA TAT TAA TTA CTT TGG – 3`) и VPCR-H674-martes (5` – TGT CCT GTG ACC ATT GAC TGA – 3`) (Рожнов и др., 2010). Полимеразную цепную реакцию проводили при следующих условиях: 1). 94°C – 3 мин; 2). (94°C – 45 с, 56°C – 1,5 мин, 72°C – 2 мин) × 30 циклов; 3). 72°C – 2 мин. Для амплификации контрольного региона европейской норки и лесного хоря и использовали другой прямой праймер (Рожнов и др., 2006): VPCR-L1 (5` – CCT CCC TAA GAC TCA AGG AAG AA – 3`), обратный оставался тем же, что и для куницы. Условия ПЦР при этом были изменены следующим образом: 1). 94°C – 3 мин; 2). (94°C – 45 с, 56°C – 1 мин, 72°C – 1,5 мин) × 30 циклов; 3). 72°C – 2 мин.

Для проведения ПЦР использовали готовую смесь Master Mix 5X Mag<sup>dd</sup> MIX-2025 (Dialat Ltd, Москва, Россия).

Во всех реакциях помимо рабочих пробирок ставился «отрицательный» контроль, содержащий все компоненты смеси, за исключением ДНК, и предназначенный для выявления загрязнения чужеродной ДНК. ПЦР проводили на амплификаторе и «Bio-Rad Tetrad-2» (США).

Разгон продуктов амплификации проводился в 1.5% агарозном геле с добавлением бромистого этидия в 1-кратном трисацетатном (ТВЕ) буфере. Визуализацию результатов осуществляли в ультрафиолетовом свете на трансиллюминаторе.

Очистку амплификата производили путем осаждения в присутствии спиртового раствора ацетата натрия и последующей промывки 70% этанолом.

Определение нуклеотидных последовательностей (секвенирование) выполняли на автоматическом анализаторе ABI 3130 с применением набора реактивов ABI PRISM<sup>®</sup> BigDye<sup>™</sup> Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems) по инструкции производителя. Секвенирование фрагментов контрольного региона осуществляли с прямым и обратным праймерами.

Анализ полученных хроматограмм и выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили в программе Bioedit 7.0.9 (Hall, 1999). Поиск гомологичных последовательностей изучаемых участков митохондриального генома, доступных в базе данных GenBank, осуществляли с помощью сервиса BLAST на веб-сайте NCBI (National Center for Biotechnology Information). В программе MEGA 6 (Tamura et al., 2013) было выполнено построение филогенетических деревьев по методу ближайшего связывания (Neighbor-Joining, NJ) (Saitou, Nei, 1987) с использованием двухпараметрической модели Кимуры (Kimura, 1980), а также рассчитаны значения взвешенных межгрупповых дистанций (net distance). Для выяснения статистической достоверности узлов дендрограммы использовались индексы бутстреп-поддержки, рассчитанные на основе 1000 повторов (Felsenstein, 1985). С помощью программы Arlequin v. 3.5 (Excoffier et al., 2005) мы выполнили вычисления показателей нуклеотидного разнообразия ( $\pi$ ), гаплотипического (генного) разнообразия (H), числа варибельных сайтов, среднего числа парных различий, парных значений  $F_{ST}$  между выборками, характеристики

распределений парных различий между гаплотипами (mismatch distribution). Построение медианных сетевых деревьев по методу Median-Joining выполнено в программе Network 4.5.1.6 (Bandelt et al., 1999).

## ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Результаты, представленные в данной главе, были частично опубликованы ранее в соавторстве с коллегами – П.Н. Кораблевым, Н.П. Кораблевым, В.Н. Кораблевой, И.Л. Тумановым (Кораблев и др., 2005; 2007а; 2007б; 2009; 2010а; 2010б; 2011б; 2011д; 2012а; 2012г; 2012д; 2012е; 2013б; 2014а; 2014б; 2014в; 2015; 2016а; Korablev et al., 2008).

### 4.1. Разработка каталога неметрических вариаций краниологических признаков

Основой для настоящего каталога неметрических вариаций краниологических признаков послужил каталог фенотипов, разработанный для европейской норки (Глушкова, Кораблев, 1997). Необходимость разработки нового каталога была обусловлена тем, что при изучении представителей других родов и семейств хищных млекопитающих стало очевидно, что предыдущий каталог не является универсальным. Некоторые вариации признаков не поддавались четкому определению из-за наличия промежуточных вариаций, которые трудно было отнести к конкретному фенотипу, что существенно затрудняло работу. При разработке нового каталога были выбраны признаки, характерные для всех исследованных видов, однозначное определение которых не вызывало сомнения. Таковыми оказались вариации числа отверстий. Впервые была описана изменчивость строения корней коренных зубов. Одонтологические признаки составили отдельную группу, для которой рассчитывались основные популяционные показатели независимо от собственно краниологических признаков.

Топография использованных признаков несколько отличается от схем расположения фенетических признаков, предложенных для американской норки (Захаров, Чубинишвили, 2001; Ulevičius et al., 2001) и выдры (Сидорович, 1997). Эти различия вызваны необходимостью выделения признаков, характерных для всех видов, вовлеченных в анализ.

Ниже приведен обобщенный для всех исследованных видов перечень фенетических признаков и их вариаций (табл. 4). Общая схема расположения признаков на черепе приводится на примере лисицы обыкновенной (рис. 9). Каталог неметрических вариаций краниологических признаков хищных млекопитающих разработан и опубликован в соавторстве с коллегами (Кораблев и др., 2005).

Таблица 4. Каталог неметрических вариаций краниологических признаков хищных млекопитающих.

№ признака	Описание признака	Описание вариации	Код вариации	Характерен для вида
Одонтологические признаки				
1	Наличие дополнительного элемента между основными корнями P <sub>2</sub>	Отсутствует (nulum) Имеется бугорок (tuberculum) Имеется корешок (radix)	n t r	M.m. V.v.
2	Наличие дополнительного элемента между основными корнями P <sup>2</sup>	Отсутствует (nulum) Имеется корешок (radix)	n r	V.v. N.p.
3	Наличие дополнительного элемента между основными корнями P <sub>3</sub>	Отсутствует (nulum) Имеется бугорок (tuberculum) Имеется корешок (radix) Корни соединяются перегородкой (secta) Два сросшихся корня (comatus)	n t r s c	M.l. N.v. M.p. V.v.
4	Наличие дополнительного элемента на лингвальной стороне между основными корнями M <sub>1</sub>	Отсутствует (nulum) Имеется корешок (radix)	n r	M.l. N.v. M.p.
5	Наличие дополнительного элемента на вестибулярной стороне между основными корнями M <sub>1</sub>	Отсутствует (nulum) Имеется бугорок (tuberculum) Имеется корешок (radix) Корешок раздвоен (radix dua) Имеется два корешка (dua radix)	n t r rd dr	M.l. N.v. M.p. V.v.
6	Строение корней M <sub>1</sub>	Два корня типичного строения (norma) Корни соединяются перегородкой (secta) Перегородка на дистальном корне, не доходящая до мезиального корня (secta distalis) Перегородка на мезиальном корне (secta mesialis)	n s sd sm	M.l. N.v. M.p.
7	Степень срастания мезиального и дистального корней M <sub>2</sub>	Костная перегородка отсутствует (norma) Костная перегородка соединяет: - цервикальные трети короней - средние трети - апикальные трети Корни срослись	n c m a c	V.v. N.p.

8	Наличие дополнительных элементов между корнями $M_2$	Отсутствуют (nulum) Имеется дополнительный корешок (radix)	n r	V.v. N.p.
9	Степень срастания корней $M^2$	Три самостоятельных корня (norma). Дистальный и лингвальный корни срослись (comatus distalis et lingvalis). Мезиальный и дистальный корни срослись до апикальной трети, - до средней трети, - до цервикальной трети.* Мезиальный и лингвальный корни срослись до апикальной трети. Все три корня срослись полностью	n cdl mda mdm mdc mla cmdl	V.v. N.p.
10	Наличие дополнительных элементов между корнями $M^2$	Отсутствуют (nulum) Имеется дополнительный корешок (radix)	n r	V.v.
11	Число корней $P_1$	Два самостоятельных корня (dua) Два сросшихся (comatus) Один корень (unum)	d c u	M.l. N.v. M.p. V.v.
12	Наличие дополнительного элемента между основными корнями $P^3$	Отсутствует (nulum) Имеется бугорок (tuberculum) Имеется корешок (radix) Имеется два корешка	n t r dr	M.l. N.v. M.p. V.v. N.p.
13	Наличие дополнительного элемента между основными корнями $P^4$	Отсутствует (nulum) Имеется бугорок (tuberculum) Имеется корешок (radix)	n t r	M.m. V.v. N.p.
14	Строение вестибулярных корней $M^1$	Два самостоятельных корня (dua) Два сросшихся (comatus)	d c	M.l. N.v. M.p. M.m.
15	Наличие дополнительного элемента между основными корнями $M^1$	Отсутствует (nulum) Имеется корешок (radix) Имеется два корешка	u r d	M.l. N.v. M.p. M.m. V.v. N.p.
16	Зубная формула	Норма Олигодонтия	n Olig	M.l. N.v. M.p. M.m. V.v. N.p.

Краниологические перфоративные признаки				
17	Число передних подбородочных отверстий	Одно (unum) Два (dua) Три (tres)	u d t	M.l. N.v. M.p. M.m. V.v. N.p.
18	Число задних подбородочных отверстий	Одно (unum) Два (dua) Три (tres) Более трех (ultra)	u d t u	M.l. N.v. M.p. M.m. V.v. N.p.
19	Число дополнительных отверстий около овального отверстия	Одно (unum) Два (dua)	u d	M.l. N.v. M.p. M.m.
20	Число отверстий на вентральной стороне заглазничного отростка	Отсутствуют (nulum) Одно (unum) Два (dua)	n u d	M.l. N.v. M.p. M.m.
21	Число отверстий на засуставной площадке	Отсутствуют (nulum) Одно (unum) Два (dua)	n u d	M.l. N.v. M.p. M.m.
22	Число решетчатых отверстий	Одно Два	u d	M.m. V.v.
23	Число отверстий позади переднего отверстия небного канала	Одно Два Три	u d t	V.v. N.p.

\*Для лисицы эти фены объединены в один «cmd»

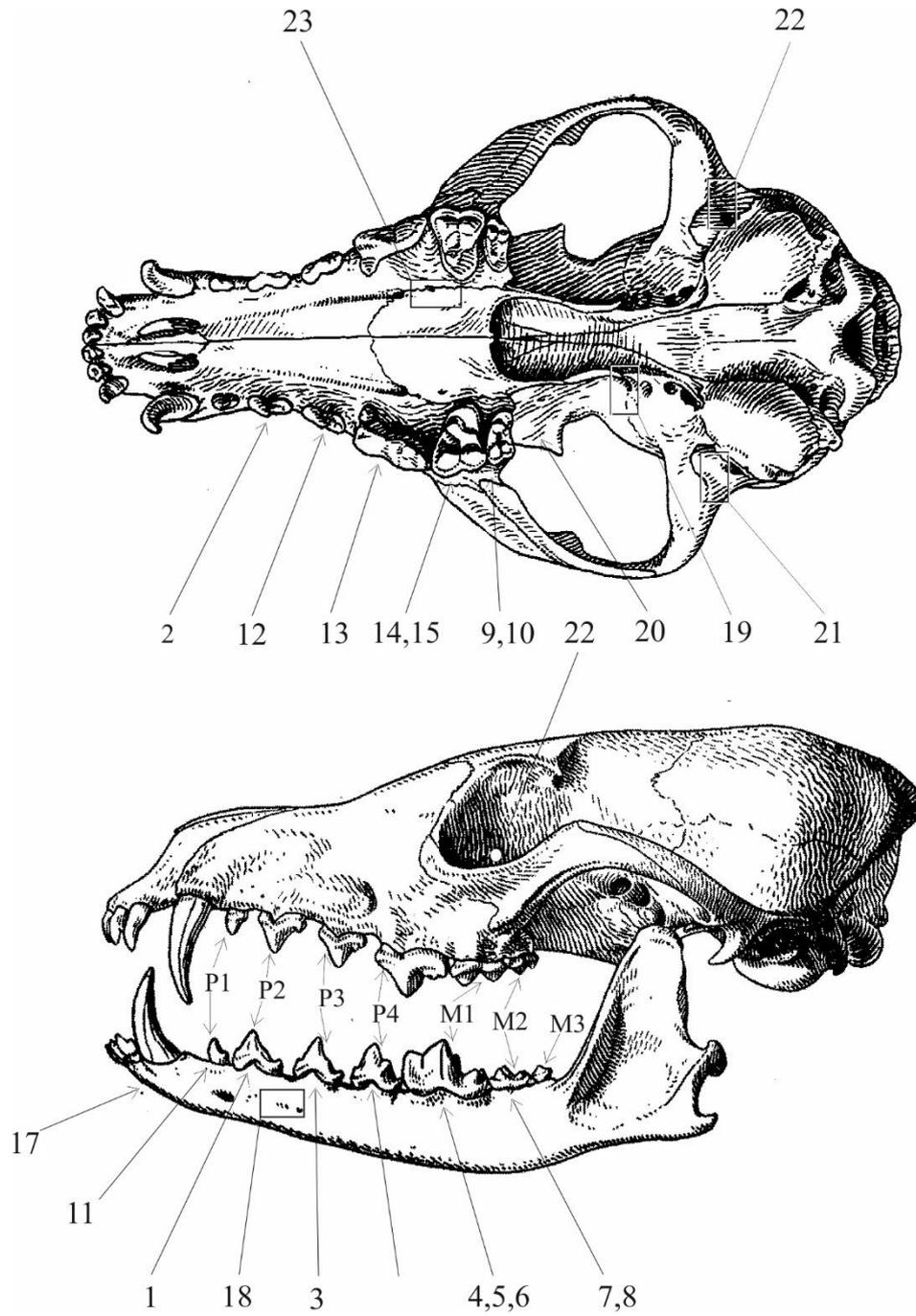


Рис. 9. Схема расположения признаков на черепе лисицы

## 4.2. Характеристика фенотипов исследованных видов

### 4.2.1. Американская норка

Изучены выборки черепов из Удомельского ( $n = 100$ ), Нелидовского ( $n = 50$ ), Оленинского ( $n = 50$ ), Торопецкого ( $n = 50$ ) районов Тверской обл., Локнянского района Псковской обл. и Холмского района Новгородской обл. (территории, прилегающие к Полистовскому и Рдейскому государственным заповедникам) ( $n = 25$ ), а также из зверохозяйства «Знаменское» ( $n = 54$ ) (Кораблев и др., 2012а). Черепа из Удомельского района сформированы в две выборки объемом по 50 экз., при этом в сравнительно-межгрупповом анализе использованы средние значения между двумя выборками. Черепа из Псковской и Новгородской обл. объединены в одну выборку, представляющую территорию водно-болотного массива, составляющего основу Полистовского и Рдейского заповедников.

На рисунке 10 приведена схема расположения признаков на черепе *N. vison*.

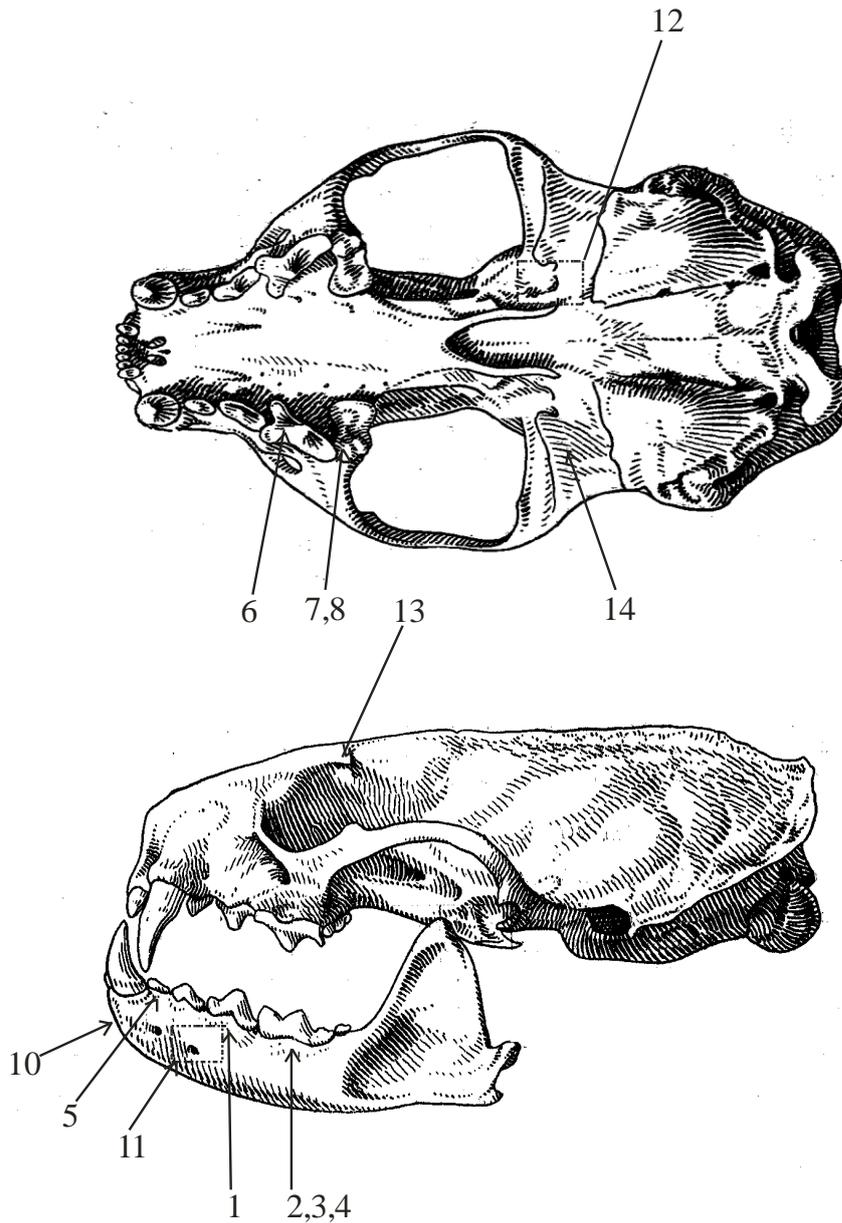


Рис. 10. Схема расположения признаков на черепе американской норки.

Для каждой выборки черепов были получены частоты проявления фенотипов (табл. А.1 Приложения А). На основании этих данных рассчитаны обобщенные популяционные показатели для всех признаков по каждой выборке. В табл. 5 приведена матрица значений показателя сходства ( $\gamma$ ), критерия идентичности ( $I$ ) и уровней значимости различий ( $P$ ).

Таблица 5. Характеристика сходства выборок по группам фенетических признаков (верхняя строчка – r, средняя – I, нижняя – P) (по: Кораблев и др., 2012а)

Выборка*	1 (n = 50 × 2)	2 (n = 50)	3 (n = 50)	4 (n = 50)	5 (n = 25)	6 (n = 54)
	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
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
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
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
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 0.001
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	
	Краниологические признаки					

\* Выборки: 1 – Удомельский район, 2 – Нелидовский район, 3 – Оленинский район, 4 – Торопецкий район, 5 – Полистовский и Рдейский заповедники, 6 – Зверохозяйство.

Выборки, представляющие диких норок, характеризуются значительной степенью сходства между собой и клеточными по фенам собственно краниологических признаков и высоко достоверно отличаются по комплексу вариаций одонтологических признаков от зверьков из зверохозяйства (Кораблев и др., 2012а). Поскольку морфологические отличия клеточных норок, подвергающихся постоянной селекции, от диких очевидны, эти данные могут служить своеобразным критерием диагностической ценности двух групп признаков. В таком случае мы вынуждены признать, что диагностическая ценность собственно краниологических признаков оказалась недостаточной для выявления внутривидовых различий на данной географической шкале. Следовательно, различия между норками Нелидовского и Торопецкого районов по краниологическим признакам могут носить случайный характер, а отличия норок

Оленинского района от удомельских и нелидовских по одонтологическим признакам со значительной долей вероятности отражают степень их дифференциации.

Примечательно, что значения показателей, характеризующих степень и структуру полиморфизма выборок (табл. 6–7), а также уровень флуктуирующей асимметрии (табл. 8), с учетом пределов ошибки оказались сходными не только между группировками вольно живущих норок, но и в сравнении их с клеточными (Кораблев и др., 2012а).

Таблица 6. Характеристика степени внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) (по: Кораблев и др., 2012а).

Группа признаков	Выборка					
	Удомельск	Нелидовск	Оленинск	Торопец	Полист.- Рдейск.	Зверохоз
Одонтологические	1.78±0.063	1.69±0.054	1.74±0.063	1.81±0.068	1.75±0.209	1.97±0.074
Краниологические	2.42±0.068	2.83±0.104	2.69±0.092	2.48±0.064	2.09±0.224	2.64±0.078
Вместе взятые	2.01±0.066	2.10±0.079	2.08±0.078	2.05±0.066	1.88±0.215	2.21±0.076

Таблица 7. Характеристика структуры внутривидового разнообразия (доля редких фенотипов,  $h \pm Sh$ ) (по: Кораблев и др., 2012а).

Группа признаков	Выборка					
	Удомельск	Нелидовск	Оленинск	Торопец	Полист.- Рдейск.	Зверохоз
Одонтологические	0.33±0.024	0.28±0.023	0.32±0.025	0.37±0.024	0.24±0.068	0.34±0.025
Краниологические	0.19±0.023	0.26±0.027	0.25±0.026	0.18±0.021	0.22±0.068	0.22±0.023
Вместе взятые	0.28±0.024	0.27±0.028	0.29±0.027	0.30±0.023	0.38±0.069	0.30±0.024

Таблица 8. Характеристика стабильности онтогенеза (средняя частота асимметричного проявления на признак, %) (по: Кораблев и др., 2012а).

Группа признаков	Выборка					
	Удомельск	Нелидовск	Оленинск	Торопец	Полист.- Рдейск.	Зверохоз
Одонтологические	11.4±0.78	7.8±0.54	10.1±0.63	9.2±0.54	7.6±1.46	12.6±0.95
Краниологические	29.7±0.57	33.7±0.46	37.4±0.63	29.9±0.66	22.5±1.97	35.4±0.65
Вместе взятые	17.9±0.96	17.0±0.71	19.8±0.90	16.6±0.85	12.9±1.97	20.7±1.16

#### 4.2.2. Европейская норка

Изучены выборки из района Центрально-Лесного заповедника (ЦЛЗ) (Нелидовский и Пенковский районы) ( $n = 50$ ) и из Торопецкого района ( $n = 22$ ) Тверской обл. Выборка из района ЦЛЗ разделена на две выборки в соответствии с периодами сбора материала. Первый период (1983–1992 гг.) ( $n = 35$ ) характеризовался в целом стабильной численностью вида в регионе; второй период (1994–2006 гг.) ( $n = 31$ ) характеризовался стремительным снижением численности практически до полного исчезновения популяции на фоне экспансии американской норки.

При описании фенотипов черепов европейской норки использована схема расположения признаков на черепе американской норки (рис. 10).

Частоты встречаемости вариаций дискретных признаков, полученные для каждой выборки черепов представлены в табл. А.2–А.3 Приложения А.

На основании этих данных рассчитаны обобщенные по группам признаков популяционные показатели для каждой выборки. Значения показателя сходства ( $r$ ) свидетельствуют о достоверных различиях фенотипов двух пространственно разобщенных выборок, причем в большей степени это проявляется при анализе краниологических признаков (табл. 9).

Таблица 9. Характеристика сходства выборок черепов европейской норки из района ЦЛЗ и Торопецкого района по группам фенетических признаков (верхняя строчка –  $r$ , средняя –  $I$ , нижняя –  $P$ ).

Выборка	ЦЛЗ	Торопецкая
	Одонтологические признаки	
ЦЛЗ ( $n=50$ )		0.982
		21.6
		0.01
Торопецкая ( $n=22$ )	0.940	
	36.1	
	0.001	
	Краниологические признаки	

Различия между выборками разных периодов сбора из района ЦЛЗ менее существенны. Достоверная фенетическая дистанция выявлена по одонтологическим признакам, в то время как отсутствуют достоверные различия по краниологическим (табл. 10).

Таблица 10. Характеристика сходства выборок черепов европейской норки из района ЦЛЗ двух периодов сбора материала по группам фенетических признаков (верхняя строчка – г, средняя – I, нижняя – P).

Выборка	ЦЛЗ 1-й период	ЦЛЗ 2-й период
	Одонтологические признаки	
ЦЛЗ 1-й период (n=35)		0.983 18.5 0.05
ЦЛЗ 2-й период (n=31)	0.996 2.1 нет	
	Краниологические признаки	

Степень внутривидового разнообразия  $\mu$  в выборках из района ЦЛЗ и Торопецкого района находится примерно на одинаковом уровне. Несколько большим значением этого показателя в группе одонтологических признаков характеризуется выборка из ЦЛЗ 2-го периода сбора материала. В целом изменчивость краниологических признаков выше, чем одонтологических (табл. 11).

Таблица 11. Характеристика степени внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) европейской норки

Группа признаков	Выборка			
	ЦЛЗ (n=50)	ЦЛЗ 1-й период (n=35)	ЦЛЗ 2-й период (n=31)	Торопецкая (n=22)
Одонтологические	1.58±0.046	1.53±0.050	1.87±0.064	1.48±0.053
Краниологические	2.52±0.079	2.66±0.105	2.63±0.101	2.42±0.115
Вместе взятые	1.91±0.063	1.94±0.078	2.14±0.082	1.82±0.084

Значения показателя доли редких фенотипов свидетельствуют о стабильности структуры внутривидового разнообразия в пространственной и временной шкалах, что выражается в общем постоянстве величины  $h$  в разных выборках (табл. 12).

Таблица 12. Характеристика структуры внутрипопуляционного разнообразия (доля редких фенов h) европейской норки.

Группа признаков	Выборка			
	ЦЛЗ (n=50)	ЦЛЗ 1-й период (n=35)	ЦЛЗ 2-й период (n=31)	Торопецкая (n=22)
Одонтологические	0.29±0.021	0.23±0.025	0.23±0.026	0.22±0.028
Краниологические	0.21±0.025	0.22±0.031	0.18±0.031	0.19±0.038
Вместе взятые	0.26±0.024	0.23±0.031	0.21±0.030	0.21±0.037

Вместе с тем, наблюдается достоверное увеличение частоты асимметрии (нарушение стабильности онтогенеза) по одонтологическим ( $T = 4.0$ ,  $Z = 1.96$ ,  $p = 0.05$ ) и по совокупности признаков ( $T = 10.0$ ,  $Z = 2.28$ ,  $p = 0.02$ ) во второй период сбора черепов в районе ЦЛЗ, т.е. в период резкого сокращения численности и фактического исчезновения группировки (табл. 13).

Таблица 13. Характеристика стабильности онтогенеза (средняя частота асимметричного проявления на признак, %) европейской норки.

Группа признаков	Выборка			
	ЦЛЗ (n=50)	ЦЛЗ 1-й период (n=35)	ЦЛЗ 2-й период (n=31)	Торопецкая (n=22)
Одонтологические	12.7±0.76	11.3±1.15	16.9±1.51	10.4±1.52
Краниологические	29.2±0.79	25.0±0.92	34.5±1.81	26.4±1.99
Вместе взятые	18.6±1.10	16.2±1.47	23.2±2.36	16.1±2.50

#### 4.2.3. Лесной хорь

Региональные выборки черепов лесного хоря представляли участки Нелидовского ( $n = 50$ ), Оленинского ( $n = 100$ ), Торопецкого ( $n = 50$ ) и Удомельского ( $n = 50$ ) районов Тверской обл. При этом материал из Оленинского района разделен на две выборки объемом по 50 экз. с интервалами сбора материала 1999–2004 и 2005–2008 гг. соответственно.

Расположение фенетических признаков на черепе лесного хоря приведено на рис. 11.

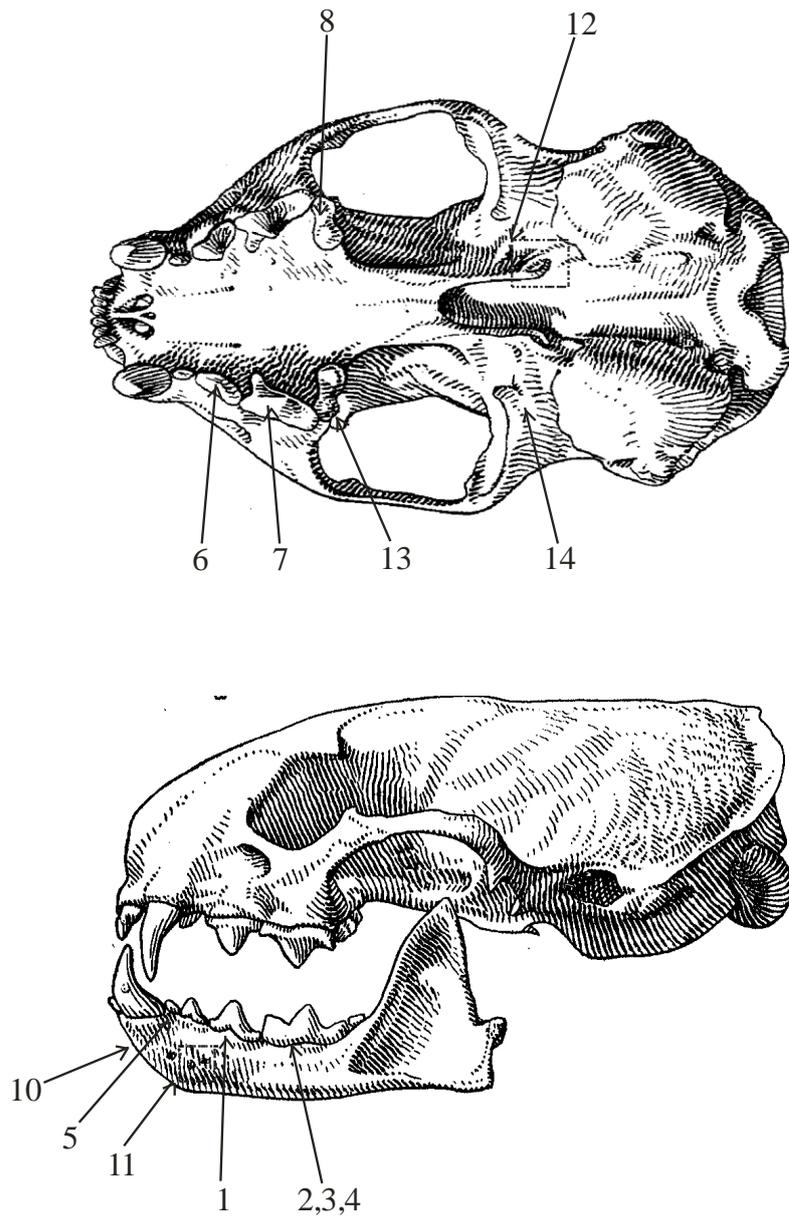


Рис. 11. Схема расположения признаков на черепе лесного хоря.

Частоты встречаемости вариаций дискретных признаков в изученных выборках представлены в табл. А.4 Приложения А.

На основании полученных данных рассчитаны обобщенные популяционные показатели для каждой выборки.

Результаты попарного сравнения выборок на основе частот проявления вариаций групп признаков (табл. 14) позволяют считать, что мы имеем дело с единой популяцией (Кораблев и др., 2015). Достоверные различия оказались только в паре «оленинская»–«удомельская» выборки по совокупности групп признаков ( $r = 0.986$ ,  $I = 34.94$ ,  $p = 0.05$ ).

Таблица 14. Характеристика сходства выборок лесного хора по группам фенетических признаков (верхняя строчка – r, средняя – I, нижняя – P) (по: Кораблев и др., 2015).

Выборка	Нелидовский (n = 50)	Оленинский (n = 50×2)	Торопецкий (n = 50)	Удомельский (n = 50)
	Одонтологические признаки			
Нелидовский (n = 50)		0.990 18.55 нет	0.993 12.37 нет	0.993 12.01 нет
Оленинский (n = 50×2)	0.990 8.58 нет		0.990 16.99 нет	0.991 14.93 нет
Торопецкий (n = 50)	0.992 7.27 нет	0.990 9.10 нет		0.993 12.01 нет
Удомельский (n = 50)	0.982 14.75 нет	0.977 20.01 нет	0.982 0.002 нет	
Краниологические признаки				

На фоне подобного сходства выборок из разных мест сбора материала неожиданным выглядят различия при сравнении совокупностей черепов, собранных на территории одного промыслового участка в Оленинском р-не с коротким временным интервалом (Кораблев и др., 2015). При этом достоверные различия выявлены в группе одонтологических признаков ( $r = 0.985$ ,  $p = 0.01$ ) и по совокупности признаков ( $r = 0.987$ ,  $p = 0.05$ ).

Показатель внутривидового разнообразия в исследованных выборках изменяется не существенно, что свидетельствует о значительном их сходстве по степени реализации фенотипа (табл. 15).

Таблица 15. Характеристика степени внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) выборок лесного хора (по: Кораблев и др., 2015).

Группа признаков	Выборка					
	Нелид. (n = 50)	Олен.-1 (n = 50)	Олен.-2 (n = 50)	Олен. ср. (n = 50×2)	Тороп. (n = 50)	Удом. (n = 50)
Одонтологические	1.64±0.057	1.86±0.055	1.81±0.064	1.84±0.060	1.70±0.048	1.67±0.047
Краниологические	2.90±0.097	2.55±0.083	2.85±0.080	2.70±0.082	2.84±0.085	2.98±0.079
Вместе взятые	2.09±0.077	2.11±0.069	2.18±0.072	2.15±0.071	2.11±0.067	2.14±0.060

При этом более заметные различия наблюдаются в структуре внутривидового разнообразия (h) (табл. 16). Наименьшие значения этого показателя выявлены в выборках Удомельского и Торопецкого районов, максимальные – в Нелидовском.

Таблица 16. Характеристика структуры внутривидового разнообразия (доля редких фенотипов h) выборок лесного хоря.

Группа признаков	Выборка					
	Нелид. (n = 50)	Олен.-1 (n = 50)	Олен.-2 (n = 50)	Олен. ср. (n = 50×2)	Тороп. (n = 50)	Удом. (n = 50)
Однотипические	0.30±0.024	0.24±0.023	0.26±0.026	0.25±0.025	0.19±0.023	0.16±0.024
Краниологические	0.19±0.027	0.20±0.026	0.16±0.024	0.18±0.025	0.16±0.025	0.17±0.022
Вместе взятые	0.25±0.028	0.22±0.025	0.22±0.026	0.22±0.026	0.18±0.026	0.17±0.025

Результаты анализа флуктуирующей асимметрии одонтологических признаков позволяют говорить о сопоставимом уровне стабильности онтогенеза в разных выборках (табл. 17). Разброс значений флуктуирующей асимметрии краниологических признаков объясняется их большей реактивностью в отношении экзогенных факторов, о чем будет сказано ниже при сравнительном анализе фенетического полиморфизма видов.

Таблица 17. Характеристика стабильности онтогенеза лесного хоря (средняя частота асимметричного проявления на признак, %) (по: Кораблев и др., 2015).

Группа признаков	Выборка					
	Нелид. (n = 50)	Олен.-1 (n = 50)	Олен.-2 (n = 50)	Олен. ср. (n = 50×2)	Тороп. (n = 50)	Удом. (n = 50)
Однотипические	13.5±0.76	12.0±0.78	11.8±0.86	11.9±0.82	10.2±0.73	10.9±0.78
Краниологические	34.8±0.62	28.8±1.02	29.6±0.88	29.2±0.95	41.8±0.82	33.8±0.96
Вместе взятые	21.1±1.00	18.0±1.28	18.1±1.23	18.1±1.26	21.5±1.10	19.1±1.24

#### 4.2.4. Лесная куница

Изучены выборки черепов из Нелидовского (n = 50), Торопецкого (n = 50) и Удомельского (n = 150) районов Тверской обл. Периоды сбора материала в разных районах были следующими: Нелидовский – 1998–2005, Торопецкий – 1995–2001. Для Удомельского района сформировано три выборки с интервалами сбора материала 2002–2004, 2005–2006, 2007–2008 гг., объем каждой выборки при этом составлял 50 экз. В последнем случае в

сравнительно-межгрупповом анализе использованы средние значения между тремя выборками (Кораблев и др., 2016а).

Расположение признаков на черепе лесной куницы приведено на рис. 12.

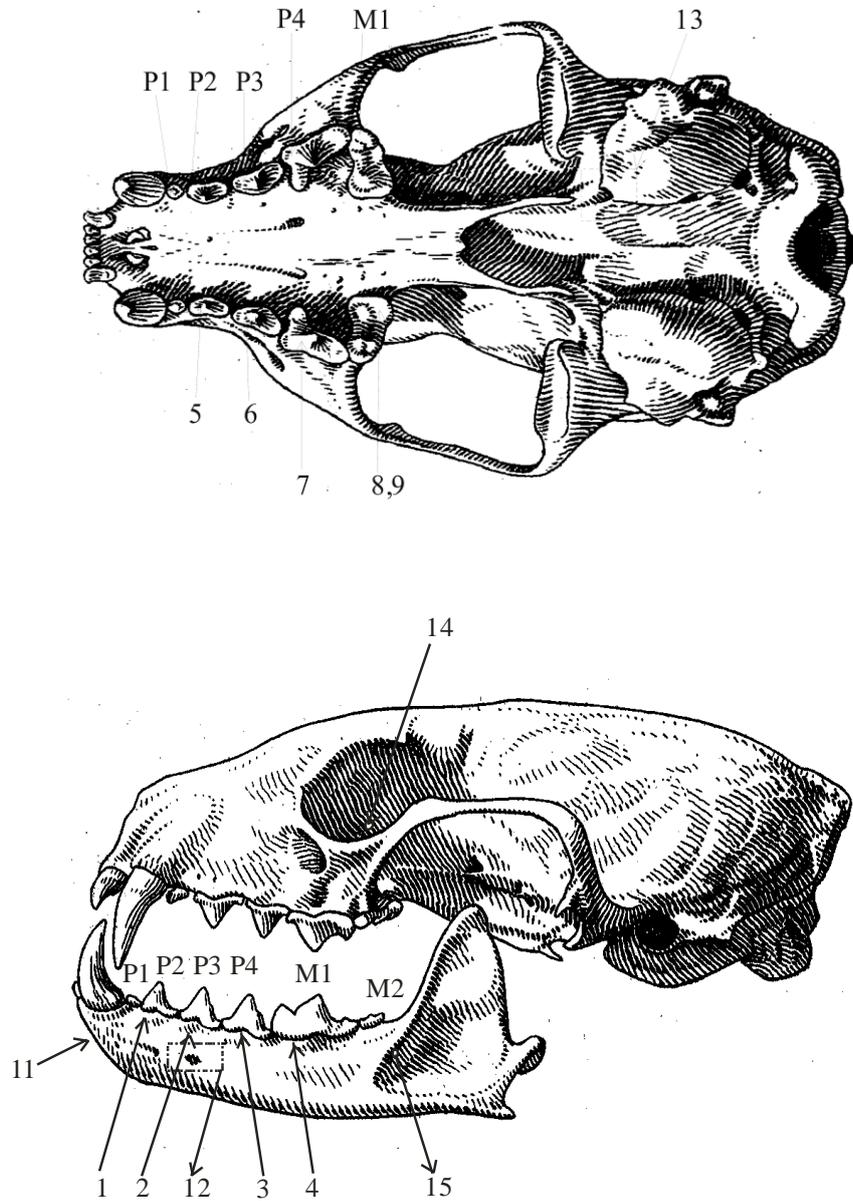


Рис. 12. Схема расположения признаков на черепе лесной куницы.

Полученные частоты проявления фенотипов на черепах лесной куницы представлены в табл. А.5 Приложения А.

Расчитанные значения показателя сходства  $\gamma$  свидетельствуют об отсутствии достоверных различий между локальными выборками (табл. 18).

Таблица 18. Характеристика сходства выборок лесной куницы по группам фенетических признаков (верхняя строчка –  $r$ , средняя –  $I$ , нижняя –  $P$ ).

Выборка	Нелидовская	Торопецкая	Удомельская
	Одонтологические признаки		
Нелидовская ( $n = 50$ )		0.995 8.9 нет	0.997 6.6 нет
Торопецкая ( $n = 50$ )	0.997 2.3 нет		0.996 9.2 нет
Удомельская ( $n = 50 \times 3$ )	0.989 8.1 нет	0.992 6.4 нет	
	Краниологические признаки		

Среднее значение  $r$  между выборками по совокупности групп признаков составило 0.995 (при отсутствии достоверных значений  $P$ ), что является несомненным свидетельством их принадлежности к одной популяции.

Мономорфизм неметрических признаков проявляется также в значениях показателей внутривидового разнообразия  $\mu$  (табл. 19) и доли редких фенотипов  $h$  (табл. 20), в особенности, одонтологических признаков.

Таблица 19. Характеристика степени внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) лесной куницы (по: Кораблев и др., 2016а).

Группа признаков	Выборка					
	Нелид.	Тороп.	Удом.-1	Удом.-2	Удом.-3	Удом.-ср.
Одонтологические	1.24±0.028	1.14±0.033	1.20±0.017	1.26±0.026	1.23±0.022	1.23±0.022
Краниологические	2.21±0.082	2.28±0.092	1.84±0.078	2.05±0.089	2.13±0.081	2.01±0.083
Вместе взятые	1.52±0.055	1.46±0.062	1.38±0.048	1.49±0.058	1.49±0.052	1.45±0.052

Таблица 20. Характеристика структуры внутрипопуляционного разнообразия (h) лесной куницы.

Группа признаков	Выборка					
	Нелид.	Тороп.	Удом.-1	Удом.-2	Удом.-3	Удом.-ср.
Одонтологические	0.17±0.019	0.24±0.022	0.08±0.013	0.16±0.017	0.12±0.016	0.12±0.015
Краниологические	0.20±0.030	0.24±0.031	0.26±0.031	0.18±0.036	0.23±0.030	0.22±0.032
Вместе взятые	0.13±0.032	0.19±0.035	0.16±0.029	0.17±0.032	0.17±0.029	0.11±0.032

Низкая вариабельность одонтологических признаков отразилась и на асимметрии неметрических билатеральных структур зубной системы (табл. 21). Значения флуктуирующей асимметрии одонтологических признаков существенно ниже краниологических.

Таблица 21. Характеристика стабильности онтогенеза лесной куницы (средняя частота асимметричного проявления на признак, %) (по: Кораблев и др., 2016а).

Группа признаков	Выборка					
	Нелид.	Тороп.	Удом.-1	Удом.-2	Удом.-3	Удом.-ср.
Одонтологические	4.8±0.43	2.3±0.23	3.4±0.35	2.3±0.34	5.0±0.44	3.6±0.38
Краниологические	30.2±0.68	23.7±0.58	18.2±0.44	23.3±0.60	27.5±0.45	23.0±0.50
Вместе взятые	12.0±0.80	8.4±0.62	7.6±0.56	8.3±0.69	11.4±0.62	9.2±0.62

#### 4.2.5. Лисица обыкновенная

Для фенетического анализа использованы две региональных выборки черепов из охранной зоны Центрально-Лесного заповедника (n = 52) (Нелидовский, Пенковский, Оленинский районы) и Удомельского района (n = 51) Тверской обл.

Схема расположения признаков на черепе лисицы приведена на рис. 9 (см. раздел «Разработка каталога неметрических вариаций краниологических признаков»).

Полученные частоты проявления неметрических вариаций краниологических и одонтологических признаков представлены в табл. А.6 Приложения А.

Достоверные фенетические дистанции между региональными выборками лисицы выявлены по краниологическим (табл. 22) и по совокупности признаков ( $r = 0.991$ ,  $I = 34.4$ ,  $P = 0.001$ ).

Таблица 22. Характеристика сходства выборок лисицы по группам фенетических признаков (верхняя строчка – r, средняя – I, нижняя – P).

Выборка	ЦЛЗ	Удомельская
	Одонтологические	
ЦЛЗ (n=52)		0.997 7.4 нет
Удомельская (n=51)	0.973 27.0 0.001	
	Краниологические	

Степень внутривидового разнообразия не проявляет существенных различий между выборками (табл. 23). Более полиморфными оказались краниологические признаки.

Таблица 23. Характеристика степени внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) выборок лисицы.

Группа признаков	Выборка	
	ЦЛЗ	Удомельская
Одонтологические	1.13±0.003	1.16±0.003
Краниологические	2.47±0.086	2.18±0.075
Вместе взятые	1.48±0.044	1.43±0.039

Подобная картина складывается и при анализе структуры внутривидового разнообразия (табл. 24), однако в данном случае наблюдается больший разброс значений показателя в группе одонтологических признаков.

Таблица 24. Характеристика структуры внутривидового разнообразия (h) лисицы.

Группа признаков	Выборка	
	ЦЛЗ	Удомельская
Одонтологические	0.17±0.002	0.26±0.002
Краниологические	0.28±0.025	0.22±0.027
Вместе взятые	0.22±0.023	0.25±0.021

По уровню флуктуирующей асимметрии не наблюдается существенных различий между выборками (табл. 25). Асимметрия краниологических признаков значительно выше одонтологических.

Таблица 25. Характеристика стабильности онтогенеза лисицы (средняя частота асимметричного проявления на признак, %).

Группа признаков	Выборка	
	ЦЛЗ	Удомельская
Одонтологические	1.2±0.17	1.7±0.15
Краниологические	27.0±0.69	22.6±0.90
Вместе взятые	8.0±0.71	7.2±0.91

#### 4.2.6. Енотовидная собака

Для фенетического анализа использованы выборки черепов из охранной зоны ЦЛЗ (n = 50) (Нелидовский, Пеновский районы) и Удомельского района (n = 250) Тверской обл., собранные в 2003–2008 гг. При этом объем материала позволил разделить черепа из Удомельского района на пять выборок, три из которых характеризуют первый промышленный участок (1.1, 1.2, 1.3), а две другие – второй (2.1, 2.2). Также в анализ включены черепа из Вышневолоцкого района (n = 51) 1947–1949 гг. сбора.

На рис. 13 приведена схема расположения признаков на черепе енотовидной собаки.

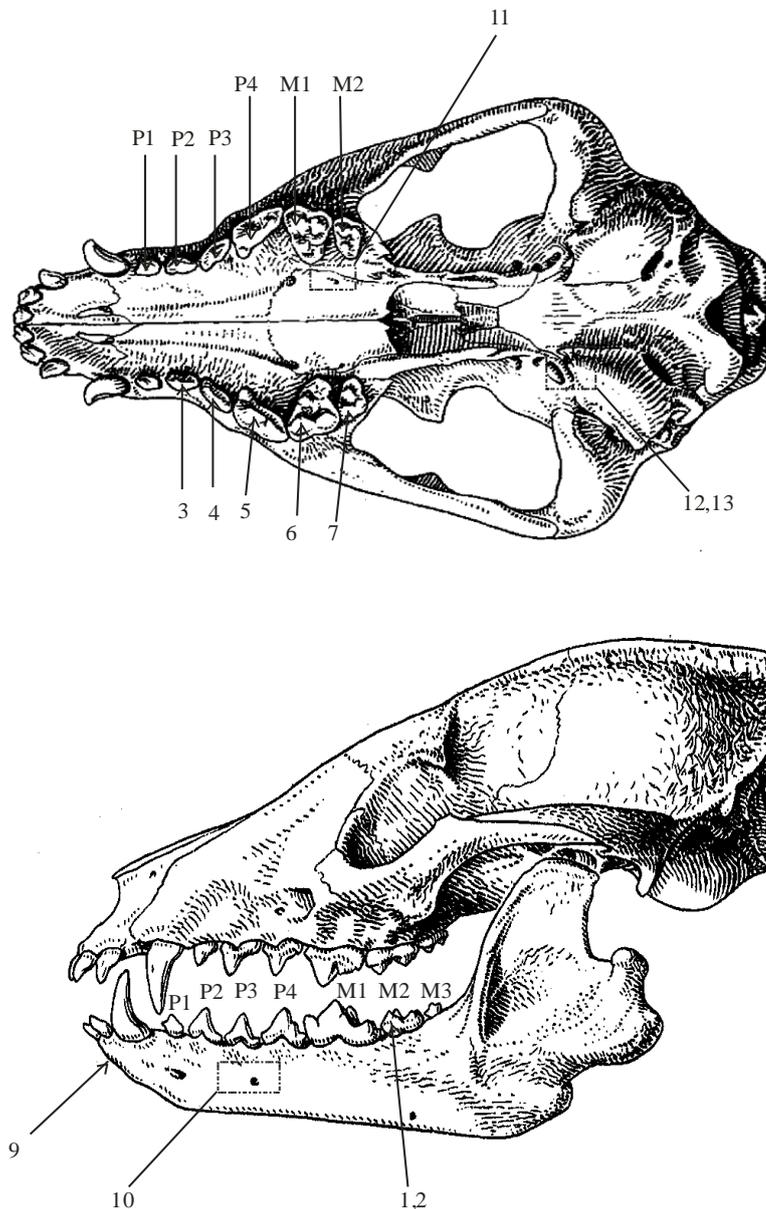


Рис. 13. Схема расположения признаков на черепе енотовидной собаки.

Полученные частоты проявления вариаций неметрических признаков представлены в табл. А.7 Приложения А. На основании этих данных рассчитаны обобщенные популяционные показатели для всех признаков по каждой выборке. Для выборки из Вышневолоцкого района 1940-х гг. не удалось описать вариации фенотипических признаков одонтологических признаков из-за неудовлетворительного состояния зубов.

Результаты попарного сравнения выборок на основании показателя сходства  $\gamma$  свидетельствуют о наличии внутривидовой дифференциации у енотовидной собаки (табл. 26).

Таблица 26. Характеристика сходства выборок енотовидной собаки по группам фенетических признаков (верхняя строчка – r, средняя – I, нижняя – P).

Выборка	ЦЛЗ	Удомля	Вышневол.
	Одонтологические признаки		
ЦЛЗ (n = 50)		0.982 41.9 0.001	0.990* 1.7 нет
Удомля (n = 50×5)	0.955 54.6 0.001		0.981* 3.3 нет
Вышневол. (n = 51)	0.954 41.0 0.001	0.983 15.0 нет	
	Краниологические признаки		

\* только изменчивость зубной формулы (норма, олигодонтия, полиодонтия)

Наблюдаются достоверные различия фенотипа между выборками, разобщенными пространством и временем. В то же время, нет различий между выборками черепов, собранными в соседних районах, но разделенными существенным временным интервалом (около 60 лет). Последнее может свидетельствовать о стабильности фенотипа на протяжении длительного времени. Примечательно, что достоверные фенетические различия выявлены не только между удаленными выборками черепов, но и между собранными рядом с интервалом в один год.

Степень внутривидового разнообразия  $\mu$  с учетом статистической ошибки в изученных выборках проявляется примерно на одинаковом уровне (табл. 27). Большими значениями этого показателя характеризуются краниологические признаки.

Таблица 27. Характеристика степени внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) выборок енотовидной собаки.

Группа признаков	Выборка		
	ЦЛЗ (n=50)	Удомельская (n=50×5)	Вышневолоцкая (n=51)
Одонтологические	1.81±0.077	1.67±0.069	–
Краниологические	2.57±0.111	2.63±0.091	2.35±0.080
Вместе взятые	2.08±0.063	2.02±0.055	–

Самое высокое значение показателя доли редких фенотипов  $h$  наблюдается в выборке из Вышневолоцкого района, что может свидетельствовать об интенсивных адаптационных

процессах в начальном периоде акклиматизации (табл. 28). Значения этого показателя выше в группе одонтологических признаков.

Таблица 28. Характеристика структуры внутрипопуляционного разнообразия (доля редких фенотипов) выборок енотовидной собаки.

Группа признаков	Выборка		
	ЦЛЗ (n=50)	Удомельская (n=50×5)	Вышневолоцкая (n=51)
Одонтологические	0.40±0.026	0.42±0.024	–
Краниологические	0.29±0.031	0.23±0.026	0.35±0.022
Вместе взятые	0.35±0.020	0.33±0.018	–

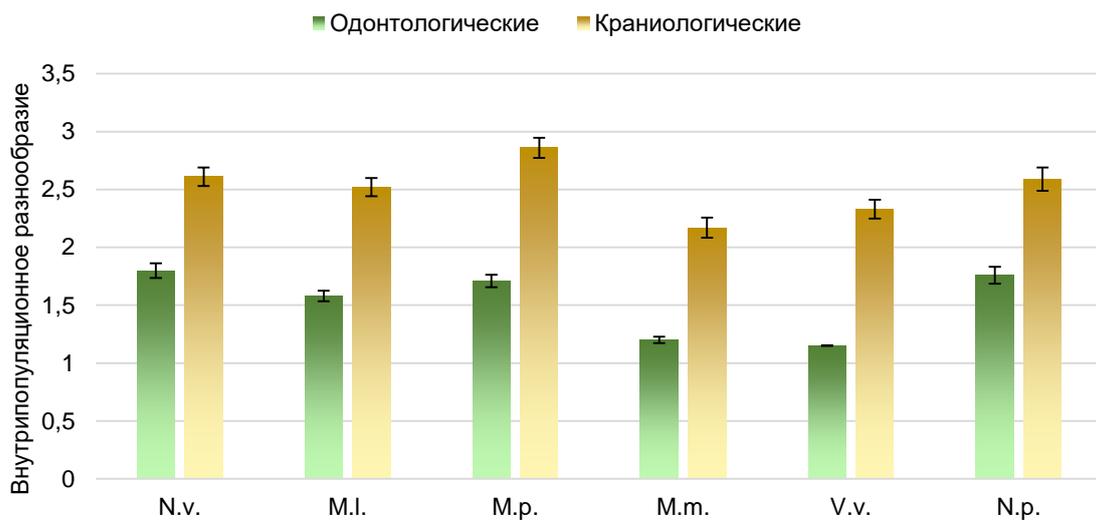
Флуктуирующая асимметрия краниологических признаков у енотовидной собаки существенно выше, чем одонтологических (табл. 29). Объяснение этому может крыться в большей подверженности первых влиянию экзогенных факторов. Между изученными выборками существенных различий в значениях этого показателя не наблюдается.

Таблица 29. Характеристика стабильности онтогенеза енотовидной собаки (средняя частота асимметричного проявления на признак, %).

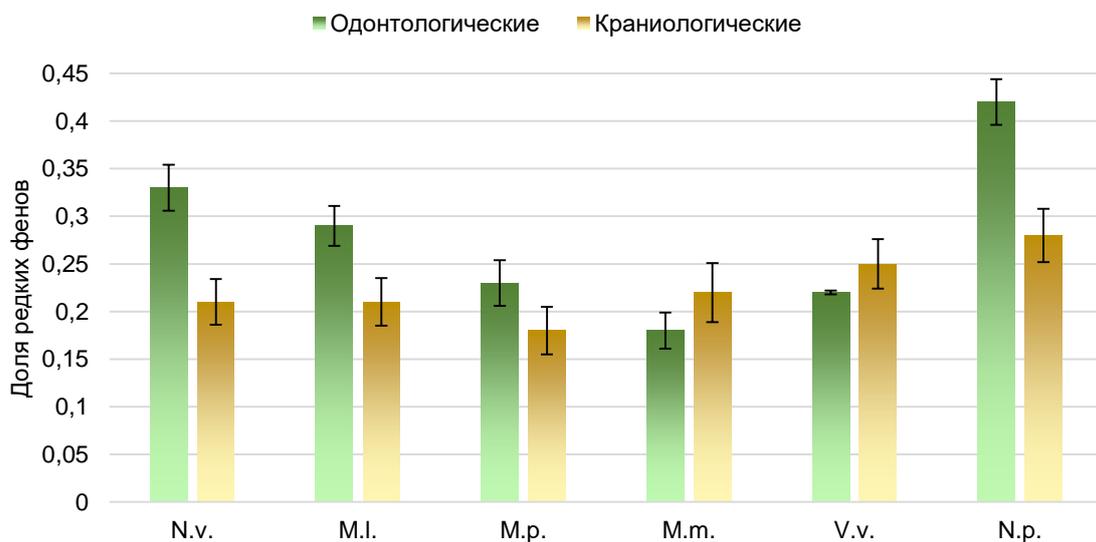
Группа признаков	Выборка		
	ЦЛЗ (n=50)	Удомельская (n=50×5)	Вышневолоцкая (n=51)
Одонтологические	6.7±0.33	5.5±0.24	–
Краниологические	29.6±0.74	28.4±0.78	28.1±0.89
Вместе взятые	14.8±0.81	13.7±0.82	–

### 4.3. Сравнительный анализ фенофонов изученных видов

Полученные по всем исследованным видам данные свидетельствуют, что значения показателей существенно различаются для групп признаков. Значения показателя внутривидового разнообразия ( $\mu$ ), полученные на основе частот проявления краниологических признаков, заметно превышают аналогичные значения для одонтологических признаков, что свидетельствует о меньшем полиморфизме последних (рис. 14).



а



б

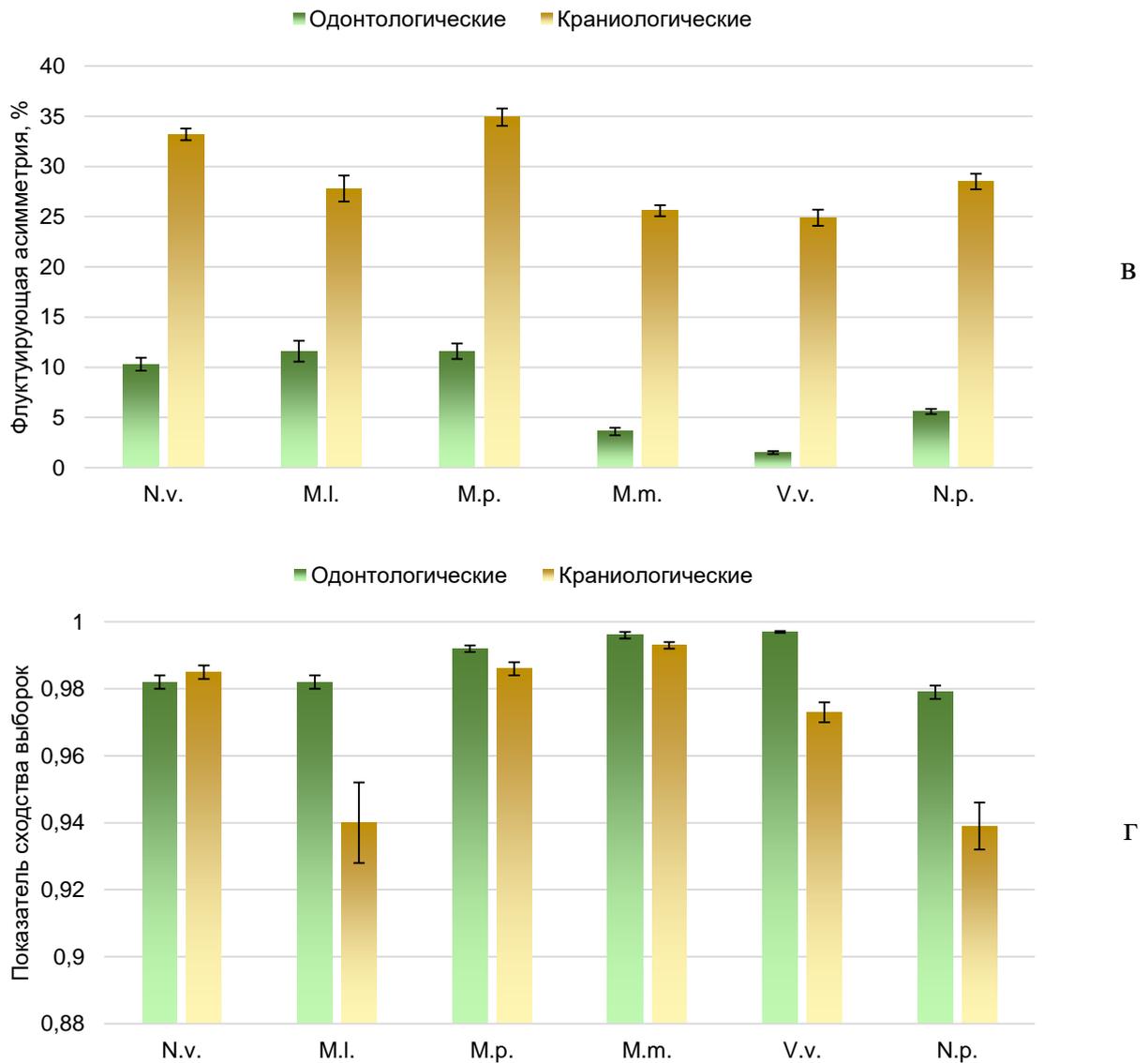


Рисунок 14. Сравнительная характеристика значений популяционных показателей для групп признаков. а – степень внутривидового разнообразия ( $\mu$ ); б – структура внутривидового разнообразия ( $h$ ); в – стабильность онтогенеза; г – показатель сходства ( $r$ ).

При анализе частот проявления фенотипов для каждого вида это проявляется в более высоких значениях частот доминирующих вариаций и нередких случаях мономорфизма, что не характерно для краниологических признаков. Как следствие этого, различия между выборками по краниологическим признакам для большинства видов выше, чем по одонтологическим. Исключение составляет американская норка, для которой средние значения показателя сходства между выборками оказались практически одинаковыми для двух групп признаков (рис. 14г). Особенно контрастны различия между группами признаков по уровню флуктуирующей асимметрии (рис. 14в). Есть основания считать, что низкая вариабельность и асимметричность признаков зубной системы определяются относительно большим удельным весом генетических

факторов в их формировании (Wolsan, 1989; Зубов, Халдеева, 1989; Ansorge, 2001; Szuma, 2003). Антропологами накоплено достаточно данных, свидетельствующих, что морфологические особенности строения зубов, которые могут быть сведены к дискретным характеристикам, имеют высокую степень генного контроля, хотя и они подвержены влиянию средовых факторов и действию различных изменений процесса развития. Показано, например, что флуктуирующая асимметрия одонтологических признаков у человека отражает уровень стресса в популяции и более выражена у древних представителей гоминид и в этнических группах с архаичным типом хозяйствования (Зубов, Халдеева, 1989). Низкий уровень асимметрии признаков зубов был отмечен и при изучении фенотипа лося (Кораблев, 2003).

Основываясь на этих рассуждениях можно считать, что факторы внешней среды оказывают большее влияние на формирование собственно краниологических признаков. Следовательно, они более реактивны в отношении этих факторов и процессов и отражают менее значительные «события» в онтогенезе. Одонтологические признаки, таким образом, в большей степени отражают генетические процессы, проходящие в популяциях.

Вместе с тем, многими антропологами отмечено совпадение в общих чертах, но не в деталях, при сопоставлении одонтологических признаков с классическими расово-диагностическими признаками антропометрии и антропоскопии (Зубов, Халдеева, 1989). Синхронность в значении показателей для групп признаков прослеживается и в нашем случае. На рис. 14а хорошо видно, что большему разнообразию краниологических признаков у куньих и енотовидной собаки соответствует большее разнообразие одонтологических признаков. У лесной куницы и лисицы значения этих показателей синхронно ниже. Это соответствие для большинства видов прослеживается и в значении показателей, характеризующих стабильность онтогенеза (рис. 14в), однако в структуре разнообразия (рис. 14б) подобной согласованности нет. Очевидно, это является следствием разной реактивности признаков на воздействие различных факторов, хотя и в структуре внутривидового разнообразия также прослеживается определенная логика. Показатель «доля редких фенотипов» у американской норки, европейской норки и енотовидной собаки имеет большие значения для одонтологических признаков, чем для краниологических (рис. 14б). Это виды, в популяциях которых можно ожидать большую интенсивность генетических процессов, определяемую демографическими тенденциями, причем для интродуцированных видов она положительная, а для аборигенной европейской норки – отрицательная.

Разное соотношение влияния генетических и средовых факторов при реализации одонтологических и собственно краниологических признаков является весьма важным качеством групп признаков при рассмотрении изменчивости популяций. Поскольку отбор действует на фенотипическом уровне, всегда важно знать, какая часть наблюдаемой

изменчивости является генетически обусловленной, а какая определяется совокупностью других факторов. В природных ситуациях генетики старались решить этот вопрос изучением признаков с простой наследственной основой (предпочтительно контролируемых одним геном), у которых альтернативные аллели обуславливают ярко выраженные фенотипические эффекты, легко поддающиеся измерению или описанию (Солбриг, Солбриг, 1982). В нашем случае, когда мы имеем дело с признаками, имеющими полигенную и плейотропную природу, эта задача представляется невыполнимой. Однако использование двух групп признаков, не давая количественную характеристику соотношения факторов при формировании фенотипа, позволяет обсуждать этот вопрос хотя бы на качественном уровне. К тому же, как было отмечено ранее (Кораблев, 2003), при оценке состояния популяций на основе стабильности онтогенеза (флуктуирующая асимметрия) комплексное использование двух систем признаков позволяет выявлять как начальные стадии нарушений индивидуального развития (краниологические признаки), так и оценивать глубину этих нарушений (одонтологические признаки).

На рисунке 14а хорошо видно, что по степени внутривидового разнообразия хищные млекопитающие разделились на группы с относительно высоким (американская норка, европейская норка, лесной хорь, енотовидная собака) и относительно низким (лесная куница, лисица) уровнем полиморфизма одонтологических признаков. Это разделение сохраняется и для краниологических признаков, хотя проявляется в меньшей степени. Примечательно, что в группу относительно полиморфных попали интродуцированные виды: американская норка и енотовидная собака. Можно было бы ожидать, что недолгая история существования их популяций и неизбежное прохождение через стадию «бутылочного горлышка» должны были способствовать потере части морфологического разнообразия как следствие «эффекта основателя». Очевидно, поддержанию изменчивости на высоком уровне способствовали быстрый рост численности, множественные интродукции и высокая неоднородность особей-основателей. Нельзя также исключать, что быстрый рост численности активировал мутационные процессы, благодаря которым был восстановлен генетический потенциал видов, необходимый для адаптивной эволюции (Ланде, Берроуклаф, 1989). На это могут указывать высокие значения показателя «доля редких фенотипов» у этих видов (рис. 14б).

Относительный мономорфизм, выявленный у аборигенных видов, вписывается в теорию Б.М. Медникова (1987; 2005) об адаптивных нормах. Термин «адаптивная норма реакции» предложил И.И. Шмальгаузен (1968) для объяснения феномена формирования на основе одного генотипа фенотипов, различающихся по целому комплексу морфофизиологических признаков. Б.М. Медников развил это положение, показав, что животные обладают большими потенциальными способностями к модификационной изменчивости, которая передается по

наследству. Адаптивные нормы могут иметь дискретный характер. Каждый организм получает в наследство не одну программу развития фенотипа, а целый их пакет, причем в данных конкретных условиях реализуется только одна. В случае стабильных условий внешней среды, когда из поколения в поколение воспроизводится одна и та же адаптивная норма, популяции теряют способность к модификации. Происходит сужение нормы реакции, и вид из поливалентного становится моновалентным.

Следует сказать, что сегодня нет четких представлений о фундаментальных причинах появления низкочастотных вариаций и, соответственно, единой точки зрения на то, как оценивать структуру фенетического разнообразия (Кораблев и др., 2015). Общие эволюционно-генетические представления о внутривидовой изменчивости сводятся к тому, что в зоне оптимума вида фенофонд внутривидовых группировок богаче, что определяется размером, плотностью и стабильностью популяций. В краевых популяциях фенофонд беднее, а редкие фены выщепляются чаще (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985). Это можно объяснить тем, что редкие фены в выборках могут быть гомозиготами достаточно часто встречающегося в популяциях аллеля. Становясь редкими или практически исчезая в гомозиготном состоянии в некоторых популяциях, эти аллели могут сохраняться в других популяциях со значительной частотой (Орлов, Окулова, 2001). И.В. Еремина (1988) считает, что степень реализации видового фенофонда может служить индикатором уровня благоприятствования условий среды. При этом фены, встречающиеся с высокой и постоянной частотой, следует считать как условную «норму», а непостоянные низкочастотные фены – как аномалии. Л.З. Кайданов (1996) считает, что аккумуляция малых мутаций важно для выживания популяций, претерпевших глубокую адаптивную перестройку, что, несомненно, имеет место при транслокациях ограниченного числа особей в совершенно новые условия. Обобщая рассуждения цитируемых авторов о природе редких фенов, мы можем предположить, что их появление может указывать на уменьшение гомозиготности популяций по некоторым аллелям. Сопоставляя наши данные о структуре фенофонда хищных млекопитающих и демографические успехи интродуцентов, можно сделать вывод, что появление редких вариаций признаков, указывающих на увеличение гетерозиготности или интенсификацию мутационного процесса, является благоприятным для выживания формирующихся внутривидовых группировок.

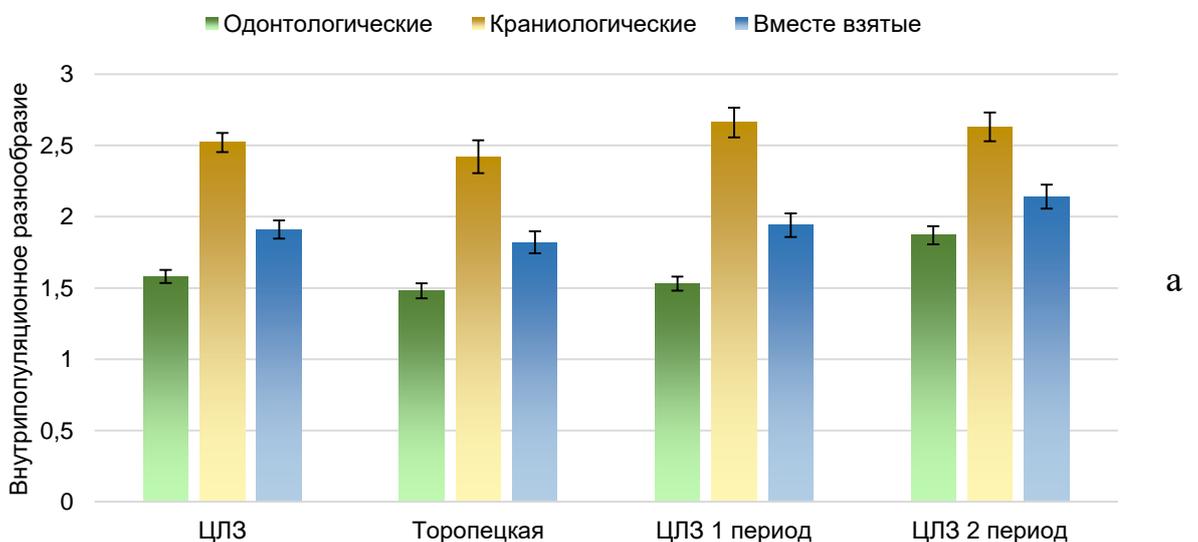
В период своего расселения интродуценты могут образовывать временные поселения с ограниченным числом особей, существующие некоторое время изолированно от других подобных группировок. В этих поселениях в течение нескольких поколений формируются в той или иной степени инбредные линии. При увеличении площади, занимаемой этими колониями, и их смыкании происходят аутбредные скрещивания, которые способствуют повышению уровня гетерозиготности и полиморфизма. Это явление описано А. Милишниковым (2006) для

курганчиковых мышей *Mus spicilegus*, а еще раньше было предложено для объяснения механизма предотвращения инбредной депрессии в стаях волков и семейных группах бобров (Кораблев и др., 2002а).

Таким образом, новейшая история формирования популяций, в частности длительность существования, не играет определяющей роли в формировании их фенетического разнообразия.

Европейская норка попала в группу видов с относительно высоким уровнем полиморфизма. Несмотря на то, что ее фенетическое разнообразие несколько ниже экологически близких видов – американской норки и лесного хоря, различия в уровне полиморфизма между этими видами не достоверны. Черепа европейской норки собирались в период снижения численности и угасания очага ее переживания в районе Центрально-Лесного заповедника. Ее практически полному исчезновению примерно через десять лет после появления американской норки предшествовал некоторый период инсуляризации. В масштабах филогенеза десятилетний срок может считаться катастрофически быстрым исчезновением вида на данной территории, в результате которого группа особей не успевает утратить основную часть своего генетического разнообразия. Если бы этот процесс был более растянут во времени, мы могли бы, вероятно, ожидать больший контраст в значениях популяционных параметров для обсуждаемых видов (Кораблев и др., 2013б).

Значения показателя флуктуирующей асимметрии европейской норки (рис. 14в), полученные как среднее между двумя очагами переживания вида (район ЦЛЗ и Торопецкий район), сопоставимы с таковыми для американской норки и лесного хоря. Однако, если проследить динамику показателя стабильности развития по периодам сбора черепов европейской норки в районе ЦЛЗ (рис. 15в), можно отметить, что произошло существенное увеличение уровня флуктуирующей асимметрии одонтологических (первый период – 11.3%, второй – 16.9%) и краниологических (25.0% и 34.5%) признаков (Кораблев и др., 2013б).



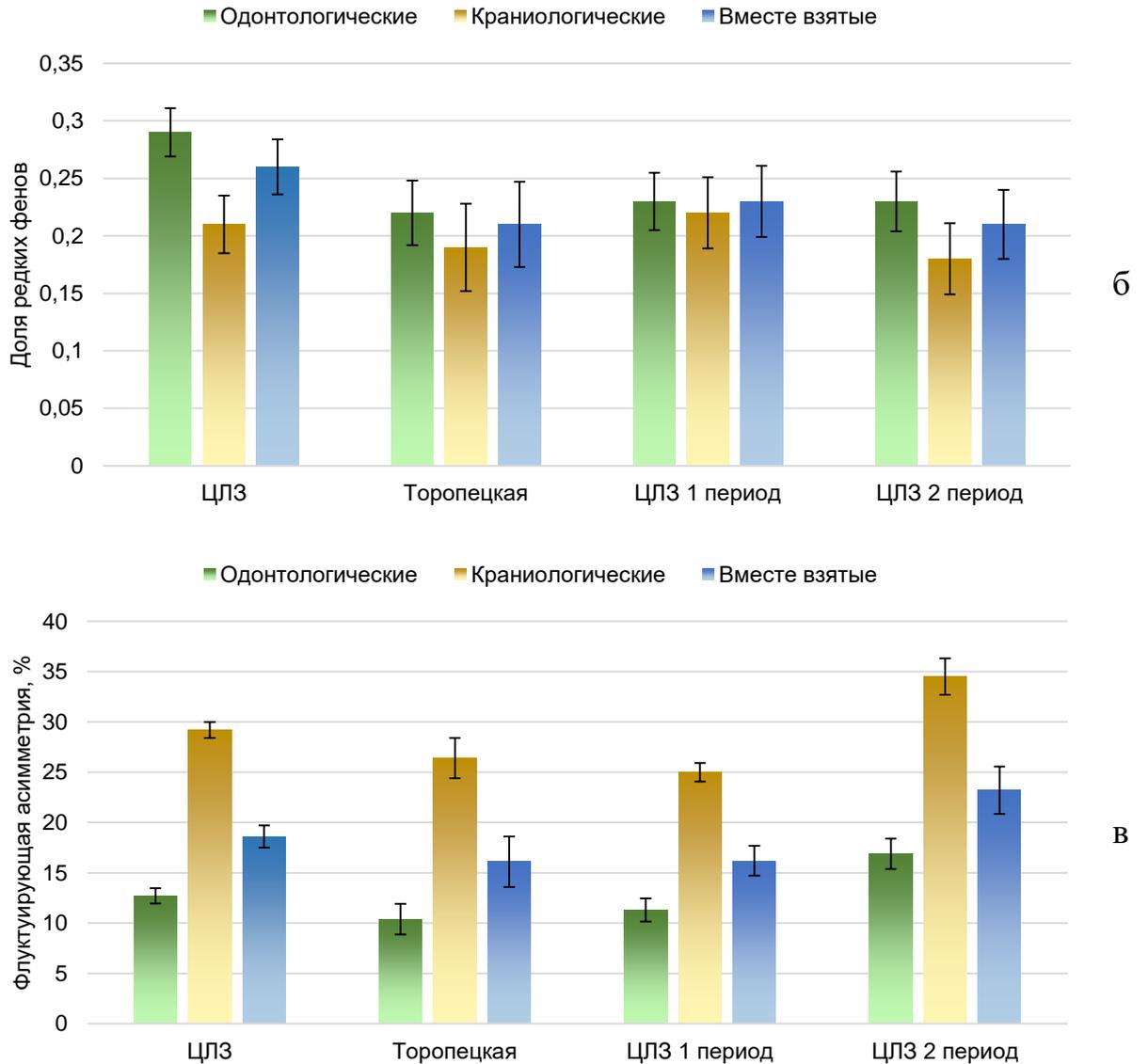


Рис. 15. Характеристика фенофонда выборок европейской норки. а – степень внутривидового разнообразия; б – структура внутривидового разнообразия; в – стабильность онтогенеза.

Подобную тенденцию на фоне снижения численности популяции теоретически можно объяснить следующими причинами: повышенной инбредностью популяции, повышенным уровнем стресса, массовой гибридизацией с лесным хорьком (Кораблев и др., 2013б). Никаких подтверждений массовой гибридизации европейской норки с лесным хорем мы не имеем ни на данной территории, ни в других местах, эти факты отмечены как единичные случаи (Абрамов, Туманов, 2002б; Sabria et al., 2011). Повышение стрессового состояния аборигенной норки как следствие жестких конкурентных отношений с американской норкой вполне вероятно. О повышенной возбудимости самок европейской норки по сравнению со зверьками других видов свидетельствуют результаты специально проведенных экспериментальных исследований (Петрин, Рожнов, 2002). Не случайно уровень флуктуирующей асимметрии одонтологических

признаков двух видов норок и лесного хоря в два и более раз превосходит этот показатель у лесной куницы, лисицы и енотовидной собаки.

Сравнительный анализ изменчивости зубной формулы куньих указывает на возможность повышенного уровня инбредности в популяции европейской норки (Кораблев и др., 2013б). Так, частота проявления олигодонтии у американской норки составила 2.4%, у лесного хоря – 2.1%, а у европейской норки для всей совокупности черепов с полным набором челюстей ( $n = 96$ ) – 12.5%. Причем в районе заповедника в первый период сбора черепов случаи олигодонтии составили 5.7%, а во второй – 21.1%. Частота нарушений зубной формулы у европейской норки, черепа которой собирались в заключительной фазе исчезновения группировки, достоверно превышает таковую у американской норки ( $F = 11.95$ ;  $P = 99.9\%$ ) и лесного хоря ( $F = 10.34$ ;  $P = 99\%$ ). Имеются свидетельства того, что в малочисленных и изолированных популяциях, а также реинтродуцированных поселениях животных значительно увеличивается частота одонтологических аномалий (Zakrzewski, 1969; Pilleri, 1983 по Савельев, 1986). Олигодонтия – явление обычное у волков (Юдин, 1989; Hell, 1990; Кораблев и др., 2010в), социальная организация которых подразумевает близкородственное скрещивание (Кораблев и др., 2002а), и при разведении редких пород собак (Рудницкая, 1984; Князев и др., 2003). Эти факты позволяют говорить, что увеличение частоты нарушений зубной формулы связано с инбридингом. Вместе с тем, частота олигодонтии у европейской норки равная 10.3% не является свидетельством инбредной депрессии, а лишь указывает на возможность повышения частоты близкородственных контактов. Известно, что более высокая частота олигодонтии у собак породы керри-блю-терьер, достигающая более 40% не приводила к ухудшению каких-либо морфофизиологических показателей (Князев и др., 2003). Черепа волков Смоленской области, на которых олигодонтия отмечена в 11.8% случаев, не уступали по размерам черепам волков Тверской области с уровнем аномалии 2.7% (Кораблев и др., 2010в).

Тот факт, что основные популяционно-фенетические показатели у европейской норки сопоставимы с таковыми у близких видов позволяет предположить, что ее исчезновение на данной территории не явилось результатом «генетического угасания», то есть снижения генетической изменчивости ниже критического порога (Кораблев и др., 2013б). Очевидно, взаимоотношения экологически близких видов куньих складывались в рамках закона конкурентного исключения, экспериментально доказанного Г.Ф. Гаузе в 1932 г., но еще ранее обсуждаемого Ч. Дарвиным в «Происхождении видов» (Майр, 1974) и подтвержденного более поздними исследованиями (Одум, 1975; Абросов, Боголюбов, 1988). Однако механизм реализации этого закона в данном случае не выявлен. Ни изучение трофической конкуренции (Сидорович, 1997), ни гипотеза гибридизации американской норки с европейской и, как следствие этого, стерилизация последней (Терновский, Терновская, 1994), не дают

однозначного объяснения этому феномену. Более того, есть основания считать, что внедрение интродуцентов в места обитания аборигенной норки лишь ускоряет ее исчезновение, которое в ряде мест произошло без появления американской норки (Рожнов, 2000).

Прослеживается определенная связь степени полиморфизма с уровнем внутривидовой структуры хищных млекопитающих. Сравнение наглядно показывает, что более полиморфные виды отличаются большей внутривидовой структурированностью (Кораблев и др., 2014в) (рис. 16).

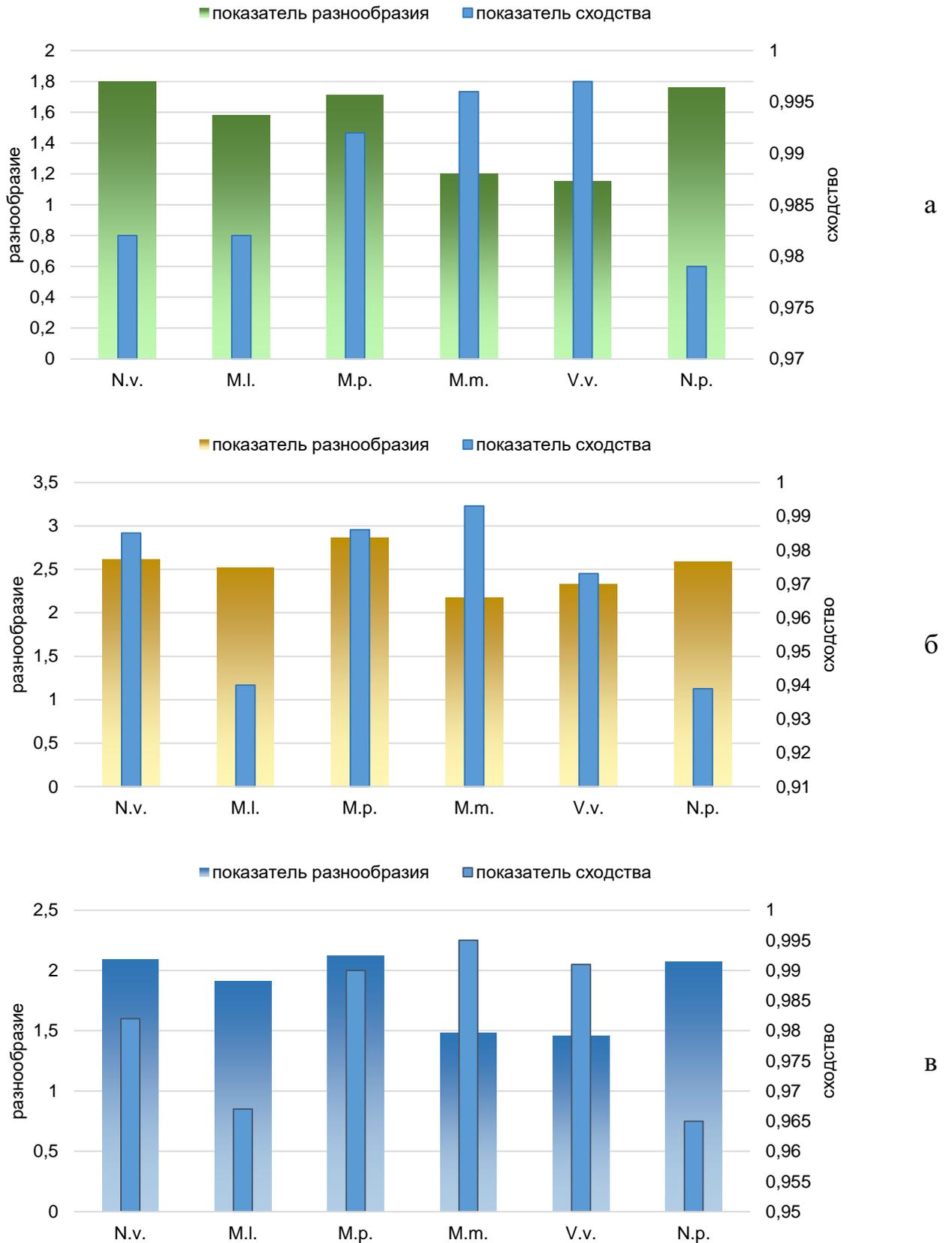


Рис. 16. Степень внутривидового разнообразия и сходства популяционных группировок хищных млекопитающих. а – одонтологические признаки; б – краниологические признаки; в – все признаки (по: Кораблев и др., 2014в).

Вместе с тем, эта тенденция у разных видов проявляется неодинаково. В таблице 30 представлены значения рангового непараметрического коэффициента корреляции Спирмана между показателями внутривидового полиморфизма ( $\mu$ ) и сходства выборок ( $r$ ).

Таблица 30. Характеристика корреляции (ранговый непараметрический коэффициент корреляции Спирмана) степени внутривидового фенетического полиморфизма ( $\mu$ ) и показателя сходства выборок ( $r$ ) у хищных млекопитающих.

Группа признаков	Вид					
	<i>N. v.</i>	<i>M.l.</i>	<i>M.p.</i>	<i>M.m.</i>	<i>V.v.</i>	<i>N.p.</i>
Одонтологические	<b>-0.700*</b>	-0.460	-0.217	<b>-0.956</b>	<b>-0.625</b>	-0.600
Краниологические	-0.200	-0.100	-0.600	-0.800	-0.500	<b>-0.900</b>
Вместе взятые	<b>-0.582</b>	-0.471	-0.424	<b>-0.882</b>	<b>-0.825</b>	<b>-0.718</b>

\* выделены значимые корреляции при  $P < 0.05$

Несмотря на то, что корреляции подтверждены достоверно не у всех видов и не по всем группам признаков, во всех случаях коэффициент Спирмана имеет отрицательные значения и, нередко, достаточно высокие по модулю. Эта тенденция проявляется для одонтологических и краниологических признаков, хотя ярче выражена для первых (Кораблев и др., 2014в). Наименьшие различия между локальными выборками отмечены для лесной куницы и лисицы. Это вполне согласуется с экологическими и морфологическими особенностями видов. В ходе эволюционного развития у куницы выработалось экологически экономное передвижение в условиях заснеженного леса. За счет большой площади опоры при почти такой же массе тела весовая нагрузка на площадь опоры у лесной куницы вдвое меньше, чем у лесного хоря (Машкин, 2007). Как следствие этого, средняя длина суточного хода и площадь индивидуального участка у лесной куницы больше, чем у лесного хоря (Данилов, Туманов, 1976).

Тот факт, что выборки черепов енотовидной собаки различаются сильнее, чем лисицы на той же географической дистанции кажется не логичным с позиции истории формирования группировок, но может быть объяснен с экологической точки зрения (Кораблев и др., 2014в). Благодаря своей плодовитости и всеядности интродуцированный вид стал быстро наращивать численность и осваивать новые территории. Именно всеядность енотовидной собаки и ее способность впадать в зимнюю спячку позволяют зверям обходиться относительно небольшим индивидуальным участком. На Северо-Западе России площадь участка обитания енотовидной собаки составляет от 1 до 12 км<sup>2</sup>, в то время как у лисицы в зимнее время она варьирует от 20 до 70 км<sup>2</sup> (Данилов и др., 1979).

Бóльшая пространственная активность куницы и лисицы способствует более интенсивному обмену генетической информацией на большей территории, что и обеспечивает меньшее различие фенофонда, чем у других хищников на одинаковой географической шкале (Кораблев и др., 2014в).

Таким образом, при формировании фенооблика популяционных группировок биологические особенности видов имеют большее значение, чем длительность их существования (Кораблев и др., 2014в).

Особенностями пространственной активности видов можно объяснить различия между выборками материала, собранными в разных частях исследуемой территории. Однако возникновение достоверных различий между выборками черепов лесного хоря, собранных на одной территории с коротким временным интервалом может указывать на существование других механизмов изменчивости. Изучение изменчивости фенофонда енотовидной собаки позволило установить достоверные различия по комплексу одонтологических и краниологических признаков между выборками черепов из соседних промысловых участков Удомельского района с интервалом сбора в 1 год. Предполагается, что динамика фенофонда этого хищника может быть обусловлена высоким уровнем суммарной смертности за счет интенсивного промысла и повышенной гибели от причин, не связанных с охотой (Кораблев и др., 2011в; 2012г; Кораблев, 2016). Лесной хорь, наряду с енотовидной собакой, оказался самым добываемым хищником среди куньих: за четыре охотничьих сезона (2006–2010 гг.) на одном промысловом участке в Оленинском районе Тверской обл. было добыто 74 хоря против 46 американских норок и 14 куниц (Кораблев и др., 2012г). При этом надо иметь в виду, что синантропность хоря приводит к значительной гибели зверьков от различных причин, не связанных с непосредственной охотой, в основном от собак и отлова в населенных пунктах. Таким образом, можно предположить, что изменчивость фенофонда лесного хоря вызвана повышенной суммарной смертностью в популяции этого вида. 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 (Кораблев и др., 2012г; Кораблев, 2016).

## ГЛАВА 5. АНАЛИЗ КРАНИОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Результаты, представленные в данной главе частично опубликованы ранее в соавторстве с П.Н. Кораблевым, Н.П. Кораблевым, А.П. Кораблевым, И.Л. Тумановым, А.В. Зиновьевым, В.А. Жагарайте (Кораблев др., 2009; 2010б; 2010в; 2010г; 2010д; 2011б; 2012а; 2012в; 2012д; 2012е; 2013а; 2013б; 2014а; 2014б; 2014в; 2015; 2016а; 2018б).

### 5.1. Американская норка

Для краниометрического анализа использовано 204 черепа, в том числе: из Удомельского района 31 (22 самца и 9 самок), Нелидовского 30 (14 и 16), Оленинского 34 (15 и 19), Торопецкого 32 (15 и 17), из Псковской области (охранные зоны Полистовского и Рдейского заповедников) 25 (13 самцов, 12 самок), из зверохозяйства 52 (42 и 10) (Кораблев и др., 2012а).

Средние значения промеров черепов изученных выборок американской норки приведены в табл. Б.1 Приложения Б.

Сравнение значений промеров черепов диких и клеточных норок свидетельствует о более крупных размерах последних, что подтверждается на высоком уровне значимости для всех признаков обоих полов (ANOVA  $F = 2.533-98.488$ ;  $p \leq 0.03$ ) (Кораблев и др., 2012а). В парных сравнениях зверосовхозных норок с локальными выборками диких отличия признаков также подтверждались во всех случаях с высоким уровнем достоверности (LSD test,  $p \leq 0.001$ ). Среди используемых признаков, ширина заглазничного сужения у самцов зверосовхозных и диких норок находилась на пороге статистической значимости различий, у самок этот признак различался недостоверно. Наибольшие промеры черепа (кондилобазальная длина и скуловая ширина), интегрирующие в себе другие составляющие их характеристики, у самцов клеточных норок больше средних показателей вольно живущих на 7.4% и 6.6% соответственно, у самок различия выражены еще сильнее – 16.6% и 22.8%.

Поскольку отличия вольно живущих и клеточных норок не вызывают сомнения, сосредоточимся на сравнительном анализе пяти выборок природных группировок. Результаты дисперсионного анализа (табл. 31) убедительно свидетельствуют, что животные Тверской области значительно отличаются от норок, обитающих на территориях Полистовского (Локнянский р-н Псковской обл.) и Рдейского (Холмский р-н Новгородской обл.) заповедников (Кораблев и др., 2012а).

Таблица 31. Характеристика различий выборок американской норки по тринадцати метрическим признакам (номера признаков, по которым выявлены достоверные различия на основе LSD test  $p \leq 0.05$ ) (по: Кораблев и др., 2012а).

Выборка	Удомельск.	Нелидовск.	Оленинск.	Торопецк.	Полист.-Рдей.
	самцы				
Удомельск.		4		2, 4	1, 2, 3, 4, 6, 9, 12
Нелидовск.	4				12
Оленинск.					1, 2, 3, 4, 6, 12
Торопецк.		5, 7			4, 6, 9, 12
Полист.-Рдей.	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 12, 13	
	самки				

У самок из Тверской обл. от 61.5% до 69.0% (в среднем для всех выборок 62.4%) признаков имеют достоверно ( $p < 0.05$ ) меньшие размеры, чем у псковско-новгородских животных (Кораблев и др., 2012а). У самцов таких признаков заметно меньше – от 7.7% до 61.5% (в среднем 36.6%). Визуализация данных с помощью коробчатых графиков (рис. 17, 18) наглядно демонстрирует превосходство размеров самцов и самок полистовско-рдейских норок и неоднородность морфотипов тверских норок. Различия между выборками черепов из Тверской обл. чаще всего перекрываются пределами статистической ошибки, но в некоторых случаях прослеживается вполне определенная тенденция. Так, все промеры, связанные с длиной черепа и его фрагментов, у самцов и самок норок Удомельского района меньше, чем у животных других районов. Причем, это характерно как для суперпризнаков (Животовский, 1982), интегрирующих значения субпризнаков (кондилобазальная длина и составляющие ее признаки 2 и 3), так и для признаков, не связанных между собой подобной зависимостью (кондилобазальная длина и длина нижней челюсти). Примечательно, что значение такого консервативного признака как коронарная длина  $M_1$  у удомельских норок тоже меньше, чем в других выборках. Из признаков, характеризующих ширину разных отделов черепа, у удомельских норок меньшие, чем во всех других выборках, значения имеют признаки 8 (мастоидная ширина) и 9 (заглазничное сужение).

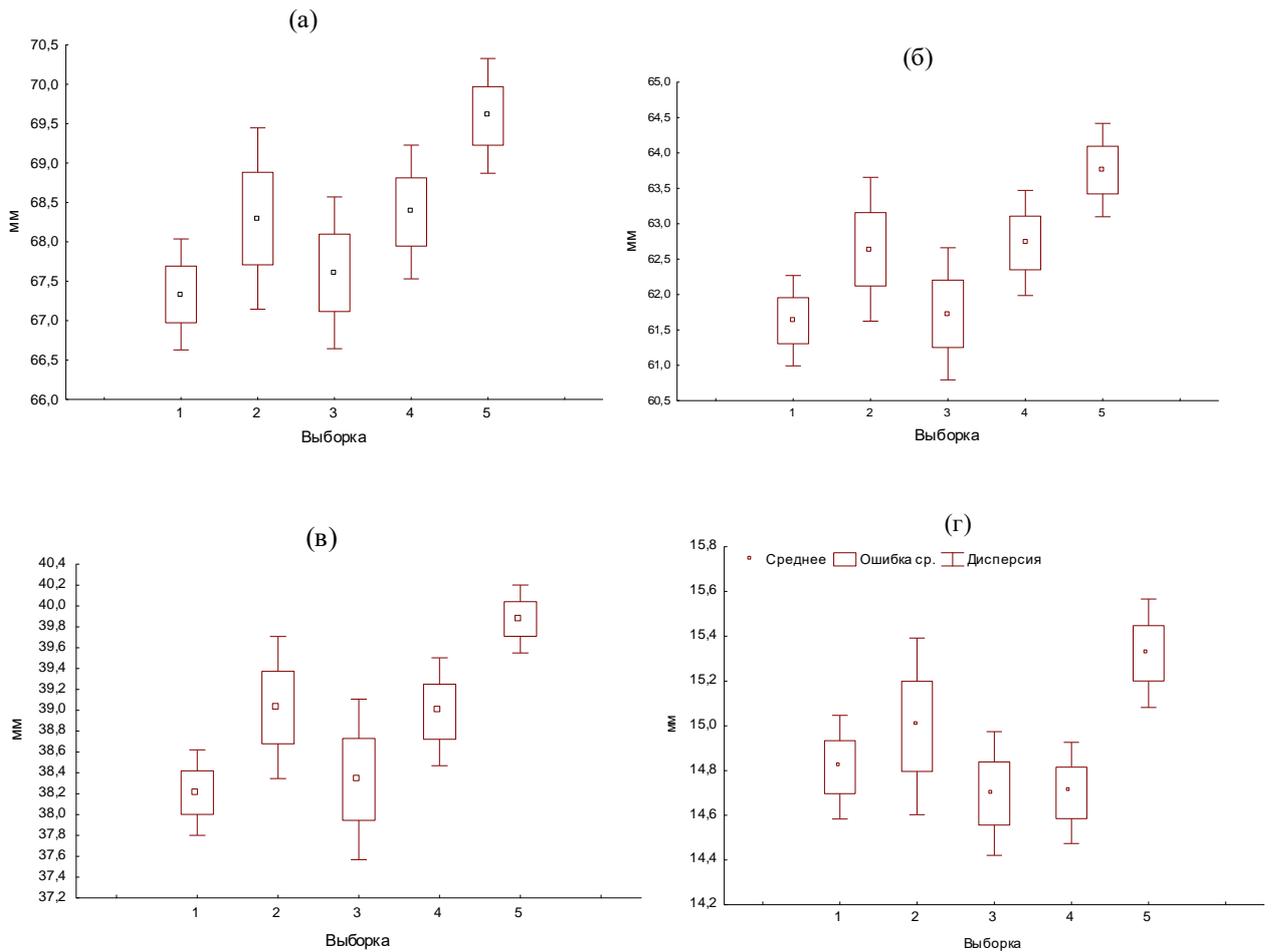


Рис. 17. Различия выборок самцов американской норки по наиболее изменчивым метрическим признакам. а – кондилобазальная длина черепа; б – длина от барабанной камеры до резцовой кости; в – длина нижней челюсти; г – ширина над клыками. Выборки: 1 – Удомельский район; 2 – Нелидовский район; 3 – Оленинский район; 4 – Торопецкий район; 5 – Полистовский – Рдейский заповедники; б – зверосовхоз.

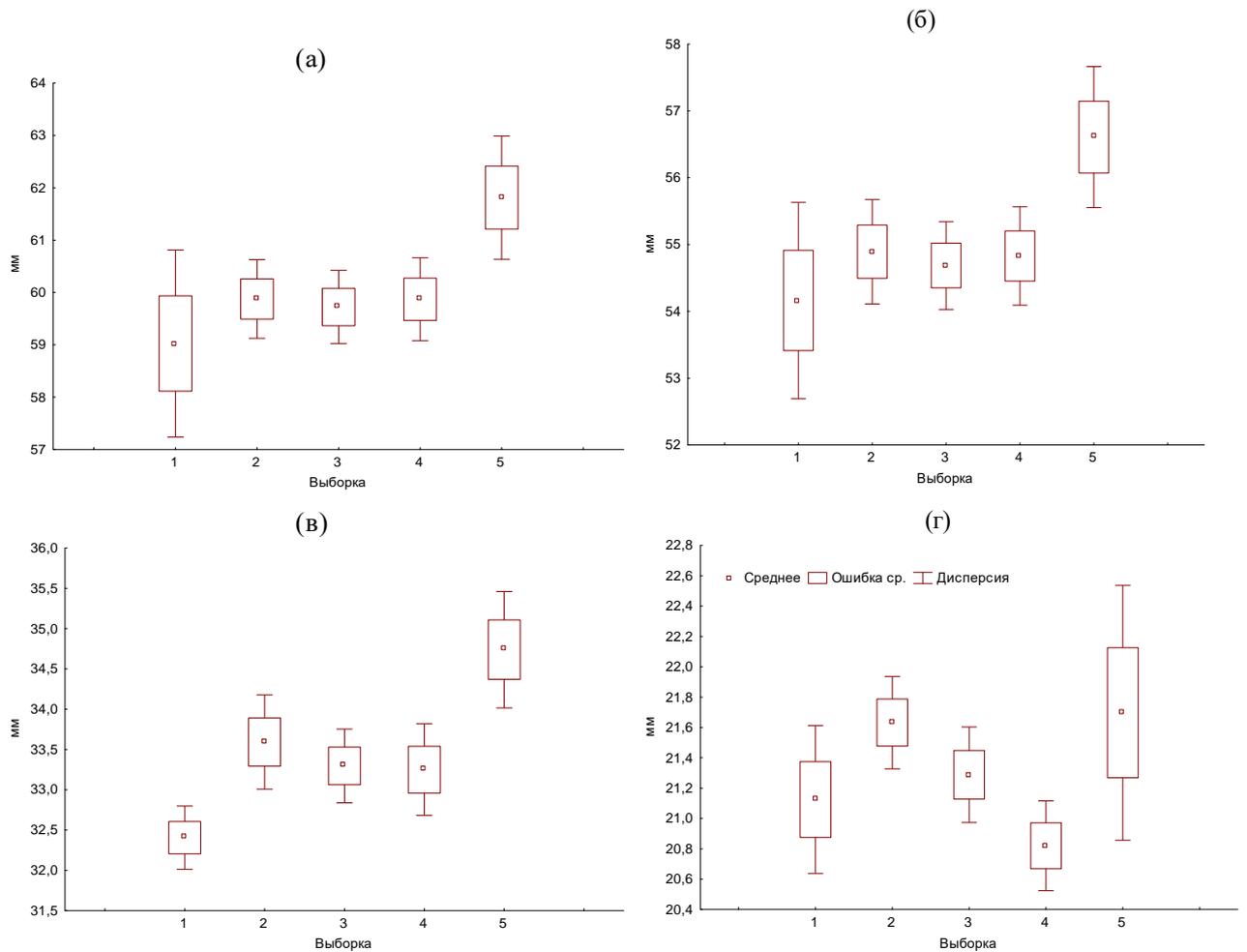


Рис. 18. Различия выборок самок американской норки по наиболее изменчивым метрическим признакам. а – кондилобазальная длина черепа; б – длина от барабанной камеры до резцовой кости; в – длина нижней челюсти; г – высота черепа. Выборки: 1 – Удомельский район; 2 – Нелидовский район; 3 – Оленинский район; 4 – Торопецкий район; 5 – Полистовский – Рдейский заповедники; б – зверосовхоз.

Обсуждаемые метрические признаки значительно трансгрессируют и не имеют самостоятельной диагностической ценности, но вместе, проявляясь в виде тенденции, позволяют определенно характеризовать американскую норку из Удомельского района как самую маленькую по размерам черепа (Кораблев и др., 2012а).

Установление региональных различий на основе одномерного дисперсионного анализа самцов всех выборок, кроме клеточных, выявило достоверные отличия черепов по семи признакам: кондилобазальная длина черепа (1), барабанная камера – резцовая кость (2), барабанная камера – подглазничное отверстие (3), длина нижней челюсти (4), ширина верхней челюсти над клыками (6), заглазничное сужение (9), ширина клыка (12) (Кораблев и др., 2012а) (табл. 32).

Таблица 32. Результаты одномерного дисперсионного анализа самцов американской норки (установление региональных различий).

№ признака	Сумма квадратов межгрупповая	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Число степеней свободы	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости различий
<b>1*</b>	<b>42.694</b>	<b>10.674</b>	<b>201.519</b>	<b>68</b>	<b>2.964</b>	<b>3.602</b>	<b>0.010</b>
<b>2</b>	<b>41.933</b>	<b>10.483</b>	<b>166.970</b>	<b>68</b>	<b>2.455</b>	<b>4.269</b>	<b>0.004</b>
<b>3</b>	<b>19.611</b>	<b>4.903</b>	<b>102.595</b>	<b>67</b>	<b>1.531</b>	<b>3.202</b>	<b>0.018</b>
<b>4</b>	<b>25.933</b>	<b>6.483</b>	<b>90.837</b>	<b>72</b>	<b>1.262</b>	<b>5.139</b>	<b>0.001</b>
5	1.813	0.453	40.648	70	0.581	0.781	0.542
<b>6</b>	<b>3.618</b>	<b>0.905</b>	<b>20.610</b>	<b>70</b>	<b>0.294</b>	<b>3.072</b>	<b>0.022</b>
7	15.004	3.751	105.906	67	1.581	2.373	0.061
8	7.266	1.817	115.969	70	1.657	1.097	0.365
<b>9</b>	<b>8.860</b>	<b>2.215</b>	<b>54.324</b>	<b>67</b>	<b>0.811</b>	<b>2.732</b>	<b>0.036</b>
10	0.970	0.242	57.308	70	0.819	0.296	0.880
11	5.196	1.299	40.346	69	0.585	2.221	0.076
<b>12</b>	<b>0.685</b>	<b>0.171</b>	<b>2.272</b>	<b>59</b>	<b>0.039</b>	<b>4.445</b>	<b>0.003</b>
13	0.855	0.214	4.734	45	0.105	2.033	0.106

\* Достоверно различающиеся (при  $p \leq 0.05$ ) признаки выделены полужирным

Самки американской норки различаются большим количеством признаков (табл. 33). Достоверные отличия найдены по десяти размерным характеристикам черепа (Кораблев и др., 2012а).

Таблица 33. Результаты одномерного дисперсионного анализа самок американской норки (установление региональных различий).

№ признака	Сумма квадратов межгрупповая	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Число степеней свободы	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости различий
<b>1*</b>	<b>37.766</b>	<b>9.442</b>	<b>130.959</b>	<b>53</b>	<b>2.471</b>	<b>3.821</b>	<b>0.008</b>
<b>2</b>	<b>30.711</b>	<b>7.678</b>	<b>114.019</b>	<b>53</b>	<b>2.151</b>	<b>3.569</b>	<b>0.012</b>

<b>3</b>	<b>17.963</b>	<b>4.491</b>	<b>64.472</b>	<b>57</b>	<b>1.131</b>	<b>3.970</b>	<b>0.007</b>
<b>4</b>	<b>29.764</b>	<b>7.441</b>	<b>68.837</b>	<b>61</b>	<b>1.128</b>	<b>6.594</b>	<b>0.000</b>
<b>5</b>	<b>6.762</b>	<b>1.691</b>	<b>34.609</b>	<b>57</b>	<b>0.607</b>	<b>2.784</b>	<b>0.035</b>
<b>6</b>	<b>8.543</b>	<b>2.136</b>	<b>14.016</b>	<b>62</b>	<b>0.226</b>	<b>9.447</b>	<b>0.000</b>
<b>7</b>	<b>29.278</b>	<b>7.319</b>	<b>55.209</b>	<b>53</b>	<b>1.042</b>	<b>7.027</b>	<b>0.000</b>
<b>8</b>	<b>14.450</b>	<b>3.612</b>	<b>52.793</b>	<b>57</b>	<b>0.926</b>	<b>3.900</b>	<b>0.007</b>
9	1.036	0.259	27.225	60	0.454	0.571	0.685
10	6.437	1.609	39.132	60	0.652	2.467	0.054
11	11.973	2.993	110.843	60	1.847	1.620	0.181
<b>12</b>	<b>1.424</b>	<b>0.356</b>	<b>1.937</b>	<b>54</b>	<b>0.036</b>	<b>9.928</b>	<b>0.000</b>
<b>13</b>	<b>1.456</b>	<b>0.364</b>	<b>4.081</b>	<b>43</b>	<b>0.095</b>	<b>3.836</b>	<b>0.009</b>

\* достоверно различающиеся (при  $p \leq 0.05$ ) признаки выделены полужирным

В таблицах 34–35 представлены результаты дискриминантного анализа, позволяющего представить исследуемые выборки как непрерывные множества, занимающие различное положение в пространстве внутривидовой структуры. Методом пошаговой дискриминации была выявлена значимость признаков в разделении исследованных внутривидовых группировок.

Таблица 34. Общая оценка качества дискриминантного анализа локальных выборок диких американских норок (самцы) (по: Кораблев и др., 2012а).

№ признака	Вилкоксона-ламбда	Частичный Вилкоксона-ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толерантность	Коэф. детерминации
1	0.115	0.865	0.704	0.599	0.038	0.962
2	0.121	0.819	0.997	0.435	0.026	0.974
3	0.117	0.847	0.813	0.533	0.087	0.913
4	0.120	0.824	0.958	0.454	0.130	0.870
5	0.117	0.846	0.819	0.530	0.335	0.665
6	0.111	0.892	0.543	0.706	0.244	0.756
7	0.139	0.710	1.836	0.166	0.209	0.791
8	0.129	0.770	1.344	0.292	0.287	0.713
9	0.117	0.850	0.796	0.543	0.440	0.560
10	0.135	0.735	1.625	0.211	0.219	0.781
11	0.123	0.807	1.074	0.398	0.236	0.764
12	0.114	0.869	0.681	0.614	0.370	0.630
13	0.117	0.849	0.800	0.541	0.320	0.680

Критерий Вилкоксона дает приблизительно сходные оценки признаков по качеству разделения выборок. В целом они удовлетворительно разделяют выборки (0 = полное

разделение, 1 = разделения нет). Несколько более значимыми в разделении выборок являются кондилобазальная длина черепа, ширина роострума и ширина клыка у основания, однако уровень значимости всех признаков ниже порогового значения ( $p > 0.05$ ).

Изменчивость самок, как и при дисперсионном анализе, более выражена, чем у самцов. Три признака оказались достоверно значимы в разделении выборок: расстояние от барабанной камеры до резцовой кости (2), расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия (3) и высота черепа (5) (Кораблев и др., 2012а). Значения критерия Вилкоксона также ниже, чем у самцов, что указывает на лучшее распознавание локальных группировок.

Таблица 35. Общая оценка качества дискриминантного анализа локальных выборок диких американских норок (самки) (по: Кораблев и др., 2012а).

№ признака	Вилкоксон лямбда	Частичный Вилкоксон лямбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толеран- тность	Коэф. детер- минации
1	0.084	0.703	2.538	0.066	0.021	0.979
<b>2*</b>	<b>0.088</b>	<b>0.673</b>	<b>2.917</b>	<b>0.042</b>	<b>0.010</b>	<b>0.990</b>
<b>3</b>	<b>0.105</b>	<b>0.565</b>	<b>4.623</b>	<b>0.007</b>	<b>0.024</b>	<b>0.976</b>
4	0.064	0.929	0.459	0.765	0.116	0.884
<b>5</b>	<b>0.095</b>	<b>0.622</b>	<b>3.640</b>	<b>0.019</b>	<b>0.326</b>	<b>0.674</b>
6	0.076	0.780	1.688	0.186	0.297	0.703
7	0.070	0.847	1.080	0.389	0.170	0.830
8	0.064	0.931	0.444	0.776	0.180	0.820
9	0.082	0.725	2.280	0.090	0.549	0.451
10	0.070	0.848	1.073	0.391	0.620	0.380
11	0.076	0.782	1.675	0.188	0.218	0.782
12	0.078	0.764	1.855	0.151	0.343	0.657

\* значимые (при  $p \leq 0.05$ ) признаки выделены полужирным

Итоговое качество дискриминации представлено в таблицах 36 и 37.

Таблица 36. Оценка качества классификации (метрика Евклида) по частоте ошибочной дискриминации (самцы).

Выборка	Процент корректной дискрими- нации	Выборка				
		Удом. р-н p=0.142	Нелид. р-н p=0.171	Олен. р-н p=0.257	Тороп. р-н p=0.285	Полист.-Рд. p=0.142
Удом. р-н	60.00	3	0	1	1	0
Нелид. р-н	50.00	0	3	0	3	0
Олен. р-н	77.78	1	0	7	1	0
Тороп. р-н	70.00	1	2	0	7	0
Полист.-Рд	80.00	0	0	0	1	4
Всего	68.57	5	5	8	13	4

Таблица 37. Оценка качества классификации (метрика Евклида) по частоте ошибочной дискриминации (самки).

Выборка	Процент корректной дискри- минации	Выборка				
		Удом. р-н p=0.050	Нелид. р-н p=0.200	Олен. р-н p=0.325	Тороп. р-н p=0.225	Полист.-Рд. p=0.200
Удом. р-н	100.00	2	0	0	0	0
Нелид. р-н	50.00	0	4	3	0	1
Олен. р-н	76.92	0	3	10	0	0
Тороп. р-н	88.89	0	0	1	8	0
Полист.-Рд.	87.50	0	0	1	0	7
Всего	77.50	2	7	15	8	8

Результаты классификации выборок на основе используемых промеров для самцов и самок различаются как по среднему качеству, так и по приоритетности распознавания выборок (Кораблев и др., 2012а). Самки примерно на 8% классифицируются лучше, чем самцы. У самцов наилучшим образом распознаются выборки Полистовского-Рдейского заповедников, Оленинского и Торопецкого районов.

У самок со стопроцентным качеством распознаются норки Удомельского района, далее следуют торопецкие и полистовско-рдейские (Кораблев и др., 2012а). Самцы и самки Нелидовского района в половине случаев определяются неверно. Согласно классификационной матрице 50 % особей нелидовской выборки были ошибочно отнесены к оленинской и торопецкой, что вполне логично, учитывая их географическое положение.

Положение особей в пространстве дискриминантных функций представлено на рис. 19. У самцов с первой осью канонического анализа главным образом связаны признаки: кондиллобазальная длина черепа (1), расстояние от барабанной камеры до резцовой кости (2), длина нижней челюсти (4). Со второй осью связаны признаки: ширина заглазничного сужения (9), ширина верхнего клыка (12), коронарная длина  $M_1$  (13). У самок с первой осью анализа в наибольшей степени связаны кондиллобазальная длина черепа (1), расстояние от барабанной камеры до резцовой кости (2) и подглазничного отверстия (3), длина нижней челюсти (4), ширина верхней челюсти над клыками (6). Вторая ось в основном описывает изменчивость высоты черепа (5), ширины верхней челюсти над клыками (6), скуловой ширины (7) и мастоидной ширины (8), а также высоты нижней челюсти (11) (Кораблев и др., 2012а).

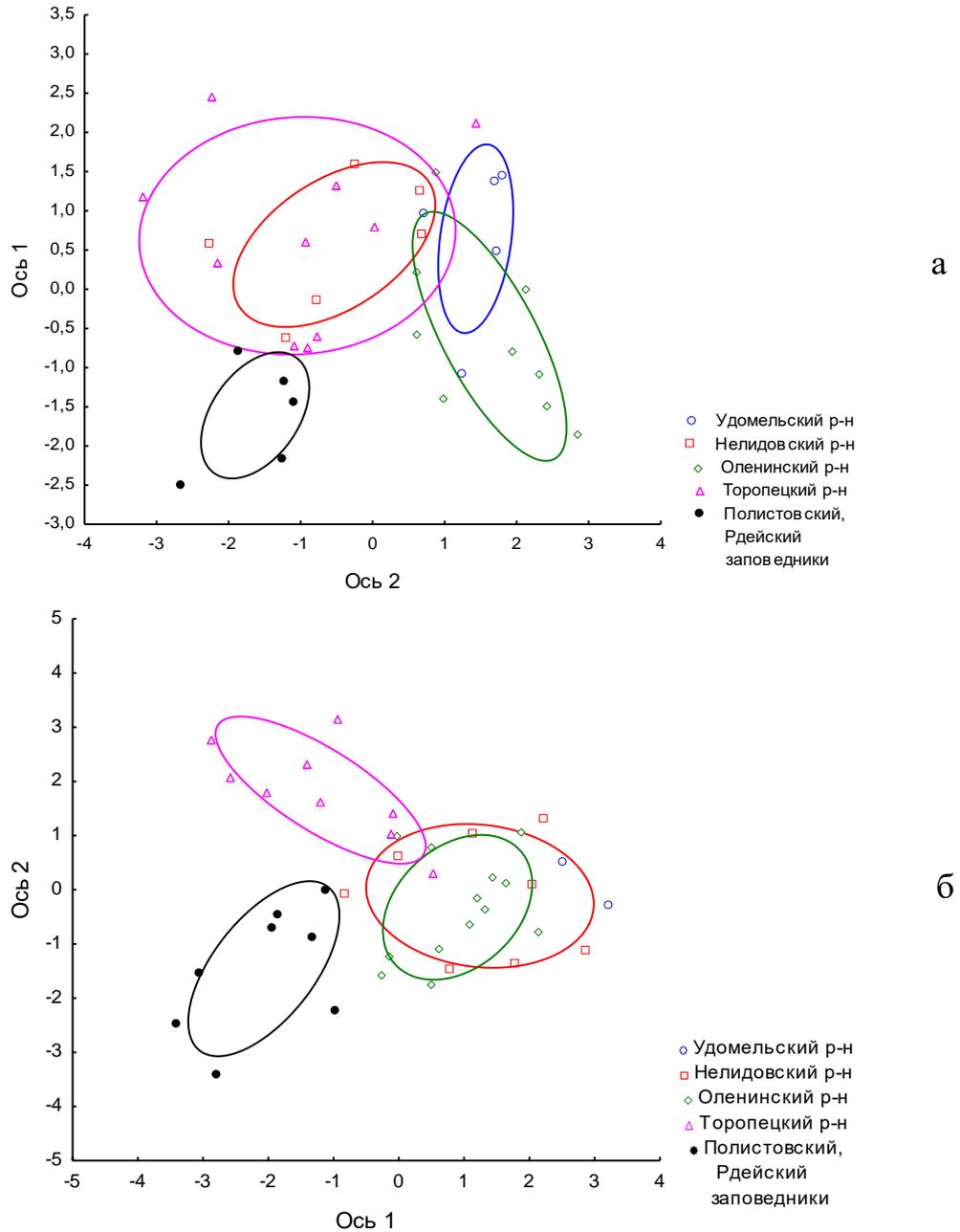


Рис. 19. Положение самцов (а) и самок (б) американской норки в пространстве первых двух канонических дискриминантных функций.

В системе осей канонического анализа лучшим качеством разделения характеризуются выборки Полистовского и Рдейского заповедников (Кораблев и др., 2012а). Животные обоих полов этой группировки являются более крупными при сравнении с норками Тверской области. Также хорошо классифицируются норки Торопецкого района, которых, следуя положению в координатном пространстве, отличает более вытянутый в длину, но относительно узкий череп. Размеры черепов животных остальных группировок в большой мере перекрываются.

Для дискретного отображения популяционных группировок и их иерархии использован кластер-анализ (рис. 20). В соответствии со значением дистанции образования кластеров,

нарушение монотонности присоединения наблюдается на уровне 30–35, что говорит о реальности наличия трех кластеров у самцов, соответствующих: Полистовскому – Рдейскому заповедникам, Торопецкому – Нелидовскому и Оленинскому – Удомельскому районам. У самок нарушение в монотонности дистанции присоединения кластеров наблюдается на уровне 60. На дендрограмме подтверждается существование 4 кластеров: Полистовский – Рдейский заповедники, Торопецкий, Оленинский, Нелидовский районы и Удомельский район (Кораблев и др., 2012а).

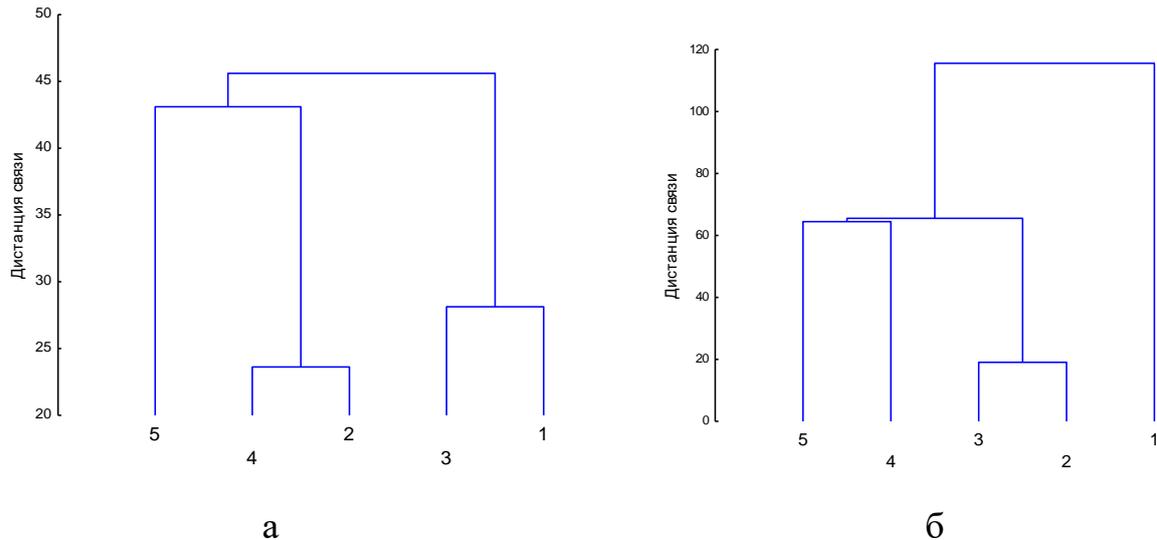


Рис. 20. Дендрограмма иерархической классификации выборок самцов (а) и самок (б) американской норки (метод построения – одиночное сцепление, метрика – дистанция Евклида).

Выборки: 1 – Удомельский район; 2 – Нелидовский район; 3 – Оленинский район; 4 – Торопецкий район; 5 – Полистовский и Рдейский заповедники (по: Кораблев и др., 2012а).

Внутрипопуляционная изменчивость самок отличается от самцов. В порядке уменьшения размеров черепа выборки выстраиваются следующим образом: самые крупные самки обитают в южных районах Псковской области, несколько меньшие размеры у норок Торопецкого, Нелидовского, Оленинского районов. Самые мелкие самки Тверской области обитают в Удомельском районе (Кораблев и др., 2012а).

Средний для тринадцати признаков коэффициент вариации диких норок составил  $4.02 \pm 0.34$  для самцов и  $4.64 \pm 0.42$  для самок, что практически идентично показателям у клеточных животных (Кораблев и др., 2012а) (табл. 38).

Таблица 38. Средние значения изменчивости метрических признаков черепов американской норки (по: Кораблев и др., 2012а).

Выборка	Самцы		Самки	
	$\sigma$	C.v.	$\sigma$	C.v.
Удомельская	0.90±0.15	3.69±0.62	0.68±0.19	3.26±0.77
Нелидовская	1.08±0.21	4.12±0.81	0.80±0.14	3.84±0.68
Оленинская	1.08±0.20	4.14±0.75	0.80±0.14	3.67±0.63
Торопецкая	0.92±0.17	3.64±0.66	0.80±0.15	3.65±0.67
Полист.-Рдейск.	0.80±0.17	3.30±0.70	1.05±0.23	4.45±0.98
Зверохозяйство	1.26±0.15	4.08±0.47	1.10±0.23	4.49±0.93

Результаты дисперсионного и дискриминантного анализов природных группировок, проиллюстрированные соответствующими графиками и диаграммами, позволяют говорить о высокодостоверных отличиях более крупных американских норок Полистовского и Рдейского заповедников от сравнительно мелких животных, обитающих на территории Тверской области (Кораблев и др., 2012а). При кластеризации полистовско-рдейские самцы образуют отдельный кластер, а самки проявили сходство с географически ближайшей группировкой Торопецкого района. Выборки черепов тверских норок обладают меньшими, но вполне уловимыми различиями. Дискриминантный анализ со стопроцентным качеством идентифицирует самок Удомельского района, а иерархическая классификация выделяет их в самостоятельный кластер.

В качестве версии, объясняющей различия в размерах американской норки на изучаемой территории, актуально рассмотреть возможность их разного происхождения. В процессе заселения местности природные группировки американских норок возникали двумя путями: в результате преднамеренных акклиматизационных мероприятий и побегов из звероводческих хозяйств (Кораблев и др., 2012а). Очевидна возможность скрещивания выпущенных в природу и беглых зверьков. Влияние беглых клеточных зверьков на фенотип дико живущих норок отмечалось разными исследователями (Сегаль, 1975; Данилов, Туманов, 1976; Бобров и др., 2008). Масштабы этого явления, вероятно, существенны. По расчетам П.И. Данилова (2009) в Карелии за 30 лет в природу попало не менее 10 тыс. клеточных норок.

Размеры черепов животных Псковской и Новгородской областей, собранных в 2003–2005 гг., оказались наиболее крупными из всех известных вольно живущих норок (Кораблев и др., 2012а). По сравнению с данными, приводимыми Даниловым и Тумановым (1976) по американской норке Северо-Запада СССР, средние размеры черепа современных самцов оказались больше на 4.3% в длину и на 5.3% в ширину, у самок увеличение составило 4.5% и 5.5%. Это подтверждает предположение цитируемых авторов о постепенном увеличении

размеров вольно живущих норок за счет гибридизации с беглецами. Известно, что преднамеренная интродукция хищника осуществлялась в Карелии, в то время как в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях успешному и быстрому расселению способствовали беглые зверьки из звероферм (Данилов, Туманов, 1976). Можно предположить, что животные, черепа которых были добыты в Псковской и Новгородской областях, являются потомками гибридных норок, пришедших с севера, а их размеры указывают на значительное участие клеточных зверьков в формировании морфологического облика. Самые маленькие черепа оказались у зверьков Удомельского района, что особенно показательно для самок, и можно полагать, что они наиболее близки к размерам диких норок. При этом на расстоянии примерно 100 км от места сбора удомельских черепов находится звероферма по разведению норок, а в недалеком прошлом их было две (Калининская область. Туристическая карта для охотников и рыболовов, 1983). Возможно, это свидетельствует о том, что беглые зверьки распространяются не равномерно, а существуют предпочтительные направления, обусловленные эколого-географическими и антропогенными (пресс охоты) факторами. Это предположение косвенно подтверждается и тем фактом, что норки Псковской и Новгородской областей значительно превосходят размерами животных Торопецкого и Нелидовского районов и достоверно отличаются от них по всем краниометрическим признакам. При этом звероводческое хозяйство Торопецкого района находится примерно в 120 км от Полистовского и Рдейского заповедников и в 80 км от Нелидовского района. В Вышневолоцком районе Тверской области в 1948 году было выпущено 60 норок. В последующие годы в Тверскую областную заготовку поступали шкурки американской норки из Вышневолоцкого и Осташковского районов (Павлов и др., 1973), что свидетельствует о расселении интродуцентов в южном направлении, то есть в сторону Нелидовского района. Все это позволяет предполагать, что основу поселений американской норки на юго-западе Тверской области составили потомки животных, интродуцированных в Вышневолоцком районе, которые испытали слабое влияние беглецов из немногочисленных зверохозяйств (Кораблев и др., 2012а).

С морфологической точки зрения американских норок с территории Полистовского и Рдейского заповедников и юго-западных районов Тверской области можно отнести к разным популяциям, однако с эволюционно-генетических позиций такое разделение не может быть признано корректным, поскольку неизвестно, каковы генетические различия между ними и насколько устойчивы выявленные различия в перспективе (Кораблев и др., 2012а). Кроме того, не вполне ясны механизмы поддержания дифференциации группировок на такой ограниченной географической шкале. Можно предполагать временные нарушения панмиксии в результате соматического ассортативного спаривания и зоосоциального доминирования (Ли, 1978; Кайданов, 1996), неоднородность воздействия экологических факторов и изоляцию

расстоянием. Последнее может объяснять наибольшие различия между удомельскими и псковско-новгородскими животными.

Полученные результаты свидетельствуют, что популяционные группировки американской норки, населяющие изученную территорию Каспийско-Балтийского водораздела, имеют достоверные морфологические различия. Факт существования морфологической структурированности населения хищника на сравнительно малом пространстве (примерно 250 на 350 км) является, наиболее вероятно, следствием разного происхождения локальных поселений и разной степени влияния беглых норок из зверохозяйств на фенофонд дикой популяции (Кораблев и др., 2012а).

Современный облик норок Удомельского района, берущих начало от интродуцированных животных, наиболее близок к дикому типу (Кораблев и др., 2012а). Основу поселений американской норки на юго-западе Тверской области, вероятно, так же составили потомки животных, интродуцированных в Вышневолоцком районе. В фенотипе этих группировок прослеживается незначительное участие беглых зверьков из ближайших зверосовхозов. Центрально-Лесной заповедник и прилегающие к нему районы являются территорией, куда могут проникать американские норки с разным морфологическим обликом. С одной стороны, крупные норки Псковской области и гибридные зверьки Торопецкого района должны способствовать увеличению размеров обитающей здесь американской норки. С другой стороны, мигранты с северо-востока, фенооблик которых складывался под влиянием вольно живущих животных, должны оказывать противоположное влияние.

Последние генетические исследования популяции хищника на изучаемой территории показали, что масштаб влияния беглых доместичированных особей на генетическую структуру дикой популяции американской норки в настоящее время не существенен (Кораблев и др., 2018а). В связи с этим можно предположить, что сложившийся морфогенетический облик локальных группировок в наибольшей степени обусловлен источниками и направлением колонизации территории в период активной экспансии интродуцированного вида.

## **5.2. Европейская норка**

Для краниометрического анализа использовано 63 черепа. Изучены выборки из охранной зоны Центрально-Лесного заповедника (Нелидовский, Пеновский районы) – 33 экз. (25 самцов, 8 самок) и Торопецкого района – 30 экз. (24 самца, 6 самок) Тверской обл.

Средние значения промеров черепов изученных выборок европейской норки приведены в табл. Б.2 Приложения Б.

Сравнение промеров черепов норок из двух локальных участков сбора краниологического материала свидетельствует об их практически полном сходстве (Кораблев и

др., 2013б). Однофакторный дисперсионный анализ не выявил различий между локальными выборками ни по одному признаку у самок, а между самцами достоверные различия оказались только по признаку «скуловая ширина» (табл. 39), что подтверждается также апостериорными сравнениями на основе LSD теста,  $p < 0.05$  (рис. 21). Самцы европейской норки из района заповедника по этому показателю оказались достоверно крупнее животных Торопецкого района.

Таблица 39. Результаты одномерного дисперсионного анализа самцов европейской норки (установление региональных различий).

№ признака	Сумма квадратов межгрупповая	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Число степеней свободы	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости различий
1	0.438	0.438	59.424	29	2.049	0.214	0.647
2	0.160	0.160	53.443	27	1.979	0.081	0.779
3	0.016	0.016	24.717	27	0.915	0.018	0.895
4	0.376	0.376	30.382	27	1.125	0.334	0.568
5	0.145	0.145	17.925	30	0.598	0.243	0.626
6	0.571	0.571	8.677	32	0.271	2.105	0.157
<b>7*</b>	<b>6.411</b>	<b>6.411</b>	<b>28.809</b>	<b>29</b>	<b>0.993</b>	<b>6.453</b>	<b>0.017</b>
8	0.668	0.668	23.327	29	0.804	0.831	0.370
9	0.614	0.614	8.705	30	0.290	2.118	0.156
10	1.503	1.503	42.272	31	1.364	1.102	0.302
11	0.419	0.419	14.770	28	0.528	0.794	0.380
12	0.004	0.004	0.414	9	0.046	0.081	0.782
13	0.014	0.014	0.911	17	0.054	0.255	0.620

\* Достоверно различающиеся (при  $p \leq 0.05$ ) признаки выделены полужирным.

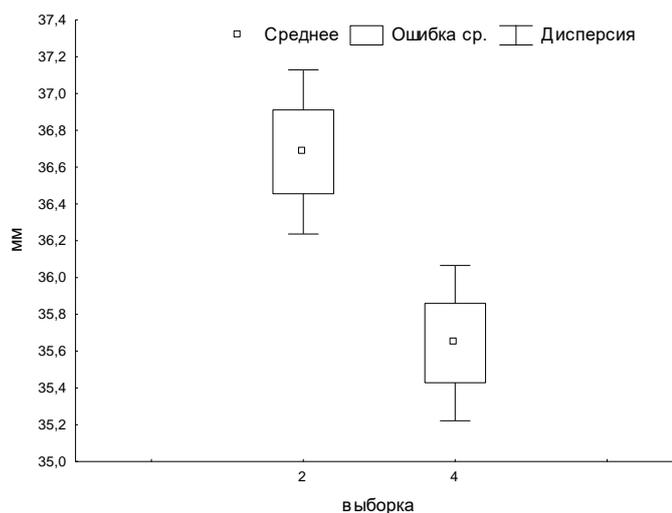


Рис. 21. Различия выборок самцов европейской норки по признаку «скуловая ширина».

Использование дискриминантного анализа для описания изменчивости самцов подтверждает их незначительные, но достоверные отличия (Кораблев и др., 2013б). Квадрат дистанции Махаланобиса  $D^2$  равен 10.63 ( $p = 0.01$ ). Слабый уровень различий подтверждается данными классификационной матрицы, где в среднем для двух выборок правильно распознаются лишь 62.5% особей. Самцы европейской норки из района заповедника по максимальной ширине черепа оказались незначительно крупнее животных Торопецкого района.

Черепя норки Тверской области оказались крупнее, чем у животных северо-западных областей России, кондильбазальная длина и скуловая ширина черепа самцов которых составляет, по одним данным 63.0 и 35.6 мм соответственно (Данилов, Туманов, 1976), по другим – 63.4 и 35.4 мм (Туманов, 2009). Это почти на 1 мм меньше значений, полученных нами (Кораблев и др., 2013б). У самок северо-западной части ареала средние значения соответствующих признаков составили 57.1 и 31.3 мм (Данилов, Туманов, 1976), 58.1 и 31.4 мм (Туманов, 2009), что также несколько меньше размеров черепов тверских зверьков. Тем не менее, черепа европейской норки центра России уступают по своим размерам норкам из Предкавказья (Новиков, 1939). Ю.Е. Егоров (1983) приводит размеры черепов норки Татарстана в возрасте до 1 года, которые оказались очень близки к черепам молодых норки Тверской области. Так, кондильбазальная длина черепа норки Татарстана составила в среднем 62.80 мм, скуловая ширина – 34.50 мм, а у тверских зверьков эти значения оказались несколько больше: 63.04 мм и 34.97 мм соответственно.

Сравнительный анализ размеров черепов европейской норки на юге ареала (Татарстан) в его центре и на Северо-Западе России позволяет предположить, что условия обитания зверьков в Тверской области, вероятно, являются оптимальными (Кораблев и др., 2013б). Определенно можно говорить, что признаков инбредной депрессии, которая могла бы проявиться в

уменьшении общих размеров, в связи с сокращением численности и площади обитания, не наблюдается. Обращает на себя внимание узкий диапазон изменчивости краниометрических признаков норки в изучаемом районе (табл. 40–41).

Таблица 40. Характеристика изменчивости краниометрических признаков европейской норки Нелидовского района (верхняя строка – самцы, нижняя – самки).

№ признака	Min. – max.	$\sigma$	C.v. (%)
1	61.27–66.91	1.41±0.20	2.19±0.31
	56.59–60.39	1.18±0.17	2.02±0.29
2	55.33–60.67	1.38±0.20	2.37±0.34
	51.19–55.63	1.28±0.18	2.41±0.35
3	42.03–46.21	0.98±0.14	2.21±0.30
	38.84–41.70	0.75±0.11	1.86±0.27
4	33.74–37.97	1.02±0.1	2.85±0.40
	31.05–33.12	0.70±0.10	2.19±0.32
5	21.50–23.96	0.75±0.11	3.31±0.47
	18.54–21.84	0.86±0.12	4.21±0.61
6	13.65–16.10	0.53±0.07	3.59±0.51
	11.81–13.77	0.40±0.06	3.14±0.45
7	34.16–38.79	1.09±0.15	2.97±0.42
	30.61–33.41	0.81±0.12	2.53±0.37
8	29.62–33.61	0.94±0.13	2.99±0.42
	26.90–29.72	0.80±0.12	2.83±0.41
9	12.04–14.31	0.56±0.08	4.22±0.60
	11.13–13.15	0.52±0.08	4.26±0.61
10	15.16–19.73	1.24±0.18	7.07±0.51
	13.44–16.80	0.92±0.13	6.17±0.89
11	17.73–20.44	0.74±0.10	3.87±0.55
	15.60–17.39	0.60±0.09	3.64±0.53
12	3.12–3.75	0.23±0.03	6.67±0.94
	2.75–3.07	0.08±0.01	2.79±0.40
13	7.27–8.00	0.20±0.03	2.65±0.37
	6.55–7.24	0.21±0.03	3.04±0.44
среднее		0.85±0.12	3.61±0.51
		0.70±0.10	3.16±0.46

Таблица 41. Характеристика изменчивости метрических признаков европейской норки Торопецкого района (верхняя строка – самцы, нижняя – самки).

№ признака	Min. – max.	$\sigma$	C.v. (%)
1	63.12–66.61	1.51±0.38	2.33±0.58
	56.51–59.11	0.98±0.28	1.69±0.49
2	55.76–60.20	1.50±0.38	2.59±0.65
	51.90–53.42	0.68±0.20	1.29±0.37
3	43.17–45.50	0.87±0.22	1.96±0.49
	39.76–42.51	0.97±0.28	2.38±0.69
4	33.91–37.21	1.27±0.32	3.57±0.89
	31.40–31.37	0.05±0.01	0.16±0.05

5	21.15–23.86	0.85±0.21	3.78±0.95
	19.68–21.22	0.68±0.20	3.29±0.95
6	13.99–15.44	0.50±0.13	3.46±0.87
	12.39–12.59	0.08±0.02	0.64±0.18
7	34.56–36.72	0.61±0.15	1.71±0.43
	31.15–31.96	0.30±0.09	0.95±0.27
8	30.15–32.38	0.73±0.18	2.35±0.59
	27.98–29.14	0.39±0.11	1.36±0.39
9	12.32–13.36	0.46±0.12	3.56±0.89
	11.94–12.66	0.27±0.08	2.21±0.64
10	16.25–18.02	0.78±0.20	4.58±1.15
	14.09–15.79	0.73±0.21	4.92±1.42
11	18.03–19.49	0.64±0.16	3.4±0.85
	16.03–16.78	0.26±0.08	1.59±0.46
12	3.36–3.46	0.07±0.02	2.05±0.51
	2.54–2.97	0.30±0.09	10.91±3.15
13	7.01–7.83	0.35±0.09	4.67±1.17
	6.72–7.30	0.29±0.08	4.14±1.20
среднее		0.78±0.20	3.08±0.77
		0.46±0.13	2.73±0.79

Для сравнения укажем, что приближенное значение коэффициента вариации (Зайцев, 1973), вычисленное нами по данным, приводимым в книге «Куньи Северо-Запада СССР» (Данилов, Туманов, 1976), для признаков 1, 5 и 7 составило у самцов 18.2, 18.5 и 15.9 (среднее для трех признаков 17.7), а у самок – 27.4, 29.6 и 15.2 (среднее 24.1) (Кораблев и др., 2013б). Это значительно больше, чем размах варьирования признаков у тверских норок, для которых среднее значение коэффициента вариации трех аналогичных признаков составило 2.7 у самцов и 2.4 у самок. Данные, которые приводит Ю.Е. Егоров (1983) для норок Татарстана позволяют сравнить их с тверскими зверьками по пяти признакам (1, 4, 5, 7, и 8). Среднее значение коэффициента вариации у самцов на юго-востоке ареала составило 3.5, у самок – 3.3. Аналогичный показатель у тверских самцов оказался 2.8, у самок – 2.1.

Широкий диапазон изменчивости краниометрических показателей у норок северо-западной части ареала может объясняться большим районом сбора материала, представленным разными экологическими условиями. К тому же, имеются данные, свидетельствующие, что повышенная изменчивость может отмечаться в популяциях, живущих в неблагоприятных условиях (Шмальгаузен, 1949 по Яблоков, 1966) или при худшей обеспеченности пищей (Наумов, Никольский, 1962). Подобные, относительно худшие условия обитания европейской норки, скорее можно ожидать на севере ареала, чем в центральной и южной его частях. Беспрецедентно низкая изменчивость краниометрических признаков у норки Тверской области объясняется не только действительно небольшим районом сбора материала, в котором, тем не менее, условия обитания далеко не однородны. Скорее всего, это результат действия многих и,

возможно, противоположно направленных факторов (Яблоков, 1966), среди которых динамика численности является одним из важнейших (Кораблев и др., 2013б). Симпсон (1948 по Яблоков, 1966) считает, что усиление конкуренции и прямой борьбы за существование способствует относительной стабилизации, связанной с эффективным отбором наиболее благоприятных комбинаций и сокращением изменчивости. Резкое сокращение численности под влиянием мощных элиминирующих факторов (далеко не всегда имеющих избирательное значение) вызывает дальнейшее сокращение изменчивости. Вероятно, именно по такому сценарию складывалась демографическая ситуация с европейской норкой в период сбора материала. Лишь 21% черепов собраны в период стабильной численности популяции, остальной материал собирался на фоне экспансии американской норки и падения численности аборигенного вида. В этой ситуации снижение уровня внутривидового разнообразия представляется закономерным и согласуется с данными, полученными на основе анализа асимметрии проявления неметрических вариаций краниологических признаков.

### 5.3. Лесной хорь

Для краниометрического анализа использовано 148 черепов самцов, среди них из Удомельского р-на – 32, из Нелидовского – 23, из Оленинского – 64, из Торопецкого – 29. Черепа самок пришлось объединить в одну выборку (21 экз.) по причине чрезвычайно малого количества материала из каждого локалитета (Кораблев и др., 2015).

Средние значения промеров черепов хоря приведены в табл. Б.3 Приложения Б.

Сравнение локальных выборок самцов хоря на основе дисперсионного анализа (табл. 42) выявило ощутимые различия между локальными выборками. Среднее число достоверно различающихся признаков, приходящихся на одну выборку, составило 3.8 (Кораблев и др., 2015). Наибольшим своеобразием обладают хори Оленинского района, которые абсолютно большим по сравнению с другими выборками числом признаков достоверно отличаются от животных остальных районов.

Таблица 42. Характеристика различий выборок самцов лесного хоря по тринадцати метрическим признакам (номера признаков, по которым выявлены достоверные различия на основе дисперсионного анализа на уровне  $p < 0.05$ ) (по: Кораблев и др., 2015).

Выборка	Нелидовская	Оленинская	Удомельская	Торопецкая
Нелидовская		4, 5, 7, 8	4	12, 13
Оленинская			2, 3, 4, 5, 7, 8, 11	1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 12
Удомельская				
Торопецкая				

Установление региональных различий на основе одномерного дисперсионного анализа самцов всех выборок выявило достоверные отличия черепов по девяти признакам (Кораблев и др., 2015) (табл. 43).

Таблица 43. Результаты одномерного дисперсионного анализа самцов лесного хоря (установление региональных различий).

№ признака	Сумма квадратов межгрупповая	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Число степеней свободы	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости различий
<b>1*</b>	<b>31.197</b>	<b>10.399</b>	<b>509.843</b>	<b>138</b>	<b>3.695</b>	<b>2.815</b>	<b>0.042</b>
<b>2</b>	<b>32.091</b>	<b>10.697</b>	<b>431.321</b>	<b>132</b>	<b>3.268</b>	<b>3.274</b>	<b>0.023</b>
3	13.055	4.352	258.458	134	1.929	2.256	0.085
<b>4</b>	<b>30.891</b>	<b>10.297</b>	<b>225.001</b>	<b>139</b>	<b>1.619</b>	<b>6.361</b>	<b>0.000</b>
<b>5</b>	<b>10.514</b>	<b>3.505</b>	<b>88.291</b>	<b>138</b>	<b>0.640</b>	<b>5.478</b>	<b>0.001</b>
<b>6</b>	<b>3.478</b>	<b>1.159</b>	<b>57.592</b>	<b>139</b>	<b>0.414</b>	<b>2.798</b>	<b>0.042</b>
<b>7</b>	<b>37.637</b>	<b>12.546</b>	<b>213.670</b>	<b>120</b>	<b>1.781</b>	<b>7.046</b>	<b>0.000</b>
<b>8</b>	<b>30.650</b>	<b>10.217</b>	<b>207.248</b>	<b>141</b>	<b>1.470</b>	<b>6.951</b>	<b>0.000</b>
9	2.139	0.713	102.545	132	0.777	0.918	0.434
<b>10</b>	<b>19.947</b>	<b>6.649</b>	<b>233.488</b>	<b>134</b>	<b>1.742</b>	<b>3.816</b>	<b>0.012</b>
<b>11</b>	<b>10.825</b>	<b>3.608</b>	<b>110.727</b>	<b>138</b>	<b>0.802</b>	<b>4.497</b>	<b>0.005</b>
12	0.074	0.025	3.766	117	0.032	0.771	0.513
13	0.690	0.230	9.358	100	0.094	2.459	0.067

\* достоверно различающиеся (при  $p < 0.05$ ) признаки выделены полужирным

Для признаков, проявивших наибольшие различия, построены коробчатые графики (рис. 22), на которых хорошо видно, что хори Оленинского района выделяются своими меньшими размерами. Несмотря на значительную трансгрессию признаков, их средние величины различаются статистически значимо с учетом пределов ошибки (Кораблев и др., 2015).

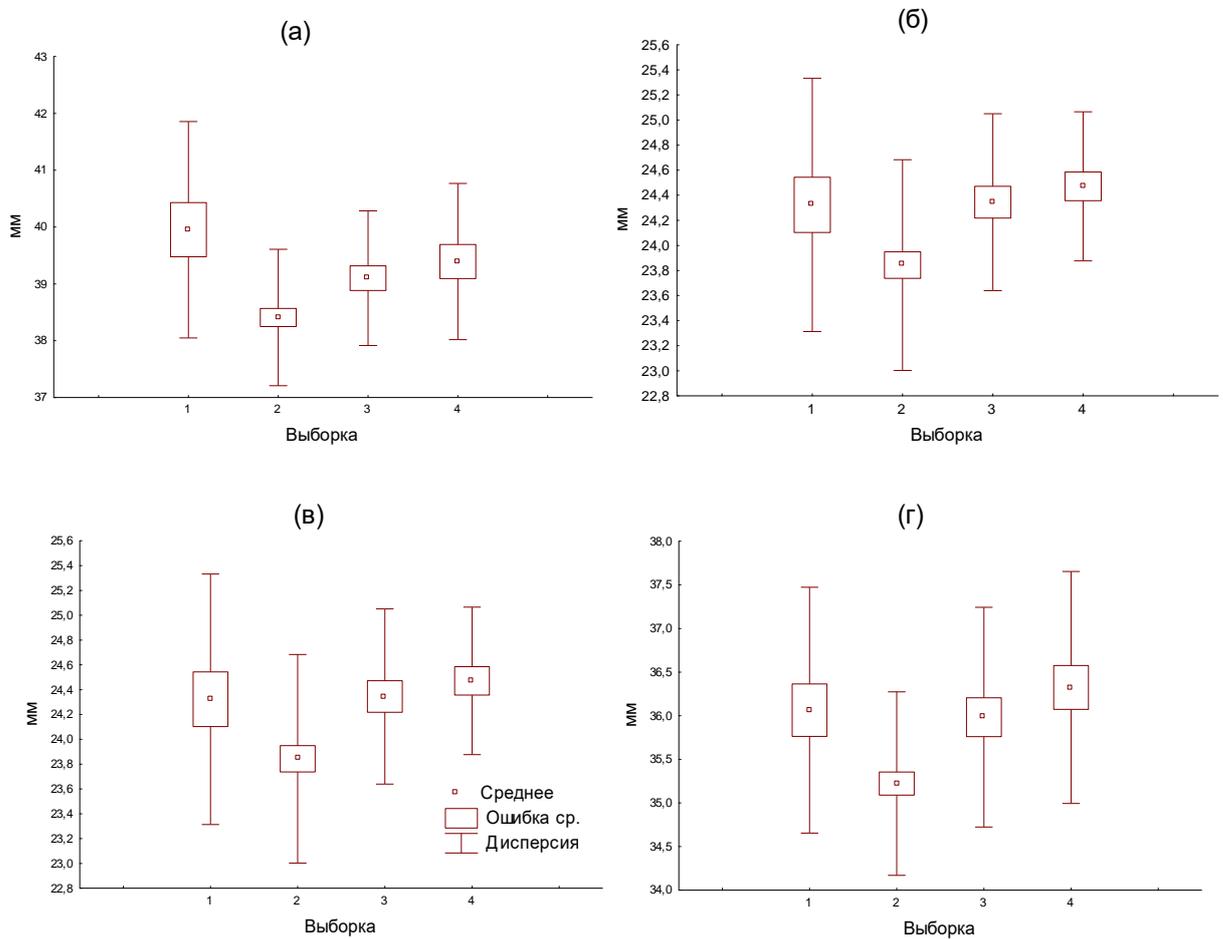


Рис. 22. Различия выборок самцов лесного хоря по наиболее изменчивым метрическим признакам. а – скуловая ширина черепа; б – высота черепа в области барабанных камер; в – длина нижней челюсти; г – мастоидная ширина. Обозначение выборок: 1 – Нелидовский р-н, 2 – Оленинский р-н, 3 – Удомельский р-н, 4 – Торопецкий р-н. (по: Кораблев и др., 2015).

Дискриминантный анализ не подтверждает различий между выборками, продемонстрированных дисперсионным анализом (табл. 44).

Таблица 44. Общая оценка качества дискриминантного анализа для четырех выборок самцов хоря.

№ признака	Вилкоксон-ламбда	Частичный Вилкоксон-ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толерантность	Коэф. детерминации
1	0.571	0.921	1.449	0.239	0.022	0.978
2	0.542	0.972	0.491	0.690	0.020	0.980
3	0.569	0.926	1.364	0.264	0.046	0.954

4	0.572	0.921	1.468	0.234	0.135	0.865
5	0.534	0.987	0.232	0.873	0.349	0.651
6	0.559	0.942	1.039	0.383	0.300	0.700
7	0.536	0.982	0.308	0.820	0.261	0.739
8	0.540	0.975	0.433	0.730	0.288	0.712
9	0.570	0.923	1.419	0.248	0.548	0.452
10	0.535	0.985	0.267	0.849	0.443	0.557
11	0.546	0.964	0.638	0.594	0.185	0.815
12	0.568	0.927	1.341	0.271	0.371	0.629
13	0.553	0.951	0.873	0.461	0.518	0.482

Среднее значение критерия Вилкоксона-Ламбда равно 0.53 и значения F критерия говорят об относительно невысоком качестве распознавания выборок, что подтверждается отсутствием статистической значимости различий  $p$  (Кораблев и др., 2015). Среднее качество классификации составляет около 66% (табл. 45).

Таблица 45. Оценка качества дискриминации (метрика Евклида) по частоте корректной классификации.

Выборка	Процент корректной дискриминации	Выборка			
		Удомельская $p=0.17910$	Нелидовская $p=0.13433$	Оленинская $p=0.52239$	Торопецкая $p=0.16418$
Удомельская	25.00	3	0	7	2
Нелидовская	44.44	1	4	3	1
Оленинская	91.43	1	1	32	1
Торопецкая	45.45	2	0	4	5
Всего	65.67	7	5	46	9

Для представления выборок в системе ортогональных координат выполнен многомерный канонический анализ (табл. 46, рис. 23).

Таблица 46. Тесты значимости осей канонического анализа.

Ось	Нагрузка (Дисперсия)	Каноническая корреляция	Вилкоксона-Ламбда	Хи-квадрат	Число степеней свободы	Уровень значимости
0	0.400	0.535	0.526	36.897	39.000	0.566
1	0.181	0.391	0.737	17.531	24.000	0.825
2	0.149	0.360	0.870	7.983	11.000	0.715

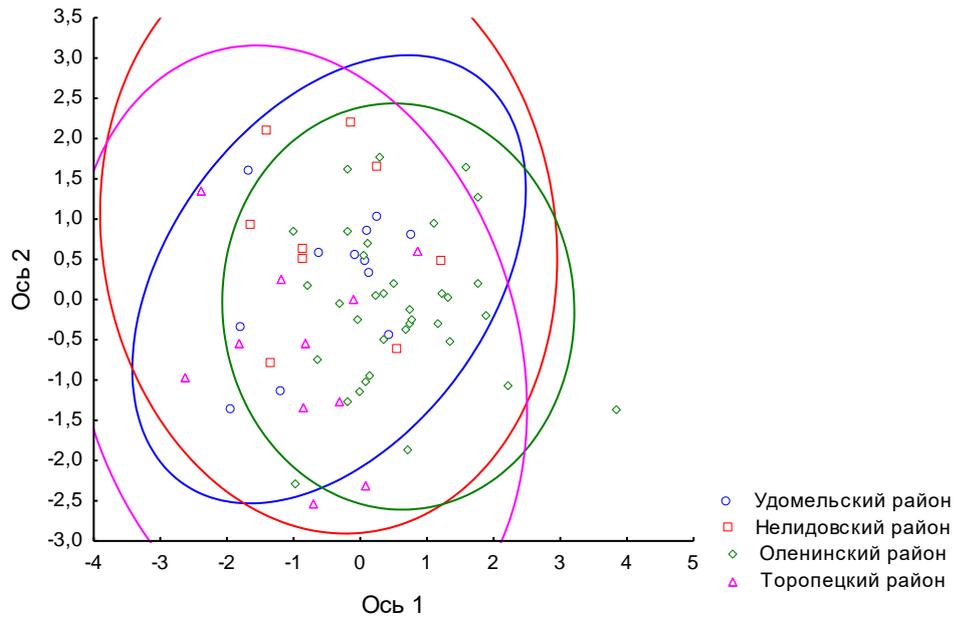


Рис. 23. Положение самцов хоря в пространстве первых двух осей канонического анализа (по: Кораблев и др., 2015).

По величине хи-квадрат наибольшей значимостью обладают две первые оси, однако их статистическая достоверность ниже порогового уровня значимости (Кораблев и др., 2015). Значения коэффициентов (табл. 47) указывают то, что первая ось канонического анализа описывает изменчивость в основном трех признаков: длину нижней челюсти, скуловую ширину, мастоидную ширину. Вторая ось в большей степени описывает изменчивость кондиллобазальной длины черепа, ширину роострума, коронарную длину первого нижнего моляра.

Таблица 47. Стандартизированные коэффициенты чувствительности промеров к осям канонического анализа.

Признак	Ось 1	Ось 2	Ось 3
1	-0.109	<b>-0.166</b>	0.409
2	-0.101	-0.078	0.427
3	-0.070	-0.013	0.466
4	<b>-0.353</b>	-0.035	0.290
5	-0.282	-0.147	0.287
6	0.026	<b>-0.328</b>	0.566
7	<b>-0.391</b>	0.057	0.136
8	<b>-0.395</b>	0.026	0.223
9	0.038	-0.035	-0.089
10	-0.101	-0.068	0.150
11	-0.181	-0.024	0.540
12	0.080	-0.064	0.222
13	-0.070	<b>-0.400</b>	-0.017

В пространстве осей канонического анализа выборки занимают перекрывающиеся области. В наибольшей степени совпадает положение выборок Нелидовского и Удомельского районов. Относительно них, животные Оленинского и Торопецкого районов накладываются друг на друга в меньшей степени, первые занимают поле графика, соответствующее меньшим значениям признаков, в то время как вторые – большим (Кораблев и др., 2015).

Вместе с тем, разные статистические подходы дают неодинаковые результаты. Это объясняется тем, что абсолютные значения признаков перекрываются во всех выборках, что хорошо видно на рисунке 22. Трансгрессия признаков и хорошо выраженные различия по их средним значениям позволяют сделать вывод, что мы имеем дело с одной популяцией, внутри которой имеются локальные группировки, обладающие морфологическим своеобразием (Кораблев и др., 2015). Для характеристики общего уровня различий большей информативностью обладают средние значения признаков. Одномерные средства анализа позволяют получить дискретное отображение морфотипов, в то время как многомерные статистические методы позволяют оценить качество различий, группируя особей по их индивидуальным характеристикам.

Диапазон изменчивости краниологических признаков (табл. 48–53) самцов хоря оказался сопоставим с таковым у американской норки Тверской области (табл. 38). Несколько повышенной изменчивостью выделяются хори Нелидовского района (Кораблев и др., 2015).

Таблица 48. Характеристика изменчивости метрических признаков самцов лесного хоря Удомельского района.

Признак	Min. – max.	$\sigma$	C.v.
1	61.68–68.86	1.91±0.24	2.92±0.37
2	57.18–63.54	1.87±0.23	3.1±0.39
3	43.09–48.16	1.37±0.17	2.98±0.37
4	36.83–41.54	1.2±0.15	3.06±0.38
5	22.68–25.53	0.71±0.09	2.92±0.07
6	14.89–17.02	0.58±0.07	3.6±0.45
7	36.69–41.47	1.18±0.15	3.02±0.38
8	33.10–38.55	1.26±0.16	3.5±0.44
9	14.28–17.19	0.65±0.08	4.05±0.51
10	19.19–25.24	1.56±0.20	7.27±0.91
11	18.57–22.07	0.93±0.12	4.61±0.58
12	3.42–4.28	0.21±0.03	5.48±0.69
13	7.81–9.15	0.34±0.04	4.09±0.51

Таблица 49. Характеристика изменчивости метрических признаков самцов лесного хоря Нелидовского района.

Признак	Min. – max.	$\sigma$	C.v.
1	56.27–69.91	2.62±0.28	3.99±0.43
2	52.50–63.86	2.29±0.24	3.79±0.40
3	39.14–48.93	1.88±0.20	4.11±0.44
4	34.21–41.34	1.51±0.16	3.85±0.41
5	21.00–25.86	1.01±0.11	4.15±0.44
6	13.91–17.18	0.86±0.09	5.43±0.58
7	36.88–43.58	1.9±0.20	4.76±0.51
8	32.55–38.60	1.41±0.15	3.91±0.42
9	12.40–17.57	1.37±0.15	8.68±0.93
10	17.31–24.02	1.65±0.18	7.72±0.82
11	16.71–21.39	1.05±0.11	5.26±0.56
12	3.35–3.96	0.18±0.02	4.8±0.51
13	7.11–8.87	0.38±0.04	4.63±0.49

Таблица 50. Характеристика изменчивости метрических признаков самцов лесного хоря Оленинского района.

Признак	Min. – max.	$\sigma$	C.v.
1	61.24–68.29	1.56±0.14	2.41±0.22
2	56.42–62.84	1.45±0.13	2.43±0.22
3	42.80–47.62	1.09±0.10	2.41±0.22
4	35.50–40.63	1.14±0.10	2.97±0.27
5	20.98–25.67	0.84±0.08	3.52±0.32
6	14.60–17.51	0.55±0.05	3.4±0.31
7	36.11–41.38	1.2±0.11	3.12±0.28
8	32.68–37.35	1.05±0.10	2.98±0.27
9	14.61–19.91	0.89±0.08	5.54±0.50
10	18.62–23.15	1.03±0.09	4.9±0.44
11	17.58–21.60	0.85±0.08	4.33±0.39
12	3.34–4.12	0.17±0.02	4.49±0.41
13	7.61–8.82	0.26±0.02	3.13±0.28

Таблица 51. Характеристика изменчивости метрических признаков самцов лесного хоря Торопецкого района.

Признак	Min. – max.	$\sigma$	C.v.
1	61.32–70.89	1.99±0.28	3.02±0.42
2	56.28–65.80	2.02±0.28	3.33±0.46
3	41.47–49.75	1.56±0.22	3.4±0.47
4	37.18–43.64	1.43±0.20	3.62±0.50
5	22.94–25.86	0.59±0.08	2.41±0.33
6	14.78–18.08	0.71±0.10	4.34±0.60
7	37.88–42.92	1.37±0.19	3.48±0.48
8	33.55–38.72	1.33±0.18	3.66±0.51
9	15.39–17.43	0.55±0.08	5.54±0.77
10	20.47–25.60	1.34±0.19	6.08±0.84
11	18.37–22.22	0.82±0.11	4.04±0.56
12	3.43–4.04	0.16±0.02	4.24±0.59
13	7.66–9.01	0.29±0.04	3.43±0.48

Таблица 52. Характеристика изменчивости метрических признаков самок лесного хоря.

Признак	Min. – max.	$\sigma$	C.v.
1	53.93–59.52	1.40±0.26	2.49±0.45
2	49.66–55.10	1.36±0.25	2.63±0.48
3	37.65–41.92	1.07±0.19	2.71±0.49
4	31.01–34.65	0.91±0.17	2.79±0.51
5	19.57–22.15	0.65±0.12	3.05±0.56
6	11.98–14.01	0.51±0.09	3.90±0.71
7	31.32–34.07	0.69±0.13	2.12±0.39
8	28.77–31.42	0.66±0.12	2.24±0.41
9	13.21–15.65	0.61±0.11	4.18±0.76
10	16.25–19.19	0.74±0.13	4.15±0.76
11	14.33–16.79	0.62±0.11	3.93±0.72
12	2.76–3.32	0.14±0.03	4.59±0.84
13	6.92–8.40	0.37±0.07	4.98±0.91

Таблица 53. Средние значения изменчивости метрических признаков самцов лесного хоря Тверской области.

Выборка (пол)	$\sigma$	C.v. (%)
Удомельская (♂)	1.06±0.13	3.89±0.54
Нелидовская (♂)	1.39±0.15	5.01±0.53
Оленинская (♂)	0.93±0.08	3.51±0.32
Торопецкая (♂)	1.09±0.15	3.73±0.46
Все (♀)	0.75±0.14	3.37±0.61

Индивидуальная изменчивость черепов самцов проиллюстрирована на рис. 24.



Рис. 24. Индивидуальная изменчивость черепов самцов лесного хоря (по: Кораблев и др., 2015).

Пояснения в тексте.

Степень развития сагиттального гребня, размеры и форма os penis позволяют отличить молодых (до 1 года) животных от взрослых (Кораблев и др., 2015). Черепа под буквами б (инв. № 4.117.1), в (4.113.1) и г (4.114.1) собраны на территории Нелидовского района в один охотничий сезон 1994–95 гг. Все признаки указывают на то, что они принадлежат взрослым животным, тем не менее, череп 4.117.1 заметно меньше остальных. При этом череп хоря под буквой а (4.346.1), добытый в Оленинском районе в 2007–08 гг., и не уступающий им по размерам, принадлежит животному в возрасте менее одного года. Самый крупный череп под буквой д (4.88.1) оказался у хоря из зверохозяйства «Знаменское» Торопецкого района (возраст 13–14 мес.). При этом в зверохозяйстве селекция хоря не проводилась, и зверьки держались для экспериментов. Сопоставление черепов, представленных на рисунке, позволяет предположить, что размеры взрослых животных во многом зависят от условий обитания в первый год жизни, особенно от условий зимовки. При неблагоприятном сочетании климатических факторов и недостатка корма часть молодых хорей погибает, а некоторые отстают в развитии. По мнению П.И. Данилова и И.Л. Туманова (1976) упитанность старых особей в осенне-зимний период

значительно выше, чем сеголеток, что является одной из причин большей естественной смертности среди молодых животных. В природе некоторые хори в возрасте 7–9 месяцев весят всего 250–400 г, в то время как в неволе их вес может достигать 1260 г (Данилов, Русаков, 1969). У норок трудности зимнего периода сглаживаются за счет доступности корма, добываемого ими в воде: рыбы, лягушек и раков (Данилов, Русаков, 1969; Данилов, Туманов, 1976; Сидорович и др., 1997). Наличие в коллекции очень маленьких и очень больших черепов хоря отмечено в Польше, причем «гигантские» черепа, как их назвали авторы сообщения, поступали преимущественно из одного района (Buchalczyk, Ruprecht, 1977). Большой размах в размерах черепов взрослых особей хорька отмечает и В.Г. Гептнер (Гептнер и др., 1967).

Сравнение размеров черепов тверских хорей с немногочисленными, имеющимися в нашем распоряжении данными других авторов, позволяет констатировать, что они крупнее зверьков Татарии и практически равны хорям северо-западных областей России (Кораблев и др., 2015). Так, в Ленинградской, Новгородской и Псковской обл. кондилобазальная длина черепа самцов составила  $65.50 \pm 0.50$  мм (колебания от 60.2 до 69.6), скуловая ширина –  $39.60 \pm 0.40$  мм (38.00–43.90). У тверских хорей эти промеры составили в среднем для всех выборок  $65.37 \pm 0.37$  мм (56.27–70.89) и  $39.21 \pm 0.29$  мм (36.1–43.58). У самок на северо-западе кондилобазальная длина черепа в среднем равна  $55.10 \pm 0.40$  мм (53.3–57.1), скуловая ширина –  $32.10 \pm 0.20$  мм (30.8–33.1), а у тверских самок хорей –  $56.14 \pm 0.36$  мм (53.93–59.52) и  $32.43 \pm 0.18$  мм (31.32–34.07), соответственно. Коэффициент вариации у самцов, рассчитанный по размаху варьирования (Зайцев, 1973) на основе данных, приводимых П.И. Даниловым и И.Л. Тумановым (1976) для признаков 1, 5, 7 и 9 составил  $5.91 \pm 2.23$ , в Тверской обл. –  $3.91 \pm 0.08$ . Изменчивость этих же промеров у самок оказалась практически одинакова в двух географических районах: на Северо-Западе России –  $2.73 \pm 0.91$ , в Тверской области –  $2.96 \pm 0.36$ .

Обнаруженная нами изменчивость лесного хоря на сравнительно небольшом географическом масштабе, наиболее вероятно, обусловлена неравномерным воздействием временных экологических факторов в разных частях изучаемой территории. Выявленные изменения морфологического облика локальных группировок могут являться начальными стадиями формирования внутривидовых структур, обладающих морфологическим своеобразием и вносить определенный вклад в общую фенотипическую изменчивость популяций (Кораблев и др., 2015).

#### 5.4. Лесная куница

Для краниометрического анализа использован 151 череп. Материал собран на территории трех административных районов Тверской обл.: Удомельский район – 60 экз. (33

самца и 27 самок), Нелидовский район – 43 экз. (26 самцов и 17 самок), Торопецкий район – 48 (29 самцов и 19 самок).

Анализ средних значений промеров (табл. Б.4 Приложения Б) и статистических параметров, рассчитанных на их основе, свидетельствует о большом сходстве самцов в локальных участках сбора материала и некотором своеобразии выборки самок Нелидовского района (Кораблев и др., 2016а) (табл. 54).

Таблица 54. Результаты попарного сравнения выборок лесной куницы на основе одновариантного дисперсионного анализа, LSD-test (номера признаков, по которым обнаружены достоверные различия на уровне  $p < 0.05$ ) (по: Кораблев и др., 2016а).

Выборка	Удомельская	Нелидовская	Торопецкая
	самцы		
Удомельская		–	13
Нелидовская	3, 6, 7		13
Торопецкая	–	3, 6, 7	
	самки		

Незначительные различия между самцами куницы сопоставимы с таковыми у европейской норки и существенно ниже, чем у хоря и американской норки (Кораблев и др., 2016а). Тем не менее, установление региональных различий на основе сравнения трех выборок (табл. 55) указывает на повышенный полиморфизм признака 13 (длина коронки  $M_1$ ) у самцов.

Таблица 55. Результаты одномерного дисперсионного анализа самцов лесной куницы (установление региональных различий).

№ признака	Сумма квадратов межгрупповая	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Число степеней свободы	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости различий
1	0.194	0.097	104.546	36	2.904	0.033	0.967
2	0.580	0.290	98.682	37	2.667	0.109	0.897
3	0.315	0.158	50.079	35	1.431	0.110	0.896
4	6.460	3.230	70.681	34	2.079	1.554	0.226
5	2.229	1.114	29.237	39	0.750	1.486	0.239
6	0.525	0.262	14.662	40	0.367	0.716	0.495

7	2.592	1.296	187.615	38	4.937	0.262	0.771
8	1.779	0.889	39.286	40	0.982	0.906	0.412
9	6.553	3.277	57.157	36	1.588	2.064	0.142
10	1.939	0.969	74.904	36	2.081	0.466	0.631
11	0.121	0.060	25.786	36	0.716	0.084	0.919
12	0.047	0.023	0.690	34	0.020	1.152	0.328
<b>13*</b>	<b>0.420</b>	<b>0.210</b>	<b>1.253</b>	<b>29</b>	<b>0.043</b>	<b>4.861</b>	<b>0.015</b>

\* достоверно различающиеся (при  $p \leq 0.05$ ) признаки выделены полужирным.

Визуализация (рис. 25) этого факта позволяет отметить, что с учетом пределов статистической ошибки длина коронки первого премоляра на нижней челюсти у торопецких куниц больше, чем в других районах (Кораблев и др., 2016а). Примечательно то, что в двух близко расположенных районах (Нелидовском и Торопецком) не перекрываются пределы ошибок средних значений признака и их дисперсии.

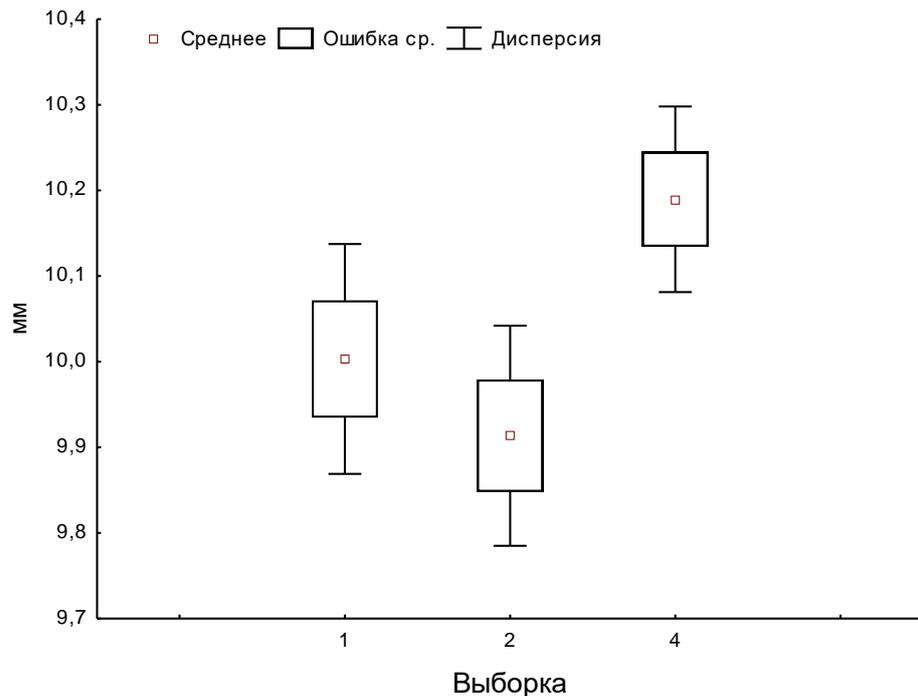


Рис. 25. Различия выборок самцов куницы по признаку «длина коронки первого нижнего моляра». Выборки: 1 – Удомельский район; 2 – Нелидовский район; 3 – Торопецкий район (по:

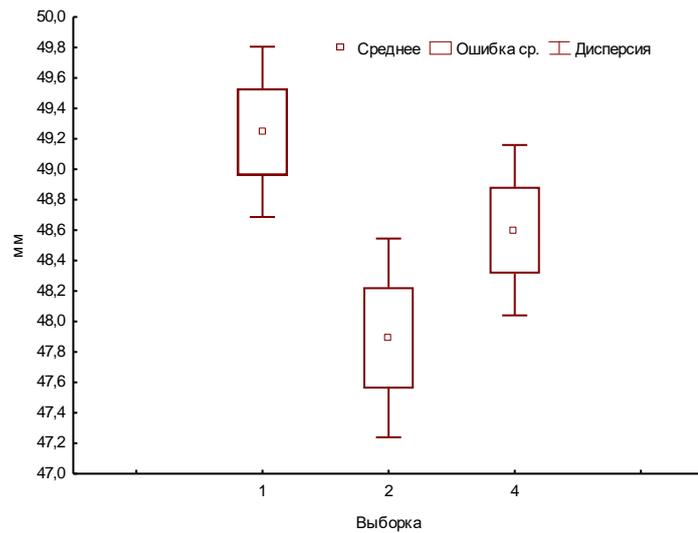
На черепах самок наиболее полиморфными оказались признаки: 3 (расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия), 6 (ширина верхней челюсти над клыками) и 7 (наибольшая скуловая ширина) (Кораблев и др., 2016а) (табл. 56).

Таблица 56. Результаты одномерного дисперсионного анализа самок лесной куницы (установление региональных различий).

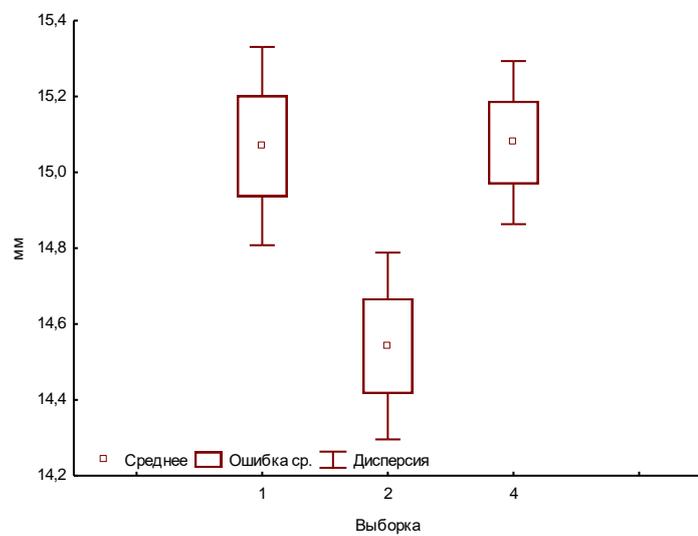
№ признака	Сумма квадратов межгрупповая	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Число степеней свободы	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости различий
1	8.610	4.305	53.779	27	1.992	2.161	0.135
2	12.449	6.224	52.482	26	2.019	3.084	0.063
<b>3*</b>	<b>6.381</b>	<b>3.191</b>	<b>24.374</b>	<b>26</b>	<b>0.937</b>	<b>3.403</b>	<b>0.049</b>
4	1.455	0.727	21.500	27	0.796	0.913	0.413
5	1.346	0.673	23.072	25	0.923	0.729	0.492
<b>6</b>	<b>1.171</b>	<b>0.585</b>	<b>4.250</b>	<b>26</b>	<b>0.163</b>	<b>3.580</b>	<b>0.042</b>
<b>7</b>	<b>13.441</b>	<b>6.720</b>	<b>17.011</b>	<b>24</b>	<b>0.709</b>	<b>9.482</b>	<b>0.001</b>
8	1.855	0.927	23.590	26	0.907	1.022	0.374
9	1.547	0.774	42.303	29	1.459	0.530	0.594
10	4.083	2.042	20.050	26	0.771	2.647	0.090
11	0.993	0.497	11.922	26	0.459	1.083	0.353
12	0.029	0.014	0.501	28	0.018	0.808	0.456
13	0.321	0.160	2.122	22	0.096	1.662	0.213

\* достоверно различающиеся (при  $p \leq 0.05$ ) признаки выделены полужирным.

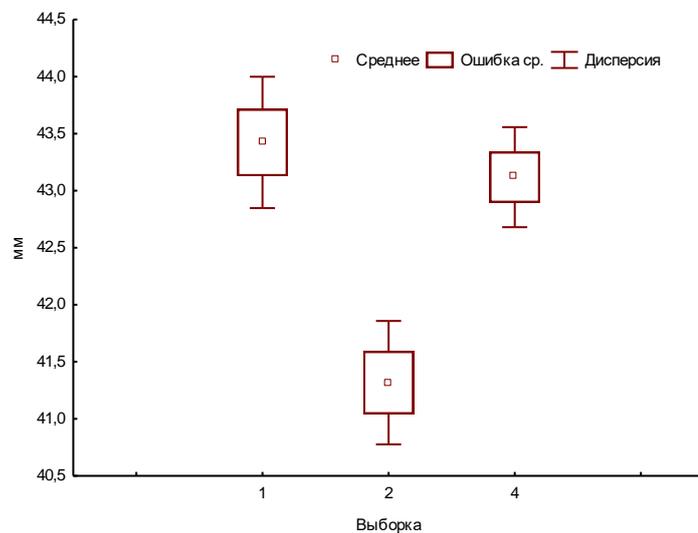
На графиках (рис. 26) хорошо видно, что самки куницы Нелидовского района отличаются от других выборок меньшими размерами.



а



б



в

Рис. 26. Различия выборок самок лесной куницы по метрическим признакам. а – длина от барабанной камеры до подглазничного отверстия; б – наибольшая скуловая ширина; в – ширина верхней челюсти над клыками. Выборки: 1 – Удомельский район; 2 – Нелидовский район; 3 – Торопецкий район (по: Кораблев и др., 2016а).

На графиках наиболее контрастно выглядят различия, связанные с промерами ширины (признаки 6 и 7), у которых не перекрываются не только пределы статистической ошибки, но и значения дисперсий (Кораблев и др., 2016а). Меньшие размеры двух промеров, связанных с шириной черепа, и отсутствие различий в кондилобазальной длине, позволяют говорить не об общем уменьшении черепа, а об определенной тенденции в изменении его пропорций. На это указывают и различия размеров признака 3, который является составляющей частью стабильного в нашем случае признака 1. Все это может свидетельствовать о реальности существования внутривидовых группировок лесной куницы, обладающих некоторым морфологическим своеобразием в рамках общего фенотипа популяции.

Многомерный дискриминантный анализ самцов лесной куницы не выявил признаков, вносящих достоверный вклад в разделение выборок (табл. 57).

Таблица 57. Оценка качества дискриминантного анализа для трёх выборок самцов лесной куницы с промерами, включенными в расчет уравнений дискриминации.

№ признака	Вилкоксона-ламбда	Частичный Вилкоксона-ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толерантность	Кэфф. детерминации
1	0.295	0.993	0.043	0.958	0.047	0.953
2	0.310	0.943	0.391	0.684	0.028	0.972
3	0.309	0.948	0.354	0.709	0.106	0.894
4	0.395	0.742	2.263	0.143	0.265	0.735
5	0.317	0.922	0.548	0.591	0.346	0.654
6	0.336	0.872	0.953	0.411	0.240	0.760
7	0.307	0.954	0.313	0.737	0.210	0.790
8	0.342	0.856	1.096	0.363	0.421	0.579
9	0.337	0.868	0.989	0.398	0.437	0.563
10	0.316	0.927	0.510	0.612	0.489	0.511
11	0.313	0.934	0.460	0.641	0.233	0.767
12	0.302	0.968	0.213	0.811	0.424	0.576
13	0.303	0.967	0.219	0.806	0.237	0.763

При этом качество классификации выборок дискриминантным анализом показывает достаточно хорошие результаты. Безошибочно распознаются самцы Нелидовского района (табл. 58).

Таблица 58. Оценка качества классификации (метрика Евклида) выборок лесной куницы по частоте корректной дискриминации (самцы).

Выборка	Процент корректной дискриминации	Выборка		
		Удомельская $p = 0.429$	Нелидовская $p = 0.214$	Торопецкая $p = 0.357$
Удомельская	91.67	11	0	1
Нелидовская	100.00	0	6	0
Торопецкая	80.00	2	0	8
Всего	89.29	13	6	9

Характер распределения выборок в осях канонического анализа указывает на чуть лучшее распознавание самцов Нелидовского района, две другие выборки практически не различаются (рис. 27).

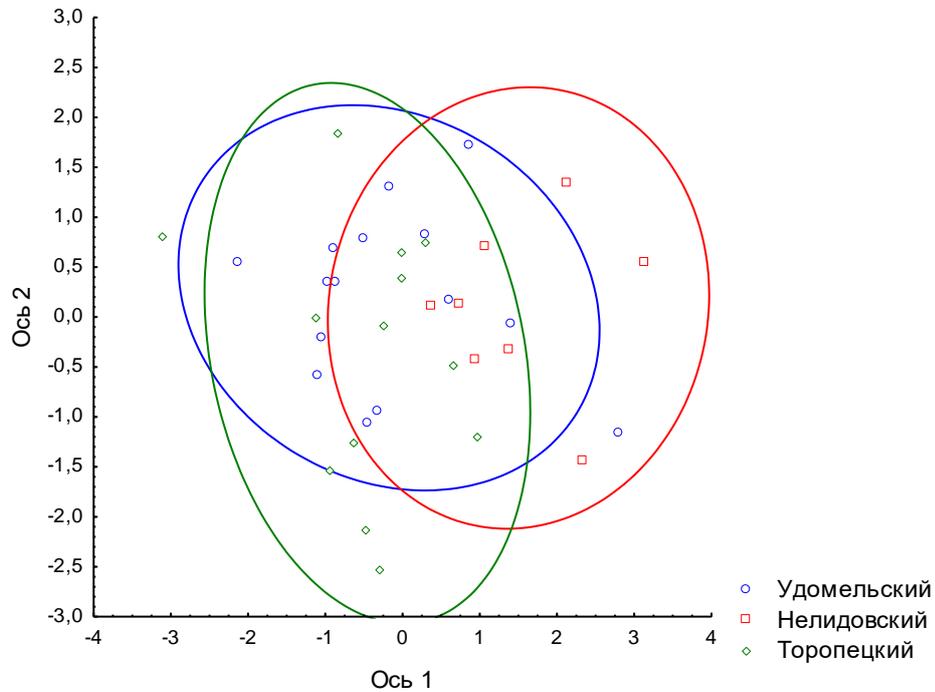


Рис. 27. Положение самцов лесной куницы в первых двух осях канонического анализа. Первая ось связана с признаками 4 и 6, вторая – 2, 3 и 8.

Выборки самок достоверно различаются только по длине нижней челюсти (промер 4) (табл. 59).

Таблица 59. Оценка качества дискриминантного анализа для трёх выборок самок лесной куницы с промерами, включенными в расчет уравнений дискриминации.

№ признака	Вилкоксон лямбда	Частичный Вилкоксон лямбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толерант- ность	Кэфф.детер- минации
1	0.033	0.865	0.548	0.601	0.037	0.963
2	0.053	0.544	2.932	0.119	0.010	0.990
3	0.041	0.701	1.492	0.289	0.038	0.962
<b>4</b>	<b>0.096</b>	<b>0.301</b>	<b>8.125</b>	<b>0.015</b>	<b>0.043</b>	<b>0.957</b>
5	0.029	0.983	0.059	0.943	0.300	0.700
6	0.030	0.964	0.129	0.881	0.107	0.893
7	0.050	0.581	2.528	0.149	0.152	0.848
8	0.033	0.861	0.565	0.592	0.196	0.804
9	0.029	0.984	0.058	0.944	0.113	0.887
10	0.034	0.860	0.569	0.590	0.175	0.825
11	0.030	0.958	0.153	0.861	0.479	0.521
12	0.045	0.634	2.023	0.203	0.137	0.863

При этом дискриминантным анализом особи безошибочно классифицируются в свои выборки (табл. 60).

Таблица 60. Оценка качества классификации (метрика Евклида) выборок лесной куницы по частоте корректной дискриминации (самки).

Выборка	Процент корректной дискрими- нации	Выборка		
		Удомельская p=0.455	Нелидовская p=0.182	Оленинская p=0.364
Удомельская	100	10	0	0
Нелидовская	100	0	4	0
Оленинская	100	0	0	8
Всего	100	10	4	8

Канонический дискриминантный анализ показывает, что с выраженной дистанцией выборка самок куницы Нелидовского района отличается от Торопецкого и Удомельского районов. Две последние различаются между собой в меньшей степени (рис. 28).

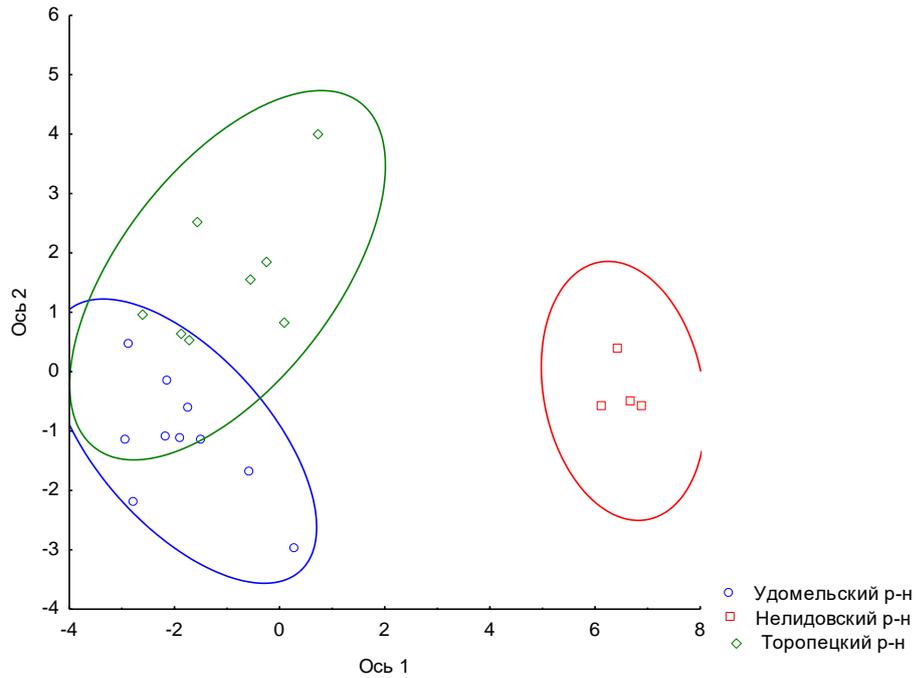


Рис. 28. Распределение самок лесной куницы в первых двух осях канонического анализа.

Первая ось связана с признаками 1, 2, 4, вторая – 2, 3, и 4.

Наиболее полные сведения по изменчивости краниометрических признаков лесной куницы имеются для животных Печеро-Илычского заповедника (Язан, 1970; Россолимо, Павлинов, 1974; Павлинов, 1977) и Северо-Запада России (Марвин, 1959; Когтева, 1974; Данилов, Туманов, 1976). Эти данные позволяют рассмотреть размеры черепов куницы из Тверской обл. в сравнительно-географическом аспекте. В работе И.Я. Павлинова (1977), посвященной возрастной изменчивости признаков черепа лесной куницы Печеро-Илычского заповедника, приводятся средние значения и диапазон изменчивости промеров для восьми возрастных классов у самцов и семи классов у самок. На большом фактическом материале (380 черепов самцов и 272 черепа самок) показано, что промеры, используемые цитируемым автором и нами, такие как кондилобазальная длина, ширина роострума, скуловая (наибольшая) ширина и заглазничная ширина постоянно увеличиваются с возрастом. Средние значения промеров тверских куниц соответствуют или превосходят размеры зверей Печерской тайги старших возрастных классов, то есть в возрасте 10 лет и более. Усредненные значения промеров для возрастных классов старше 1 года приведены в таблице 61.

Таблица 61. Средние значения и диапазон изменчивости промеров черепов лесной куницы в разных географических районах.

№ промера	Пол	Печеро-Илычский заповедник (Павлинов, 1974)	Мурманская обл. и северная Карелия (Кузнецов, 1941)	Южная Карелия (Данилов, Туманов, 1976)	Ленинградская область (Когтева, 1974)
1	♂	$81.67 \pm 0.40$ 76.50–87.60	$84.5 \pm 1.97$ 81.0–88.0	$83.8 \pm 1.53$ 80.8–87.4	$83.0 \pm 0.25$
	♀	$75.29 \pm 0.35$ 71.40–79.10	$79.0 \pm 2.11$ 77.0–83.0	$77.6 \pm 2.60$ 74.9–83.4	$76.1 \pm 0.40$
6	♂	$16.76 \pm 0.11$ 14.90–19.0			$16.8 \pm 0.09$
	♀	$15.10 \pm 0.23$ 13.60–16.60			$15.3 \pm 0.14$
7	♂	$47.60 \pm 1.29$ 42.0–52.0	$48.8 \pm 3.19$ 46.0–53.8	$48.8 \pm 1.62$ 46.8–53.3	$47.1 \pm 0.31$
	♀	$42.80 \pm 0.92$ 39.0–44.80	$45.0 \pm 2.11$ 42.3–49.3	$43.6 \pm 1.24$ 41.3–45.8	$43.0 \pm 0.24$
9	♂	$16.74 \pm 0.18$ 15.30–20.0			$17.6 \pm 0.27$
	♀	$15.86 \pm 0.18$ 14.0–18.20			$16.5 \pm 0.18$

Сравнительный анализ данных позволяет охарактеризовать куницу Тверской области как среднюю по размерам (Кораблев и др., 2016а). Кондилобазальная длина черепа тверских зверьков значительно превосходит таковую у куниц Печеро-Илычского заповедника, но уступает хищникам всех выборок из северо-западной части ареала. Вместе с тем, Н. Граков (1981) на основании изучения размеров черепа самцов из двенадцати географических районов показывает, что куницы достигают максимальных размеров в Смоленской области, расположенной наиболее близко к территории, на которой собран наш материал. К сожалению, эти данные автор приводит только в графической форме, не дающей представления о численности материала и времени его сбора. Как следует из работы И.Я. Павлинова (1977), при малых объемах материала возрастной состав выборок может существенно повлиять на средние значения признаков. Большинство цитируемых выше авторов, приводя краниометрическую характеристику куницы, оперируют незначительным объемом материала. При изучении морфологических особенностей куницы в Мурманской области и северной Карелии измерено 22 черепа самцов и 9 самок (Кузнецов, 1941), южной Карелии – 33 самца и 29 самок (Данилов, Туманов, 1976), Ленинградской области – 34 самца и 13 самок (Когтева, 1974). Объединенная выборка черепов Тверской обл. представлена сорока четырьмя самцами и тридцатью двумя самками. Разделив большой объем материала на возрастные группы, И. Павлинов получил выборки самцов от 89 (возраст до 1 года) до 9 (10–15 лет) черепов, а самок – от 118 до 4.

Вопрос о минимально допустимой величине пробы из популяции (выборки) рассматривался рядом авторов. И. Шмальгаузен (1935 по Егоров, 1983) и А. Яблоков (1966) рекомендуют использовать по 50 экз. Ю. Егоров (1983) считает, что при изучении слабо изменчивых признаков, к которым он относит краниологические, можно ограничиться 20–30 экз. Эти рассуждения справедливы по отношению к методам одномерной статистики, используемым цитируемыми авторами. Тем не менее, очевидно, что при уменьшении объема выборки увеличивается величина статистической ошибки, которая нивелирует тонкие различия. В этом случае целесообразно прибегать к объединению географически близких выборок или возрастных групп. При таком объединении материала можно констатировать, что размеры черепов куниц Тверской обл. превосходят печеро-илицких куниц и уступают хищникам северо-запада.

Изменчивость отдельных признаков (рис. 25, 26) и средние показатели изменчивости их совокупности (табл. 62–65) сопоставимы во всех трех выборках. Исключение составляет признак 9 (заглазничное сужение) у самок Нелидовского района, значение коэффициента вариации которого оказалось ниже, чем в двух других выборках. Наиболее вероятно, что это вызвано малым объемом выборки, что отразилось и на среднем значении показателя изменчивости в этом районе, но даже такие различия перекрываются статистической ошибкой (Кораблев и др., 2016а).

Таблица 62. Изменчивость метрических признаков куниц Удомельского района.

№ признака	Самцы			Самки		
	Min. – max.	$\sigma$	C.v.	Min. – max.	$\sigma$	C.v.
1	78.90–85.20	1.79±0.32	2.18±0.39	74.52–78.08	1.25±0.26	1.65±0.34
2	74.51–79.39	1.71±0.30	2.23±0.39	69.58–72.67	1.22±0.25	1.73±0.35
3	51.63–55.13	1.18±0.21	2.23±0.39	48.08–50.61	0.9±0.18	1.83±0.37
4	49.53–55.06	1.68±0.30	3.22±0.57	45.98–48.29	0.69±0.14	1.46±0.30
5	29.91–32.82	0.83±0.15	2.61±0.82	27.59–32.52	1.22±0.25	4.1±0.84
6	15.53–17.93	0.57±0.10	3.45±0.48	14.25–15.58	0.46±0.09	3.05±0.62
7	43.87–50.90	2.2±0.39	4.62±1.06	42.03–44.86	0.97±0.20	2.23±0.46
8	36.22–39.79	1.04±0.18	2.72±0.93	33.59–36.70	1.11±0.23	3.14±0.64
9	16.44–19.92	1.09±0.19	5.98±0.56	15.88–20.37	1.38±0.28	7.8±1.59
10	21.87–26.11	1.25±0.22	5.26±0.74	19.72–23.43	1.06±0.22	4.85±0.99
11	22.63–25.03	0.76±0.13	3.19±0.41	20.01–22.78	0.76±0.16	3.56±0.73
12	3.97–4.64	0.18±0.03	4.2±0.60	3.60–3.98	0.13±0.03	3.43±0.70
13	9.57–10.38	0.23±0.04	2.3±0.60	8.39–9.55	0.36±0.03	4.03±0.82
Среднее	–	1.12±0.20	3.4±0.60	–	0.89±0.18	3.3±0.67

Таблица 63. Изменчивость метрических признаков куниц Нелидовского района.

№ признака	Самцы			Самки		
	Min. – max.	$\sigma$	C.v.	Min. – max.	$\sigma$	C.v.
1	80.09–85.24	2.19±0.52	2.67±0.63	71.82–76.24	1.69±0.53	2.28±0.72
2	74.21–79.12	2.03±0.48	2.64±0.62	66.52–70.25	1.57±0.23	2.28±0.72
3	50.96–55.40	1.62±0.38	3.04±0.72	47.00–48.82	0.74±0.23	1.55±0.49
4	52.55–55.27	0.75±0.18	3.11±0.73	45.92–47.47	0.69±0.22	1.48±0.47
5	29.05–32.84	1.12±0.26	3.56±0.84	29.07–30.57	0.69±0.22	2.32±0.73
6	16.05–17.90	0.62±0.15	3.69±0.87	14.21–14.87	0.28±0.09	1.93±0.61
7	44.09–51.87	2.59±0.61	5.37±1.27	40.64–41.97	0.55±0.17	1.33±0.42
8	37.31–40.50	1.0±0.24	2.59±0.61	33.30–35.70	1.01±0.32	2.92±0.92
9	16.22–18.33	0.82±0.19	4.67±1.10	17.91–18.78	0.39±0.12	2.13±0.67
10	21.83–26.32	1.47±0.35	6.08±1.43	20.66–22.42	0.7±0.22	3.3±1.04
11	21.79–25.70	1.15±0.27	4.81±1.13	19.81–21.95	0.78±0.25	3.74±1.18
12	4.23–4.57	0.14±0.04	3.19±0.75	3.53–3.82	0.11±0.03	2.96±0.94
13	9.70–10.14	0.17±0.28	1.71±0.40	8.93–9.44	0.2±0.06	2.2±0.70
Среднее	–	1.21±0.28	3.63±0.91	–	0.72±0.23	2.34±0.74

Таблица 64. Изменчивость метрических признаков куниц Торопецкого района.

№ признака	Самцы			Самки		
	Min. – max.	$\sigma$	C.v.	Min. – max.	$\sigma$	C.v.
1	80.04–84.80	1.28±0.21	1.56±0.25	72.18–77.15	1.42±0.26	1.89±0.34
2	74.33–79.88	1.40±0.23	1.82±0.30	66.54–72.61	1.50±0.27	2.14±0.39
3	51.83–55.15	1.00±0.16	1.88±0.31	45.90–50.19	1.07±0.20	2.2±0.40
4	50.18–54.23	1.02±0.17	1.95±0.32	45.37–48.48	0.95±0.17	2.03±0.37
5	31.00–33.59	0.74±0.12	2.31±0.38	28.28–31.05	0.75±0.14	2.56±0.47
6	15.44–17.76	0.63±0.10	3.81±0.62	14.56–15.81	0.38±0.07	2.52±0.46
7	44.26–51.40	2.06±0.33	4.33±0.70	42.18–44.47	0.77±0.14	1.79±0.33
8	36.00–40.00	0.94±0.15	2.47±0.40	33.51–36.23	0.78±0.14	2.22±0.41
9	14.10–20.56	1.55±0.25	8.3±1.35	16.43–21.01	1.22±0.22	6.84±1.25
10	22.15–27.85	1.57±0.25	6.48±1.05	19.69–21.98	0.75±0.14	3.57±0.65
11	22.22–25.00	0.72±0.12	3.03±0.49	20.68–22.29	0.54±0.10	2.54±0.46
12	4.13–4.48	0.10±0.02	2.3±0.37	3.48–4.07	0.15±0.03	3.95±0.72
13	9.72–10.47	0.21±0.03	2.06±0.33	8.47–9.57	0.31±0.06	3.37±0.61
Среднее	–	1.02±0.17	3.25±0.53	–	0.81±0.15	2.89±0.53

Таблица 65. Средние значения показателей, характеризующих изменчивость метрических признаков куниц Тверской области (по: Кораблев и др., 2016а).

Выборка	Самцы		Самки	
	$\sigma$	C.v.	$\sigma$	C.v.
Удомельская	1.12±0.20	3.40±0.60	0.89±0.18	3.30±0.67
Нелидовская	1.21±0.28	3.63±0.91	0.72±0.23	2.34±0.74
Торопецкая	1.02±0.17	3.25±0.53	0.81±0.15	2.89±0.53
Тверская область	1.33 ± 0.14	4.02 ± 0.43	0.94 ± 0.11	3.37 ± 0.41

Средние значения коэффициента вариации у куниц Тверской области оказались близки к таковым в других частях ареала и могут быть охарактеризованы как низкие (Кораблев и др., 2016а). Значения коэффициента вариации рассчитаны нами по размаху варьирования признаков, которые взяты в цитируемых выше работах. Так, Cv признаков 1, 6, 7, и 9 у самцов Печерской тайги составил  $3.63\% \pm 0.15$ , а у самок –  $3.51\% \pm 0.43$ . У тверских куниц средние значения изменчивости этих признаков составили  $4.22\% \pm 0.77$  и  $2.95\% \pm 0.65$  соответственно. Изменчивость двух признаков (1 и 7) у самцов Мурманской обл. составила в среднем  $3.03\% \pm 0.46$ , у самок –  $3.86\% \pm 0.91$ , в Ленинградской области аналогичные показатели у самцов  $2.12\% \pm 0.26$ , у самок –  $2.66\% \pm 0.35$ , в Тверской обл.  $3.45\% \pm 0.72$  и  $1.86\% \pm 0.43$ .

### 5.5. Лисица обыкновенная

Для краниометрического анализа использован 341 череп. Материал разделен на выборки в соответствии с местами сбора в Тверской обл.: (1) район Центрально-Лесного заповедника (ЦЛЗ) – 130 экз. (67 самцов и 63 самки), (2) Зубцовский район – 81 экз. (48 самцов и 33 самки), (3) Удомельский район – 63 экз. (30 самцов и 33 самки), (4) Калининский район – 67 экз. (38 самцов и 29 самок).

Средние значения промеров краниометрических признаков лисицы представлены в табл. Б.5 Приложения Б.

Для оценки различий между локальными выборками на первом этапе применяли одномерный дисперсионный анализ. Краниометрические различия между выборками самцов достоверны по четырем признакам из 17, среди них: кондилобазальная длина черепа; расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; ширина роострума на уровне подглазничных отверстий; ширина на уровне яремных отростков (табл. 66).

Таблица 66. Результаты одномерного дисперсионного анализа самцов лисицы.

Признак	F	p
<b>1*</b>	<b>8.35</b>	<b>0.000</b>
<b>2</b>	<b>5.58</b>	<b>0.001</b>
3	2.56	0.055
4	0.30	0.825
5	2.35	0.073
6	0.02	0.995
7	0.17	0.914
8	0.92	0.430
9	1.02	0.383
10	2.37	0.072
11	2.44	0.065
12	1.52	0.209
13	0.79	0.498
14	2.19	0.090
<b>15</b>	<b>14.67</b>	<b>0.000</b>
<b>16</b>	<b>5.33</b>	<b>0.001</b>
17	1.40	0.243

\* выделены достоверно различающиеся признаки при  $p \leq 0.05$

Для оценки масштаба и характера географической изменчивости признаков черепа, отобранных с помощью дисперсионного анализа, построены коробчатые графики (рис. 29–30).

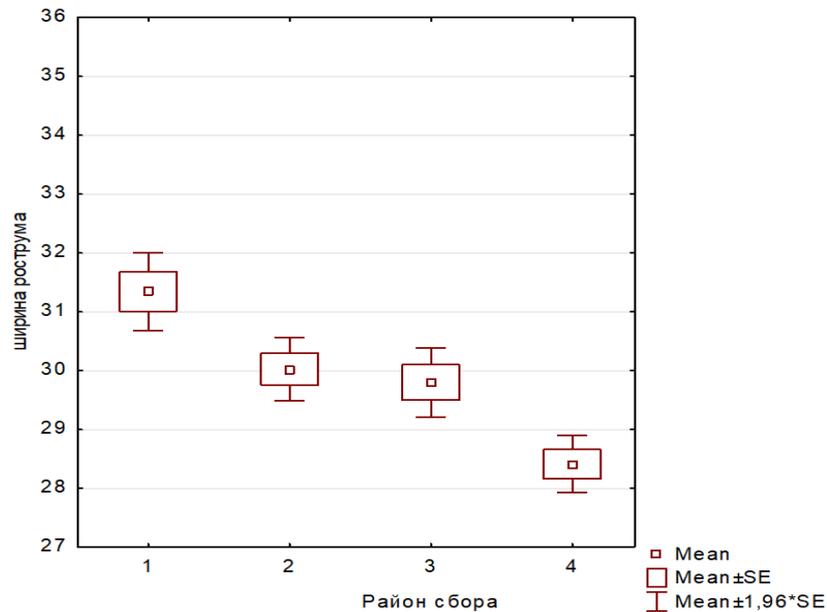


Рис. 29. Различия выборок самцов лисицы по признаку «ширина роострума». Выборки: 1 – ЦЛЗ, 2 – Зубцовский р-н, 3 – Удомельский р-н, 4 – Калининский р-н.

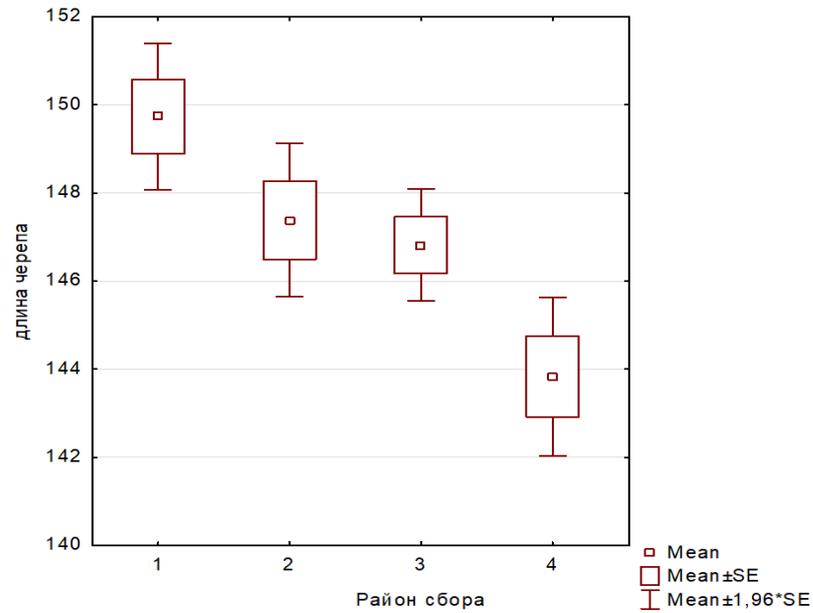


Рис. 30. Различия выборок самцов лисицы по признаку «кондилобазальная длина черепа».

Обозначения выборок те же, что на рис. 29.

Характер изменчивости самок отличается от самцов. Внутрипопуляционная структурированность выражена меньше на уровне F критерия, кроме того, признаки, достоверно различающиеся между локальными выборками, не совпадают с таковыми у самцов (табл. 67).

Таблица 67. Результаты одномерного дисперсионного анализа самок лисицы.

Признак	F-критерий	р-уровень значимости
1	1.85	0.140
2	1.23	0.300
3	1.99	0.117
4	2.63	0.051
<b>5*</b>	<b>3.23</b>	<b>0.023</b>
6	1.06	0.365
7	0.55	0.644
8	0.27	0.845
9	0.18	0.903
10	2.51	0.060
11	0.67	0.568
12	1.70	0.168
<b>13</b>	<b>3.42</b>	<b>0.018</b>
<b>14</b>	<b>3.23</b>	<b>0.024</b>
<b>15</b>	<b>11.28</b>	<b>0.000</b>
16	0.17	0.915
17	1.94	0.124

\* выделены достоверно различающиеся признаки при  $p \leq 0.05$

Коробчатые графики иллюстрируют географическую изменчивость наиболее полиморфного признака («ширина роострума») (рис. 20).

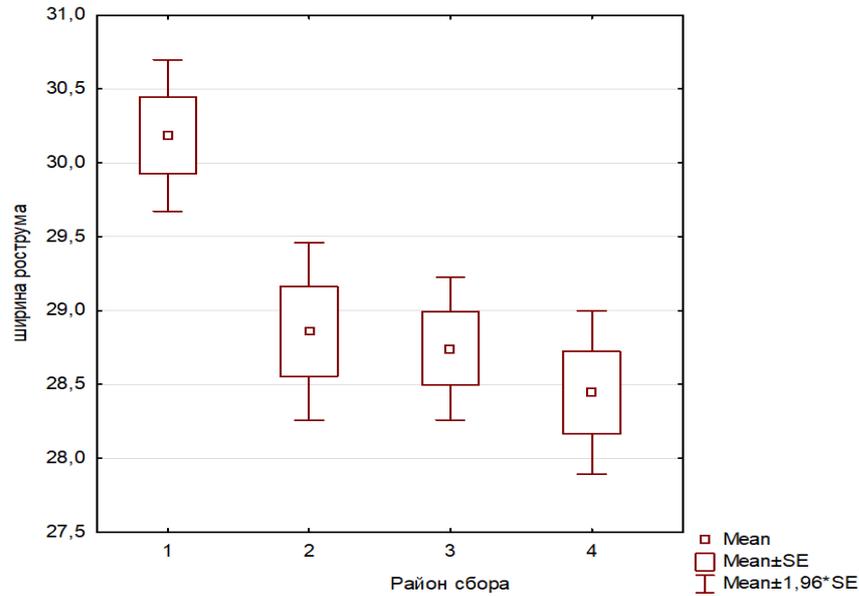


Рис. 31. Различия выборок самок лисицы по признаку «ширина роострума». Обозначения выборок те же, что на рис. 29.

На основании результатов апостериорного сравнения (LSD-test) выявлены признаки, по которым региональные выборки имеют достоверные различия (табл. 68)

Таблица 68. Характеристика различий выборок лисицы (номера признаков, по которым выявлены достоверные различия на основе дисперсионного анализа на уровне  $p < 0.05$ ).

Выборка	ЦЛЗ	Зубцовский р-н	Удомельский р-н	Калининский р-н
	самцы			
ЦЛЗ		10, 15	1, 2, 15	1, 2, 5, 15, 16
Зубцовский р-н	15		1, 3, 10, 14, 16	1, 2, 3, 11, 15, 16
Удомельский р-н	1, 15			
Калининский р-н	4, 5, 13, 15	3, 10, 14, 17	3, 10, 12, 13, 14, 17	
	самки			

Дискриминантный анализ позволил выделить три краниометрических признака, вносящих наибольший вклад в различия между выборками самцов: коронарная длина  $P^4$  (признак 5), скуловая ширина (признак 10), ширина роострума на уровне подглазничных отверстий (признак 15) (табл. 69).

Таблица 69. Общая оценка качества дискриминантного анализа выборок лисицы (самцы).

№ признака	Вилкоксона-ламбда	Частичный Вилкоксона-ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толерантность	Коэф.детерминации
1	0.529	0.971	1.610	0.189	0.279	0.721
2	0.524	0.981	1.034	0.379	0.147	0.853
3	0.518	0.993	0.380	0.767	0.223	0.777
4	0.519	0.990	0.537	0.657	0.745	0.255
<b>5</b>	<b>0.539</b>	<b>0.953</b>	<b>2.685</b>	<b>0.048</b>	<b>0.701</b>	<b>0.299</b>
6	0.516	0.997	0.182	0.908	0.602	0.398
7	0.518	0.992	0.422	0.738	0.433	0.567
8	0.519	0.991	0.496	0.685	0.555	0.445
9	0.523	0.982	0.972	0.407	0.764	0.236
<b>10</b>	<b>0.542</b>	<b>0.949</b>	<b>2.932</b>	<b>0.035</b>	<b>0.399</b>	<b>0.601</b>
11	0.519	0.990	0.530	0.662	0.182	0.818
12	0.521	0.987	0.704	0.551	0.351	0.649
13	0.519	0.990	0.569	0.637	0.438	0.562
14	0.528	0.974	1.455	0.229	0.549	0.451
<b>15</b>	<b>0.605</b>	<b>0.850</b>	<b>9.570</b>	<b>0.000</b>	<b>0.561</b>	<b>0.439</b>
16	0.536	0.959	2.294	0.080	0.700	0.300
17	0.520	0.989	0.618	0.604	0.732	0.268

Корректная классификация черепов в локальные выборки составила в среднем 59.6%. Лучшее качество распознавания в выборках 1 и 4, несколько худшее в выборке 2 (часть экземпляров ошибочно классифицируется в выборку 1), низкая корректная классификация в выборке 3, в ошибочной классификации наиболее часто она ассоциируются с выборками 1 и 2 (табл. 70).

Таблица 70. Оценка качества классификации (метрика Евклида) выборок лисицы по частоте корректной дискриминации (самцы).

Выборка	Процент корректной дискриминации	Выборка			
		ЦЛЗ	Зубцовский р-н	Удомельский р-н	Калининский р-н
ЦЛЗ	74.6	50	10	3	4
Зубцовский р-н	52.1	13	25	2	8
Удомельский р-н	30.0	7	8	9	6
Калининский р-н	65.8	1	9	3	25
Всего	59.6	71	52	17	43

Канонический дискриминантный анализ самцов показал наибольшую информативность двух первых осей. Первая ось канонической функции описывает изменчивость скуловой ширины (признак 10) и ширины роострума на уровне подглазничных отверстий (15), в то время как вторая ось – изменчивость признаков «расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости» (2) и «ширина на уровне яремных отростков» (16) (рис. 32).

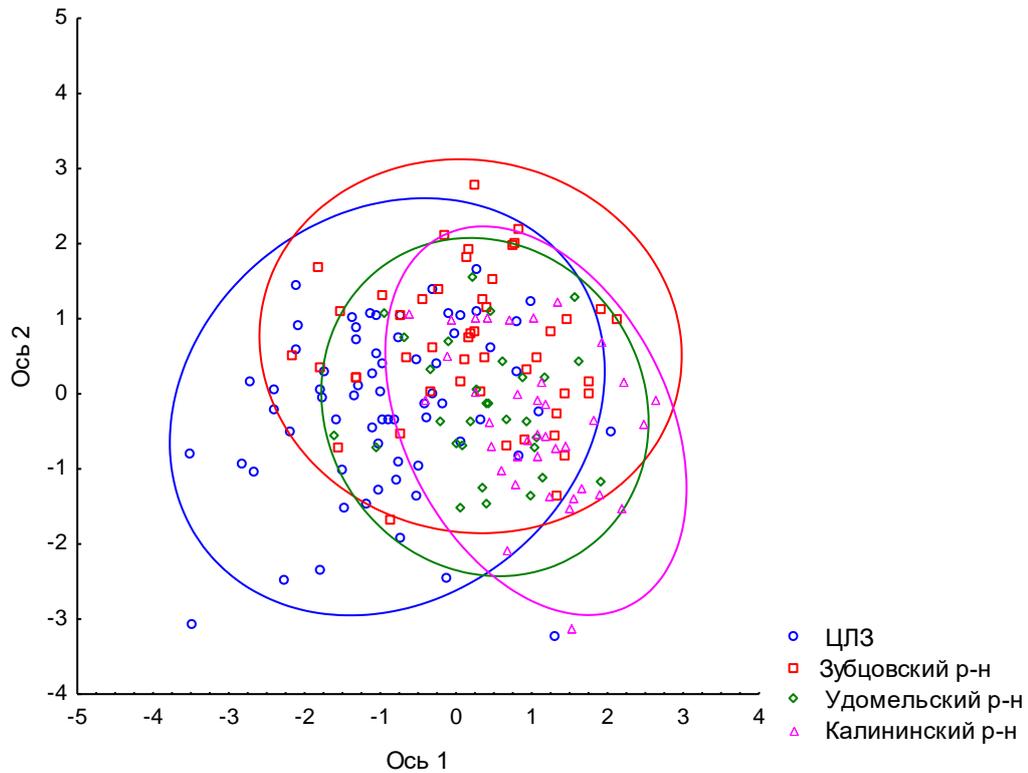


Рис. 32. Положение выборок самцов лисицы в пространстве осей канонического дискриминантного анализа.

Сопоставляя результаты одномерных и многомерных методов анализа можно заключить, что наибольший вклад в различия между выборками у самцов вносят признаки: «расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости» (2), «скуловая ширина» (10), «ширина роострума на уровне подглазничных отверстий» (15), «ширина на уровне яремных отростков» (16).

Дискриминантный анализ выборок самок позволил выделить два признака, проявивших достоверную географическую изменчивость: «длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставными и угловыми отростками» (11), «ширина роострума на уровне подглазничных отверстий» (15) (табл. 71).

Таблица 71. Общая оценка качества дискриминантного анализа выборок лисицы (самки).

№ признака	Вилкоксон-ламбда	Частичный Вилкоксон-ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толерантность	Коэф.детерминации
1	0.499	0.971	1.357	0.258	0.401	0.598
2	0.487	0.995	0.206	0.891	0.200	0.799
3	0.490	0.988	0.543	0.653	0.211	0.788
4	0.495	0.979	0.945	0.420	0.603	0.396
5	0.493	0.982	0.826	0.481	0.695	0.304
6	0.496	0.977	1.074	0.362	0.747	0.252
7	0.508	0.953	2.237	0.086	0.498	0.501
8	0.490	0.988	0.536	0.658	0.591	0.408
9	0.500	0.969	1.431	0.236	0.669	0.330
10	0.506	0.957	2.061	0.108	0.652	0.347
<b>11</b>	<b>0.514</b>	<b>0.943</b>	<b>2.768</b>	<b>0.044</b>	<b>0.336</b>	<b>0.663</b>
12	0.491	0.987	0.574	0.632	0.494	0.505
13	0.512	0.946	2.608	0.054	0.571	0.428
14	0.504	0.961	1.825	0.145	0.558	0.441
<b>15</b>	<b>0.611</b>	<b>0.793</b>	<b>11.963</b>	<b>0.000</b>	<b>0.584</b>	<b>0.415</b>
16	0.501	0.966	1.578	0.197	0.593	0.406
17	0.493	0.982	0.818	0.485	0.575	0.424

Средний уровень корректной классификации самок составляет 58.2%. Лучшее качество распознавания в выборке 1, наименьшее – в выборке 2. В большинстве случаев ошибочная классификация относит особей из Зубцовского района к выборке из района Центрально-Лесного заповедника (табл. 72).

Таблица 72. Оценка качества классификации (метрика Евклида) выборок лисицы по частоте корректной дискриминации (самки).

Выборка	Процент корректной дискриминации	Выборка			
		ЦЛЗ	Зубцовский р-н	Удомельский р-н	Калининский р-н
ЦЛЗ	73.0	46	8	6	3
Зубцовский р-н	42.4	8	14	5	6
Удомельский р-н	48.5	9	5	16	3
Калининский р-н	55.2	7	2	4	16
Всего	58.2	70	29	31	28

Результаты канонического анализа самок показали, что наибольшей информативностью обладают две первые оси. Однако у самок количество чувствительных к осям признаков

больше, чем у самцов. Первая ось описывает признаки: «кондилобазальная длина черепа» (1), «длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставными и угловыми отростками» (11), «ширина роострума на уровне подглазничных отверстий» (15). Вторая ось: «скуловая ширина» (10), «длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставными и угловыми отростками» (11), «наибольшая высота венечного отростка» (13); «ширина мозговой капсулы (максимальная)» (14), «максимальная высота черепа» (17) (рис. 33).

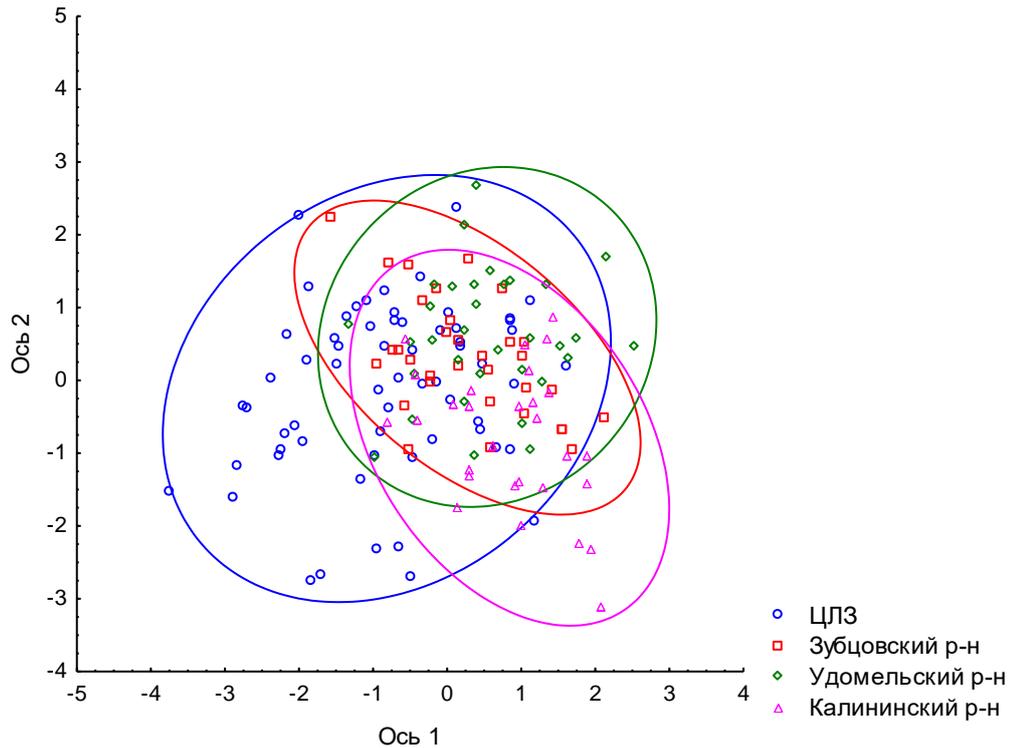


Рис. 33. Положение выборок самок лисицы в пространстве осей канонического дискриминантного анализа.

Визуально, как и в случае с самцами, наиболее отчетливо выделяется выборка 1. Сопоставление результатов дисперсионного и дискриминантного анализа показывает, что самок отличает более сложный характер изменчивости признаков по сравнению с самцами. В целом для самок наиболее значимыми переменными в разделении локальных выборок выступают признаки 11 и 15.

Суммируя результаты разных методов анализа самцов и самок, в качестве признака, наиболее изменчивого с позиций географического положения выборок, можно отметить ширину роострума на уровне подглазничных отверстий. Полученные результаты свидетельствуют об относительном морфологическом своеобразии животных из района Центрально-Лесного заповедника.

Средний для семнадцати признаков коэффициент вариации самцов составил  $4.69 \pm 0.38$ , самок –  $4.45 \pm 0.40$ , достоверные различия по критерию Вилкоксона между ними отсутствуют. Характеристика изменчивости метрических признаков лисицы представлена в табл. 73.

Таблица 73. Характеристика изменчивости метрических признаков лисицы ( $C_v$ , %). Верхняя строка – самцы, нижняя – самки.

Промер	Выборка			
	1	2	3	4
1	3.57±0.31	3.32±0.34	2.44±0.32	3.11±0.36
	2.90±0.26	2.82±0.35	2.54±0.31	2.56±0.34
2	3.43±0.30	3.01±0.31	2.47±0.32	3.19±0.37
	3.04±0.27	2.63±0.32	2.74±0.34	2.68±0.35
3	3.23±0.28	2.96±0.30	2.39±0.31	3.27±0.38
	2.75±0.24	3.00±0.37	3.29±0.40	3.13±0.41
4	5.14±0.44	6.58±0.67	5.74±0.74	2.82±0.32
	5.43±0.48	3.39±0.42	4.11±0.51	3.72±0.49
5	4.58±0.40	4.92±0.50	4.27±0.55	4.85±0.56
	4.44±0.40	5.19±0.64	3.66±0.45	5.05±0.66
6	7.66±0.66	6.42±0.66	5.38±0.69	6.15±0.71
	7.62±0.68	5.66±0.70	4.28±0.53	6.82±0.90
7	5.93±0.51	5.35±0.55	5.28±0.68	6.19±0.71
	5.31±0.47	4.85±0.60	4.73±0.58	4.96±0.65
8	7.84±0.68	6.09±0.62	7.72±1.00	8.58±0.98
	8.50±0.76	7.47±0.92	6.76±0.83	8.14±1.07
9	6.61±0.57	6.39±0.65	5.11±0.66	5.52±0.63
	7.64±0.68	6.12±0.75	6.58±0.81	5.71±0.75
10	4.17±0.36	3.16±0.32	2.87±0.37	4.38±0.50
	4.22±0.38	3.28±0.40	3.28±0.40	3.86±0.51
11	3.23±0.28	2.93±0.30	2.58±0.33	3.10±0.36
	2.84±0.25	2.82±0.35	2.74±0.34	3.86±0.51
12	3.48±0.30	2.97±0.30	2.80±0.36	3.04±0.35
	2.82±0.25	2.87±0.35	2.7±0.33	3.39±0.45
13	4.91±0.42	4.33±0.44	4.09±0.53	4.81±0.55
	5.01±0.45	3.81±0.47	4.05±0.50	6.09±0.80
14	3.16±0.27	2.50±0.26	2.31±0.30	2.63±0.30
	3.00±0.27	2.70±0.33	2.82±0.35	2.80±0.37
15	7.74±0.67	6.09±0.62	5.46±0.70	5.58±0.64
	6.66±0.59	4.84±0.60	4.29±0.53	5.37±0.71
16	4.25±0.37	3.91±0.40	4.53±0.58	5.47±0.63
	4.28±0.38	3.30±0.41	3.63±0.45	2.41±0.32
17	3.76±0.32	2.40±0.24	2.64±0.34	3.43±0.39
	3.16±0.28	2.11±0.26	2.44±0.30	3.03±0.40
Среднее	4.86±0.42	4.31±0.44	4.00±0.52	4.48±0.51
	4.68±0.42	3.93±0.48	3.80±0.47	4.33±0.57

Литературные данные позволяют провести сравнительных анализ краниометрической изменчивости вида в разных частях ареала. Так, средние значения коэффициента вариации самцов взрослых лисиц из Чехии по признакам 1, 7, 9, 10, 14 в среднем составляли 4.63, самок – 4.29 (Hartová-Nentvichová et al., 2010). У лисицы Тверской обл. значения коэффициента вариации для тех же пяти признаков в среднем составили у самцов – 4.49, у самок – 4.40. Приближенные значения коэффициента вариации, вычисленные по литературным данным, для лисиц Карелии по признакам 1, 10, 17 в среднем составили 3.65 у самцов и 3.14 у самок (Ивантер, 1969 по Данилов и др., 1979). По тем же признакам у лисиц Тверской обл. соответствующие показатели составили для самцов 3.66, для самок 3.30. На Северо-Западе России приближенные значения коэффициента вариации для признаков 1, 9, 10, 17 в среднем составляли для самцов – 3.79, для самок – 4.77 (Данилов и др., 1979). В Тверской обл. коэффициент вариации тех же признаков равен 3.43 у самцов и 3.35 у самок. Таким образом, изменчивость размерных признаков в изученной нами популяции соответствует изменчивости конспецификов в Чехии и Карелии и несколько ниже, чем в Северо-Западном регионе. Последнее может объясняться более разнообразными условиями обитания вида в пределах обширной территории Северо-Запада России.

Полученные результаты позволяют нам говорить о достоверных различиях внутривидовых группировок лисицы по отдельным размерным признакам черепа в пределах изученного региона (Кораблев и др., 2018б). Изменчивость лисицы обыкновенной на малом географическом масштабе (70–180 км) отмечалась в Великобритании (Huson, 1980). В качестве причин возникновения различий внутри популяции автор указывает на изменчивость факторов среды, значение которых на фоне отсутствия географических барьеров особенно выражено.

В изученной нами популяции лисицы 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. Однако влияние последнего фактора представляется несущественным, учитывая сравнительно низкую плотность населения вида в Тверской области (0.07–0.16, в среднем 0.1 ос. / км<sup>2</sup>) (Кораблев и др., 2018б) и отсутствие прямых конкурентов, с которыми можно было бы ожидать массовых межвидовых агрессивных контактов.

Стабильная численность и высокий уровень пространственной активности хищника, определяемый сравнительно большими участками обитания, наряду с отсутствием географических барьеров, должны способствовать осуществлению той или иной степени панмиксии на малой географической шкале. Выявленная изменчивость, на наш взгляд,

определяется комплементарным воздействием экологических факторов, среди которых на первое место выходят пищевые предпочтения животных и, вероятно, особенности мезоклимата, способствующие возникновению определенных адаптаций. Нельзя исключать и влияние на паттерны изменчивости географической дистанции между точками сбора материала, которая в отдельных случаях превышает 300 км.

### 5.6. Енотовидная собака

Для краниометрического анализа использовано 205 черепов. Среди них современные выборки из Удомельского района – 81 экз. (40 самцов, 41 самка) и охранной зоны ЦЛЗ – 47 экз. (28 самцов, 19 самок), а также выборки из Вышневолоцкого района Тверской обл. (1947–1949 гг.) – 51 экз. (18 самцов, 33 самки) и охранной зоны Дарвинского заповедника Вологодской обл. (1960–1964 гг.) – 26 экз. (13 самцов, 13 самок).

Средние значения краниометрических признаков изученных выборок енотовидной собаки представлены в табл. Б.6 Приложения Б.

Результаты дисперсионного анализа свидетельствуют о присутствии достоверной географической изменчивости в изученной популяции по ряду признаков. Статистически значимые различия между выборками самцов демонстрируют семь признаков (табл. 74).

Таблица 74. Результаты одномерного дисперсионного анализа самцов енотовидной собаки (установление региональных различий).

№ признака	Сумма квадратов межгрупповая	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости различий
<b>1*</b>	<b>304.303</b>	<b>50.717</b>	<b>3406.505</b>	<b>20.276</b>	<b>2.501</b>	<b>0.024</b>
<b>2</b>	<b>282.679</b>	<b>47.113</b>	<b>3070.874</b>	<b>18.388</b>	<b>2.562</b>	<b>0.021</b>
3	82.239	13.706	1651.670	9.831	1.394	0.219
4	18.766	3.127	360.206	2.118	1.476	0.189
<b>5</b>	<b>6.504</b>	<b>1.084</b>	<b>37.517</b>	<b>0.284</b>	<b>3.814</b>	<b>0.001</b>
6	0.638	0.127	11.313	0.133	0.959	0.447
<b>7</b>	<b>48.535</b>	<b>8.089</b>	<b>127.598</b>	<b>1.099</b>	<b>7.353</b>	<b>0.000</b>
8	25.382	4.230	946.884	5.809	0.728	0.627
9	6.116	1.019	462.142	2.718	0.374	0.894
10	96.615	16.102	1485.756	8.791	1.831	0.095

<b>11</b>	<b>204.282</b>	<b>34.047</b>	<b>1544.344</b>	<b>11.439</b>	<b>2.976</b>	<b>0.009</b>
<b>12</b>	<b>88.542</b>	<b>14.757</b>	<b>403.410</b>	<b>2.966</b>	<b>4.974</b>	<b>0.000</b>
<b>13</b>	<b>201.087</b>	<b>33.514</b>	<b>1061.102</b>	<b>6.758</b>	<b>4.958</b>	<b>0.000</b>

\* Достоверно различающиеся (при  $p \leq 0.05$ ) признаки выделены полужирным

По величине критерия Фишера и уровню достоверности наибольший вклад в выявленные различия вносят признаки: ширина заглазничного сужения (7), длина ряда коренных зубов верхней челюсти (12), длина ряда коренных зубов нижней челюсти (13), ширина верхней челюсти над клыками (5).

В выборках самок различия оказались более масштабными, достоверную изменчивость продемонстрировали десять признаков (табл. 75).

Таблица 75. Результаты одномерного дисперсионного анализа самок енотовидной собаки (установление региональных различий).

№ признака	Сумма квадратов межгрупповая	Межгрупповая дисперсия	Сумма квадратов внутригрупповая	Внутригрупповая дисперсия	F-критерий	Уровень значимости различий
<b>1</b>	<b>664.542</b>	<b>110.757</b>	<b>2103.410</b>	<b>12.747</b>	<b>8.688</b>	<b>0.0000</b>
<b>2</b>	<b>500.017</b>	<b>83.336</b>	<b>1963.864</b>	<b>12.429</b>	<b>6.704</b>	<b>0.0000</b>
<b>3</b>	<b>178.415</b>	<b>29.735</b>	<b>1015.081</b>	<b>6.304</b>	<b>4.716</b>	<b>0.0001</b>
<b>4</b>	<b>315.477</b>	<b>52.579</b>	<b>1119.248</b>	<b>8.229</b>	<b>6.388</b>	<b>0.0000</b>
<b>5</b>	<b>72.987</b>	<b>12.164</b>	<b>155.791</b>	<b>1.137</b>	<b>10.697</b>	<b>0.0000</b>
<b>6</b>	<b>224.728</b>	<b>37.454</b>	<b>1510.751</b>	<b>8.886</b>	<b>4.214</b>	<b>0.0005</b>
<b>7</b>	<b>27.511</b>	<b>4.585</b>	<b>293.176</b>	<b>1.724</b>	<b>2.658</b>	<b>0.0171</b>
8	42.933	7.155	953.002	5.706	1.253	0.2815
<b>9</b>	<b>252.029</b>	<b>42.004</b>	<b>743.645</b>	<b>4.990</b>	<b>8.416</b>	<b>0.0000</b>
10	0.428	0.071	9.358	0.096	0.741	0.6178
<b>11</b>	<b>8.572</b>	<b>1.428</b>	<b>39.208</b>	<b>0.282</b>	<b>5.065</b>	<b>0.0000</b>
12	17.852	2.975	258.752	1.522	1.954	0.0747
<b>13</b>	<b>58.699</b>	<b>9.783</b>	<b>336.549</b>	<b>2.492</b>	<b>3.924</b>	<b>0.0012</b>

Наибольший вклад в различия вносят признаки: ширина верхней челюсти над клыками (5), кондилобазальная длина черепа (1), наибольшая высота венечного отростка (9), расстояние

от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости (2), длина нижней челюсти (4), коронарная длина четвертого верхнего премоляра (11) и некоторые другие.

По результатам парных сравнений на основе теста Ньюмана-Кеулса выявлены региональные выборки, характеризующиеся выраженным морфологическим своеобразием. Среди самцов выделяются животные северо-востока Тверской области (удомельская выборка), отличающиеся более крупными размерами черепа, и енотовидные собаки вышневолоцкой выборки, имеющие наименьшие размеры черепа среди проанализированных выборок. Самцы из остальных локалитетов имеют сходный морфологический облик, различаясь лишь по частным промерам черепа. Картина изменчивости самок иная. Выделяются животные из района ЦЛЗ и Удомельского района, имеющие более крупные размеры черепа, и более мелкие енотовидные собаки Дарвинского заповедника и вышневолоцкой выборки. Последние характеризуются достоверно меньшими размерами нижней челюсти (признаки 4 и 9) по сравнению с животными из района Дарвинского заповедника. Все изученные выборки достоверно различаются по размерам признака «ширина верхней челюсти над клыками», максимальным в Удомельском и минимальным в Вышневолоцком районах. Общей закономерностью для обоих полов является то, что по наибольшему числу признаков обособляются животные из Вышневолоцкого района, представляющие ближайших потомков интродуцированных особей.

Кластерный анализ показал сходные паттерны ординации выборок самцов и самок (рис. 34).

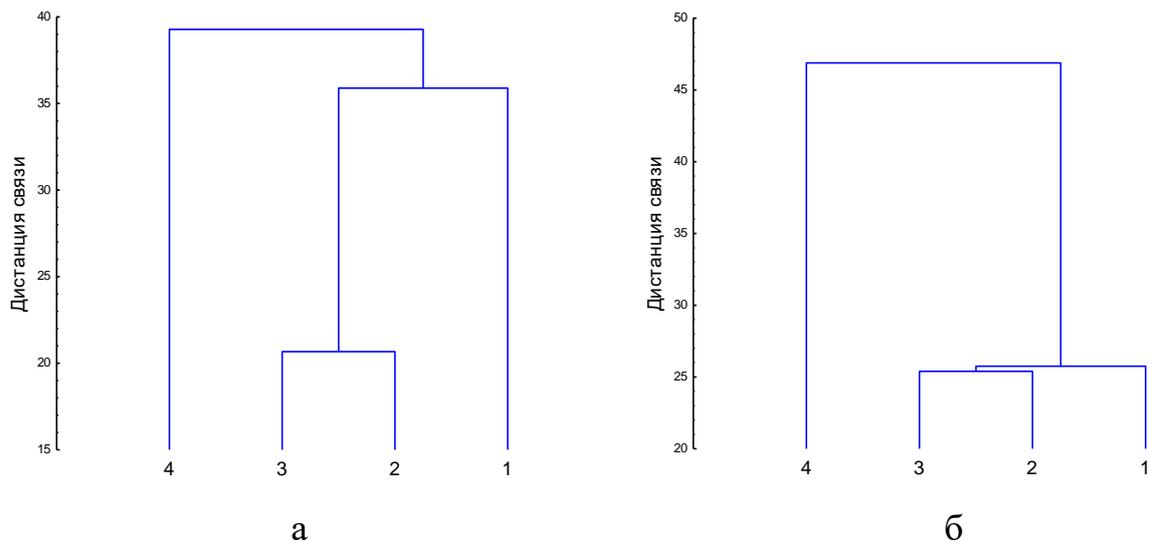


Рис. 34. Дендрограмма классификации выборок енотовидной собаки кластерным анализом. а – самцы, б – самки. Выборки: 1 – Удомельский р-н; 2 – Нелидовский р-н (охранная зона Центрально-Лесного заповедника); 3 – Вышневолоцкий р-н; 4 – Дарвинский заповедник.

Наибольшими отличиями у обоих полов характеризуются енотовидные собаки Дарвинского заповедника, формирующие отдельный кластер с высокими значениями дистанции связи. Далее отделяется кластер животных из удомельской выборки, компактную группу формируют особи из охранной зоны ЦЛЗ и Вышневолоцкого района.

Дискриминантный анализ позволил выявить признаки, вносящие наибольший вклад в узнаваемость выборки (табл. 76).

Таблица 76. Общая оценка качества дискриминантного анализа выборок енотовидной собаки (самцы).

№ признака	Вилкоксон-ламбда	Частичный Вилкоксон-ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толерантность	Коэф.детерминации
1	0.405	0.979	0.495	0.687	0.048	0.952
2	0.421	0.942	1.390	0.253	0.025	0.975
3	0.417	0.951	1.174	0.326	0.146	0.854
4	0.416	0.952	1.135	0.341	0.070	0.930
<b>5</b>	<b>0.458</b>	<b>0.866</b>	<b>3.506</b>	<b>0.020</b>	<b>0.343</b>	<b>0.657</b>
6	0.421	0.941	1.429	0.242	0.309	0.691
7	0.421	0.941	1.417	0.245	0.408	0.592
8	0.412	0.961	0.923	0.435	0.266	0.734
9	0.400	0.991	0.217	0.884	0.310	0.690
10	0.424	0.935	1.577	0.203	0.696	0.304
<b>11</b>	<b>0.526</b>	<b>0.754</b>	<b>7.394</b>	<b>0.000</b>	<b>0.788</b>	<b>0.212</b>
<b>12</b>	<b>0.448</b>	<b>0.885</b>	<b>2.941</b>	<b>0.039</b>	<b>0.239</b>	<b>0.761</b>
13	0.409	0.970	0.701	0.555	0.451	0.549

У самцов таковыми выступают промеры, связанные с особенностями зубочелюстного аппарата: ширина верхней челюсти над клыками (5), коронарная длина четвертого верхнего премоляра (11), длина ряда коренных зубов верхней челюсти (12). Среднее качество классификации составило 61%, при этом 73.5% для Удомельского района, 66.7% для Дарвинского заповедника, 61.9% для Вышневолоцкого района и 38.1% для Центрально-Лесного заповедника. В последнем случае ошибочная классификация относит особей преимущественно к удомельской и вышневолоцкой выборкам. В целом результаты дискриминантного анализа согласуются с классификацией выборок кластер-анализом.

У самок признаками, наиболее значимыми в дискриминации выборок, оказались коронарная длина четвертого верхнего премоляра (11) и длина ряда коренных зубов нижней челюсти (13) (табл. 77).

Таблица 77. Общая оценка качества дискриминантного анализа выборок енотовидной собаки (самки).

№ признака	Вилкоксона-ламбда	Частичный Вилкоксона-ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости	Толерантность	Коэф.детерминации
1	0.450	0.994	0.155	0.926	0.031	0.969
2	0.464	0.965	0.873	0.459	0.021	0.979
3	0.465	0.963	0.942	0.425	0.095	0.905
4	0.459	0.975	0.622	0.603	0.124	0.876
5	0.461	0.971	0.726	0.540	0.372	0.628
6	0.464	0.965	0.879	0.456	0.274	0.726
7	0.489	0.915	2.274	0.087	0.579	0.421
8	0.451	0.992	0.195	0.900	0.266	0.734
9	0.497	0.901	2.685	0.053	0.402	0.598
10	0.456	0.981	0.470	0.704	0.685	0.315
<b>11</b>	<b>0.527</b>	<b>0.850</b>	<b>4.297</b>	<b>0.008</b>	<b>0.718</b>	<b>0.282</b>
12	0.469	0.953	1.192	0.319	0.283	0.717
<b>13</b>	<b>0.502</b>	<b>0.891</b>	<b>2.963</b>	<b>0.038</b>	<b>0.317</b>	<b>0.683</b>

Классификация выборок самок дискриминантным анализом корректна в среднем в 70% случаев. Лучшее распознавание относится к животным из охранной зоны Дарвинского заповедника (77.8%), Удомельского района (77.1%), охранной зоны ЦЛЗ (76.2%). Худшим качеством классификации характеризуются самки енотовидной собаки из вышневолоцкой выборки (27.3%). Таким образом, наибольшей степенью дивергенции обладают животные Дарвинского заповедника.

На рисунке 35 представлено положение выборок в пространстве дискриминантных функций.

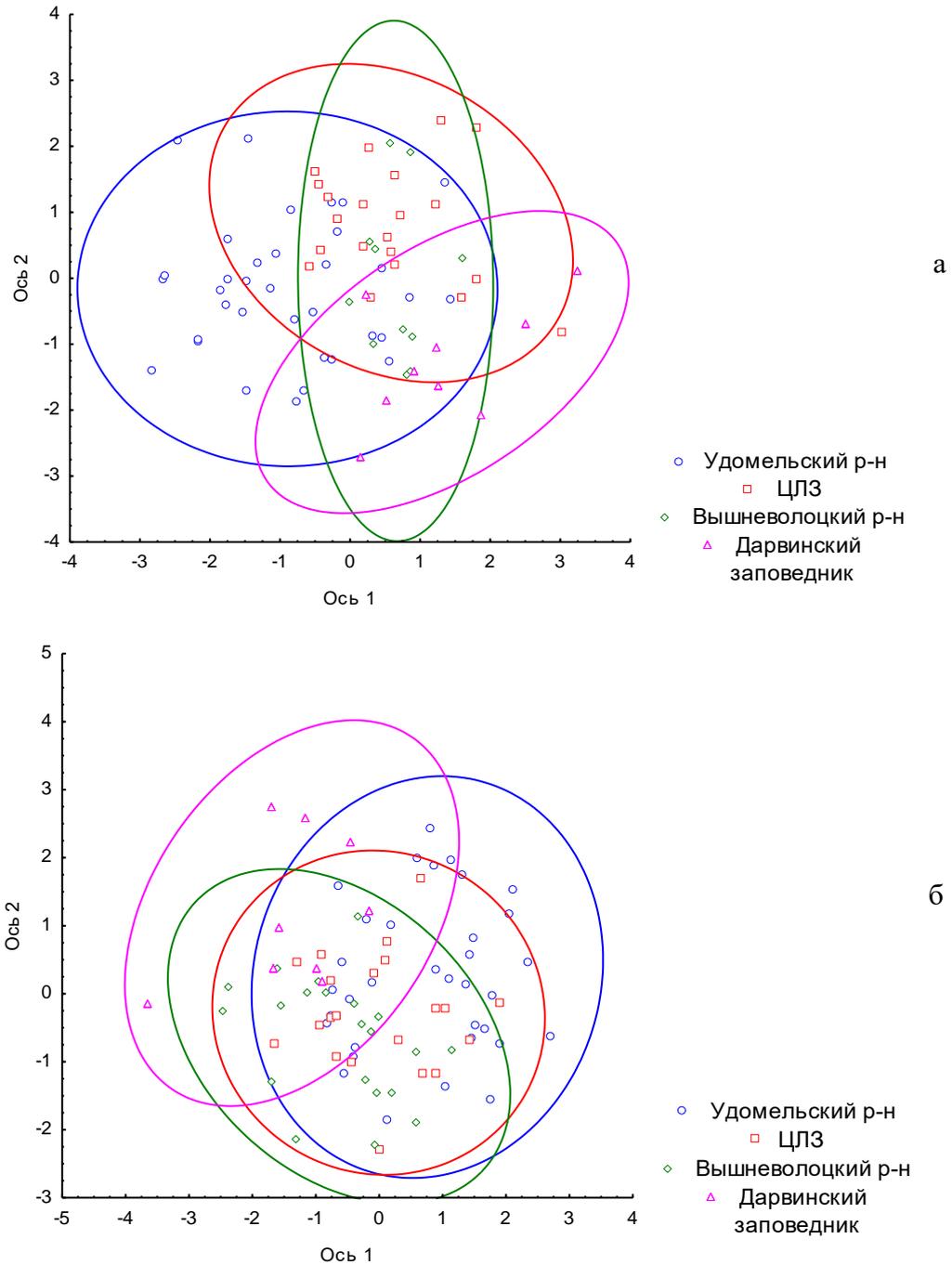


Рис. 35. Положение выборок самцов (а) и самок (б) енотовидной собаки в пространстве осей канонического дискриминантного анализа.

У самцов (рис. 35а) с первой осью канонического анализа главным образом связаны признаки: кондилобазальная длина черепа (признак 1), ширина верхнего клыка у альвеолы (10), длина коронки четвертого верхнего премоляра (11), длина ряда коренных зубов нижней челюсти (13). Со второй осью – ширина роострума (признак 5), скуловая ширина (6), ширина заглазничных отростков (8), длина верхнего ряда коренных зубов (12). У самок (рис. 35б) с первой осью анализа в наибольшей степени связаны кондилобазальная длина черепа (1), расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости (2), расстояние

от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия (3), длина ряда коренных зубов нижней челюсти (13). Со второй осью в основном связана изменчивость тех же признаков 2 и 3, а также длина нижней челюсти (4).

Следует отметить, что методы одномерной и многомерной статистики выделяют неодинаковые признаки, вносящие вклад в дифференциацию выборок. Наиболее значимыми при использовании дисперсионного и дискриминантного анализов оказались признаки, описывающие особенности зубочелюстных структур черепа: ширина верхней челюсти над клыками (5), коронарная длина четвертого верхнего премоляра (11), длина ряда коренных зубов верхней челюсти (12), длина ряда коренных зубов нижней челюсти (13).

Полученные нами значения коэффициента вариации (табл. 78) близки к аналогичным показателям енотовидной собаки Северо-Запада России. Так, приближенное значение коэффициента вариации, рассчитанное нами по размаху варьирования признаков (Зайцев, 1973) из книги «Хищные звери Северо-Запада СССР» (Данилов и др., 1979) составило для кондилобазальной длины у самцов 2.25, у самок – 2.15, для скуловой ширины 4.45 и 3.63 соответственно. Как и в нашем случае, наибольший размах варьирования отмечен для признака 7 «заглазничное сужение» – 8.37 и 5.50. Коэффициент вариации енотовидной собаки Дальнего Востока В. Юдина (1977) оказались также сопоставимы с нашими данными: изменчивость кондилобазальной длины у самцов составила 3.44, у самок – 3.05, скуловой ширины 3.98 и 3.75 соответственно. Примечательно, что и на Дальнем Востоке изменчивость признака «заглазничное сужение» показала самое большое значение (6.79 у самцов и 6.46 у самок) из всего ряда промеров. Существование связи между величиной коэффициента вариации и действующими в природе эволюционными факторами (Яблоков, 1966) позволяют высказать мнение, что эволюционное давление, которое испытывают интродуцированные популяции енотовидной собаки, сопоставимо с таковым в аборигенных популяциях и, следовательно, можно сделать вывод, что эколого-морфологическая адаптация акклиматизантов прошла успешно.

Таблица 78. Характеристика изменчивости метрических признаков енотовидной собаки (Cv %). Верхняя строка – самцы, нижняя – самки.

Промер	Выборка			
	Удомельский	Нелидовский	Вышневолоцкий	Дарвинский заповедник
1	3.86±0.44	3.65±0.34	2.76±0.54	3.51±0.72
	2.71±0.32	3.74±0.38	2.55±0.34	2.31±0.49
2	3.78±0.43	3.90±0.36	2.97±0.56	3.59±0.73
	2.93±0.34	3.82±0.40	2.75±0.37	2.56±0.55
3	3.76±0.43	4.55±0.42	3.18±0.60	4.16±0.85
	3.01±0.35	3.94±0.41	3.41±0.46	3.16±0.67
4	3.38±0.40	3.82±0.36	2.73±0.61	1.40±0.44
	2.96±0.35	3.81±0.38	2.71±0.41	2.61±1.85
5	4.49±0.50	4.51±0.42	4.53±0.83	3.56±0.73
	3.58±0.41	4.79±0.47	4.64±0.61	7.04±1.44
6	4.54±0.51	4.35±0.43	4.00±0.73	3.12±0.66
	3.78±0.43	4.30±0.44	5.30±0.70	5.65±1.15
7	7.18±0.80	7.87±0.72	6.85±1.25	8.64±1.93
	7.22±0.82	6.27±0.63	8.22±1.08	7.29±1.49
8	7.49±0.84	7.89±0.75	7.87±1.49	5.84±1.38
	5.62±0.64	7.72±0.79	8.69±1.16	11.49±2.35
9	4.90±0.55	5.42±0.52	2.58±0.58	1.42±0.45
	4.67±0.54	4.97±0.50	3.44±0.52	9.47±4.74
10	5.80±0.67	5.74±0.55	6.99±1.32	7.93±1.77
	5.24±0.61	6.11±0.62	6.37±0.90	3.07±0.63
11	6.37±0.72	3.57±0.35	2.82±0.53	4.83±1.03
	6.42±0.74	4.01±0.41	4.82±0.66	3.29±0.67
12	4.19±0.47	3.64±0.34	3.31±0.63	3.56±0.73
	3.60±0.41	3.49±0.35	2.61±0.34	1.66±0.34
13	3.75±0.42	4.50±0.45	2.53±0.57	2.83±0.89
	3.25±0.39	3.40±0.36	3.85±0.59	2.53±1.03
Среднее	4.88±0.55	4.88±0.46	4.09±0.79	4.18±0.95
	4.23±0.49	4.64±0.47	4.56±0.63	4.96±1.29

Результаты изучения краниометрической изменчивости енотовидной собаки свидетельствуют о том, что географическая и хронографическая изменчивость самцов и самок в ряде случаев проявляется неодинаково. Самки в целом характеризуются большей структурированностью морфологического разнообразия. Прослеживается определенная тенденция увеличения общих размеров черепа енотовидной собаки во времени, что ранее было отмечено для других интродуцированных видов животных: соболя (Монахов, 1999) и европейского бобра (Кораблев, 2005). Наибольшими отличиями характеризуются енотовидные собаки Дарвинского заповедника. Предпосылкой формирования морфологического своеобразия этой выборки может выступать частичная изоляция, вызванная Рыбинским водохранилищем,

образованным в 1941 году. Известно, что животные в районе Дарвинского заповедника появились в результате естественного расселения конце 1930-х – начале 1940-х гг., являясь, так же как и другие группировки хищника исследуемой территории, потомками зверосовхозных животных (Калецкая, 1953). Формирование крупного резервуара могло ограничить перемещения животных, что способствовало возникновению временных групп особей, характеризующихся морфологическим своеобразием. Образование подобных колоний в процессе расселения енотовидной собаки было описано в Западной Европе (Ansorge et al., 2009). Очевидно, морфологические различия между такими группировками сглаживаются в процессе дальнейшей экспансии вида.

Полученные результаты позволяют заключить, что современная популяция енотовидной собаки в центре европейской части России характеризуется слабой структурированностью, внутрипопуляционные группировки из разных частей региона обладают незначительным морфологическим своеобразием, что является следствием высокой степени панмиксии на фоне стабильно высокой численности (Кораблев и др., 2012в). Выявленные закономерности изменчивости связаны с биологическими особенностями вида, подразумевающими достаточно высокую мобильность и способность отдельных особей к дальним кочевкам, что также подтверждается анализом генетической структуры популяции енотовидной собаки в Европе (Drygala et al., 2016). Кроме того, свой отпечаток наложили процессы расселения вида после интродукции, включающие неоднократные события «эффекта основателя» и вторичную изоляцию.

### 5.7. Сравнительный анализ краниометрической изменчивости

Результаты изучения краниометрической изменчивости хищных млекопитающих показывают, что их популяции не мономорфны, внутри них существуют группировки, обладающие морфологическим своеобразием (Кораблев и др., 2014в). Как и в случае анализа фенетической изменчивости, степень внутривидовой структурированности у разных видов различна. Однако, если сопоставить итоги изучения внутривидовой дифференциации изученных видов хищных млекопитающих, то становится очевидным, что нет согласованности не только между результатами, полученными при использовании различных методических подходов (фенетического и морфометрического), но и результатами разных методов статистического анализа пластических признаков (табл. 79).

Таблица 79. Результаты оценки степени внутривидовой дифференциации, полученные разными методами (по: Кораблев и др., 2014в).

Вид	Пол	Дисперсионный анализ*	Дискриминантный анализ**		Фенетический анализ (r)
			min–max	среднее	
Американская норка	♂	2.1	50.0–80.0	68.6	0.982
	♀	3.6	50.0–100.0	77.5	
Европейская норка	♂	1.0	12.5–79.2	62.5	0.967
	♀	0			
Лесной хорь	♂	3.8	25.0–91.4	65.7	0.990
Лесная куница	♂	0.7	80.0–100	89.3	0.995
	♀	2.0	100.0	100	
Лисица обыкновенная	♂	3.5	30.0–74.6	59.6	0.991
	♀	2.8	42.4–73.0	58.2	
Енотовидная собака	♂	2.0	38.1–73.5	61.2	0.965
	♀	2.0	27.3–77.8	69.7	

\* среднее число достоверно различающихся признаков, приходящихся на одно парное сравнение

\*\* процент корректной классификации

В последнем случае это объясняется разными принципами оценки различий размерных характеристик. Например, у хоря, выборки которого различаются по результатам дисперсионного анализа наибольшим числом признаков (в среднем 3.8) среди всех видов, мы не наблюдаем столь же убедительного разделения выборок в ходе дискриминантного анализа. На коробчатых графиках, иллюстрирующих степень различия признаков у хоря (рис. 22), видно, что некоторые из них достоверно различаются по средним значениям с учетом статистической ошибки, но ни один не различается по дисперсиям. Трансгрессия признаков отразилась на качестве распознавания выборок в ходе дискриминантного анализа (Кораблев и др., 2014в). Классификация большинства выборок лесного хоря показала наименьшие различия

среди видов (от 25 до 45 %) и только высокое качество дискриминации хорей Оленинского района равное 91% повысило среднее качество классификации до 65.7%. У куницы выявлены различия между выборками по очень ограниченному числу признаков (ANOVA: 0.7 у самцов и 2.0 у самок), однако они различаются не только по средним значениям, но и дисперсиям (рис. 25, 26), поэтому дискриминантный анализ распознает локальные выборки с самой низкой степенью ошибочной классификации. Нет оснований отдавать какому-либо методу преимущество в оценке степени дифференциации популяции, как меры оценки разнообразия, и считать полученные результаты интегрированной оценкой такового.

Различия в результатах, полученных при использовании фенетических и количественных признаков более ожидаемые уже потому, что они формируются разными полигенными системами (Кораблев и др., 2014в). Пластические признаки определяются гораздо большим числом генов, чем дискретные (Майр, 1974). По этому поводу Н.П. Дубинин (1986) пишет, что «сущность действия полигенов на количественный признак связана с тем, что каждый из них в отдельности влияет на признак слабо, так что для эффективного выражения количественного признака требуется целая система полигенов» (стр. 108). Л.А. Животовский (1984) считает, что изучение количественных признаков важно, в том числе и потому, что «за ними может стоять большое число генов, возможно, представляющих иную часть генома, чем локусы, выявляемые методами биохимической генетики». Полагаем, что это в какой-то мере справедливо и в отношении сравнения количественных и фенетических признаков. Необходимо иметь в виду, что сравниваемые нами результаты получены на весьма ограниченном по объему материале, что также может приносить элемент случайности в оценку степени различий.

Краниометрический полиморфизм популяций оценивали по величине значений коэффициента вариации, рассчитанного для всей совокупности черепов каждого вида (табл. 80), рис. 36.

Таблица 80. Средние значения показателей изменчивости метрических признаков хищных млекопитающих.

Вид	Самцы		Самки		Усредненное для обоих полов
	n	C.v.	n	C.v.	C.v.
Норка американская	79	4.02 ± 0.34	73	4.64 ± 0.42	4.33
Норка европейская	49	3.56 ± 0.54	14	3.12 ± 0.41	3.34
Лесной хорь	148	4.04 ± 0.24	21	4.65 ± 0.76	4.35
Лесная куница	88	4.02 ± 0.43	63	3.37 ± 0.41	3.70
Лисица обыкновенная	183	4.69 ± 0.38	158	4.45 ± 0.40	4.57
Енотовидная собака	96	4.27±0.36	109	4.60 ± 0.34	4.44

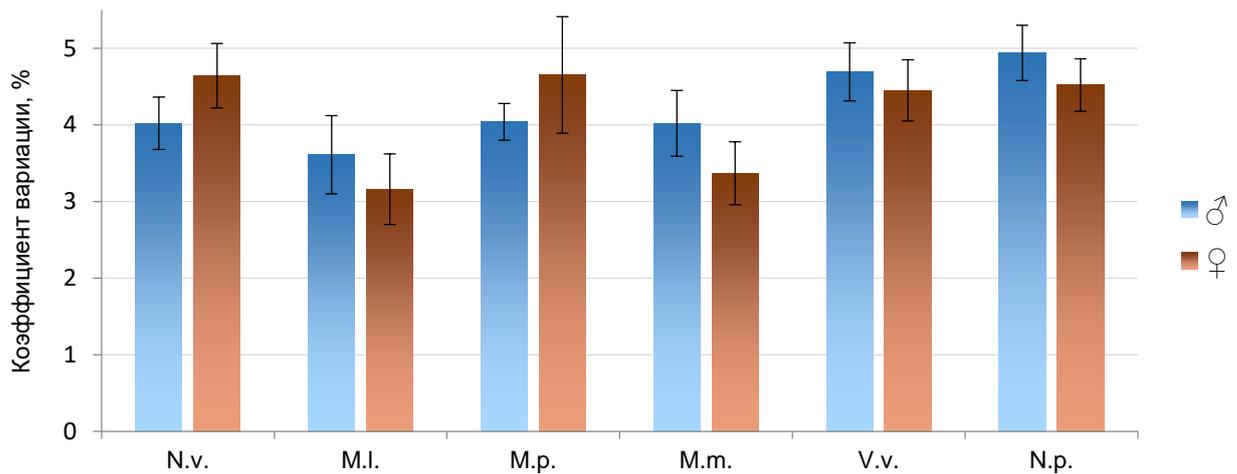


Рис. 36. Средние значения коэффициента вариации в популяциях изученных видов.

Поскольку нами была показана связь внутривидового фенетического полиморфизма с различиями между внутривидовыми группировками по неметрическим вариациям краниологических признаков, представляет значительный интерес обнаружение ассоциаций фенетических признаков с пластическими (Кораблев и др., 2014в). Попытки изучения структуры природных популяций в пространстве моногенных и количественных признаков предпринимались давно (Животовский, 1984), однако более доступными такие исследования стали с развитием биохимических, а вслед за ними и молекулярно-генетических методов (Алтухов, 2003). Так, была показана высокая положительная корреляция коэффициентов вариации морфологических признаков у ящериц рода *Anolis* с их средней гетерозиготностью (Soulé et al., 1973). Однако сопоставление полученных нами значений

фенетического разнообразия и коэффициентов вариации не позволяет выявить четкой взаимосвязи между этими параметрами у исследованных видов (рис. 37).

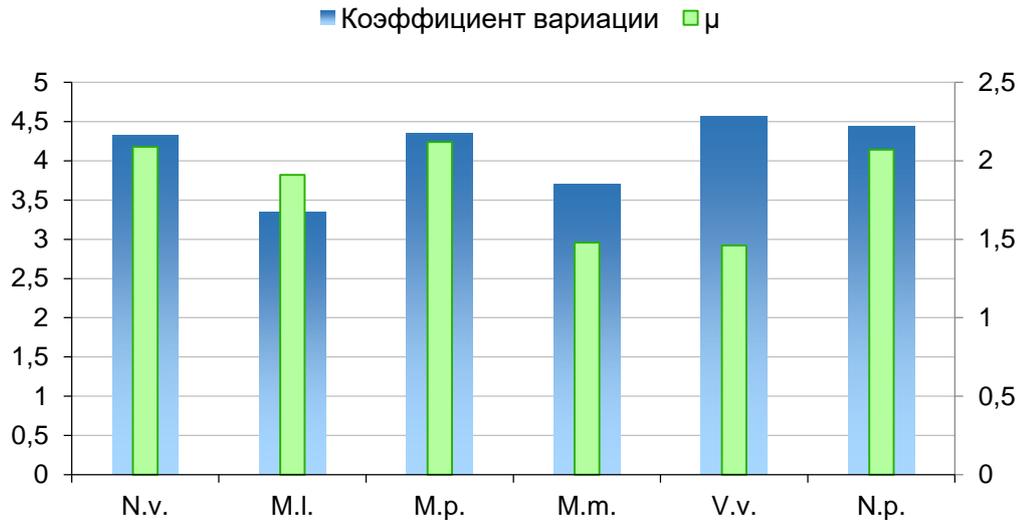


Рис. 37. Сопоставление фенетических и краниометрических показателей внутривидового разнообразия хищных млекопитающих.

Пластические признаки подвержены сильному модифицирующему влиянию среды (Шмальгаузен, 1983; Дубинин, 1986), причем их изменения могут происходить быстро и не всегда иметь микроэволюционное значение, отражая порой неблагоприятные условия онтогенетического развития, как в случае с лесным хорем (Кораблев и др., 2014в). Очевидно, этим объясняется несогласованность уровней краниометрического и фенетического полиморфизма у части изученных видов. Вместе с тем, заметно, что более полиморфные по значениям коэффициента вариации виды более полиморфны и по значениям фенетического разнообразия (*N. vison*, *M. putorius*, *N. procyonoides*). Исключением является лисица, у которой на фоне относительного фенетического мономорфизма проявился высокий уровень изменчивости пластических признаков. Наивысшая среди изученных видов изменчивость размерных характеристик черепа определяется высокой экологической пластичностью этого хищника и приспособленностью к обитанию в различных условиях. Таким образом, мы не можем констатировать очевидной положительной взаимосвязи размерного полиморфизма с фенетическим, но можем говорить об их положительной ассоциации на уровне тенденции для некоторых видов.

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*.

С учетом того, что нами была выявлена положительная взаимосвязь внутривидового фенетического полиморфизма ( $\mu$ ) и структурированности популяций по фенетическим признакам ( $r$ ) интересно проанализировать отношения между полиморфностью и структурированностью популяций по метрическим характеристикам. Учитывая сложный характер и многофакторность формирования морфологического своеобразия внутривидовых группировок, необходимо рассмотреть наши данные с учетом особенностей биологии млекопитающих.

Результаты дискриминантного анализа выборок хоря позволяют сделать вывод, что различия между ними, продемонстрированные дисперсионным анализом, не глубоки. Степень различий между внутривидовыми группировками не зависит от разделяющего их расстояния, что, вероятно, говорит о случайном характере их формирования (Кораблев и др., 2014в). Учитывая отсутствие каких-либо экологических или иных барьеров, можно предположить, что внутривидовые группировки не являются устойчивыми и представляют собой временные интеграции полигенных систем (Животовский, 1984), сохраняющие относительную самостоятельность на протяжении жизни немногих поколений (Яблоков, 1980, 1987). В полевых исследованиях на многих видах животных выявлена четкая связь между пространственно-этологической структурой популяции, различиями в выживаемости особей и их успехом в размножении (Кайданов, 1996). Можно допустить, что такая зоосоциальная иерархия, в результате которой некоторые особенно активные и агрессивные самцы, добиваясь большего успеха в размножении и передавая свои признаки и качества потомкам, является одной из причин обсуждаемой структурированности. У хоря этому могут способствовать относительно небольшие участки обитания, что обсуждалось при рассмотрении фенетической изменчивости.

У куницы дифференциация группировок самок выражена сильнее по сравнению с самцами. У самцов выявлены различия между локальными участками сбора материала лишь по одному признаку, в то время как у самок таких признаков оказалось три, причем один из них (длина нижней челюсти) позволяет с помощью дискриминантного анализа отличать самок Нелидовского района со стопроцентным качеством. В целом куницу можно охарактеризовать как вид со слабо структурированной популяцией, что согласуется с результатами фенетического анализа.

Невысокий уровень дифференциации оказался и у американской норки юго-западных районов Тверской обл., что вполне естественно, учитывая короткую историю существования этой группировки и общее происхождение от первоначально возникшей группировки на месте выпуска в Вышневолоцком районе. На этом фоне особенно ярко выглядят различия между тверскими американскими норками и животными Псковской и Новгородской областей. Эти

различия можно было бы считать признаками принадлежности к разным популяциям, однако это будет не вполне корректно без расширения географии исследований и оценки перспектив сохранения различий. Действительно, как и в случае с хорем, различия между группировками самцов которого сопоставимы с таковыми у американской норки, морфологическое своеобразие животных Полистовского и Рдейского заповедников может носить локальный временный характер и нивелироваться по мере ослабления влияния клеточных норок и смешения генофондов внутривидовых группировок. Вероятность обмена генетической информацией между этими условными популяциями не нуждается в доказательствах, тем не менее, это прослеживается в различной степени сходства тверских группировок с псковско-новгородской по краниометрическим характеристикам. Число достоверно различающихся признаков возрастает по мере увеличения расстояния между ними. Так, псковско-новгородские зверьки отличаются от торопецких и нелидовских по трем и одному признакам, от оленинских – по шести, а от удомельских – по семи.

Вместе с тем, обсуждая степень дифференциации группировок хоря и американской норки по краниометрическим признакам следует обратить внимание на то, что у хоря высокая степень структурированности не подтверждается на основе анализа фенетических признаков, а у американской норки различия фенотипов между группировками статистически достоверны (Кораблев и др., 2014в) (табл. 81).

Таблица 81. Уровень различий между выборками у самцов американской норки и лесного хоря по комплексу фенетических признаков (верхняя строка ячейки – r, средняя – I, нижняя – P).

Выборка	Удомельская	Нелидовская	Оленинская	Торопецкая
	Американская норка			
Удомельская		0.986 50.3 0.001	0.988 42.6 0.01	0.991 33.0 нет
Нелидовская	0.989 26.8 нет		0.982 48.5 0.001	0.982 49.3 0.01
Оленинская	0.986 34.9 0.05	0.990 27.1 нет		0.986 39.2 0.05
Торопецкая	0.989 26.8 нет	0.993 19.6 нет	0.990 26.1 нет	
	Лесной хорь			

Это может свидетельствовать о том, что различия между группировками американской норки имеют в большей степени, чем у хоря, генетическую основу (Кораблев и др., 2014в).

Различия пластических признаков у последнего, как следует из нашего материала и данных других авторов (Buchalczyk, Ruprecht, 1977), могут в значительной мере объясняться индивидуальной изменчивостью размеров под влиянием временных экологических факторов.

Лисица, как и куница, характеризуется слабой степенью внутрипопуляционной структурированности, что отмечается как для краниометрических, так и для фенетических признаков. Относительно низкая плотность населения вида на изученной территории и сравнительно большие участки обитания, свойственные виду, способствуют высокой степени панмиксии, нивелирующей морфо-генетические различия на микрогеографической шкале.

Подводя итоги обсуждению внутрипопуляционной структуры хищных млекопитающих, можно констатировать, что популяции всех видов в той или иной мере дифференцированы. Степень различий между группировками не глубока и определяется сочетанием эндогенных и внешних факторов (Кораблев и др., 2014в). Структурированность популяций динамична, морфологические различия между группировками не носят адаптивного характера, хотя, повышая общепопуляционное разнообразие, вероятно, являются материалом для адаптациогенеза (Завадский, 1968) в условиях постоянной трансформации среды обитания. Самые контрастные различия между внутрипопуляционными 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*).

Следует обратить внимание на то, что связь изменчивости пластических признаков с другими популяционными параметрами проявляется неодинаково у самцов и самок. Это вызывает необходимость обсуждения полового диморфизма и его значения в формировании внутрипопуляционного разнообразия.

### 5.8. Размерный половой диморфизм как фактор внутривидового полиморфизма

В популяции всегда присутствуют разные по возрасту, полу, морфологии, физиологии, экологии и поведению группы особей (Кораблев и др., 2013а). Половой диморфизм является важной частью общего полиморфизма видов и, хотя разным группам млекопитающих он присущ в разной степени, по мнению Л.З. Кайданова (1996) является обязательным условием существования видов раздельнополых организмов. Для мелких видов куньих характерно наличие хорошо выраженного размерного полового диморфизма, проявляющегося, в том числе, в размерах черепа. Это явление достаточно подробно рассмотрено при изучении черепов родов *Martes* (Россолимо, Павлинов, 1974; Монахов, Бакеев, 1981; Монахов, 1999, 2009; Дубинин, 2010) и *Mustela* (Шубин, Шубин, 1975; Wiig, 1982; Егоров, 1983; Абрамов, 1999; Абрамов, Туманов, 2002а; Stevens, Kennedy, 2005; Рожнов, Абрамов, 2006; Туманов, 2009).

Географическая и хронографическая изменчивость полового диморфизма позволяет считать его одной из популяционных характеристик (Шубин, Шубин, 1975; Meiri et al., 2005; Stevens, Kennedy, 2005; Zalewski, 2007; Szuma, 2008; Монахов, 2009; Дубинин, 2010). В связи с этим интересно проанализировать связь полового диморфизма с другими популяционными параметрами и попытаться выявить факторы, влияющие на степень его проявления. Популяционные аспекты полового диморфизма актуально рассмотреть на примере близких видов (Рожнов, Абрамов, 2006), что позволит лучше понять природу его формирования (Кораблев и др., 2013а). В нашем случае к таковым можно отнести представителей семейства куньих родов *Mustela*, *Neovison*, *Martes*, занимающих различные и сходные экологические ниши в пределах единого географического пространства и временного периода. Об их экологической близости можно судить по коэффициенту вариации, который, по мнению А.В. Яблокова (1966), является показателем отношений в системе «среда-популяция» (рис. 38).

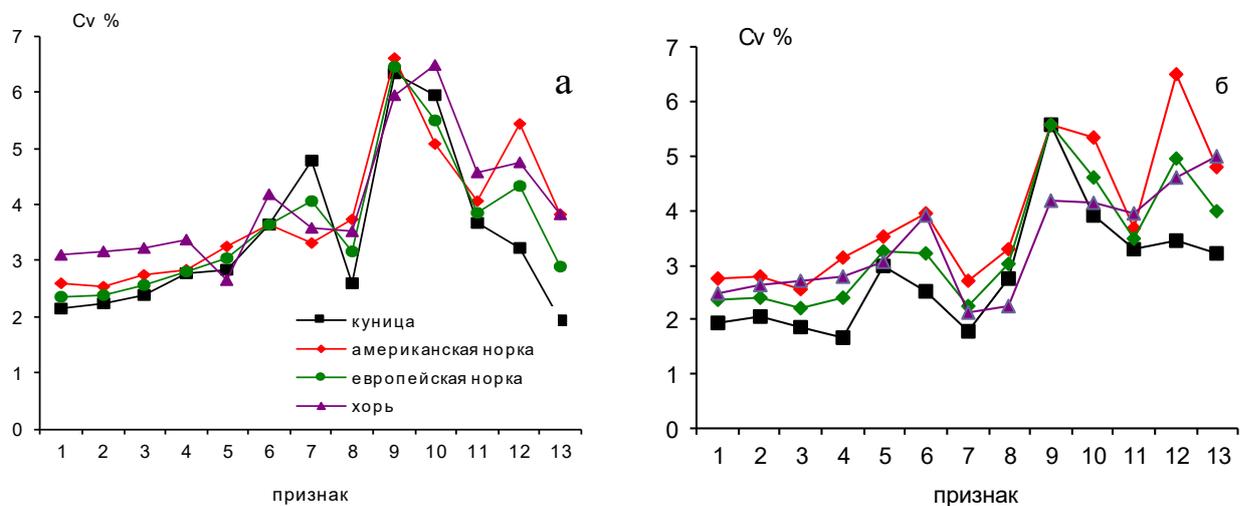


Рис. 38. Изменчивость коэффициента вариации у четырех видов куньих: а – самцы; б – самки.

Несмотря на некоторый разброс значений коэффициента вариации проявляется вполне очевидная тенденция одинакового эволюционного давления на гомологичные морфоструктуры у разных видов, что свидетельствует об их сходных отношениях со средой обитания (Кораблев и др., 2013а).

По степени уменьшения различий между самцами и самками (рис. 39) виды распределились в следующем порядке: лесной хорь (среднее значение  $I_{sd} = 20.35$ ), американская норка ( $I_{sd} = 15.37$ ), европейская норка ( $I_{sd} = 12.78$ ), лесная куница ( $I_{sd} = 9.40$ ) (Кораблев и др., 2013а).

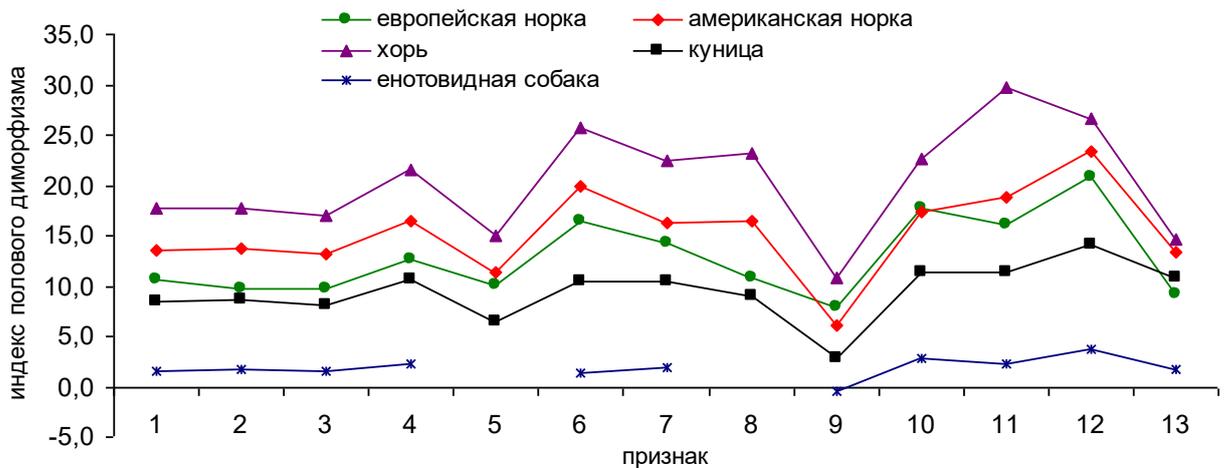


Рис. 39. Характеристика полового диморфизма хищных млекопитающих.

Наличие полового диморфизма достоверно подтверждается результатами дисперсионного анализа ( $p < 0.000$ ) (Кораблев и др., 2013а). Значения критерия Фишера (F) согласуются с индексом полового диморфизма ( $I_{sd}$ ): в целом признакам с большими значениями  $I_{sd}$  соответствуют большие значения F. Для европейской норки значения F критерия различных признаков находятся в диапазоне от 56.26 (заглазничное сужение) до 362.58 (ширина черепа в области скуловых дуг). Американская норка имеет наибольший диапазон изменчивости F: от 31.54 для заглазничного сужения до 653.23 для кондиллобазальной длины черепа. Значения F, полученные для хоря, находились в пределах от 69.13 (заглазничное сужение) до 344.48 (ширина верхнего клыка). У куницы оказался наиболее узкий диапазон значений F: от 10.69 (заглазничное сужение) до 225.77 (расстояние между барабанной камерой и резцовой костью).

У всех видов меньшие значения F отмечены для признака межглазничное сужение, который отличается наименьшим половым диморфизмом среди всех применяемых промеров (Кораблев и др., 2013а). Большие значения F соответствуют общим размерам черепа: длине и ширине и, в некоторых случаях, промерам зубной системы. За исключением хоря, куньим с большим индексом диморфизма присущи большие значения F критерия в дисперсионном

анализе. Высокая достоверность различий между полами у животных подтверждается уровнем значимости LSD теста – для всех признаков у четырех видов он составил  $p < 0.0000$ .

Дискриминантный анализ выявил другой порядок расположения видов по степени выраженности различий между полами: наибольшим диморфизмом обладает американская норка, за ней следуют лесной хорь, лесная куница, европейская норка (Кораблев и др., 2013а). Качество распознавания с использованием расчетной дискриминантной функции приближается к 100% и лишь несколько меньше для американской норки (табл. 82).

Таблица 82. Результаты дискриминантного анализа для определения пола животных (по: Кораблев и др., 2013а).

Показатель	Европейская норка	Американская норка	Лесной хорь	Лесная куница
W-λ	0.11–0.13	0.15	0.32	0.10–0.11
Значимые признаки (номера промеров)	5, 6	5	10	1, 2, 10
D <sup>2</sup> / p-level	72.32 / 0.000	24.24 / 0.000	26.01 / 0.000	39.80 / 0.000
Средний % классификации (♂ / ♀)	100 (100 / 100)	97.3 (98 / 96)	99.34 (99 / 100)	100 (100 / 100)

Признаки и их количество, наиболее значимые в разделении полов изменяются у всех видов. Для европейской норки наибольшей разрешающей способностью обладают: ширина верхней челюсти и высота черепа. Последний признак наиболее значим и для определения пола у американской норки (Кораблев и др., 2013а).

У хоря значение критерия Вилкоксона-лямбда (W-λ) свидетельствует об относительно слабой дискриминации, однако это практически не снизило качество классификации особей (Кораблев и др., 2013а). Наиболее значимым в разделении полов оказался признак ширина заглазничных отростков. У лесной куницы на используемом материале выделяется три признака, позволяющих с абсолютной точностью определить пол: кондиллобазальная длина, ширина заглазничного сужения и расстояние от барабанной камеры до резцовой кости.

Использование различных средств статистического анализа подтверждает высокий уровень размерного полового диморфизма у куньих (Кораблев и др., 2013а). Вместе с тем, разные статистические подходы дают неодинаковые результаты. Это объясняется тем, что абсолютные значения признаков могут перекрываться у самцов и самок, на что указывали А. Абрамов и И. Туманов (2002а) для европейской норки, а также Е. Дубинин (2010) для соболя. Для характеристики общего уровня различий большей информативностью обладают средние значения признаков. Одномерные средства анализа позволяют получить дискретное отображение размерного полового диморфизма, в то время как многомерные статистические

методы позволяют оценить качество различий и показывают индивидуальные различия между полами.

Для оценки географической изменчивости полового диморфизма мы сравнили наш материал с данными из разных частей ареалов (Рябов, 1962; Данилов, Туманов, 1976; Павлинов, 1977; Wiig, 1982; Reig, Ruprecht, 1989; Абрамов, 1999; Abramov, Tumanov, 2003; Stevens, Kennedy, 2005; Рожнов, Абрамов, 2006; Zalewski, 2007; Туманов, 2009). Величина полового диморфизма четырех видов куньих в исследуемом нами регионе оказалась сходной с европейской и американской норками и лесным хорем на Северо-Западе России, в Северной Америке и лесной куницей в Польше (Кораблев и др., 2013а). Вместе с тем, у европейской норки Предкавказья (Туманов, 2009) индексы диморфизма кондилобазальной длины и скуловой ширины значительно меньше, что, вероятно, определяется иным сочетанием факторов обитания норки в данном регионе. Полагаем, что объяснение закономерностям морфометрических различий между самцами и самками следует искать в природе полового диморфизма.

В табл. 83 приводятся данные о соотношении полов в обобщенных выборках четырех видов куньих. Обращает на себя внимание необычно высокий процент самцов у лесного хоря, число которых более чем в девять раз превосходит количество самок.

Таблица 83. Соотношение полов в выборках из популяций куньих (по: Кораблев и др., 2013а).

Вид	<i>n</i>	♂ (абс.)	♀(абс.)	♂ (%)	♀/♂
Европейская норка	94	68	26	72	1 : 2.6
Американская норка	200	115	85	58	1 : 1.4
Лесной хорь	244	220	24	90	1 : 9.2
Лесная куница	157	91	66	58	1 : 1.4

Ранее было показано, что при капканной охоте на мелкие и средние виды семейства Mustelidae в добыче преобладают самцы, что объясняется их большей активностью и меньшей осторожностью по сравнению с самками (Туманов, 2001). Вместе с тем, столь высокий процент самцов хоря по отношению к другим видам куньих, добываемых тем же способом, может свидетельствовать о сильных различиях в пищевом поведении и значительной дифференциации экологических ниш самцов и самок (Кораблев и др., 2013а, 2014г).

Парные сравнения на основе критерия Вилкоксона показали, что коэффициент вариации самцов и самок у всех видов различается на статистически значимом уровне (Кораблев и др., 2013а) (табл. 84).

Таблица 84. Характеристика краниометрической изменчивости куньих (по: Кораблев и др., 2013а).

Вид	Самцы	Самки	Характеристика различий между полами (критерий Вилкоксона)
	S.v.	S.v.	
Норка американская	4.02 ± 0.34	4.64 ± 0.42	T=14, Z=2.20, p=0.03
Норка европейская	3.56 ± 0.54	3.12 ± 0.41	T=15, Z=2.35, p=0.02
Лесной хорь	4.04 ± 0.24	4.65 ± 0.76	T=20.5, Z=2.01, p=0.05
Лесная куница	4.02 ± 0.43	3.37 ± 0.41	T=17; Z=2.23; p=0.03

Среди гипотез, объясняющих возникновение размерных половых различий у млекопитающих выделяются теория полового отбора и гипотезы, основанные на концепциях трофической экологии и экологической ниши. Первая подразумевает, что благодаря своим крупным размерам самцы достигают большего успеха в борьбе за самку, при этом острота конкуренции максимальна у полигамных видов и в меньшей степени проявляется у моногамов (Дарвин, 1987). Среди куньих наибольший уровень полового диморфизма характерен для представителей рода *Mustela* (Wiig, 1982; Mieri et al., 2005 Stevens, Kennedy, 2005). У лесного хоря и американской норки, демонстрирующих более агрессивные внутривидовые отношения, чем европейская норка (Рожнов, Петрин, 1998), половой диморфизм выражен сильнее, чем у последней (Абрамов, Туманов, 2003). Ю. Егоров (1983) полагает, что выраженность полового диморфизма характеризует внутривидовую специфику взаимоотношений полов, а низкая степень полового диморфизма может свидетельствовать о переходном этапе от полигамии к моногамии и наоборот (Кораблев и др., 2013а). В соответствии с гипотезами, построенными на трофической экологии считается, что благодаря мелким размерам снижается потребность самок в корме, что особенно важно при выкармливании молодняка и в период беременности (Erlinge, 1979; Moors, 1980). Гипотезы, базирующиеся на представлениях об экологической нише, подразумевают дивергенцию экологических ниш самцов и самок как следствие половых морфологических различий (Van Valen, 1965; Shine, 1989; Patterson, 1983; Одум, 1986). В соответствии с этой гипотезой, популяции, занимающие более широкие экологические ниши, должны характеризоваться большим уровнем морфологического разнообразия (Zalewski, 2007).

Мерой, позволяющей сравнивать «ширину» экологических ниш является коэффициент вариации (Patterson, 1983; Meiri et al., 2005). Изменчивость коэффициента вариации одного и того же вида в сторону больших или меньших значений может говорить о нестабильности экологических ниш и существовании адаптивных механизмов, активизирующихся в изменяющихся условиях среды (Наумов, Никольский, 1962). Представляется не случайным, что

наименьшие значения  $C_v$  оказались у европейской норки, которая является не только бóльшим по сравнению с хорем и американской норкой стенобионтом, но и испытывает наибольшее конкурентное давление, последствия которого сказываются на других популяционных показателях (Кораблев и др., 2013а). На демографическом уровне это выразилось в сильной депрессии и практически полном исчезновении вида на изучаемой территории. Морфологические последствия проявились в увеличении уровня флуктуирующей асимметрии неметрических вариаций краниологических признаков, который у европейской норки оказался достоверно выше, чем у других видов (Кораблев и др., 2002б; 2013б). Узость экологической ниши ограничила возможности ее смещения для самцов и самок европейской норки, что нашло отражение в низких значениях полового диморфизма.

Прослеживается определенная связь уровня полового диморфизма с коэффициентом вариации признаков черепа у экологически близких видов куньих (Кораблев и др., 2013а) (табл. 85, рис. 40). Меньшим значениям полового диморфизма у Mustelidae соответствуют меньшие значения коэффициента вариации. Коэффициент корреляции Спирмана составил 0.738, что свидетельствует о достаточно сильной положительной связи  $I_{sd}$  и  $C_v$ . Уровень значимости ниже порога достоверности ( $p > 0.05$ ), вероятно, вследствие короткого ряда значений переменных.

Таблица 85. Характеристика взаимосвязи полового диморфизма и внутривидовой изменчивости у хищных млекопитающих (по: Кораблев и др., 2013а).

Вид	$I_{sd}$	$C.v. \text{♂}$	$C.v. \text{♀}$
Норка американская	15.37	$4.02 \pm 0.34$	$4.64 \pm 0.42$
Норка европейская	12.78	$3.56 \pm 0.54$	$3.12 \pm 0.41$
Лесной хорь	20.35	$4.04 \pm 0.24$	$4.65 \pm 0.76$
Лесная куница	9.40	$4.02 \pm 0.43$	$3.37 \pm 0.41$
Лисица	3.06	$4.69 \pm 0.38$	$4.45 \pm 0.40$
Енотовидная собака	1.12	$4.94 \pm 0.36$	$4.52 \pm 0.34$

Виды куньих, характеризующиеся бóльшим разнообразием морфометрических признаков, демонстрируют более выраженные морфологические различия между полами (Кораблев и др., 2013а). Очевидно, что коэффициент вариации и уровень полового диморфизма связаны не математическими, а биологическими зависимостями. У куньих, меж- и внутривидовые отношения которых ужесточаются в зимний период, дивергенция экологических ниш является важным адаптационным механизмом, смягчающим остроту взаимоотношений. Половой диморфизм в этом случае выступает как важная часть

внутривидового полиморфизма, способствуя увеличению последнего и обеспечивая более полное осваивание ресурсов среды.

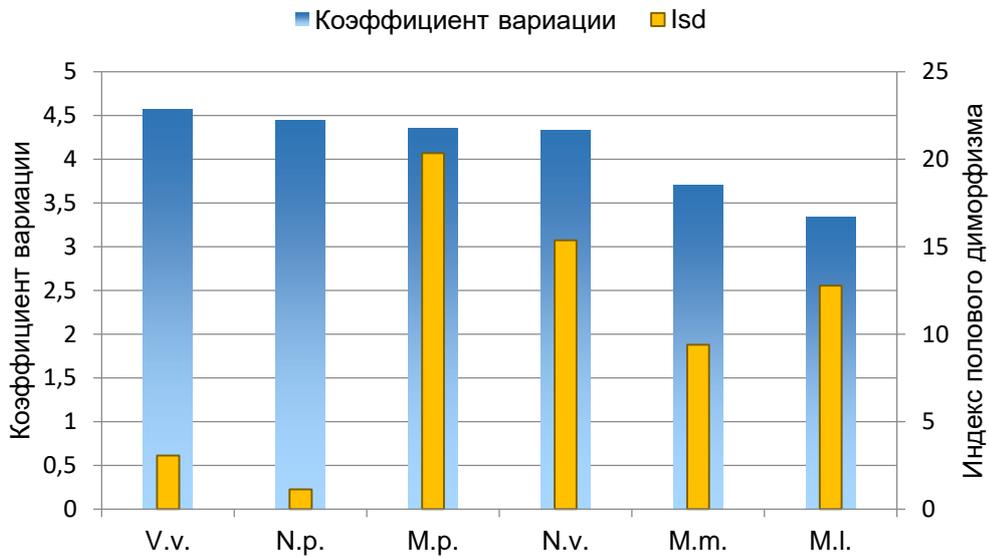


Рис. 40. Связь полового диморфизма с изменчивостью морфометрических признаков у хищных млекопитающих.

На фоне этой закономерности особенно ярко выделяется противоположная зависимость у енотовидной собаки и лисицы, что характеризует их как виды с широкой реализованной экологической нишей. Енотовидная собака является моногамом, что также отразилось на низком уровне полового диморфизма. Известно, что уровень полового диморфизма у лисицы в масштабах ее ареала зависит, помимо полового отбора, а также внутри- и межвидовой конкуренции, от плотности популяций, которая определяет варьирование стратегии размножения от поли- до моногамии (Szuma, 2008; Кораблев и др., 2014г).

Многие авторы рассматривают половой диморфизм как механизм дифференциации экологических ниш самцов и самок, позволяющий уменьшить внутривидовую трофическую конкуренцию (Шубин, Шубин, 1975; Геодакян, 1977; Dayan, Simberloff, 1994; Рожнов, Абрамов, 2006; Zalewski, 2007; Монахов, 2009; Туманов, 2009). Экологические и морфологические различия между полами более выражены в неблагоприятных условиях существования (Шубин, Шубин, 1975). Это позволяет сделать вывод, что из трех видов, занимающих близкие экологические ниши, хорь испытывает наибольшие трудности (Кораблев и др., 2013а). При этом среди рассматриваемых нами видов хорь является наиболее эвритопным (Данилов, Туманов, 1976; Егоров, 1983; Сидорович, 1997), что предполагает больший спектр кормов и большие возможности для его добычи. Биологические особенности животных позволяют предположить, что между хорем и американской норкой возникли острые конкурентные отношения. Как известно, околородные биотопы являются излюбленными станциями обитания

*M. putorius* (Данилов, Туманов, 1976; Сидорович, 1997). Именно эти территории активно заселила *N. vison*, которая, благодаря своей биотопической пластичности, освоила экологическую емкость, принадлежащую европейской норке и лесному хорю (Sidorovich et al., 1997). Вместе с тем, низкий уровень степени полового диморфизма у *M. putorius* в Татарии отмечен на фоне присутствия *N. vison* (Егоров, 1983), то есть одного этого фактора недостаточно для объяснения высокого уровня полового диморфизма. Вероятно, масштабное изменение экологических условий для лесного хоря, вызванное вселением американской норки в экосистемы и социально-экономическими изменениями, ограничивающими возможность использования хорем антропогенной территории (запустение деревень, исчезновение животноводческих ферм, трансформация угодий), привело к серьезному ухудшению условий обитания *M. putorius* в Тверской обл. В данном случае увеличение степени полового диморфизма является естественной реакцией на сложившуюся экологическую обстановку и свидетельствует о существенном расхождении экологических ниш самцов и самок (Кораблев и др., 2013а).

Сопоставляя выявленную картину гендерных различий у исследованных видов с экологическими и демографическими характеристиками их популяций, можно предположить, что 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 нами данных, можно сделать заключение, что куница, как типичный обитатель лесных экосистем, вступает в слабые конкурентные отношения с более мелкими видами куньих. Незначительные, но четкие, различия между полами и невысокий уровень изменчивости краниометрических и фенетических признаков указывают на то, что она занимает специфическую и относительно узкую экологическую нишу, емкость которой удовлетворяет потребности самцов и самок. Уровень полового диморфизма двух видов норок и лесного хоря отражает напряженность их межвидовых взаимоотношений на данной территории. Наибольшие потери в конкурентной борьбе несет европейская норка, емкость экологической ниши которой ограничивает возможности ее расширения. Высокий уровень полового диморфизма хоря обусловлен дальнейшей дивергенцией экологических ниш самцов и самок, являясь компенсаторным механизмом, смягчающим последствия ужесточившихся требований среды (Кораблев и др., 2013а).

## ГЛАВА 6. АНАЛИЗ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Результаты, представленные в данной главе частично опубликованы ранее в соавторстве с коллегами П.Н. Кораблевым, Н.П. Кораблевым, И.Л. Тумановым, В.В. Рожновым (Кораблев и др., 2011а; 2012б; 2012д; 2012е; 2013б; 2014а; 2014б; 2015; 2016а; Korablev et al., 2011).

### 6.1. Европейская норка

Получено 11 последовательностей длиной 526 н.п., пригодных для проведения генетического анализа. В исследуемом фрагменте обнаружено 19 переменных позиций, среди них 13 транзиций, 5 трансверсий и одна делеция. Всего на основании анализа выявлено 8 гаплотипов, различия между которыми колебались от 3 до 9 нуклеотидов (0.57–1.71%). Среднее число парных различий между гаплотипами составило  $4.82 \pm 2.54$ . Полученные гаплотипы размещены в Базе данных Генбанк под номерами JX982495–JX982502 (Кораблев и др., 2013б).

Среди описанных гаплотипов пять уникальны, каждый из остальных трех гаплотипов объединяет по две особи. Полученные значения индексов нуклеотидного ( $\pi$ ) и гаплотипического (H) разнообразия  $0.0092 \pm 0.0055$  и  $0.95 \pm 0.054$  соответственно (Кораблев и др., 2013б).

Для исследования родственных отношений европейской норки центра европейской части России с животными из разных частей ареала, описанные нами гаплотипы были объединены с гомологичными последовательностями контрольного региона мтДНК, полученными другими авторами для животных из Испании, Франции, Румынии, Эстонии, Белоруссии и России (номера доступа в Генбанке AF207720–AF207725 (Davison et al., 2000); AJ548803–AJ548820 (Michaux et al., 2004, 2005); EU548035–EU548051 (Cabria et al., 2011) (рис. 41).

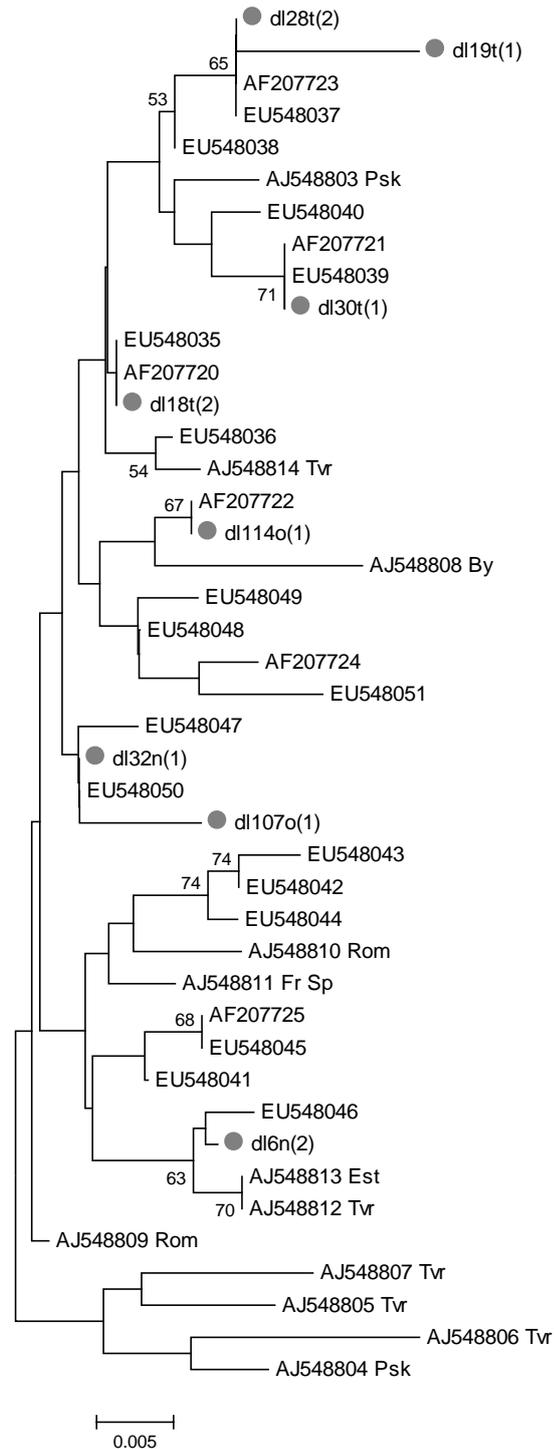


Рис. 41. Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов контрольного региона мтДНК европейской норки (256 н.п.), построенная по методу ближайшего связывания (NJ) с использованием двухпараметрической модели Кимуры. В узлах представлены значения бутстрэп-анализа (1000 повторов). Обозначения: By – Белоруссия; Est – Эстония; Rom – Румыния; Fr – Франция; Sp – Испания; Psk – Псковская обл.; Tvr – Тверская обл. Гаплотипы, полученные нами, отмечены серым: n – Нелидовский, o – Оленинский, t – Торопецкий районы Тверской обл. В скобках указано количество образцов с данным гаплотипом (по: Кораблев и др., 2013б).

Положение гаплотипов животных из Центральной России, так же, как и из других частей ареала, не характеризуется дискретностью (Кораблев и др., 2013б). Напротив, последовательности из разных частей распространения вида представлены в кластерах совместно. Данный паттерн может быть свидетельством того, что в течение ледниковой истории отдельные популяции вида не претерпевали длительной изоляции. Эта точка зрения поддерживается и в других исследованиях, посвященных изучению генетической изменчивости европейской норки на европейском пространстве, предлагающих гипотезу послеледниковой реколонизации из единственного рефугиума (Davison et al., 2000; Michaux et al., 2004, 2005). Основываясь на встречаемости ископаемых останков было высказано предположение, что восстановление ареала европейской норки в голоцене происходило из восточноевропейского или азиатского рефугиумов (Sommer, Benecke, 2004).

Отсутствие выраженной филогеографической структуры и обособленных групп материнских линий у европейской норки также подтверждается топологией медианного дерева, построенного на основании анализа последовательностей из разных частей ареала (рис. 42).

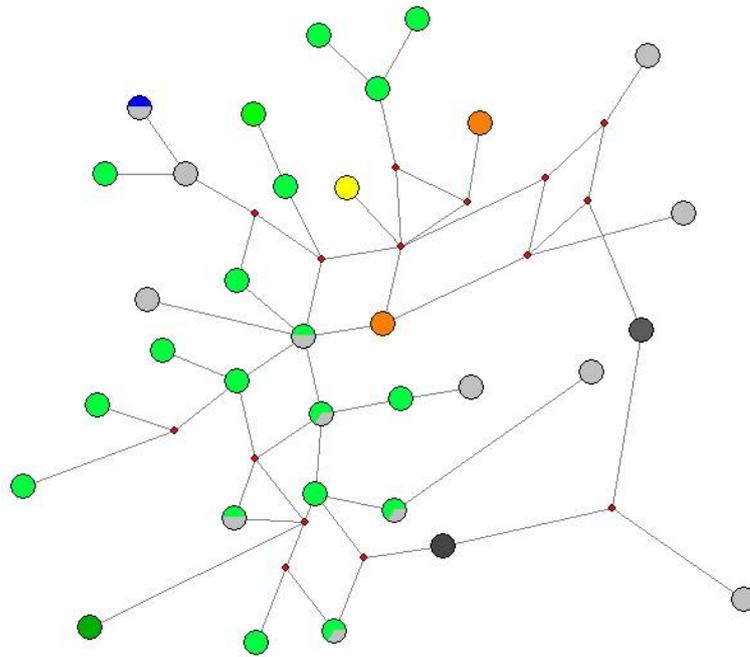


Рис. 42. Медианная сеть гаплотипов европейской норки, построенная на основании анализа последовательностей из разных частей ареала. Обозначения: светло-серый цвет – Тверская область; темно-серый – Псковская область; темно-зеленый – Белоруссия; синий – Эстония; оранжевый – Румыния; желтый – Франция и Испания; светло-зеленый – другие регионы Европы.

Выявленный паттерн свидетельствует о ненаправленности распределения митохондриальных линий вида в разных географических регионах, в отличие от хищников, характеризующихся структурированными филогеографическими паттернами: американской

куницы *Martes americana* (Carr, Hicks 1997), горностая *Mustela erminea* (Fleming, Cook, 2002), бурого медведя *Ursus arctos* (Taberlet et al., 1998). Вероятно, это обусловлено особенностями экологии рассматриваемых видов. В частности, распространение европейской норки тесно связано с гидрографической сетью. В условиях существования рельефов с обилием ледниковых озер и разнообразных водотоков (Mangerud et al., 2004), которые могли выступать в качестве экологических коридоров для расселения вида, данная особенность могла способствовать поддержанию генетического обмена между разобщенными популяциями.

Сравнение уровня генетической изменчивости тверских норок с известными из литературы данными для популяций из других частей ареала (Davison et al., 2000; Michaux et al., 2004; 2005) позволяет говорить об относительно низком внутривидовом разнообразии (Кораблев и др., 2013б). Описанные значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия варьируют среди европейских популяций норки с тенденцией увеличения от юго-западных к северо-восточным областям ареала. Так, при изучении 124 особей из западноевропейской популяции (Франция, Испания) был обнаружен единственный гаплотип, соответственно нуклеотидное разнообразие  $\pi$  при этом равнялось нулю. Значение этого показателя для популяции Юго-восточной Европы (Румыния)  $0.0012 \pm 0.0003$ , причем среди 34 изученных образцов было обнаружено четыре гаплотипа ( $H = 0.47 \pm 0.088$ ). Нуклеотидное разнообразие популяции восточной части Европы (Россия и Белоруссия)  $0.012 \pm 0.0014$ , при этом в выборке из 18 образцов было выявлено 10 гаплотипов ( $H = 0.94 \pm 0.058$ ) (данные по: Michaux et al., 2005). Уровень генетического разнообразия тверских норок превосходит таковой в популяциях Западной и Юго-восточной Европы, однако уступает показателю, полученному для объединенной выборки из Центральной России и Белоруссии. Вероятно, причиной этого можно считать относительно малый объем материала, использованного в нашей работе, и дополнение выборки может изменить значения индексов генетической изменчивости. Действительно, при включении в анализ доступных в Генбанке последовательностей *M. lutreola* из Тверской обл. (AJ548805–AJ548807, AJ548812, AJ548814, AJ548817 (Michaux et al., 2004) генетическое разнообразие возрастает до  $\pi = 0.0134 \pm 0.0074$  и  $H = 0.98 \pm 0.027$ , становясь, таким образом, сопоставимым с изменчивостью, выявленной на более широком географическом пространстве и даже несколько превосходя ее (Тверская, Псковская области, Белоруссия).

Полученные характеристики внутривидовой генетической изменчивости позволяют заключить, что популяция европейской норки Тверской области генетически не обеднена. Вместе с тем, выявленный характер изменчивости митохондриальных линий скорее отражает стохастические процессы, которые претерпевала метапопуляция в историческом прошлом, такие как локальная изоляция, дрейф генов и эффект основателя. Сравнение изменчивости, обнаруженной нами, с особенностями генетического разнообразия вида в других

географических регионах, говорит о сходстве генетической структуры европейской норки на протяжении всего ареала и отсутствии выраженных филогеографических паттернов, что может свидетельствовать в пользу гипотезы о послеледниковой реколонизации из одного рефугиума (Davison et al., 2000; Michaux et al., 2004; 2005).

## 6.2. Лесной хорь

Получено 38 последовательностей длиной 465 н.п. В пределах выравнивания обнаружено 6 полиморфных позиций, среди которых 5 транзиций и одна трансверсия. Всего на основании анализа выявлено 6 гаплотипов, различия между которыми варьировали от 1 до 6 нуклеотидов (0.22%–0.86%). Среднее число парных различий составило  $1.20 \pm 0.78$ . Полученные гаплотипы депонированы в Базе данных Генбанк под номерами KF571863–KF571868 (Кораблев и др., 2015).

Значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия в выборке лесного хоря Тверской области составили  $\pi = 0.0026 \pm 0.0019$  и  $H = 0.74 \pm 0.052$  (Кораблев и др., 2015).

Среди выявленных нами гаплотипов только один оказался уникальным (dl1370n), остальные описаны для нескольких образцов (от 3 до 17).

Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов особей вида в Тверской обл., построенная по методу ближайшего связывания с использованием двухпараметрической модели Кимуры, показала гомогенизацию генетической структуры популяции (Кораблев и др., 2015). Это также подтверждается парным сравнением региональных выборок на основе критерия  $F_{st}$ , выявившим слабые различия лишь между животными Удомельского и Оленинского районов (табл. 86).

Таблица 86. Сравнение выборок лесного хоря (над диагональю – значения  $F_{st}$ , под диагональю –уровень значимости  $p$ ).

Выборка	Удомельский р-н	Нелидовский р-н	Оленинский р-н
Удомельский р-н n=13		0.047	<b>0.094</b>
Нелидовский р-н n=12	0.19		0.024
Оленинский р-н n=13	<b>0.05</b>	0.22	

Основной вклад в различия между выборками вносят удомельские животные, среди которых обнаружен характерный только для этой выборки гаплотип (dl1195u). Это косвенно подтверждается и тем, что большее, хотя и не достоверное, значение  $F_{st}$  выявлено между животными Нелидовского и Удомельского районов, чем между нелидовской и оленинской выборками. В совокупности полученные материалы свидетельствуют об отсутствии

выраженной филогеографической структуры популяции хоря Тверской обл. (Кораблев и др., 2015).

Наиболее распространенный гаплотип dl1168u объединяет более 44% особей и встречается во всех выборках (Кораблев и др., 2015). Кроме того, данный гаплотип является исходным для всех других гаплотипов тверских животных (рис. 43).

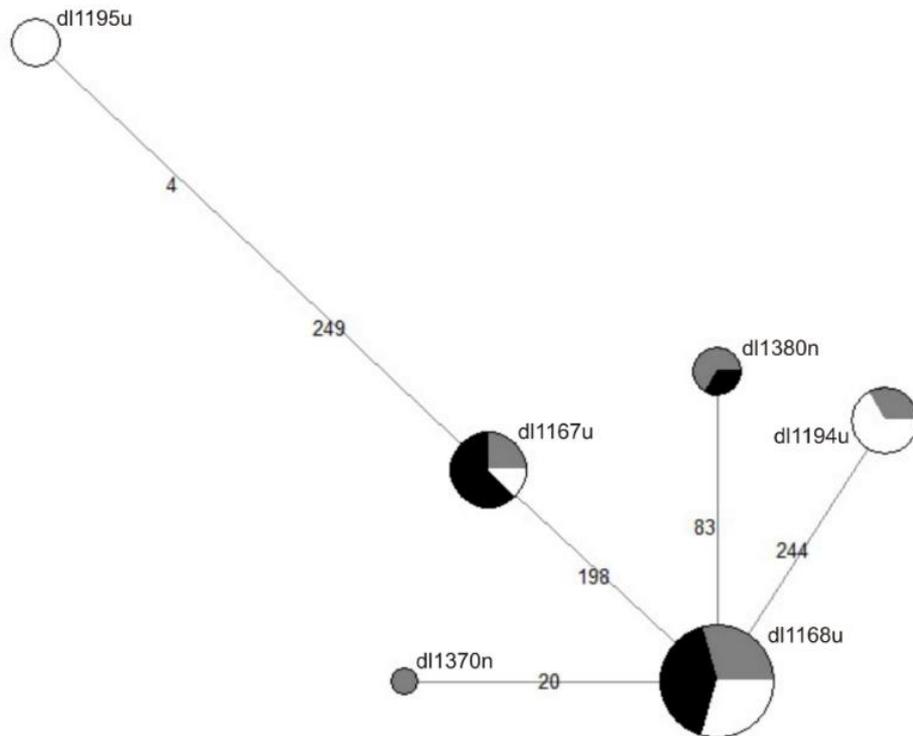


Рис. 43. Медианное сетевое дерево гаплотипов черного хоря Тверской области. Размер кружка пропорционален частоте гаплотипа. Серый – Нелидовский район, черный – Оленинский район, белый – Удомельский район (по: Кораблев и др., 2015).

Данный паттерн свидетельствует о вероятности заселения изучаемой местности сравнительно небольшим количеством основателей, происходящих из единой предковой популяции, в результате чего была сформирована характерная структура генетического разнообразия, которая наблюдается в настоящее время (Кораблев и др., 2015).

Для сравнения особенностей генетической изменчивости в анализ были включены последовательности гомологичного участка контрольного региона лесного хоря из разных частей ареала (Испания, Бельгия, Дания и Польша) (AY962022–AY962045, Pertoldi et al., 2006). На основании выравнивания длиной 473 н.п. была построена дендрограмма, отражающая филогенетические отношения между гаплотипами (Кораблев и др., 2015) (рис. 44).

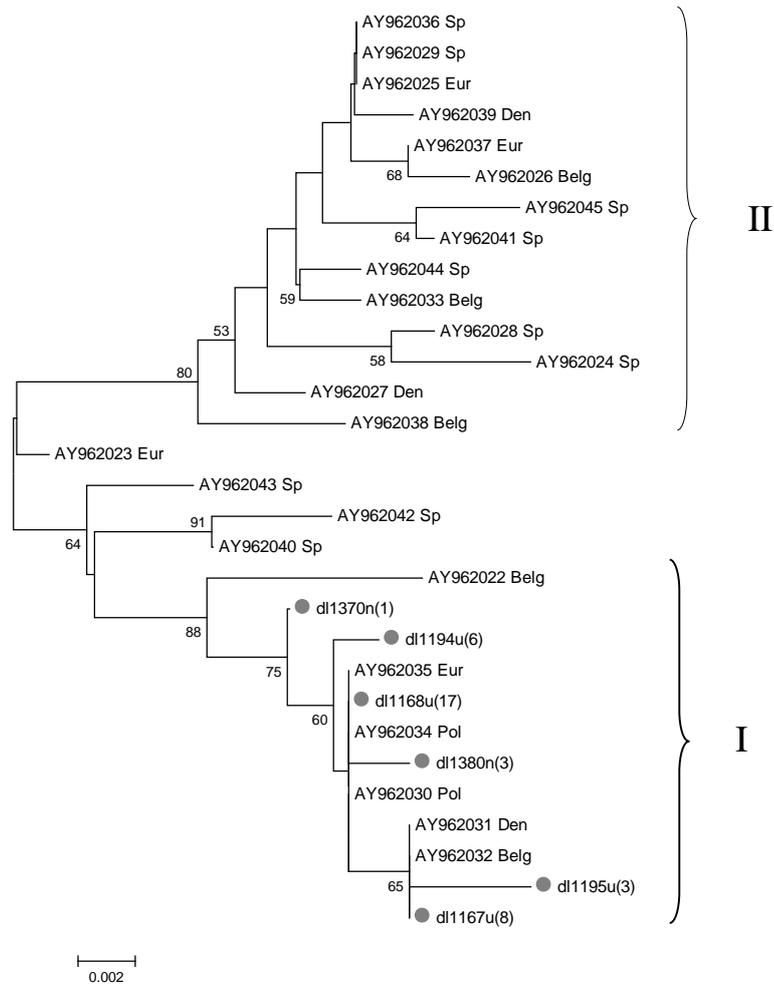


Рис. 44. Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов контрольного региона мтДНК лесного хора, построенная по методу ближайшего связывания (NJ) с использованием двухпараметрической модели Кимуры. Статистическая поддержка узлов дендрограммы оценена с использованием бутстреп-анализа (1000 повторов). Обозначения: Sp – Испания, Belg – Бельгия, Den – Дания, Pol – Польша, Eur – повсеместно распространен в Европе. Гаплотипы, полученные нами, отмечены серым. В скобках указано количество образцов с данным гаплотипом (по: Кораблев и др., 2015).

На данной дендрограмме выделяются две основные клады (I и II), которые подтверждаются высокими значениями статистической поддержки (>80). Гаплотипы тверских животных не образуют обособленной группы, но включаются только в одну из выявленных клад (I). Кластеризация последовательностей внутри данной клады не отражает их географического распределения, что свидетельствует о слабой генетической дифференциации между разными популяциями (Кораблев и др., 2015). Вместе с тем, хорошо видно, что помимо тверских животных, данный кластер объединяет гаплотипы хорей из Центральной, Северной и Восточной Европы (Бельгия, Дания и Польша соответственно). Гаплотипы из юго-западной части Европы (Испания) не входят в обсуждаемый кластер и объединяются во второй из

выявленных групп (II) вместе с последовательностями животных из Бельгии и Дании. Подобный филогеографический паттерн был описан ранее при изучении генетического разнообразия популяций лесного хоря из Испании, Бельгии, Дании и Польши (Pertoldi et al., 2006). Предполагается, что процесс заселения Европы в послеледниковый период складывался за счет двух волн реколонизации, источниками которых служили разные рефугиумные популяции. Объединение испанских, бельгийских и датских гаплотипов в одной кладе свидетельствует о присутствии на территории этих стран митохондриальных линий потомков животных, ведущих свое происхождение из популяций, изолированных в период последнего оледенения в предполагаемом южноевропейском рефугиуме, вероятно, пиренейском (Pertoldi et al., 2006). Вместе с тем, на территории Бельгии и Дании встречаются гаплотипы, не характерные для испанских хорьков, формирующие отдельную группу с последовательностями животных из восточноевропейской популяции (Польша). Опираясь на полученные данные, цитируемые выше авторы предположили существование альтернативного пути реколонизации из восточного ледникового рефугиума, однако, ввиду недостаточного количества образцов из восточных популяций лесного хоря, вопрос оставался открытым. Данные, полученные нами, подтверждают выдвинутую гипотезу, и дают основание предположить, что популяция хоря Тверской области сформировалась за счет мигрантов из гипотетического восточноевропейского рефугиума, которые заселяли территорию Центральной России по мере отступления ледника и формирования благоприятных условий для их обитания (Кораблев и др., 2015). Есть некоторые свидетельства, что это мог быть рефугиум, локализованный на территории современной Молдавии (карпатский) (Sommer, Benecke, 2004).

Низкий уровень генетической изменчивости, выявленный нами, и выраженный в значениях нуклеотидного и гаплотипического разнообразия, согласуется с паттерном популяционной структуры, который не подразумевает существования сильно дивергировавших митохондриальных линий среди животных Тверской обл. (Кораблев и др., 2015). При сравнении уровня генетического разнообразия изучаемой группировки лесного хоря со сходными данными по популяциям вида, выявлена относительно низкая изменчивость первой. Наиболее высокий уровень нуклеотидного и гаплотипического разнообразия был выявлен у животных Испании, где  $\pi = 0.00420 \pm 0.00047$  и  $H = 0.952 \pm 0.040$ . При этом здесь, на основании изучения 15 образцов, было выявлено 11 гаплотипов. Особи рассматриваемого вида из Бельгии характеризуются средними значениями индексов генетической изменчивости ( $\pi = 0.00326 \pm 0.00103$ ,  $H = 0.813 \pm 0.067$ ). Анализ проб от 20 зверьков, обитавших на этой территории, позволил обнаружить у них 8 гаплотипов. Наименьшим уровнем данного показателя обладали хори из Дании, нуклеотидное разнообразие которых  $0.00163 \pm 0.00045$ , а гаплотипическое –  $0.741 \pm 0.048$ . Причем здесь среди 27 проанализированных последовательностей было выявлено

6 гаплотипов (данные по: Pertoldi et al., 2006). Таким образом, изменчивость лесного хоря из Тверской области наиболее близка к североευропейской популяции. Ранее было показано, что наибольшее генетическое разнообразие наблюдается в популяциях, существующих на территории предположительных рефугиумов (Michaux et al., 2003). Такую закономерность можно проследить на основании выше приведенных данных: генетическое разнообразие возрастает от севера к югу, достигая максимального в испанской популяции. Считается, что Пиренейский полуостров служил одним из крупных рефугиумов в периоды максимальных оледенений Европы для многих видов животных (Hewitt, 1999; Davison, 2001; Michaux et al., 2004; Sommer, Benecke, 2004).

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 (Кораблев и др., 2015). Сказанное отчасти подтверждается характером распределения парных различий между последовательностями (mismatch distribution), максимальная частота которых приходится на одну нуклеотидную замену, что может свидетельствовать о сравнительно недавнем происхождении популяции (рис. 45).

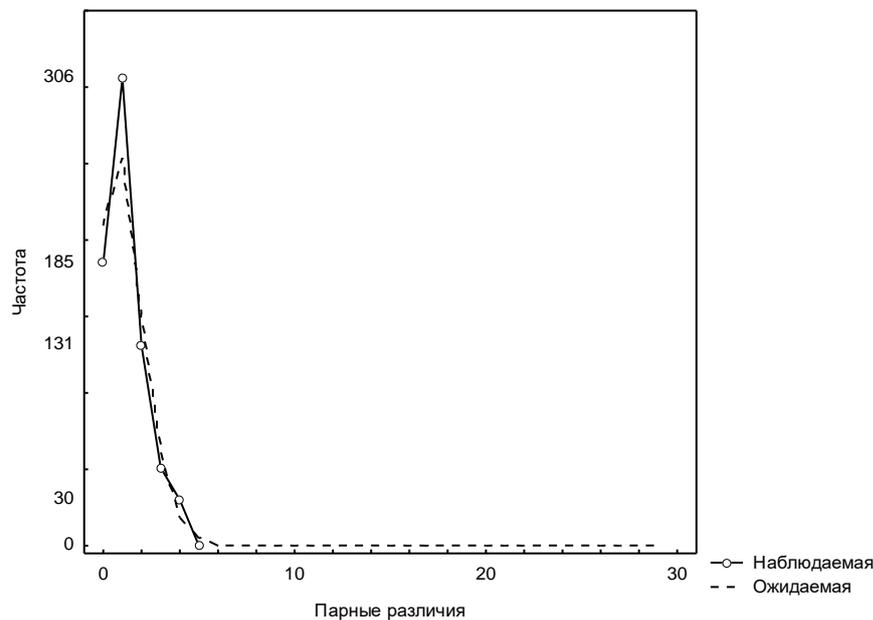


Рис. 45. Распределение частот парных различий (mismatch distribution) между последовательностями контрольного региона мтДНК лесного хоря (по: Кораблев и др., 2015).

Соотношение значений нуклеотидного и гаплотипического разнообразия, выявленных у животных Тверской обл. (относительно низкие значения первого и относительно высокие — второго), позволяет предположить, что данная популяция сформировалась в короткий промежуток времени от предковой формы с низкой эффективной численностью (Avisе et al.,

2000). Это подтверждается также характерным паттерном mismatch distribution (Кораблев и др., 2015).

Следует отметить, что полученные нами данные согласуются с результатами исследований, проведенных в западной части ареала вида (Davison et al., 2001; Pertoldi et al., 2006), и свидетельствуют о быстрой послеледниковой реколонизации им территории (Кораблев и др., 2015). Сравнительный анализ генетической структуры группировок из Центральной России и Западной Европы подтверждает существующую гипотезу о двунаправленности этого послеледникового процесса (Pertoldi et al., 2006).

Очевидно, что особенности внутривидовой генетической изменчивости лесного хоря Тверской обл. в большей степени отражают процессы исторического прошлого и сложились под действием таких факторов, как ледниковая изоляция и эффект основателя. Вместе с тем, выявленные нами генетические различия между некоторыми выборками, проявляющиеся в частотах встречаемости гаплотипов, могут свидетельствовать о существовании внутривидовых группировок. Их формирование, скорее всего, обусловлено случайными причинами и носит временный характер. Учитывая отсутствие экологических барьеров и высокий уровень панмиксии в пределах популяции, можно предположить, что генетические различия между ними не имеют определенной направленности и, по-видимому, не устойчивы (Кораблев и др., 2015).

### 6.3. Лесная куница

Получена 21 нуклеотидная последовательность длиной 487 п.н. В пределах выравнивания обнаружено 13 замен (2.7%), из которых 11 транзиций и 2 трансверсии. Всего выявлено 10 гаплотипов, различия между которыми составили от 2 до 6 нуклеотидов (0.41% – 1.23%). Среднее число парных различий –  $3.37 \pm 1.80$ . Полученные гаплотипы депонированы в Базе данных Генбанк под номерами KJ151769–KJ151778 (Кораблев и др., 2016а).

Значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия в выборке куницы Тверской обл. составили  $\pi = 0.0069 \pm 0.0041$  и  $H = 0.90 \pm 0.039$  (Кораблев и др., 2016а).

Среди выявленных гаплотипов пять оказались уникальными. Наиболее распространенный гаплотип (dl169n) объединял пять особей и был единственным, который встречался во всех проанализированных выборках (Кораблев и др., 2016а).

Анализ генетических различий между локальными выборками, выполненный на основе критерия  $F_{st}$ , не выявил достоверных различий ни в одной паре сравнений (попарное сравнение нелидовской – оленинской, нелидовской – удомельской, оленинской – удомельской выборок), что свидетельствует о значительной степени генетической однородности куницы в пределах изучаемого региона (Кораблев и др., 2016а).

Структура медианной сети гаплотипов (рис. 46) показывает сравнительно большую дивергенцию некоторых митохондриальных линий в выборке куницы Тверской обл. (гаплотипы dl1859u из Удомельского и dl1277o из Оленинского районов) (Кораблев и др., 2016а).

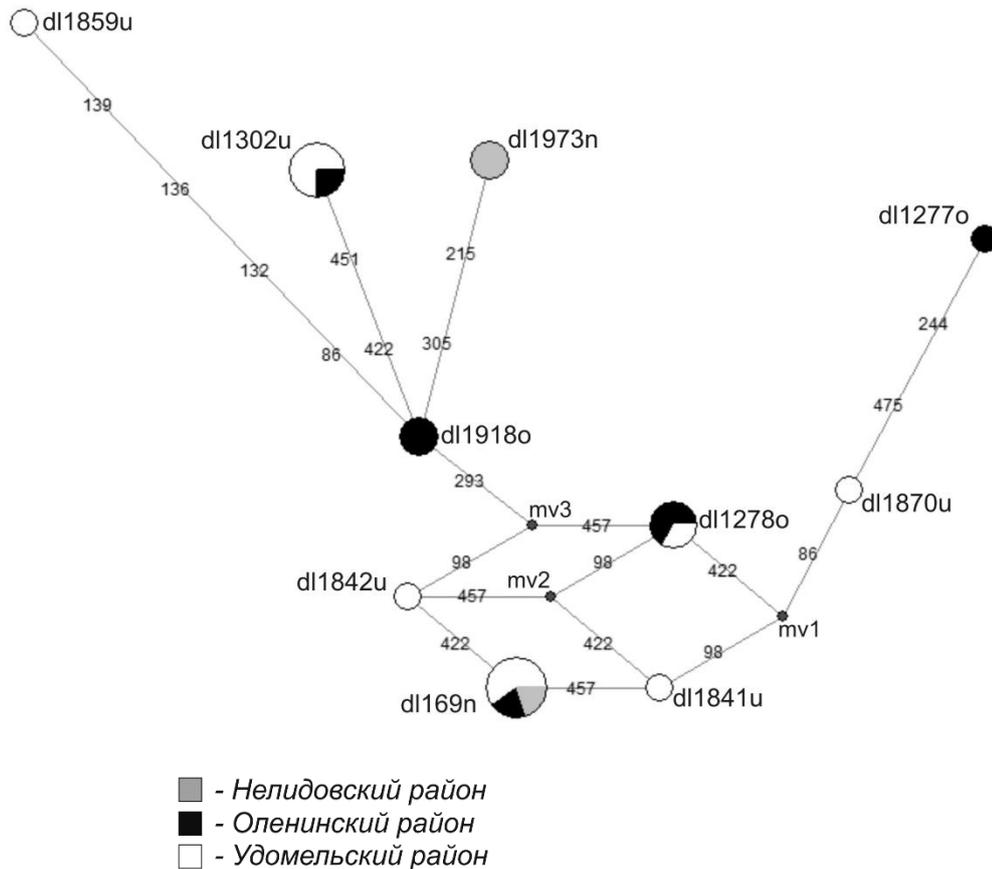


Рис. 46. Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК лесной куницы Тверской области. Размер кружка пропорционален частоте гаплотипа. Серый – Нелидовский, черный – Оленинский, белый – Удомельский районы. mv1, mv2, mv3 – гипотетические промежуточные гаплотипы. На ветвях указаны номера мутационных позиций, разделяющих гаплотипы (по: Кораблев и др., 2016а).

Данный паттерн трудно объяснить с позиции закономерностей биотопического распределения животных в пределах изучаемой территории, но он может указывать на неоднородность условий обитания вида в течение ледниковой истории, результатом чего могла явиться изоляция отдельных групп особей, повлекшая за собой независимую эволюцию митохондриальных линий и, как следствие, дивергенцию гаплотипов (Кораблев и др., 2016а).

На основании совместного анализа полученных нами и взятых из Генбанка последовательностей (Рожднов и др., 2010; Ruiz-González et al., 2013) построена медианная сеть гаплотипов (Кораблев и др., 2016а) (рис. 47).

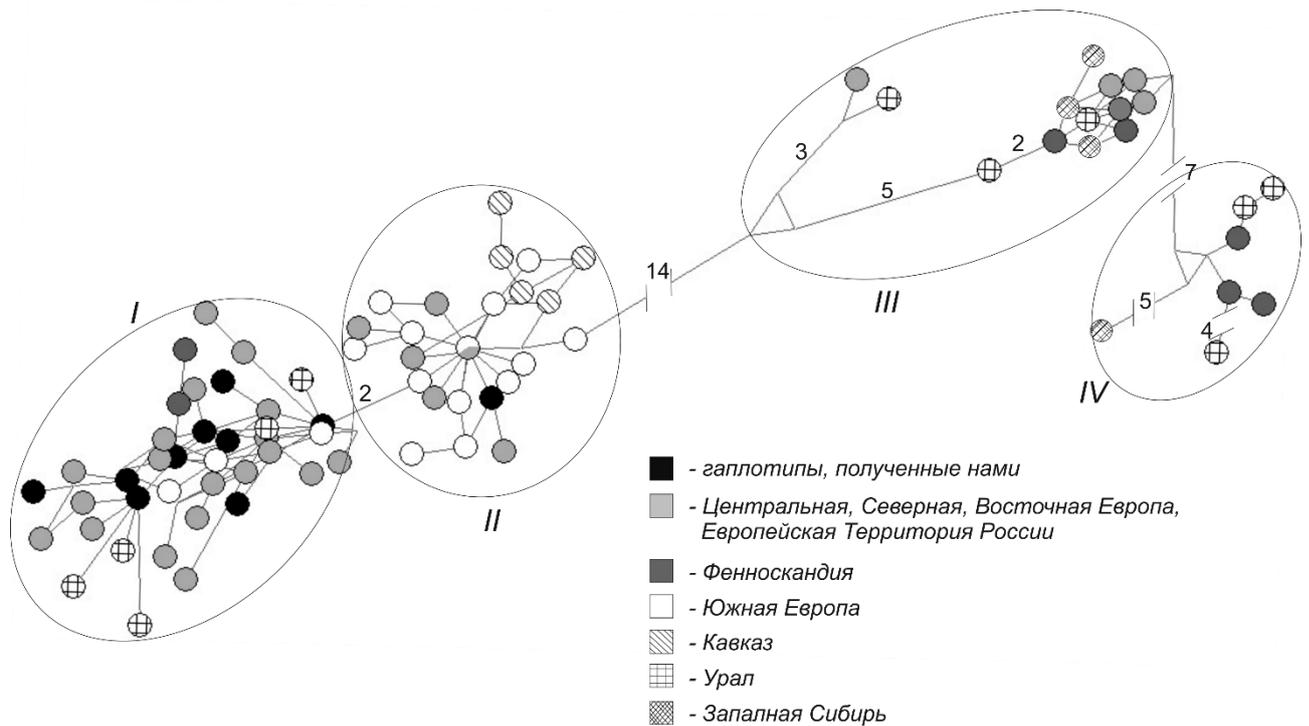


Рис. 47. Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК лесной куницы. Включены образцы из Генбанка. Цифры на ветвях сети обозначают число мутационных позиций. I–IV – номера гаплогрупп (по: Кораблев и др., 2016а).

Из материалов медианной сети видно, что последовательности куниц Тверской обл. не формируют обособленной группы по отношению к гаплотипам из других частей ареала, попадая в основном в кластер I (Кораблев и др., 2016а). Этот кластер объединяет гаплотипы животных преимущественно из Центральной, Северной, Восточной Европы, европейской территории России, Урала и в незначительной степени из Южной Европы и Фенноскандии и соответствует центрально-североевропейской филогруппе (CNE) из работы Руиз-Гонсалес с соавторами (Ruiz-González et al., 2013). Один из полученных нами гаплотипов (dl1859u) включается в кластер II, который соответствует средиземноморской филогруппе (MED) из вышеупомянутой работы и объединяет гаплотипы куниц преимущественно из Южной Европы, а также из Центральной-Северной Европы, европейской части России и Кавказа. Последние формируют в данном кластере компактную группу и занимают периферическое положение. Помимо этих двух кластеров, на медианной сети четко выделяются две существенно дистанцированные клады (не менее 14 мутационных позиций). Эти клады объединяют последовательности животных из Фенноскандии, Западной Сибири, Урала и в незначительной степени из европейской части России и соответствуют филогруппам Фенноскандия-Россия (FNR I и FNR II) из работы Руиз-Гонсалес с соавторами (Ruiz-González et al., 2013). Значительные генетические отличия уральских и западносибирских куниц, как и животных Фенноскандии, объясняются, вероятно, интрогрессией ДНК соболя, что было показано при

изучении генетического разнообразия популяций этих видов в зоне симпатрии (Пищулина и др., 2009; Рожнов и др., 2010; Пищулина, 2013).

На основании паттернов генетической изменчивости лесной куницы на пространстве Европы Дэвисон с соавторами (Davison et al., 2001) сделали предположение, что источником послеледниковой реколонизации вида служил единственный европейский рефугиум. Однако разделение группы I гаплотипов контрольного региона на подгруппы Ia и Ib дало основание выдвинуть гипотезу о двунаправленном заселении Европы из разных ледниковых рефугиумов. Похожая мысль была высказана позднее в работе Пертольди с соавторами на основании анализа паттернов изменчивости мтДНК датских и шведских куниц (Pertoldi et al., 2008b). Дальнейшее развитие и подтверждение идея многонаправленной послеледниковой реколонизации нашла в обширном исследовании популяций из разобщенных частей видового ареала от Западной Европы до Западной Сибири и от средиземноморских полуостровов до Фенноскандии (Ruiz-González et al., 2013), а также в исследовании популяций, населяющих северные и южные районы Европы (Pertoldi et al., 2014). Данные, полученные в цитированных работах, позволяют предположить, что пространственная экспансия лесной куницы в послеледниковый период осуществлялась за счет, по меньшей мере, двух предковых популяций, переживших максимумы последнего оледенения в рефугиумах, локализованных в области средиземноморских полуостровов и в Центральной Европе. По материалам Руиз-Гонсалес с соавторами (Ruiz-González et al., 2013), животные из предковой средиземноморской популяции в послеледниковый период заселили в основном южно-европейские регионы и лишь в незначительной степени центр и север Европы, в то время как лесная куница из центрально-европейского рефугиума распространилась от Западной Европы до Урала. Наши данные полностью согласуются с этой точкой зрения, демонстрируя присутствие митохондриальных линий потомков в основном центрально-европейской филогруппы и лишь одного гаплотипа, относящегося к средиземноморской филогруппе среди куниц Тверской обл. (Кораблев и др., 2016а). В работе Пищулиной (2013) отмечается генетическое своеобразие уральских куниц, доля уникальных гаплотипов среди которых более 76% (13 из 17 выявленных), что в совокупности с палеонтологическими данными может свидетельствовать о существовании южноуральского рефугиума, в котором куница переживала периоды оледенения плиоцена-плейстоцена и из которого впоследствии произошло заселение этого региона. Согласно палеонтологическим данным, локализация возможных предковых популяций куницы в Европе в период максимума последнего оледенения была тесно связана с расположением лесных рефугиумов, и относится, предположительно, к трем регионам: Пиренейский п-ов, Апеннинский п-ов и, возможно, Карпаты (Sommer, Benecke, 2004).

Лесная куница в целом характеризуется низким уровнем внутривидовой генетической изменчивости (Davison et al., 2001; Pertoldi et al., 2008b; 2014; Ruiz-González et al., 2013). Значение нуклеотидного разнообразия в выборке животных из разных регионов Центральной и Западной Европы составило  $\pi = 0.013 \pm 0.001$  (Davison et al., 2001). Популяция куницы Южной Скании (Швеция) характеризуется сходными значениями нуклеотидного и гаплотипического разнообразия, где  $\pi = 0.0102$  и  $H = 0.73$  (Pertoldi et al., 2008b). У животных основного полуострова Дании были выявлены показатели  $\pi = 0.0033$  и  $H = 0.56$ , в то время как у островной популяции Зеландии соответствующие индексы составили  $\pi = 0.0013$  и  $H = 0.22$  (Pertoldi et al., 2008b). В соответствии с наиболее современными данными для лесной куницы, населяющей различные регионы Европы, значения генетического полиморфизма колебались от самых низких во Франции  $\pi = 0.002 \pm 0.002$  и  $H = 0.40 \pm 0.24$  до максимальных в Германии, где  $\pi = 0.016 \pm 0.007$  и  $H = 0.76 \pm 0.12$  (Pertoldi et al., 2014). Руиз-Гонсалес с соавторами (Ruiz-González et al., 2013) приводят величины показателей нуклеотидного и гаплотипического разнообразия в выявленных филогенетических группах куниц Евразии: средиземноморская филогруппа (MED) характеризуется  $\pi = 0.00120 \pm 0.00010$ ;  $H = 0.837 \pm 0.027$ , центрально-североевропейская (CNE) имеет  $\pi = 0.00234 \pm 0.00012$ ;  $H = 0.936 \pm 0.006$ , филогруппа Фенноскандия-Россия (FNR) –  $\pi = 0.00707 \pm 0.00054$   $H = 0.930 \pm 0.030$ . Во всех цитированных работах анализируемые фрагменты мтДНК существенно различаются по длине (от 172 п.н. по: Pertoldi et al., 2014 до 1566 п.н. по: Ruiz-González et al., 2013), что может влиять на индексы генетического разнообразия, и сравнение с нашими результатами может выглядеть не вполне корректным (Кораблев и др., 2016а). В работе Пищулиной (2013) приводятся данные о генетическом полиморфизме куницы из разных частей ареала, рассчитанные на основе материалов исследования Руиз-Гонзалес с соавторами (Ruiz-González et al., 2013) и собственных данных. При этом анализируется фрагмент мтДНК, гомологичный использованному нами и практически совпадающий по длине (498 п.н. и 487 п.н.). Так, для куниц Южной Европы ( $n = 102$ )  $\pi = 0.0036 \pm 0.0023$  и  $H = 0.80$ , у животных Центральной и Северной Европы ( $n = 156$ )  $\pi = 0.0082 \pm 0.0046$  и  $H = 0.95$ , в популяции из зоны симпатрии (Урал и Западная Сибирь) ( $n = 137$ )  $\pi = 0.0035 \pm 0.0022$  и  $H = 0.68$ . Таким образом, с уменьшением длины анализируемого фрагмента значения индексов генетического полиморфизма корректируются в большую сторону. Вместе с тем проявляется тенденция возрастания генетического разнообразия вида от южных широт к северным, за исключением островной популяции Зеландии. На периферии ареала (Урал, Западная Сибирь) наблюдается снижение уровня полиморфизма (Кораблев и др., 2016а).

Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие куниц Тверской обл. приближается к значениям, выявленным у животных Центральной и Северной Европы (Кораблев и др., 2016а).

Логичным объяснением наблюдаемого явления представляется генетическая преемственность 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 (Ruiz-González et al., 2013).

Сравнительно высокое значение гаплотипического разнообразия у тверских животных и относительно низкое значение нуклеотидного разнообразия могут быть объяснены быстрым процессом экспансии, который последовал за периодом низкой численности (Avice, 2000). Пертольди и соавторы (Pertoldi et al., 2014), анализируя соотношение нуклеотидного и гаплотипического разнообразия лесной куницы в западной Европе, пришли к сходному выводу о том, что популяции вида длительное время находились в состоянии низкой эффективной численности, вероятно из-за прохождения узкого «бутылочного горлышка». Эти соображения вполне согласуются с концепцией послеледниковой реколонизации, когда из популяции, претерпевшей в рефугиуме продолжительное сокращение численности, в результате быстрой экспансии и расселения сформировалась современная обширная популяция (Кораблев и др., 2016а).

#### 6.4. Сравнительный анализ молекулярно-генетической изменчивости

Среди трех аборигенных видов хищных млекопитающих наибольшим генетическим разнообразием обладает европейская норка. Промежуточное положение в этом ряду занимает лесная куница. Лесной хорь демонстрирует самый низкий уровень молекулярно-генетической изменчивости (табл. 87, рис. 48–49).

Таблица 87. Характеристика молекулярно-генетического полиморфизма исследованных видов.

Вид	$\pi$	H	Длина фрагмента
<i>M. lutreola</i> (n = 11)	$0.0092 \pm 0.0055$	$0.95 \pm 0.054$	526 пн
<i>M. putorius</i> (n = 38)	$0.0026 \pm 0.0019$	$0.74 \pm 0.052$	465 пн
<i>M. martes</i> (n = 21)	$0.0069 \pm 0.0041$	$0.90 \pm 0.039$	487 пн
<i>N. procyonoides</i> (n = 30)	$0.0144 \pm 0.0077$	$0.95 \pm 0.020$	599 пн

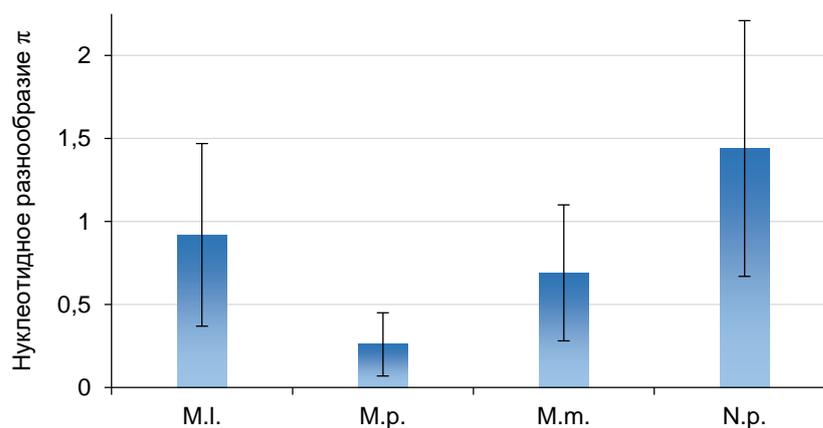


Рис. 48. Нуклеотидное разнообразие у исследованных видов.

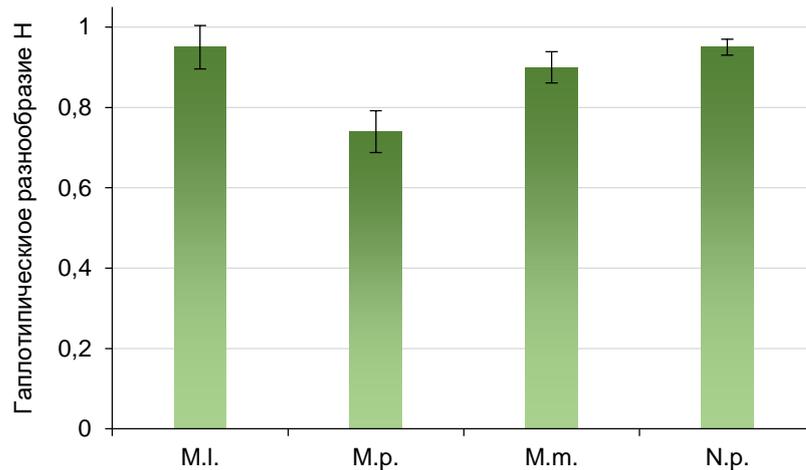


Рис. 49. Гаплотипическое разнообразие у исследованных видов.

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). Исходя из известных экологических особенностей животных, среди трех представителей семейства куньих, лесной хорь является наиболее эвритопным видом. Следствием этого можно было бы ожидать высокий уровень молекулярно-генетической изменчивости его популяции как результат адаптации к разнообразным экологическим условиям. Между тем, полученные нами данные свидетельствуют об обратном.

В соответствии с палеонтологическими свидетельствами, лесной хорь был одним из первых видов семейства куньих (исключая адаптированных к холодному климату росомеху *Gulo gulo*, ласку *Mustela nivalis* и горностаю *Mustela erminea*), реколонизировавших Европу в период отступления максимального оледенения. Его субфоссильные останки из Центральной Европы датируются ранним дриасом и интерстадиалом беллинг – более 13 тыс. лет назад (Sommer, Benecke, 2004). Столь ранней и быстрой экспансии могла способствовать адаптация хоря к безлесным местообитаниям и областям тундростепи, на что указывает обнаружение его останков в комплексе с представителями тундровой фауны (Sommer, Benecke, 2004).

Согласно гипотезе Хьюитта (Hewitt, 1999), а также принимая в расчет данные палеозоологии и молекулярно-генетических исследований (Davison et al., 2001; Sommer, Benecke, 2004; Pertoldi et al., 2006), ранняя и быстрая экспансия могла привести к снижению генетического разнообразия хоря в результате повторяющихся событий основателя, «бутылочного горлышка» и локальной изоляции, происходивших под влиянием неустойчивых климатических условий плейстоцена. Данные соображения могут служить одним из возможных объяснений меньшего уровня генетической изменчивости вида по сравнению с европейской норкой и лесной куницей.

Низкое генетическое разнообразие хоря в изучаемой местности, по сравнению с внутривидовой изменчивостью, может быть обусловлено относительно поздним его вселением на территорию Центральной России. К подобному заключению пришел В.Г. Гептнер, основываясь на изучении морфологических особенностей среднерусского лесного хорька (Гептнер и др., 1967). Данное мнение не лишено оснований, учитывая тот факт, что основные предположительные плейстоценовые рефугиумы вида находились в юго-западной части Европейского континента (Davison et al., 2001; Sommer, Benecke, 2004; Pertoldi et al., 2006). Это могло замедлить проникновение животных в восточную часть ареала. Кроме того, обнаруженная нами филогенетическая структура популяции, характеризующаяся небольшим количеством и эволюционной близостью гаплотипов, свидетельствует об относительно малом числе основателей.

Лесной хорь избегает больших и сплошных лесных массивов, предпочитая биотопы островных лесов (Гептнер и др., 1967). Одной из причин, которые могли ограничить его распространение на изучаемой территории в историческом прошлом, можно считать наличие обширного и густого лесного массива – Оковского леса, занимавшего значительную часть центра европейской России (Новенко и др., 2011). Дальнейшее освоение местности человеком и трансформация местообитаний могли способствовать экспансии вида.

Лесная куница реколонизировала пространство Европы следуя за радиацией лесов (Davison et al., 2001; Sommer, Benecke, 2004). На территории изучаемого региона формирование лесных экосистем, включающих высокоствольный лес, вслед за последним холодным импульсом, произошло в период 9–10 тыс. лет назад (Новенко и др., 2011). Вместе с тем, основываясь на палеонтологических данных, можно полагать, что лесная куница появилась в центре европейской части России значительно позже. В соответствии с данными Н.К. Верещагина (Верещагин, Русаков, 1979), фрагменты скелетов хищника на Северо-Западе России (Ладожское озеро) начинают встречаться в слоях неолитических поселений (до 5 тыс. лет назад). По данным Соммера и Бенеке (Sommer, Benecke, 2004), останки вида на территории России не встречаются в субфоссильных отложениях ранее субатлантического периода голоцена (приблизительно 2.5 тыс. лет назад), однако локализация этих находок не ясна (вероятно, речь идет о восточной части европейской России). По данным тех же исследователей, на севере Центральной Европы куница появилась существенно раньше (пребореал и бореал – 8–10 тыс. лет назад), а в суббореале (3–5 тыс. лет назад) уже достигла северной границы современного ареала. Опираясь на эти факты, мы можем предположить, что изучаемая местность была заселена видом сравнительно поздно. Источником популяции, по всей вероятности, были животные с периферии исторического ареала, что могло привести к

резкому снижению генетической изменчивости лесной куницы центральной части европейской территории России по сравнению с западными популяциями вида.

На основании молекулярно-генетических и палеонтологических данных считается, что европейская норка переживала максимум последнего оледенения в одном из рефугиумов, располагавшихся в Азии или на востоке Европейской части континента (Davison et al., 2000; Michaux et al., 2004; Sommer, Benecke, 2004). Опираясь на эти соображения, мы можем предположить, что расселение норки в послеледниковую эпоху началось с восточной части современного ареала. Об этом свидетельствуют результаты молекулярно-генетических исследований, характеризующие низкий уровень изменчивости в западных популяциях (Davison et al., 2000; Michaux et al., 2004; 2005). Зоммер и Бенекке ссылаются на отсутствие останков вида в субфоссильных отложениях в Западной Европе (Sommer, Benecke, 2004), в то время как Н.К. Верещагин приводит данные о находках фрагментов скелетов европейской норки в раскопках неолитических стоянок Псковской области периода 4–4.5 тыс. лет назад (Верещагин, Русаков, 1979). Суммируя приведенные выше сведения, мы вправе полагать, что одной из возможных причин выявленного нами высокого уровня генетической изменчивости европейской норки в сравнении с куницей и хорем и с западными популяциями вида послужили особенности ее послеледникового расселения. Вероятно, основной поток миграции затронул территории восточной части современной области распространения вида. Результатом подобного процесса могло стать то, что популяция норки в изучаемом регионе сформировалась за счет большого числа основателей. Это способствовало сохранению внутривидового полиморфизма мтДНК, который наблюдается в настоящее время.

Поддержание уровня генетической изменчивости европейской норки не в последнюю очередь могло быть обеспечено особенностями ее биологии. Гидрологическая сеть, с которой тесно связано пространственное распределение хищника, могла играть роль экологических коридоров, посредством которых происходил генетический обмен между разобщенными популяциями. Подобное предположение находит отпечаток в паттернах генетической структуры современных популяций, которая не несет следов продолжительной изоляции, являясь в значительной степени гомогенизированной в разных областях ареала.

Таким образом, характер внутривидовой генетической изменчивости исследованных аборигенных видов определяется, главным образом, их микроэволюционной историей, обусловленной как адаптивными возможностями видов, 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**

Обобщения, приведенные в данной главе, были частично опубликованы ранее в соавторстве с коллегами – П.Н. Кораблевым, Н.П. Кораблевым, И.Л. Тумановым (Кораблев и др., 2014а; 2014б; 2014в).

Можно ожидать, что в процессе филогенеза коэволюция генетического полиморфизма и структуры фенотипа должна приводить к оптимальному уровню внутривидовой изменчивости или «адаптивной норме», сформированной и поддерживаемой балансирующим отбором (Медников, 1987; Алтухов, 2003; Букаварева, Алещенко, 2009). Вероятно, результатом этого должна стать оптимальная коадаптация, когда каждому генотипу соответствует оптимальный фенотип (Васильев, Большаков, 1994).

Однако при сопоставлении результатов, полученных на основании изучения морфологической и молекулярно-генетической изменчивости, возникает ряд трудностей, связанных с очевидной разнородностью этих данных. Характеристики молекулярно-генетического полиморфизма имеют высокую наследуемость и отражают микроэволюционные процессы в популяциях (Алтухов, 2003), в то время как формирование морфологических признаков обусловлено, помимо генетического компонента, многими другими факторами, среди которых действие регуляторных эпигенетических механизмов и влияние внешней среды на процессы индивидуального развития (Васильев, 2005; Букаварева, Алещенко, 2013). Кроме того, морфологические признаки в определенной мере адаптивно значимы и функционально обусловлены (Яблоков, 1966; Васильев, Васильева, 2009), тогда как использованный нами генетический маркер принято считать селективно нейтральным (Harrison, 1989). В настоящей работе в качестве маркера генетической изменчивости мы применяли контрольный регион митохондриальной ДНК, отличительная черта которой – наследование без рекомбинации только по материнской линии, результатом чего является вчетверо меньшее значение эффективного размера популяции и, как следствие, высокая чувствительность к стохастическим процессам и демографическим событиям по сравнению с ядерным геномом (Birky et al., 1989; Moritz, 1994; Zhang, Hewitt, 1996). Сравнение уровней генетического разнообразия у разных видов млекопитающих, полученных с использованием митохондриальных и ядерных генов, далеко не всегда позволяет выявить синхронность в проявлении полиморфизма по этим маркерам (Moritz, 1994). Подобное несоответствие не позволяет приравнивать изменчивость материнских линий мтДНК к понятию «генетической изменчивости» в целом. Однако это

обстоятельство не лишает интереса анализ взаимосвязи морфологического разнообразия как меры экологической пластичности видов с полиморфизмом мтДНК, отражающим демографические события в истории популяций, обусловленные палеоклиматическими изменениями и историей заселения изучаемой местности.

Сопоставление уровней морфологического и молекулярно-генетического полиморфизма в изученных нами популяциях открывает интересную закономерность: у четырех видов хищных млекопитающих (*M.l.*, *M.m.*, *N.v.*, *N.p.*) более высоким значениям нуклеотидного разнообразия контрольного региона мтДНК соответствуют более высокие значения фенетического и, в большинстве случаев, краниометрического полиморфизма (рис. 50–51).

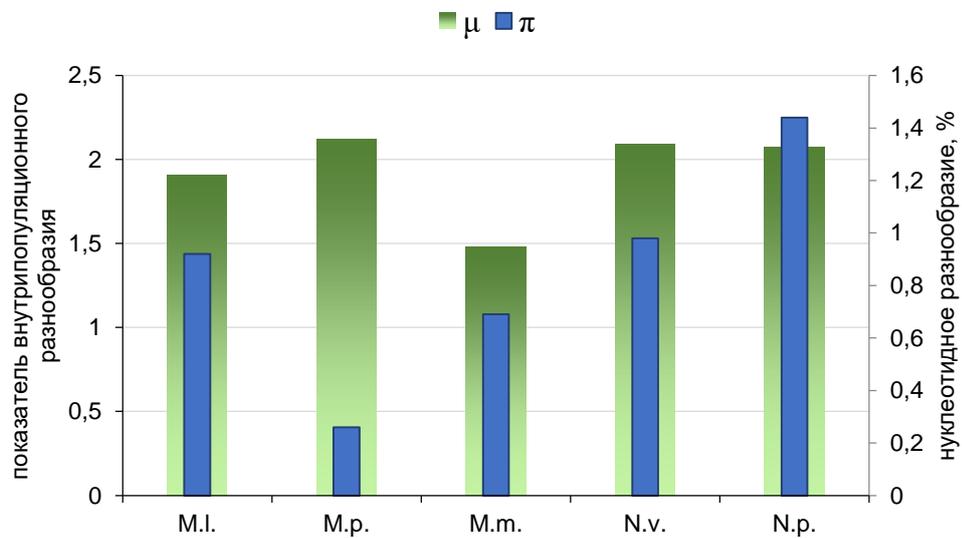


Рис. 50. Взаимосвязь нуклеотидного и фенетического полиморфизма популяций хищных млекопитающих. Данные о нуклеотидном разнообразии *N. vison* по Кораблев и др., 2016б, *N. procyonoides* по Кораблев и др., 2011г.

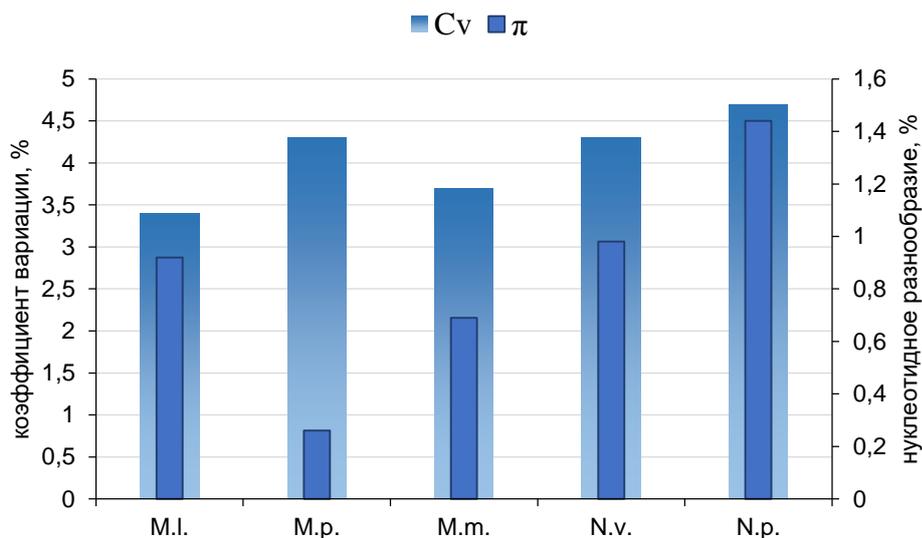


Рис. 51. Взаимосвязь нуклеотидного разнообразия и степени варьирования метрических признаков. Данные о нуклеотидном разнообразии *N. vison* по Кораблев и др., 2016б, *N. procyonoides* по Кораблев и др., 2011г.

Из этой закономерности выпадает лесной хорь, у которого высокие значения показателей, характеризующих фенетическую и краниометрическую изменчивость, соответствуют относительно низкому, по сравнению с другими видами, уровню полиморфизма мтДНК (Кораблев и др., 2014а).

Интересно, что сравнение полученных нами показателей нуклеотидного разнообразия изученных видов с конспецификами в европейской части ареала (Davison et al., 2001; Michaux et al., 2004; 2005; Pertoldi et al., 2006; 2008b; 2014; Pitra et al., 2010; Zalewski et al., 2011; Пищулина, 2013; Ruiz-González et al., 2013; Paulauskas et al., 2016) демонстрирует практически полное соответствие соотношения и величин полиморфизма контрольного региона мтДНК (рис. 52).

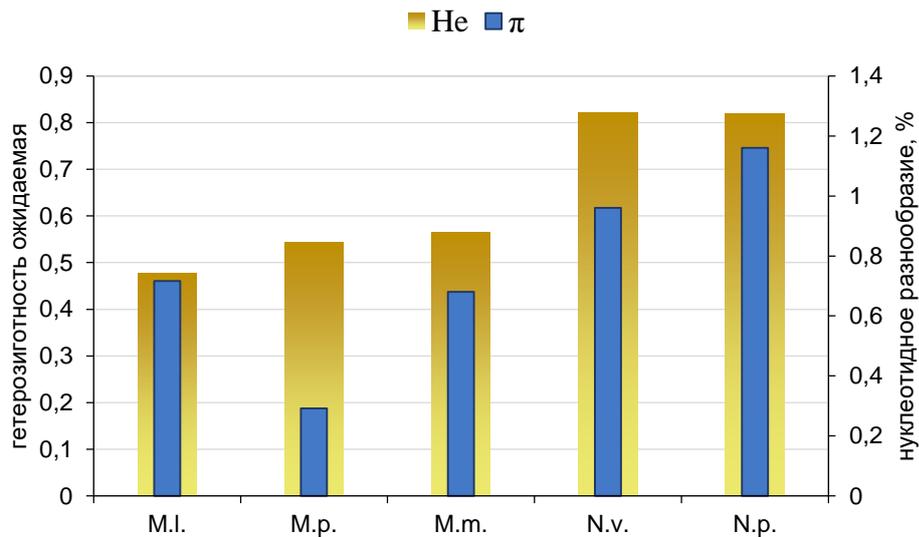


Рис. 52. Усредненные значения молекулярно-генетического полиморфизма хищных млекопитающих в европейской части ареала, полученные на основании изучения изменчивости контрольного региона мтДНК (нуклеотидное разнообразие  $\pi$ ) и микросателлитных локусов ядерной ДНК (гетерозиготность  $H_e$ ). Ссылки на литературные данные, использованные для построения графика, приведены в тексте.

В случае с аборигенными видами это, вероятно, указывает на то, что решающий вклад в формирование изменчивости материнских линий мтДНК как в изученных нами популяциях, так и в масштабе европейского ареала видов, внесли относительно древние демографические процессы.

Примечательным представляется факт, что уровень генетического полиморфизма изученных видов в европейской части ареала, оцененный по значениям гетерозиготности микросателлитных локусов ядерной ДНК (Kyle et al., 2003; Moller et al., 2004; Michaux et al., 2005; Pertoldi et al., 2006; 2008a; Lecis et al., 2008; Zalewski et al., 2009; Bifulchi et al., 2010; Zalewski et al., 2010; Colli et al., 2011; Costa et al., 2012; Ciofi et al., 2012; Пищулина, 2013; Cabria et al., 2015; Кораблев и др., 2018a), не проявляет очевидной корреляции с полиморфизмом мтДНК (рис. 52), но, в то же время, улавливается определенное сходство в проявлении уровней изменчивости микросателлитных локусов и морфологических признаков (рис. 50–51). Особенно показательным это в случае с лесным хорем, у которого на фоне низкой митохондриальной изменчивости выявлена сравнительно высокая гетерозиготность по ядерным маркерам. Очевидно, что подобную закономерность следует интерпретировать особенно осторожно, учитывая, что в данном случае мы сравниваем уровни изменчивости, выявленные на разном географическом масштабе. Однако есть основания полагать, что обнаруженная тенденция свидетельствует об опережающих темпах формирования как полиморфизма

микросателлитных локусов ядерной ДНК, так и морфологического разнообразия по сравнению с изменчивостью митохондриальной ДНК, сохраняющей отпечатки исторических событий изменений численности вида гораздо дольше, чем локусы ядерной ДНК (Алтухов, 2003).

Особенности внутривидовой генетической изменчивости изученной популяции лесного хоря, вероятнее всего, отражают процессы исторического прошлого и сложились под действием таких факторов как ледниковая изоляция и эффект основателя, в то время как морфологическое разнообразие – результат адаптациогенеза (Кораблев и др., 2014а). Формируясь в соответствии с требованиями среды обитания, фенотип хоря адекватен занимаемой им экологической нише и сопоставим с фенотипом экологически близких видов. Важное значение экологическим факторам в формообразовательных процессах придавали многие российские ученые, считая, что они играют ведущую роль в эволюционных перестройках процессов развития (Завадский, 1968; Шварц, 1980; Шмальгаузен, 1983).

Основываясь на относительном генетическом благополучии других экологически близких видов можно предположить, что в очагах переживания сохранялись субоптимальные условия, благодаря чему и морфологическая изменчивость хоря не выходила за рамки нормы реакции и носила модификационный характер, что обеспечивало относительную стабильность фенотипа (Кораблев и др., 2014а). Адаптивная стратегия вида в условиях жесткой конкуренции с экологически близкими видами, вероятно, осуществлялась с помощью таких особенностей биологии как индивидуальная изменчивость, высокий уровень полового диморфизма (Кораблев и др., 2013а), растянутые сроки гона, высокая плодовитость, эвритопность и четко выраженная синантропность, что со всей очевидностью является видоспецифичными характеристиками лесного хоря и в современных условиях (Кораблев и др., 2015). Однако низкий уровень полиморфизма мтДНК *M. putorius* по сравнению с другими видами свидетельствует о глубокой и длительной демографической депрессии. Именно экологическая близость куньих, генеральные экологические ниши которых в значительной степени накладываются друг на друга, делает трудно объяснимым факт, что именно хорь испытал, возможно, наибольшее сокращение численности. Полагаем, что ответ на этот вопрос в значительной степени кроется в понятии «видоспецифичная субниша», то есть той части общего экологического пространства, которое характерно только для данного вида в силу его биологических особенностей. Очевидно, что такой субнишей для европейской норки является полуводный, а для куницы древесный образ жизни. Для хоря специфической субнишей является антропогенная территория. В целом это подтверждает высказанную М.В. Холодовой мысль о том, что «степень воздействия палеоклиматических изменений на филогеографическую структуру и генетическое разнообразие в значительной степени зависит

от биологических особенностей, экологических требований видов к состоянию ресурсов среды...» (Холодова, 2009, с. 913).

Запаздывание в изменениях показателей генетического полиморфизма, оцененных на основании изменчивости контрольного региона мтДНК, по сравнению с морфологическими изменениями, показано на примере изучаемой популяции европейской норки. При скорости демографического спада и практически полного исчезновения популяции на протяжении примерно десяти поколений, сопоставимого с катастрофическим воздействием на вид, генофонд популяции не успевает утратить исторически сложившийся уровень генетического разнообразия (полиморфизма мтДНК). Это имеет немаловажное значение при восстановительных мероприятиях, когда ограниченная группа животных используется в питомнике или для создания искусственной популяции, что подтверждается высоким генетическим разнообразием интродуцированных популяций енотовидной собаки (Кораблев и др., 2011г) и американской норки (Кораблев и др., 2016б; Кораблев и др., 2018а).

Вывод о генетической инертности популяции европейской норки согласуется и с одним из принципов эволюционной экологии, сформулированным А.Г. Васильевым и В.Н. Большаковым (1994), который гласит, что «существуют разнообразные экологические механизмы, благодаря которым при любых изменениях численности поддерживается генетическая гетерогенность популяции» (с. 9). Однако этот принцип, вероятно, сформулирован авторами для естественной динамики численности, так называемых волн жизни (Четвериков, 1905 по Бобков, 1985) или популяционных волн (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). История знает немало примеров негативных последствий снижения генетического разнообразия в изолированных природных популяциях, длительное время существующих с низкой численностью. М.В. Холодова (1998), цитируя многих авторов, приводит данные о негативных последствиях инбредной депрессии в генетически обедненных изолированных популяциях млекопитающих. История этих популяций отличается от демографических процессов в очагах обитания европейской норки, которые возникли в результате быстрой инсультации и такого же стремительного угасания. Вероятно, в данном случае правильнее говорить не о стабильности генофонда, а о запаздывании утраты генетического разнообразия в ответ на быстро меняющиеся эколого-демографические параметры.

Сравнительный анализ нуклеотидного разнообразия, фенетической и краниометрической изменчивости у изученных видов хищных млекопитающих позволяет констатировать, что в абсолютном большинстве случаев более высокий уровень полиморфизма мтДНК соответствует более высокому уровню морфологической изменчивости (Кораблев и др., 2014а). Подобное соответствие дает основание предположить, что, с одной стороны, биологические особенности 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. Ситуация с лесным хором является иллюстрацией этого.

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 (Кораблев и др., 2014а). Высокий уровень молекулярно-генетического и морфологического полиморфизма, свойственный интродуцированным *N. vison* и *N. 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 (Кораблев и др., 2014а). Таким образом, последствия некогерентной эволюции экосистем, вызванной последним оледенением (с которого и начинается новейшая история большинства изучаемых популяций), у видов, испытавших наибольшие потери исходного 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 большой уровень полиморфизма и флуктуирующей асимметрии, что является следствием их большей реактивности на факторы внешней среды.
2. Наиболее контрастные различия между внутривидовыми группировками по краниометрическим признакам выявлены у интродуцированных видов. Предпосылками внутривидовой 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 *Mustela 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 фенотипа.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамов А.В. Систематика рода *Mustela* (Carnivora: Mustelidae) мировой фауны: автореф. дис. канд. биол. наук. – Санкт-Петербург, 1999. – 24 с.
2. Абрамов А.В., Туманов И.Л. Краниологическая характеристика европейской норки Северо-Запада России // Второе раб. совещ. по европейской норке. Тезисы докладов. – Нелидово, 2002а. – С. 7–9.
3. Абрамов А.В., Туманов И.Л. О гибридах европейской норки и черного хоря // Второе раб. совещ. по европейской норке. Тезисы докладов. – Нелидово, 2002б. – С. 10–11.
4. Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. – Новосибирск: Наука, 1988. – 232 с.
5. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – М.: Академкнига, 2003. – 282 с.
6. Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65, №4. – С. 278–305.
7. Бобков В.В. Московская школа эволюционной генетики. – М.: Наука, 1985. – 216 с.
8. Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2008. – 232 с.
9. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Механизмы оптимизации разнообразия ходе формирования и эволюции надорганизменных биосистем // Эволюция: Проблемы и дискуссии. Отв. ред.: Л.Е.Гринин, А.В. Марков, А.В. Коротаев. – М.: Изд-во ЛКИ, 2009. – С. 17–59.
10. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2013. – 524 с.
11. Вайсфельд М.А. Красная лисица // Песец, лисица, енотовидная собака. – М.: Наука, 1985. – С. 73–116.
12. Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. – С. 158–169.
13. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. – 640 с.
14. Васильев А.Г., Большаков В.Н. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. – 1994 – № 3. – С. 4–15.
15. Васильев А.Г., Васильева И.А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. – 511 с.

16. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ закономерностей феногенетической изменчивости гомологичных морфоструктур: от популяций до экологических рядов видов // Экология. – 2010. – № 5. – С. 323–329.
17. Верещагин Н.К., Русаков О.С. Копытные Северо-запада СССР (история, образ жизни и хозяйственное использование). – Л.: Наука, 1979. – 309 с.
18. Геодакян В.А. Эволюционная логика дифференциации полов // Мат. методы в биологии. – Киев: Наукова думка, 1977. – С. 84–106.
19. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Морские коровы и хищные. – М.: Высшая школа, 1967. – Т. 2, Ч. 1. – 1003 с.
20. Глушкова Ю.В., Кораблев П.Н. Норка европейская (*Mustela lutreola*) // Популяционная фенетика. – М.: Наука, 1997. – С. 209–220.
21. Глушкова Ю.В., Кораблев П.Н., Качановский В.А. Диагностическая ценность признаков при краниологической идентификации трех видов куньих (*Mustela lutreola* L., *Mustela vison* Shreb., *Mustela putorius* L., Mustelidae, Carnivora) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1999. – Т. 104, вып. 1. – С. 18–23.
22. Госьков А.М., Большаков В.Н., Корытин Н.С. Особенности внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости размеров черепа обыкновенной лисицы // Доклады академии наук. – 2017. – Т. 474, № 2. – С. 255–258.
23. Граков Н.Н. Лесная куница. – М.: Наука, 1981. – 108 с.
24. Губарь Ю.П. Енотовидная собака (Мангут) (*Nyctereutes procyonoides*, Gray, 1874) // Управление ресурсами. – 2011. – С. 111–113.
25. Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. – 308 с.
26. Данилов П.И., Русаков О.С. Особенности экологии черного хоря (*Mustela putorius*) в северо-западных областях Европейской части СССР // Зоологический журнал. – 1969. – Т. 48, вып. 9. – С. 1383–1393.
27. Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. – Л.: Наука, 1976. – 256 с.
28. Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. – 163 с.
29. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. – М.: Просвещение, 1987. – 383 с.
30. Дзуев Р.И., Хашкулова М.А. Внутрипопуляционная изменчивость промеров тела и черепа центральносеверокавказской популяции двухцветного кожана // Известия Горского государственного аграрного университета. – 2015. – Т. 52, №3. – С. 236–241.

31. Дорофеев А.А. Геологическое строение, рельеф и полезные ископаемые // География Тверской области. – Тверь, 1992. – С. 13–31.
32. Дубинин Е.А. Сравнительная краниология американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) Северо-Востока России // VI съезд териологического общества. Тезисы докладов. – М. 1999. – С. 78.
33. Дубинин Е.А. Половой диморфизм в зимнем питании соболя (*Martes zibellina* L.) // Экология. – 2010. – №3. – С. 207–211.
34. Дубинин Н.П. Общая генетика. – М.: Наука, 1986. – 541 с.
35. Дупал Т.А., Абрамов С.А. Внутрипопуляционная морфологическая изменчивость узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*, Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, № 7. – С. 850–861
36. Егоров Ю.Е. Механизмы дивергенции. – М.: Наука, 1983. – 172 с.
37. Еремина И.В. Уровень реализации фенотипа как показатель микроэволюционного состояния популяции // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – С. 177–185.
38. Желтухин А.С. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н. Динамика численности некоторых видов млекопитающих в Центральном-Лесном заповеднике и в Тверской области // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие. Мат. Всероссийской конференции (с международным участием), посвященной 85-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и 100-летию заповедной системы России. 14–17 августа 2017 г. – Великие Луки, 2017. – С.156–163.
39. Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журнал общей биологии. – 1979. – Т. 40, № 4. – С. 587–602.
40. Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 4, № 6. – С. 828–836.
41. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38–44.
42. Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблема анализа комплекса признаков. – М.: Наука, 1984. – 183 с.
43. Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л., 1968. – 396 с.
44. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
45. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
46. Захаров В.М. Асимметрия животных. – М.: Наука, 1987. – 216 с.

47. Захаров В.М. Здоровье среды: концепция. – М.: Центр экологической политики России, 2000. – 30 с.
48. Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития. Методическое руководство для заповедников. – М.: Центр экологической политики России, 2000а. – 68 с.
49. Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. – М., 1993. – 68 с.
50. Захаров В.М., Крысанов Е.Ю. Изменение здоровья экосистем при радиационном воздействии // Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды. – М., 1996. – 169 с.
51. Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К. Здоровье среды: методика оценки. – М.: Центр экологической политики России, 2000б. – 68 с.
52. Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Крысанов Е.Ю., Кряжева Н.Г., Пронин А.В., Чистякова Е.К. Здоровье среды: практика оценки. – М.: Центр экологической политики России, 2000в. – 317 с.
53. Захаров В.М., Чубинишвили А.Т. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. – М.: Центр экологической политики России. – 2001. – 147 с.
54. Зубов А.А., Халдеева Н.И. Одонтология в современной антропологии. – М.: Наука, 1989. – 231 с.
55. Кайданов Л.З. Генетика популяций. – М.: Высшая школа, 1996. – 320 с.
56. Калецкая М.Л. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. МОИП. – 1953. – Ч.1. – С. 95–121.
57. Калининская область. Туристическая карта для охотников и рыболовов. – М.: ГУГК, 1983. – 69 с.
58. Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2007. – 283 с.
59. Князев С.П., Куликова А.В., Аксенович Т.И., Аульченко Ю.С. Олигодонтия и ее наследственная обусловленность у собак породы керри-блю-терьер // Генетика. – 2003. – Т. 39, № 6. – С. 805–812.
60. Когтева Е.З. Морфологические особенности *Martes martes* L. (Carnivora) на Северо-Западе СССР // Первый международный конгресс по млекопитающим. Т. 1 – М., 1974.

61. Козлов В.И. Материалы к изучению биологии енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) в Горьковской области // Зоологический журнал. – 1952. – Т. 31, № 5. – С. 761–768.
62. 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.
63. 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, 2010а. – С. 69–71.
64. Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. – 2012а. – № 4. С. – 36–56.
65. 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. – 2013а. – № 1. – С. 70–78.
66. Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. Генетический полиморфизм и структура популяции интродуцированной американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) в центре европейской части России: микросателлитные данные // Генетика. – 2018а. – Т. 54, № 10. – В печати.
67. Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Роль экологической ниши в формировании морфологического разнообразия млекопитающих // Вестник охотоведения. – 2014а. – Т. 11, № 2. – С. 110–115.
68. 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, 2014б. – С. 134–135.
69. Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Внутривидовый полиморфизм лесной куницы (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) Тверской области // Зоологический журнал. – 2016а. – Т. 95, № 1. – С. 80–93.

70. 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, 2012б. – С. 388–392.
71. Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Кораблев Н.П. Результаты изучения внутривидовой структуры хищных млекопитающих на основе сравнительного анализа фенотипа / Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, вып. 5. – Великие Луки, 2007а. – С. 270–278.
72. 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, 2007б. – С. 257–259.
73. 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». – 2014в. – № 4. – С. 114–122.
74. 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. – 2013б. – Т. 9, № 10. – С. 1259–1268.
75. 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.
76. 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, 2011а. – С. 242.
77. Кораблев Н.П. Микроэволюционные процессы в реинтродуцированных популяциях бобра (*Castor fiber* L.) Европейской части России: автореф. дис. канд. биол. наук. – М., 2005. – 24 с.

78. Кораблев Н.П. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов на примере евроазиатского бобра, енотовидной собаки, американской норки: дис. ... докт. биол. наук: 03.02.04. – Великие Луки, 2016. – 462 с.
79. 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. – 2018б. – Т. 97, № 9. – С. 1175–1188.
80. 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, 2010б. – С. 43.
81. 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, 2010в. – С. 64–65.
82. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н. Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, енотовидная собака, американская норка // Известия РАН. Серия биологическая. – 2011б. – №2. – С. 187–197.
83. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н. Динамика фенотипа промысловых видов млекопитающих как показатель смертности // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011в. – С. 243.
84. 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. – 2012в. – Т. 117, вып. 1. – С. 16–25.
85. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н. Изменчивость фенотипа хищных млекопитающих при разной степени промысловой нагрузки и естественной гибели // Вестник охотоведения. – 2012г. – Т. 9, № 2. – С. 192–199.
86. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Волков Н.О. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) населяющей Каспийско-Балтийский водораздел // Российский журнал биологических инвазий. – 2016б. – № 4. – С. 56–68.

87. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Эпигенетическая изменчивость американской норки *Neovison vison* Восточной Европы: поиск факторов полиморфизма // Экология. – 2016в. – № 3. – С. 221–228.
88. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Рожнов В.В., Кораблев П.Н. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК популяции енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), интродуцированной в бассейне Верхней Волги // Генетика. – 2011г. – Т. 47, № 10. – С. 1378–1385.
89. Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Кораблев М.П. Изменчивость енотовидной собаки на макро- и микрогеографической шкале // Вестник охотоведения. – 2010г. – Т. 7, № 2. – С. 215–219.
90. 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, 2010д. – С. 130–131.
91. Кораблев Н., Кораблев П., Николаев А., Кудряшов В. Оценка эволюционной перспективности реинтродуцированной популяции речного бобра *Castor fiber* (Rodentia, Castoridae) на основе анализа их фенофонда // Заповедное дело. – 2002а. – Вып. 10. – С. 17–34.
92. Кораблев П. Эколого-морфогенетический анализ популяций промысловых видов млекопитающих в заповедниках (на примере европейского лося *A. alces*) // Популяционная фенетика. – М.: Наука, 1997. – С. 175–186.
93. Кораблев П.Н. Динамика фенофонда популяции лося (*Alces alces*) Центрально-Лесного заповедника и факторы ее определяющие // Заповедное дело. – 2003. – Вып. 11. – С. 44–61.
94. Кораблев П.Н., Алексеева Т.А. Волк (*Canis lupus*) // Популяционная фенетика. – М.: Наука, 1997. – С. 221–238.
95. Кораблев П.Н., Глушкова Ю.В., Качановский В.А., Кораблев Н.П. Сравнительный анализ фенофонда популяций трех симпатрических видов куньих // Второе рабочее совещание по европейской норке. Тезисы докладов. – Нелидово, 2002б. – С. 46–48.
96. Кораблев П.Н., Кораблев М.П., Кораблев Н.П. Оценка состояния популяций хищных млекопитающих в зоне влияния Калининской АЭС на основе анализа их фенофонда // Экология. – 2011д. – № 4. – С. 272–279.
97. 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, 2012д. – С. 257–275.
98. 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, 2012е. – С.156–157.
  99. Кораблев П.Н, Кораблев Н.П, Кораблева В.Н, Кораблев М.П. Методические рекомендации по изучению фенотипа 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.
  100. Кораблев П.Н, Кораблев Н.П., Кораблев М.П. Векторы влияния основных факторов на степень выраженности полового диморфизма краниометрических признаков у млекопитающих // Успехи современной биологии. – 2014г. – Т. 134, №1. – С. 73–80.
  101. Крылов Д.Г., Яблоков А.В. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки // Зоол. журн. – 1972. – Т. 52, № 4. – С. 576–584.
  102. Кузнецов Б.А. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР // Тр. Моск. зоотехн. ин-та. – 1941. – Вып. 1. – Нет стр.
  103. Ланде Р., Бэрроуклаф Д.Ф. Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты; под ред. М. Сулея. Пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – С. 117–157.
  104. Ларина Н.И. Общие проблемы и методы фенетических исследований // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов, 1978. – Вып. 5, №7. – С. 12–22.
  105. Ларина Н.И., Голикова В.Л., Еремина И.В. О применении некоторых фенетических методов к изучению внутривидовых группировок у мышей и полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов, 1976. – Вып. 4, №6. – С. 69–78.
  106. Ларина Н.И., Еремина И.В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – С. 8–52.
  107. Лукашов В.В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. – М.: БИНОМ, 2009. – 256 с.
  108. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 460 с.

109. Марвин М.Я. Млекопитающие Карелии. – Петрозаводск: гос. изд-во Карельской АССР, 1959. – 238 с.
110. Машкин В.И. Биология промысловых зверей России. – Киров, 2007. – 423 с.
111. Медников Б.М. Ненаследственная изменчивость и ее молекулярные механизмы // Усп. соврем. биол. – 1969. – Т. 68, вып. 3, №6. – С. 399–411.
112. Медников Б.М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журнал общей биологии. – 1987. – Т. 48, № 1. – С.15–26.
113. Медников Б.М. Избранные труды. Организм, геном, язык. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2005. – 452 с.
114. Милишников А.Н. Формирование аллозимной изменчивости в популяциях млекопитающих: автореф. дис. доктора биол. наук. – М., 2006. – 53 с.
115. Монахов В.Г. Краниометрическая изменчивость соболя *Martes zibellina* (Carnivora, Mustelidae) в связи с реакклиматизацией // Зоол. журн. – 1999. – Т. 78, № 2. – С. 260–265.
116. Монахов В.Г. Фенетический анализ аборигенных и интродуцированных популяций соболя (*M. zibellina*) России // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 9. – С. 1281–1289.
117. Монахов В.Г. Изменчив ли половой диморфизм? Факты по приуральским видам рода *Martes* // Известия РАН. Серия биологическая. – 2009. – №1. – С. 53–63.
118. Монахов В.Г. Феногеография краниального признака соболя *Martes zibellina* L. в ареале // Доклады академии наук. – 2010. – Т. 431, № 2. – С. 274–279.
119. Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболя. – М.: Лесная промышленность, 1981. – 240 с.
120. Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. –2-е изд., исправленное. – М.: изд-во ЛКИ, 2007. – 520 с.
121. Насимович А.А. Енотовидная собака // Песец, лисица, енотовидная собака. – М.: Наука, 1985. – С. 116–146.
122. Наумов Н.П., Никольский Г.В. О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных // Зоологический журнал. – 1962. – Т. ХLI, вып. 8. – С. 1132–1141.
123. Новенко Е.Ю., Зюганова И.С., Писарева В.В., Фаустова М.А., Тарасов П.Е. Палеоэкологические и палеоклиматические реконструкции для Микулинского межледниковья и Валдайского оледенения // Динамика лесных экосистем юга Валдайской возвышенности в позднем плейстоцене и голоцене; под ред. Е.Ю. Новенко. – М.: ГЕОС, 2011. – 111 с.
124. Новиков Г.А. Европейская норка. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1939. – 178 с.
125. Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 294с.

126. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. – М.-Л.: Издательство Академии наук СССР, 1947, Т. 5. – 809 с.
127. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
128. Одум Ю. Экология. – Т. 2. – М.: Мир, 1986. – 376 с.
129. Орлов В.Н., Окулова Н.М. Применение уравнения Харди-Вайнберга для анализа географической изменчивости желтогорлой мыши *Apodemus flavicollis* (Muridae, Rodentia) // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80, № 5. – С. 607–617.
130. Павлинов И.Я. Возрастные изменения черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia: Mustelidae) в позднем постнатальном периоде развития // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – Вып. 82 (5). – С. 33–50.
131. Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. – М.: Изд-во Московского университета, 2003. – 287 с.
132. Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение диапазонов форм групповой изменчивости // Журнал общей биологии. – 2008. – Т. 69, № 5. – С. 344–454.
133. Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. – Ч. I. – Киров: Волго-Вятское книжное изд-во, 1973. – 536 с.
134. Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. – Ч. II. – Киров: Волго-Вятское книжное изд-во, 1974. – 459 с.
135. Переверзева В.В., Засыпкин М.Ю., Соловечук Л.Л., Примак А.А., Дубинин Е.А. Изменчивость гена цитохрома b митохондриальной ДНК в популяции красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 поймы среднего течения реки Колымы // Известия РАН. Серия биологическая. – 2011. – № 3. – С. 283–288
136. Петрин А.А., Рожнов В.В. Некоторые результаты экспериментального изучения межвидовых отношений европейской норки с близкородственными видами // Сохранение европейской норки в России – итоги и перспективы. Материалы эколого-просветительского семинара. – ЦЛГПБЗ, 2002. – С. 12–17.
137. Пищулина С.Л. Взаимодействие популяций лесной куницы и соболя в зоне симпатрии: генетический аспект: дис. канд. биол. наук: 03.02.04. – М., 2013. – 163 с.
138. Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Симакин Л.В., Рожнов В.В. Результаты молекулярно-генетического анализа мтДНК лесной куницы, соболя и кидаса Северного Урала // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. – С. 74.

139. Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. – М.: Изд. центр «Академия», 2004. – 416 с.
140. Рожков Ю.И., Проняев А.В., Давыдов А.В., Холодова М.В., Сипко Т.П. Лось: популяционная биология и морфология. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. – 520 с.
141. Рожнов В.В. Последствия вселения американской норки в Евразию: обзор фактов и гипотез // Чтения памяти профессора В.В. Станчинского. – Вып. 3. – Смоленск, 2000. – С. 340–342.
142. Рожнов В.В., Абрамов А.В. Половой диморфизм перевязки *Vormela peregusna* (Carnivora, Mustelidae) // Известия РАН. Серия биологическая. – 2006. – № 2. – С. 183–187.
143. Рожнов В.В., Мещерский И.Г., Пишулина С.Л., Симакин Л.В. Генетический анализ популяций соболя (*Martes zibellina*) и лесной куницы (*Martes martes*) в районах совместного обитания на Северном Урале // Генетика. – 2010. – Т. 46, №4. – С. 553–557.
144. Рожнов В.В., Мещерский И.Г., Холодова М.В. Результаты молекулярно-генетического исследования перевязки (*Vormela peregusna*; Carnivora: Mustelidae) // Доклады академии наук. – 2006. – Т.407, №4. – С. 567–570.
145. Рожнов В.В., Моргулис А.Л., Холодова М.В., Мещерский И.Г. Использование молекулярно-генетических методов для видовой идентификации куньих по продуктам их жизнедеятельности // Экология. – 2008. – №1. – С. 73–76.
146. Рожнов В.В., Петрин А.А. Материалы по межвидовым отношениям европейской норки (*Mustela lutreola* L.) с близкородственными видами в период покоя половой системы животных // Поведение, коммуникации и экология млекопитающих; под ред. Соколова В.Е., Рожнова В.В., Сербенюка М.А. – М.: ИПЭЭ РАН, 1998. – С. 67–105.
147. Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes Martes* (Mammalia, Mustelidae) // Бюлл. МОИП. отд. биол. – 1974. – Т. 79, вып. 6. – С. 23–35.
148. Рудницкая Н. Немецкий ягдтерьер // Охота и охотничье хозяйство. – 1984. – № 8. – С. 10–11.
149. Рябов Л.С. Некоторые возрастные особенности морфологии кавказских лесных и каменных куниц // Зоол. журн. –1962. – Т. 41, вып. 11. – С. 1731–1738.
150. Савельев А.П. Зубные аномалии канадского бобра (*Castor canadensis*) // Четвертый съезд Всесоюзного териологического общества. – Т. 2. – М., 1986. – С. 92.
151. Седова Н.А., Кораблев П.Н., Кораблев Н.П., Вавилова О.В. Характеристика фенофона популяции волка *Canis lupus* Центральной России // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие. Мат. Всероссийской конференции

- (с международным участием), посвященной 85-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и 100-летию заповедной системы России. 14–17 августа 2017 г. – Великие Луки, 2017. – С.513–523.
152. Сегаль А.Н. Очерк экологии и физиологии американской норки. – Новосибирск: Изд-во Наука, 1975. – 261 с.
  153. Сидорович В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи. – Минск: Ураджай, 1995. – 191 с.
  154. Сидорович В.Е., Крук Х., Макдональд Д.В. Тестирование конкуренции в гильдии куньих // Куньи в Беларуси. Эволюционная биология, демография и биоценотические связи. – Минск: Золотой улей, 1997. – С. 107–114.
  155. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
  156. Сорокин М.Г. Биологические и морфологические изменения енотовидной собаки, акклиматизированной в Калининской области // Уч. записки Калининского гос. пед. ин-та. – Т. XX. – Калинин, 1956. – С. 183–214.
  157. Состояние ресурсов охот. животных в Российской Федерации в 2008–2010 гг. Информационно-аналитические материалы. – Вып. 9. – М., 2011. – 210 с.
  158. Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных. – Новосибирск, 1994. – 200 с.
  159. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 278 с.
  160. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 301 с.
  161. Тихомирова Л.К. Растительность // География Тверской области. – Тверь, 1992. – С. 66–75.
  162. Туманов И.Л. Половозрастная структура популяций европейской и американской норок // Сохранение европейской норки в России – итоги и перспективы. Материалы эколого-просветительского семинара. – ЦЛГПБЗ, 2001. – С. 17–21.
  163. Туманов И.Л. Состояние ресурсов и стратегия охраны европейской норки в России // Второе рабочее совещание по европейской норке. Тезисы докладов. – Нелидово, 2002. – С. 109–110.
  164. Туманов И.Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. – СПб: Наука, 2003. – 439 с.
  165. Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). – СПб: ООО «Бранко», 2009. – 448 с.
  166. Уиллиамс У.Т., Ланс Д.Н. Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ. – М.: Наука, 1986. – С. 269–301.

167. Фоминых М.А., Маркова Е.А., Бородин А.В., Давыдова Ю.А. Внутрипопуляционная изменчивость одонтометрических признаков рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber, 1780 на Среднем Урале // Экология. – 2010. – № 6. – С. 468–471
168. Холодова М.В. Об участии заповедников в создании банка данных о генетическом разнообразии животных // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по заповедному делу. – 1998. – Вып. 3. – С. 79–83.
169. Холодова М.В. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление // Молекулярная биология. – 2009. – Т. 43, № 5. – С. 910–917.
170. Чащухин В.А. Норка американская. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. – 103 с.
171. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 277 с.
172. Шилов И.А. Экология: Учеб. для биол. и мед. спец. вузов. – М.: Изд-во «Высшая школа», 1998. – 512 с.
173. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. – 2-е изд. – М.: Наука, 1968. – 410 с.
174. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. – М.: Наука, 1983. – 360 с.
175. Шубин И.Г., Шубин Н.Г. Половой диморфизм и его особенности у куных // Журн. общ. биол. – 1975. – Т. 36, № 2. – С. 283–290.
176. Юдин В.Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. – М.: Наука, 1977. – 161 с.
177. Юдин В.Г. Зубная система волка (*Canis lupus*, Carnivora, Canidae) Дальнего Востока СССР // Зоологический журнал. – 1989. – Т. LXVIII, вып. 8. – С. 115–123.
178. Юдин В.Г. Волк Дальнего Востока России. – Благовещенск: ДВО РАН, 1992. – 312 с.
179. Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. – М.: Наука, 1966. – 263 с.
180. Яблоков А.В. Фенетика. – М.: Наука, 1980. – 135 с.
181. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. – М.: Высшая школа, 1985. – 159 с.
182. Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
183. Язан Ю.П. К вопросу о морфологическом сходстве куниц, соболей и кидусов // Труды Кировского с.-х. ин-та. – 1970. – Т. 22, вып. 52. – Нет стр.
184. Abramov A.V., Tumanov I.L. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* from NW part of Russia // Acta Theriol. – 2003. – Vol. 48, No 2. – P. 239–246.
185. Ansorge H. Craniometric variation and nonmetric skull divergence between populations of the Pine marten // Abh. Ver. Naturkundesmus. Gorlitz. – 1992. – B. 66. No. 7. – P. 9–24.

186. Ansorge H. Intrapopulation skull variability in the Red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia: Carnivora: Canidae) // Zoologische Abhandlungen Statliches Museum für Tierkunden Dresden 48. – 1994. – P. 103–123.
187. Ansorge H. Assessing non-metric skeleton characters as a morphological tool // Zoology. – 2001. – Vol. 104. – P. 268–277.
188. Ansorge H., Stubbe M. Nonmetric skull divergence in the otter – assessing genetic insulation of population // IUCN Otter Spec. Group Bull. – 1995. – Vol. 11. – P. 17–30.
189. Ansorge H., Ranyuk M., Kauhala K., Kowalczyk R., Stier N. Raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, populations in the area of origin and in colonized regions – the epigenetic variability of an immigrant // Annales Zoologici Fennici. – 2009. – Vol. 46, No. 1. – P. 51–62.
190. Aquago C., Greenberg B. Human mitochondrial DNA variation and evolution analysis of nucleotide sequences for seven individuals // Genetics. – 1983. – Vol. 103. – P. 287–312.
191. Avise J.S. Phylogeography: the history and formation of species. – Harvard University Press. Cambridge, Massachutes London, England, 2000. – 447 p.
192. Bandelt H.J., Forster P., Rohl A. Median-joining networks for inferring intra specific phylogenies // Mol. Biol. Evol. – 1999. – Vol. 16, No.1. – P. 37–48.
193. Belliveau A.M., Farid A., O’Connell M., Wright J.M. Assessment of genetic variability in captive and wild American mink (*Mustela vison*) using microsatellite markers // Canadian J. of Animal Science. – 1999. – V. 79, N 1. – P. 7–16.
194. Berry R.J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus* // Genetical Research, Cambridge. – 1963. – Vol. 4. – P. 193–220.
195. Berry R.J., Searle A.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proceedings of the Zoological Society London. – 1963. – Vol. 140. – P. 577–615.
196. Bifulchi A., Picard D., Lemaire C., Cormier J.P., Pagano A. Evidence of admixture between differentiated genetic pools at a regional scale in an invasive carnivore // Conserv. Genet. – 2010. Vol. 11. – P. 1–9.
197. Birky C.W., Fuerst P., Maruyama T. Organelle gene diversity under migration, mutation and drift equilibrium expectations, approach to equilibrium, effects of heteroplasmic cells, and comparison to nuclear genes // Genetics. – 1989. – Vol. 121. – P. 613–627.
198. Birky C.W., Maruyama T., Fuerst P.A. An approach to population and evolutionary genetic theory for genes in mitochondria and chloroplasts and some results // Genetics. – 1983. – Vol. 103. – P. 513–527.
199. Borisov V.L., Baranov A.S., Valetsky A.V., Zakharov V.M. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB // Acta Theriol. – 1997. – Vol. 42, suppl. 4. – P. 17–26.

200. Bowman J., Kidd A.G., Gorman R.M., Schulte-Hostedde A.I. Assessing the potential for impacts by feral mink on wild mink in Canada // *Biological Conservation* . – 2007. – Vol. 139. – P. 12–18.
201. Brown W.M., George M., Wilson A.S. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1979. – Vol. 79. – P. 1967–1971.
202. Buchalczuk T., Ruprecht A.L. Skull variability of *Mustela putorius* Linnaeus, 1758 // *Acta theriologica*. – 1977. – Vol. 22, No. 5. – P. 87–120.
203. Cabria M.T., Michaux J.R., Gomez-Moliner B.J., Skumatov D., Maran T., Fournier P., Lopez de Luzuriaga J., Zardoya R. Bayesian analysis of hybridization and introgression between the endangered european mink (*Mustela lutreola*) and the polecat (*Mustela putorius*) // *Molecular Ecology*. – 2011. – Vol. 20. – P. 1176–1190.
204. Carr S.M., Hicks S.A. Are there two species of marten in North America? Genetic and evolutionary relationships within *Martes* // *Martes: taxonomy, ecology, techniques, and management. Proceedings of the Second International Martes Symposium*; ed. Proulx G., Bryant H., Woodard P. – The Provincial Museum of Alberta, Edmonton, 1997. – P. 15–28.
205. Colli L., Cannas R., Deiana A.M., Tagliavini J. Microsatellite variability of Sardinian Pine Martens, *Martes martes* // *Zoological Science*. – 2011. – Vol. 28, No. 8. – P. 580–586.
206. Goszczycki J. Home ranges in red fox: territoriality diminishes with increasing area [In: *Theriology at the turn of a new century*. J. Gliwicz, ed] // *Acta Theriologica*. – 2002. – Vol. 47. – P. 103–114.
207. Davison A., Birks J.D.S., Brooks R.C., Messenger J.E., Griffiths H.I. Mitochondrial phylogeography and population history of pine martens, *Martes martes*, compared with polecats, *Mustela putorius* // *Mol.Ecol.* – 2001. Vol. 7. – P. 1776–1778.
208. Davison A., Birks J. D. S., Griffiths H. I., Kitchener A. C., Biggins D., Butlin R. K. Hybridization and the phylogenetic relationship between polecats and domestic ferrets in Britain // *Biol. Conserv.* – 1999. – Vol. 87. – P. 155–161.
209. Davison A., Griffiths H.I., Brooks R.C., Maran T., Macdonald D.W., Sidorovich V.E., Kitchener A.C., Irizar I., Villate I., Gonzalez-Esteban J., Cena J.C., Cena A., Moya I., Minano S.P. Mitochondrial DNA and paleontological evidence for the origins of endangered European mink, *Mustela lutreola* // *Animal Conservation*. – 2000. – Vol. 4. – P. 345–355.
210. Dayan T., Simberloff D. Character displacement, sexual dimorphism and morphological variation among British and Irish mustelids // *Ecology*. – 1994. – Vol. 75. – P. 1063–1073.
211. De Marinis A.M. Craniometric variability of polecat *Mustela putorius* L., 1758 from North-Central Italy // *Hystrix (n.s.)*. – 1995. – Vol. 7. – P 57–68.

212. Drygala F., Korablev N., Ansorge H., Fickel J., Isomursu M., Elmeros M., Kowalczyk R., Baltrunaite L., Balciauskas L., Saarma U., Schulze C., Borkenhagen P., Frantz A.C. Homogenous population genetic structure of the non-native raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Europe as a result of rapid population expansion // PLoS ONE. – 2016. – Vol. 11, No 4: e0153098. – doi:10.1371/journal.pone.0153098.
213. Drygala F., Zoller H. Spatial use and interaction of the invasive raccoon dog and the native red fox in Central Europe: competition or coexistence? // Eur J Wildl. Res. – 2013. – V. 59. P. 683–691.
214. Erlinge S. Adaptive significance of sexual dimorphism in weasel // Oikos. – 1979. – Vol. 33. – P. 233–245.
215. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. – 2005. Vol. 1. – P. 47–50.
216. Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. – 1985. – Vol. 39. – P. 783–791.
217. Fernandes C.A., Ginja C., Pereira I., Tenreiro R., Bruford M.W., Santos-Reis M. Species-specific mitochondrial DNA markers for identification of non-invasive samples from sympatric carnivores in the Iberian Peninsula // Conserv. Genet. – 2008. – Vol. 9. – P. 681–690.
218. Fleming M.A., Cook J. Phylogeography of endemic ermine (*Mustela erminea*) in southeast Alaska // Mol. Ecol. – 2002. – Vol. 11. – P. 795–807.
219. Habermehl K.H. Altersbestimmung bei Wild-und Pelztieren. – Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey, 1986. – 223 S.
220. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. Ser. – 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.
221. Harrison R.G. Animal mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology // Tree. – 1989. – Vol. 4, N 1. – P. 6–11.
222. Hartova-Nentvichova M., Andera M., Hart V. Sexual dimorphism of cranial measurements in the red fox *Vulpes vulpes* (Canidae, Carnivora) from the Czech Republic // Folia Zoologica. – 2010. – Vol. 59, No. 4. – P. 285–294.
223. Hedges S.R. Epigenetic polymorphism in populations of *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis* (Rodenta, Muridae) // Journal of Zoology, London. – 1969. – Vol. 159. – P. 425–442.
224. Hell P. Gebißanomalien des westkarpatischen Wolfes und ihre Bedeutung für die Hundezucht // Z. Jagdwiss. – 1990. – Vol. 36. – S. 266–269.

225. Hell P., Paule L., Sevčenko L.S., Danko S., Panigaj L., Vítaz V. Craniometrical investigation of the red fox (*Vulpes vulpes*) from the Slovak Carpathians and adjacent lowlands // *Folia Zoologica*. – 1989. – Vol. 38. – P. 139–155.
226. Hewitt M.G. Post-glacial re-colonization of European biota // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1999. – Vol. 68. – P. 87–112.
227. Hong Y.J., Kim K.S., Lee H., Min M.-S. Population genetic study of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in South Korea using newly developed 12 microsatellite markers // *Genes Genet. Syst.* – 2013. Vol. 88. – P. 69–76
228. Hosoda T., Suzuki H., Iwasa M.A., Hayashida M., Watanabe S. Genetic relationships within and between the Japanese marten *Martes melampus* and the sable *M. zibellina*, based on variation of mitochondrial DNA and nuclear ribosomal DNA // *Mammal Study*. – 1999. – Vol. 24. – P. 25–33.
229. Huson L.W., Page R.J.C. Multivariate geographical variation of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in Wales // *Journal of Zoology, London*. – 1980. – V. 191. – P. 453–459.
230. Johnson D.D., Macdonald D.W., Dickman A.J. An analysis and review of the sociobiology of the Mustelidae // *Mammal Review*. – 2000. – Vol. 30. – P. 171–196.
231. Kidd A.G., Bowman J., Lesbarreres B., Schulte-Hostedde A.I. Hybridization between escaped domestic and wild American mink (*Neovison vison*) // *Mol. Ecol.* – 2009. – Vol. 18. – P. 1175–1186.
232. Kim S.I., Park S.K., Lee H., Oshida T., Kimura J., Kim Y.J., Nguyen S.T., Sashika M., Min M.S. Phylogeography of Korean raccoon dogs: implications of peripheral isolation of a forest mammal in East Asia // *Journal of Zoology*. – 2013. – Vol. 290. – P. 225–235.
233. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences // *J. Mol. Evol.* – 1980. – Vol. 16. – P. 11–120.
234. Kirschning J., Zachos F.E., Cirovic D., Radovic I.T., Hmwe S.S., Harlt G.B. Population genetic analysis of Serbian red foxes (*Vulpes vulpes*) by means of mitochondrial control region sequences // *Biochemical Genetics*. – 2007. – Vol. 45, No. 5–6. – P. 409–420.
235. 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 (MAPEEG-2011)*. Materials of International Symposium. June 19–25 2011, Vladivostok. – 2011. – P. 27.
236. 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.
237. Kurose N., Midori S., Dang N. C., Park S., Hang L. Phylogeographic variation of two Canids, the raccoon dog and the red fox, in Asia // Abstracts of the 10th International Mammalogical Congress. 9-14 August. – Mendoza, Argentina, 2009. – P. 242.
238. Kyle C.J., Davison A., Strobeck C. Genetic structure of European pine martens (*Martes martes*), and evidence for introgression with *M. Americana* in England // *Conserv. Genet.* – 2003. – Vol. 4. – P. 179–188.
239. Larivière S. *Mustela vison* // *Mammalian Species.* – 1999. – Vol. 608. – P. 1–9.
240. Lecis R., Ferrando A., Ruiz-Olmo J., Manas S., Domingo-Roura X. Population genetic structure and distribution of introduced American mink (*Mustela vison*) in Spain, based on microsatellite variation // *Conserv. Genet.* – 2008. – Vol. 9. – P. 1149–1161.
241. Livia L., Francesca V., Antonella P., Fausto P., Bernardino R. A PCR-RFLP method on faecal samples to distinguish *Martes martes*, *Martes foina*, *Mustela putorius* and *Vulpes vulpes* // *Conserv. Genet.* – 2007. – Vol. 8. – P. 757–759.
242. Magory Cohen T., Lichter-Peled A., Kahila Bar-Gal G. Genetic characterization of populations of the golden jackal and the red fox in Israel // *Conserv Genet.* – 2013. – Vol. 14, Issue 1. – P. 55–63.
243. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G.K.C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka J.-P., Moller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M., Svendsen J.I. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // *Quaternary Science Reviews.* – 2004. – Vol. 23. – P. 1313–1332.
244. Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Variability and sexual size dimorphism in Carnivores: testing the niche variation hypothesis // *Ecology.* – 2005. – Vol. 86, No. 6. – P. 1432–1440.
245. Michalska-Parda A., Brzezicki M., Zalewski A., Kozakiewicz M. Genetic variability of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // *Acta Theriologica.* – 2009. – V. 54. – P. 1–10.
246. Michaux J.R., Hardy O.J., Justy F., Fournier P., Kranz A., Cariba M., Davison A., Rosoux R., Libois R. Conservation genetics and population history of the threatened European mink *Mustela lutreola*, with an emphasis on the west European population // *Mol. Ecol.* – 2005. – Vol. 14. – P. 2373–2388.
247. Michaux J.R., Libois R., Davison A., Chevret P., Rosoux R. Is the western population of the European mink, (*Mustela lutreola*), a distinct management unit for conservation? // *Biological Conservation.* – 2004. – Vol. 115. – P. 357–367.

248. Michaux J.R., Magnanou E., Paradis E., Nieberding C., Libois R.M. Mitochondrial phylogeography of the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region // *Molecular Ecology*. – 2003. – Vol. 12. – P. 685–697.
249. Møller T.B., Pertoldi C., Madsen A.B., Asferg T., Frydenberg J., Hammershoj M., Loeschcke V. Genetic variability in the Danish polecats as assessed by microsatellites // *Wildl. Biol.* – 2004. – Vol. 10. – P. 51–59.
250. Moors P.J. Sexual dimorphism in body size of mustelids (Carnivora): the roles of habits and breeding systems // *Oikos*. – 1980. – Vol. 34. – P. 147–158.
251. Moran S., Turner P.D., O'Reilly C. Non-invasive genetic identification of small mammal species using real-time polymerase chain reaction // *Molecular Ecology Resources*. – 2008. – Vol. 8. – P. 1267–1269.
252. Moritz C. Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: a critical review // *Molecular Ecology*. – 1994. – Vol. 3. – P. 401–411.
253. Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. – New York: Columbia University Press, 1987.
254. Otto C. Size and skeletal variation in male bank voles along an altitudinal gradient in western Norway // *Acta Theriologica*. – 1978. – Vol. 23. – P. 391–399.
255. Patterson B.D. Grasshopper mandibles and the niche variation hypothesis // *Evolution*. – 1983. – Vol. 37. – P. 375–388.
256. Paulauskas A., Gričiuvienė L., Radzijeuskaja J., Gedminas V. Genetic characterization of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*), an alien species in the Baltic region // *Turkish Journal of Zoology*. – 2016. – Vol. 40. – P. 933–343.
257. Peltier D., Lode T. Molecular survey of genetic diversity in the endangered European mink *Mustela lutreola* // *C. R. Biologies*. – 2003. – Vol. 325. – P. 49–53.
258. Pertoldi C., Barker S.F., Madsen A., Jorgensen H., Randi E., Munoz J., Baagoe H.J., Loeschcke V. Spatio-temporal population genetics of the Danish pine marten (*Martes martes*) // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2008a. – Vol. 93. – P. 457–464.
259. Pertoldi C., Breyne P., Cabria M. T. Halfmaerten D., Jansman H.A.H., Van Den Berge K., Madsen A.B., Loeschcke V. Genetic structure of the European polecat (*Mustela putorius*) and its implication for conservation strategies // *Journal of Zoology*. – 2006. – Vol. 270. – P. 102–115.
260. Pertoldi C., Elschot K., Ruiz-Gonzalez A., Zande L., Zalewski A., Munoz J., Madsen A., Loeschcke V., Groot A., Bijlsma R. Genetic variability of central–western European pine marten (*Martes martes*) populations // *Acta Theriol.* – 2014. Vol. 59. – P. 503–510.

261. Pertoldi C., Munoz J., Madsen A. B., Barker J.S.F., Andersen D.H., Baagoe H.J., Birch M., Loeschcke V. Genetic variability in the mitochondrial DNA of the Danish Pine marten // *Journal of Zoology*. – 2008b. – Vol. 276. – P. 168–175.
262. Petras M.L. Studies of natural populations of *Mus*. IV. Skeletal variations // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1967. – Vol. 9. – P. 575–588.
263. Pitra C., Schwarz S., Fickel J. Going west – invasion genetics of the alien raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe // *Eur J Wild Res.* – 2010. – Vol. 56. – P. 117–129.
264. Reig S., Ruprecht. A. Skull variability of *Martes martes* and *Martes foina* from Poland // *Acta Teriol.* – 1989. – Vol. 34, No. 41. – P. 595–624.
265. Robinson A.N., Marks C.A. Genetic structure and dispersal of red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban Melbourne // *Australian Journal of Zoology*. – 2001. – Vol. 49, No. 6. – P. 589–601.
266. Ruiz-González A., Madeira M-J., Randi E., Abramov A.V., Davoli F., Gomez-Moliner B-J. Phylogeography of the forest-dwelling European pine marten (*Martes martes*): new insights into cryptic northern glacial refugia // *Biol. J. Linn. Soc.* – 2013. – V. 109. – P. 1–18.
267. Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstruction phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* – 1987. – Vol. 4. – P. 406–425.
268. Shimatani Y., Fukue Y., Kishimoto R., Masuda R. Genetic variation and population structure of the feral American mink (*Neovison vison*) in Nagano, Japan, revealed by microsatellite analysis // *Mammal Study*. – 2010. – V. 35, N. 1. – P. 1–7.
269. Shine R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // *Quarterly Review of Biology*. – 1989. – Vol. 64. – P. 419–461.
270. Sidorovich V.E. Comparative analysis of the diets of European mink (*Mustela lutreola*), American mink (*M. vison*) and Polecat (*M. putorius*) in Byelorussia // *Small Carnivore Conservation*. – 1997. – No. 6. – P. 2–4.
271. Sommer R., Benecke N. Late- and Post-Glacial history of the Mustelidae in Europe // *Mammal Review*. – 2004. – Vol. 34, No. 4. – P. 249–284.
272. Soulé M.E., Yang S.Y., Weiler M.G.W., Gorman G.C. Island lizards: the genetic-phenetic variation correlation // *Nature*. – 1973. – Vol. 242. – P. 190–192.
273. Stevens R.T., Kennedy M.L. Spatial patterns of sexual dimorphism in minks (*Mustela vison*) // *American Midland Naturalist*. – 2005. – Vol. 154, No. 1. – P. 207–216.
274. Szuma E. Variation and correlation patterns in the dentition of the red fox from Poland // *Annales Zoologici Fennici*. – 2000. – Vol. 37. – P.113–127.
275. Szuma E. Microevolutionary trends in the dentition of the Red fox (*Vulpes vulpes*) // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2003. – Vol. 41. – P. 47–56.

276. Szuma E. Geography of sexual dimorphism in the tooth size of the red fox *Vulpes vulpes* (Mammalia, Carnivora) // J. Zool. Syst. Evol. Res. – 2008. – Vol. 46, No. 1. – P. 73–81.
277. Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy A.G., Cosson J.F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // Mol. Ecol. – 1998. – Vol. 7. – P. 453–464.
278. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 // Molecular Biology and Evolution. – 2013. – Vol. 30. – P. 2725–2729.
279. Ulevicius A., Sidorovich V., Lauzhel G. Specificity of nonmetric parameters of American mink (*Mustela vison*) populations in relation to habitat differences in Belarus // Mammal. Biol. – 2001. – V. 66. – P. 35–47.
280. Van Valen L.M. Morphological variation and the width of the ecological niche // American Naturalist. – 1965. – Vol. 99. – P. 377–390.
281. Walton K.C. The baculum as an age indicator in the polecat *Putorius putorius* // J. Zool. – 1968. – Vol. 156, No. 4. – P. 533–536.
282. Wiig O. Sexual Dimorphism in the Skull of the Feral American Mink (*Mustela vison* Schreber) // Zoologica Scripta. – 1982. – Vol. 11, No. 4. – P. 315–316.
283. Wiig O., Lie R. Sex identification in the mink (*Mustela vison*) by metrical measurements on the skull // Zoologica Scripta. – 1980. – Vol.9. – P. 79–80.
284. Wilson A.C., Cann R.L., Carr S.M., George Jr.M., Gyllensten U.B., Helm-Bychowski K., Higuchi R.G., Palumbi S.R., Prager E.M., Sage R.D., Stoneking M. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics // Biological Journal of the Linnean Society. – 1985. – Vol. 26. – P. 375–400.
285. Wolsan M. Dental polymorphism in the genus *Martes* (Carnivora: Mustelidae) and its evolutionary significance // Acta Theriologica. – 1989. – Vol. 34. – P. 545–593.
286. Zalewski A. Does size dimorphism reduce competition between sexes? The diet of male and female pine martens at local and wider geographical scales // Acta Theriologica. – 2007. – Vol. 52. – P. 237–250.
287. Zalewski A., Michalska-Prada A., Bartoszewicz M., Kozakiewicz M., Brzezinski M. Multiple introductions determine the genetic structure of an invasive species population: American mink *Neovison vison* in Poland // Biol. Conserv. – 2010. – Vol. 143. – P. 1355–1363.
288. Zalewski A., Michalska-Prada A., Ratkiewicz M., Kozakiewicz M., Bartoszewicz M., Brzezinski M. High mitochondrial DNA diversity of an introduced alien carnivore: comparison of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // Diversity Distrib. – 2011. Vol. 17, issue 4. – P. 1–12.

289. Zalewski A., Piertney S.B., Zalewska H., Lambin X. Landscape barriers reduce gene flow in an invasive carnivore: geographical and local genetic structure of American mink in Scotland // *Mol. Ecol.* – 2009. – Vol. 18. – P. 1601–1615.
290. Zhang D. X., Hewitt G. M. Nuclear integrations: challenges for mitochondrial DNA markers // *Tree.* – 1996. – Vol. 11, No. 6. – P. 247–251.

**ПРИЛОЖЕНИЯ**

**Приложение А. Частоты проявления фенов в исследованных выборках черепов хищных  
млекопитающих**

Таблица А.1. Частота (доли единицы) проявления фенов на черепах американской норки  
*Neovison vison*.

№ признака	Код вариации	Удомля 1	Удомля 2	Нелидовский	Оленинский	Торопецкий	Зверосовхоз
1	n	0.906	0.880	0.898	0.878	0.870	0.898
	t	0.021	0.020				
	r	0.073	0.100	0.102	0.112	0.120	0.102
	s cr				0.010	0.010	
2	n	0.938	0.930	0.941	0.990	0.959	1.000
	r	0.063	0.070	0.059	0.010	0.041	
3	n	0.552	0.500	0.64	0.510	0.449	0.500
	t	0.104	0.030	0.04	0.050	0.082	0.056
	r	0.260	0.410	0.29	0.410	0.377	0.398
	rd	0.010	0.010	0.03		0.010	
	dr	0.073	0.040		0.030	0.082	0.037
	drd tr		0.010				0.009
4	n	0.968	0.970	0.961	0.960	0.949	1.000
	s	0.021	0.030	0.029	0.020	0.031	
	sm sd	0.011		0.010	0.020	0.010 0.010	
5	d	0.979	1.000	1.000	1.000	1.000	0.889
	c	0.021					0.019
	r						0.083
	cr						0.009
6	n	0.904	0.910	0.880	0.890	0.959	0.880
	r	0.085	0.070	0.120	0.050	0.031	0.083
	dr	0.011	0.020		0.060	0.010	
	t dt						0.028 0.009
7	d	0.968	0.970	1.000	0.960	0.949	0.981
	u	0.032			0.040		
	c		0.030			0.041	0.019
	t cl					0.010	
8	n	0.968	0.735	0.780	0.660	0.820	0.528
	r	0.032	0.245	0.140	0.320	0.140	0.361
	dr		0.020	0.070	0.010	0.040	0.028
	tr			0.010			0.009
	cr t				0.010		0.009

	sdl						0.065
9	n olig	0.960 0.040	0.979 0.021	0.970 0.030	1.000	0.990 0.010	0.981 0.019
10	u d t	0.724 0.235 0.041	0.684 0.306 0.010	0.780 0.200 0.020	0.633 0.316 0.051	0.620 0.340 0.040	0.676 0.296 0.028
11	u d t q	0.440 0.360 0.180 0.020	0.489 0.373 0.075 0.064	0.427 0.469 0.083 0.020	0.449 0.347 0.163 0.041	0.367 0.418 0.153 0.061	0.358 0.406 0.189 0.047
12	n u d t	0.478 0.500 0.022	0.551 0.449	0.466 0.466 0.057 0.011	0.490 0.480 0.031	0.540 0.460	0.435 0.491 0.065 0.009
13	n u d t	0.065 0.870 0.065	0.021 0.865 0.115	0.048 0.810 0.119 0.024	0.021 0.885 0.083 0.010	0.061 0.908 0.031	0.019 0.852 0.130
14	n u d t	0.633 0.367	0.489 0.479 0.032	0.357 0.500 0.107 0.036	0.323 0.625 0.031 0.021	0.510 0.460 0.030	0.685 0.287 0.028

Таблица А.2. Частота (доли единицы) проявления фенов на черепах европейской норки *Mustela lutreola*.

№ признака	Код вариации	Район ЦЛЗ	Торопецкий район
1	n	0.930	0.929
	r	0.040	0.071
	c	0.030	0.000
2	n	0.170	0.023
	r	0.820	0.977
	dr	0.010	0.000
3	n	0.620	0.318
	r	0.320	0.636
	t	0.050	0.045
	dr	0.000	0.000
	rt	0.010	0.000
4	n	1.000	1.000
5	b	0.330	0.300
	d(c)	0.670	0.700
6	n	0.930	0.955
	r	0.070	0.045
	dr	0.000	0.000
7	d	1.000	1.000
	cnl	0.000	0.000
8	n	0.970	0.976
	r	0.030	0.000
	t	0.000	0.024
9	n	0.940	0.955
	olig	0.060	0.045
10	u	0.540	0.421
	d	0.380	0.526
	t	0.070	0.026
	ul	0.010	0.026
11	u	0.190	0.200
	d	0.360	0.250
	t	0.210	0.400
	ul	0.240	0.150
12	n	0.920	0.977
	u	0.080	0.023
	d	0.000	0.000
13	n	0.020	0.000
	u	0.800	0.737
	d	0.140	0.263
	t	0.000	0.000
14	n	0.140	0.190
	u	0.820	0.786
	d	0.040	0.024

Таблица А.3. Частота (доли единицы) проявления фенотипов на черепах европейской норки *Mustela lutreola* в районе Центрально-Лесного заповедника в разные периоды сбора материала.

№ признака	Код вариации	ЦЛЗ 1-й период	ЦЛЗ 2-й период
1	n	0.983	0.887
	r	0.017	0.065
	c	0.000	0.048
2	n	0.183	0.250
	r	0.800	0.750
	dr	0.017	0.000
3	n	0.700	0.483
	r	0.283	0.400
	t	0.017	0.083
	dr	0.000	0.017
	rt	0.000	0.017
4	n	1.000	1.000
5	b	0.333	0.345
	d(c)	0.667	0.655
6	n	0.938	0.759
	r	0.063	0.207
	dr	0.000	0.034
7	d	1.000	0.982
	cnl	0.000	0.018
8	n	0.953	0.964
	r	0.047	0.036
	t	0.000	0.000
9	n	0.969	0.897
	olig	0.031	0.103
10	u	0.567	0.517
	d	0.333	0.397
	t	0.083	0.069
	ul	0.017	0.017
11	u	0.190	0.233
	d	0.379	0.300
	t	0.224	0.250
	ul	0.207	0.217
12	n	0.934	0.946
	u	0.066	0.054
	d	0.000	0.000
13	n	0.014	0.000
	u	0.792	0.800
	d	0.139	0.120
	t	0.056	0.080
14	n	0.143	0.135
	u	0.814	0.788
	d	0.043	0.077

Таблица А.4. Частота (доли единицы) проявления фенотипов на черепаках лесного хорька *Mustela putorius*.

№ признака	Код вариации	Оленин-ский-1	Оленин-ский-2	Оленин-ский-среднее	Удомель-ский	Нелидов-ский	Торопец-кий
1	n	0.960	0.990	0.975	1.000	0.990	0.990
	r	0.010		0.005			
	c	0.030	0.010	0.020			
2	n	0.050	0.010	0.030	1.000	0.980	1.000
	r	0.930	0.981	0.955			
	2r	0.020		0.010			
	cr		0.010	0.005			
3	n	0.110	0.144	0.127	0.070	0.059	0.104
	r	0.490	0.548	0.519	0.593	0.549	0.688
	dr	0.340	0.221	0.281	0.302	0.382	0.188
	tr	0.060	0.038	0.049	0.035		0.021
	cr		0.038	0.019		0.010	
	rcr		0.010	0.005			
4	n	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
5	d	0.573	0.800	0.687	0.500	0.588	0.667
	c	0.427	0.200	0.314	0.500	0.412	0.330
6	n	0.920	0.961	0.940	0.898	0.971	0.959
	r	0.080	0.040	0.060	0.102	0.030	0.041
7	n	0.806	0.716	0.761	0.767	0.721	0.615
	r	0.143	0.275	0.209	0.221	0.260	0.344
	dr	0.051	0.010	0.031	0.011	0.019	0.042
8	d	0.388	0.520	0.454	0.536	0.570	0.563
	c	0.612	0.480	0.546	0.464	0.430	0.438
9	n	0.990	1.000	0.995	0.989	0.952	0.970
	Olig	0.010		0.005	0.011	0.050	0.030
10	u	0.561	0.469	0.515	0.466	0.490	0.438
	d	0.423	0.479	0.451	0.477	0.439	0.469
	t	0.010	0.052	0.031	0.057	0.071	0.094
11	u	0.286	0.286	0.286	0.102	0.250	0.351
	d	0.378	0.469	0.424	0.341	0.380	0.330
	t	0.235	0.163	0.199	0.250	0.190	0.223
	ul	0.092	0.082	0.087	0.295	0.180	0.096
12	n	0.150	0.208	0.179	0.095	0.204	0.255
	u	0.850	0.781	0.816	0.857	0.776	0.704
	d		0.010	0.005	0.048	0.010	0.041
13	n	0.056		0.028	0.027		
	u	0.656	0.463	0.559	0.365	0.560	0.588
	d	0.267	0.222	0.245	0.392	0.300	0.279
	t	0.022	0.148	0.085	0.149	0.100	0.088
14	ul		0.167	0.083	0.068	0.040	0.044
	n	0.810	0.778	0.794	0.756	0.686	0.817
	u	0.170	0.200	0.185	0.218	0.291	0.171
	d	0.020	0.020	0.020	0.025	0.023	0.012

Таблица А.5. Частота (доли единицы) проявления фенотипов на черепахах лесной куницы  
*Martes martes*.

№ признака	Код вариации	Удомля-1	Удомля-2	Удомля-3	Нелидовский	Горопецкий
1	n r c	1.000	1.000	0.990 0.010	1.000	1.000
2	n r	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
3	n r	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
4	n r	1.000	1.000	1.000	1.000	
5	n r	1.000	0.980 0.020	1.000	1.000	0.990 0.010
6	n r	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
7	n r cml	1.000	0.980 0.020	1.000	0.960 0.030 0.010	0.990 0.010
8	d c cdl	0.630 0.370	0.583 0.417	0.560 0.440	0.670 0.330	0.708 0.271 0.021
9	n r	0.960 0.04	0.917 0.083	0.900 0.100	0.920 0.080	0.990 0.010
10	n Olig	0.89 0.11	0.920 0.080	0.940 0.060	0.970 0.030	0.939 0.061
11	u d ul n	0.52 0.46 0.02	0.540 0.420 0.040	0.592 0.367 0.041	0.429 0.490 0.071 0.010	0.449 0.449 0.102 0.010
13	n u d	0.100 0.860 0.040	0.174 0.717 0.109	0.276 0.673 0.051	0.196 0.685 0.120	0.227 0.670 0.102
14	u d	0.850 0.150	0.870 0.130	0.867 0.133	0.760 0.240	0.837 0.163
15	n u d	0.010 0.990	0.061 0.939	0.080 0.900 0.020	0.040 0.960	0.050 0.940 0.010

Таблица А.6. Частота (доли единицы) проявления фенотипов на черепахи лисицы *Vulpes vulpes*.

№ признака	Код вариации	Удомельский район	Район ЦЛЗ
1	u d	0.990 0.010	0.948 0.052
2	n r	0.990 0.010	1.000
3	n r	1.000	1.000
4	n r	1.000	1.000
5	n r	1.000	1.000
6	n r	0.990 0.010	1.000 0.000
7	n c	1.000	0.980 0.020
8	n r	1.000	1.000
9	n r	1.000	1.000
10	n r	0.980 0.020	0.980 0.020
11	n r	0.960 0.040	0.971 0.029
12	n r	1.000	1.000
13	n cmd cmdl	0.980 0.010 0.010	1.000
14	n Olig	0.930 0.070	0.941 0.059
15	u d	0.940 0.060	0.873 0.127
16	n u d t ul	0.030 0.830 0.130 0.010	0.696 0.186 0.078 0.039
17	u d t ul	0.370 0.390 0.210 0.030	0.412 0.363 0.127 0.098
18	u d t n	0.910 0.090	0.844 0.135 0.010 0.010
19	u d	0.570 0.430	0.810 0.180

Таблица А.7. Частота (доли единицы) проявления фенотипов на черепах енотовидной собаки.

№ призна	Код вар.	Удомля 1.1	Удомля 1.2	Удомля 1.3	Удомля 2.1	Удомля 2.2	ЦЛЗ	Вышневоп 1940-е гг.		
1	n	0.940	0.940	0.915	0.95	0.980	0.939			
	c	0.010	0.030	0.021		0.010				
	m	0.020		0.021		0.010				
	a	0.030	0.030	0.043		0.05			0.010	0.041
2	n	0.980	0.950	0.926	0.94	0.949	0.918			
	r cld	0.020	0.050	0.074		0.06			0.041	0.082
3	n	0.980	0.940	0.990	0.98	0.883	0.990			
	r cml	0.010	0.060	0.010		0.02			0.096	0.011
4	n	0.880	0.910	0.949	0.96	0.890	0.885			
	r	0.010	0.020	0.051		0.010			0.073	
	rl	0.080	0.050			0.03			0.080	0.031
	cld	0.030	0.010							0.010
	cml cmd		0.010						0.020	
5	n	1.000	1.000	1.000	0.98	0.990	1.000			
	r					0.02			0.010	
5A	n	1.000	0.940	0.990	0.94	0.910	0.979			
	mlm		0.010			0.01			0.020	
	mda		0.020						0.010	
	mda		0.020			0.01				
	cmdl		0.010			0.02			0.010	0.011
mla	0.020	0.010	0.02	0.010						
6	n	1.000	1.000	0.959	0.99	0.960	0.940			
	r			0.020		0.040			0.020	
	cdl					0.01			0.040	
	mdc mdm			0.010						0.010
7	n	0.630	0.650	0.740	0.60	0.770	0.714			
	dla	0.300	0.240	0.230		0.34			0.200	0.163
	mdc	0.010								0.020
	mdm									0.010
	mda		0.040			0.02				
	dln					0.02			0.020	0.061
	cmdl	0.060	0.040	0.030		0.01			0.010	0.031
	mla		0.020							
8	n	0.960	0.880	0.959	0.92	0.940	0.840	0.855		
	Olig	0.030	0.100	0.041		0.07			0.030	0.117
	Poly	0.010	0.020			0.01			0.010	0.043
9	u	0.781	0.760	0.723	0.69	0.660	0.693	0.724		
	d	0.198	0.150	0.245		0.27			0.260	0.284
	t+	0.010	0.060	0.021		0.02			0.030	0.023
	n	0.010	0.030	0.011					0.050	
10	u	0.680	0.730	0.708	0.52	0.756	0.719	0.743		
	d	0.250	0.190	0.229		0.28			0.194	0.198
	t	0.020	0.020			0.08			0.010	0.010
	ul	0.020							0.010	0.010

	n	0.030	0.070	0.063	0.12	0.041	0.010	0.014
11	u	0.133	0.130	0.190	0.16	0.133	0.464	0.125
	d	0.418	0.280	0.320	0.36	0.347	0.310	0.281
	t	0.245	0.330	0.290	0.30	0.408	0.143	0.312
	ul	0.173	0.260	0.200	0.17	0.113	0.024	0.281
	n	0.030			0.01		0.060	
12	a	0.957	0.950	0.940	0.92	0.850	0.910	0.97
	n	0.033	0.020	0.030	0.06	0.150	0.091	0.03
	nt	0.010	0.030	0.030	0.02			
13	n	0.734	0.690	0.745	0.78	0.780	0.558	0.71
	u d	0.266	0.310	0.245 0.010	0.22	0.220	0.419 0.023	0.28 0.01

**Приложение Б. Средние значения промеров в исследованных выборках черепов хищных  
млекопитающих**

Таблица Б.1. Средние значения промеров черепов американской норки *Neovison vison* (верхняя строка – самцы, нижняя – самки), мм.

№ признака	Удомельский	Нелидовский	Оленинский	Торопецкий	Полист.-Рдейск.	Зверохоз.
1	67.33±0.36	68.30±0.59	67.61±0.49	68.38±0.43	69.60±0.37	73.78±0.36
	59.03±0.91	59.88±0.38	59.72±0.36	59.87±0.40	61.81±0.60	71.99±0.55
2	61.63±0.33	62.64±0.52	61.73±0.48	62.73±0.38	63.76±0.34	67.72±0.31
	54.16±0.75	54.89±0.40	54.69±0.34	54.83±0.38	56.61±0.54	66.12±0.49
3	45.55±0.26	46.34±0.36	45.89±0.37	46.22±0.34	47.13±0.32	50.14±0.24
	40.08±0.24	40.85±0.25	40.73±0.27	40.62±0.29	42.01±0.40	49.01±0.36
4	38.21±0.21	39.03±0.35	38.34±0.39	38.99±0.26	39.88±0.17	43.35±0.21
	32.41±0.20	33.59±0.30	33.30±0.23	33.25±0.29	34.74±0.37	42.06±0.38
5	23.51±0.20	23.89±0.20	23.65±0.19	23.41±0.17	23.60±0.20	26.37±0.16
	21.13±0.25	21.63±0.58	21.29±0.16	20.82±0.15	21.70±0.43	25.85±0.19
6	14.82±0.12	15.00±0.20	14.70±0.14	14.70±0.12	15.32±0.12	16.49±0.10
	12.28±0.17	12.38±0.10	12.48±0.14	12.24±0.10	13.26±0.16	16.00±0.15
7	39.01±0.25	39.58±0.39	38.64±0.33	39.06±0.32	40.03±0.42	45.40±0.26
	33.39±0.29	34.10±0.33	33.72±0.27	33.17±0.20	35.35±0.42	43.98±0.42
8	34.26±0.25	34.73±0.43	34.78±0.39	34.45±0.30	35.17±0.28	39.81±0.25
	29.39±0.34	29.78±0.24	29.80±0.23	29.42±0.22	30.87±0.39	38.64±0.37
9	12.26±0.24	12.77±0.17	12.81±0.25	12.57±0.24	13.39±0.23	12.80±0.12
	11.73±0.20	11.84±0.17	11.82±0.16	11.97±0.17	12.14±0.25	12.70±0.10
10	17.51±0.19	17.64±0.29	17.40±0.24	17.53±0.24	17.75±0.24	19.75±0.14
	15.19±0.25	14.78±0.19	15.16±0.20	14.70±0.22	15.62±0.28	19.22±0.19
11	19.25±0.15	19.43±0.25	19.31±0.23	19.00±0.21	19.85±0.16	21.36±0.15
	15.88±0.11	16.29±0.17	16.66±0.58	15.84±0.15	16.97±0.28	20.68±0.22
12	3.62±0.04	3.70±0.06	3.70±0.06	3.57±0.04	3.91±0.08	4.32±0.04
	2.98±0.06	2.91±0.06	2.99±0.05	2.94±0.04	3.36±0.07	4.17±0.05
13	7.79±0.11	8.02±0.11	8.00±0.10	7.95±0.09	8.24±0.10	8.76±0.05
	6.74±0.26	7.12±0.12	7.13±0.06	7.06±0.11	7.43±0.07	8.63±0.06

Таблица Б.2. Средние значения промеров черепов европейской норки *Mustela lutreola* (верхняя строка – самцы, нижняя – самки), мм.

№ признака	Район ЦЛЗ	Торопецкий район
1	64.39±0.29	64.67±0.57
	58.35±0.24	58.09±0.40
2	58.15±0.29	57.98±0.57
	53.06±0.27	52.71±0.28
3	44.37±0.21	44.42±0.33
	40.43±0.16	40.71±0.40
4	35.83±0.21	35.53±0.57
	31.95±0.16	31.43±0.04
5	22.67±0.15	20.42±0.18
	22.51±0.30	20.67±0.28
6	14.77±0.10	14.46±0.18
	12.72±0.08	12.46±0.04
7	36.68±0.23	35.64±0.22
	31.99±0.16	31.56±0.12
8	31.46±0.20	31.13±0.26
	28.30±0.16	28.58±0.16
9	13.26±0.11	12.92±0.17
	12.21±0.10	12.20±0.11
10	17.55±0.24	17.03±0.30
	14.90±0.18	14.85±0.30
11	19.12±0.15	19.10±0.26
	16.49±0.13	16.32±0.11
12	3.45±0.08	3.41±0.05
	2.87±0.02	2.75±0.22
13	7.55±0.05	7.61±0.07
	6.93±0.17	7.09±0.27

Таблица Б.3. Средние значения промеров черепов лесного хоря *Mustela putorius*, мм.

№ признака	Удомельский самцы	Нелидовский самцы	Оленинский самцы	Торопецкий самцы	Все самки
1	65.49±0.34	65.49±0.55	64.67±0.20	65.81±0.39	56.14±0.36
2	60.61±0.34	60.49±0.49	59.62±0.19	60.67±0.41	51.80±0.35
3	45.90±0.24	45.71±0.40	45.23±0.14	45.86±0.33	39.40±0.28
4	39.18±0.21	39.23±0.32	38.38±0.15	39.49±0.27	32.63±0.24
5	24.35±0.13	24.32±0.22	23.84±0.11	24.47±0.11	21.15±0.17
6	16.10±0.10	15.85±0.18	16.02±0.07	16.35±0.13	13.01±0.13
7	39.10±0.22	39.95±0.48	38.41±0.16	39.39±0.30	32.43±0.18
8	35.98±0.22	36.06±0.30	35.22±0.13	36.32±0.25	29.58±0.17
9	16.04±0.11	15.79±0.30	16.07±0.12	16.21±0.11	14.61±0.16
10	21.45±0.29	21.37±0.36	21.00±0.13	22.03±0.26	17.69±0.19
11	20.19±0.17	19.98±0.22	19.64±0.11	20.29±0.15	15.66±0.16
12	3.83±0.04	3.75±0.05	3.79±0.02	3.77±0.03	3.05±0.04
13	8.31±0.09	8.20±0.09	8.31±0.04	8.46±0.06	7.40±0.10

Таблица Б.4. Средние значения промеров черепов лесной куницы *Martes martes* (верхняя строка – самцы, нижняя – самки), мм.

№ признака	Удомельский	Нелидовский	Горопецкий
1	82.13±0.45	82.18±0.77	82.29±0.33
	75.84±0.40	74.23±0.75	75.32±0.37
2	76.70±0.44	76.87±0.77	76.97±0.33
	70.69±0.39	68.76±0.70	70.01±0.40
3	53.03±0.30	53.26±0.61	53.17±0.25
	49.25±0.29	47.89±0.33	48.60±0.29
4	52.12±0.49	51.32±0.25	52.40±0.25
	47.11±0.25	46.51±0.34	46.74±0.25
5	31.76±0.21	31.45±0.37	32.05±0.18
	29.79±0.37	29.72±0.31	29.33±0.22
6	16.54±0.14	16.80±0.21	16.52±0.15
	15.07±0.13	14.54±0.13	15.08±0.11
7	47.66±0.55	48.22±0.92	47.54±0.50
	43.42±0.29	41.32±0.28	43.12±0.22
8	38.22±0.26	38.65±0.33	38.11±0.22
	35.35±0.33	34.62±0.45	35.18±0.22
9	18.24±0.28	17.57±0.29	18.67±0.39
	17.69±0.40	18.35±0.18	17.83±0.31
10	23.75±0.34	24.19±0.49	24.22±0.39
	21.84±0.32	21.19±0.32	21.03±0.21
11	23.85±0.20	23.9±0.38	23.76±0.18
	21.33±0.22	20.83±0.35	21.30±0.16
12	4.29±0.05	4.39±0.06	4.34±0.03
	3.79±0.04	3.71±0.05	3.80±0.04
13	10.07±0.07	9.91±0.07	10.19±0.06
	8.94±0.12	9.11±0.09	9.19±0.09

Таблица Б.5. Средние значения промеров черепов лисицы обыкновенной *Vulpes vulpes* (верхняя строка – самцы, нижняя – самки), мм.

№ признака	Юго-запад	Центр	Северо-восток	Юго-восток
1	150.39±0.66	149.23±0.72	146.76±0.65	146.03±0.74
	144.18±0.53	143.50±0.70	142.23±0.63	143.07±0.68
2	141.88±0.59	141.20±0.61	139.53±0.63	138.53±0.72
	135.70±0.52	134.90±0.62	134.43±0.64	136.01±0.68
3	89.65±0.35	90.37±0.39	89.04±0.39	88.88±0.47
	86.37±0.30	86.10±0.45	86.08±0.49	87.48±0.51
4	55.13±0.35	55.30±0.53	54.68±0.57	55.21±0.25
	52.98±0.36	53.87±0.32	53.12±0.38	54.33±0.38
5	14.81±0.08	14.88±0.11	15.03±0.12	15.16±0.12
	14.38±0.08	14.59±0.13	14.66±0.09	14.81±0.14
6	7.17±0.07	7.17±0.07	7.19±0.07	7.16±0.07
	6.81±0.07	6.90±0.07	6.73±0.05	6.90±0.09
7	24.52±0.18	24.59±0.19	24.50±0.24	24.37±0.24
	23.58±0.16	23.76±0.20	23.89±0.20	23.79±0.22
8	37.95±0.36	38.05±0.33	37.06±0.52	37.58±0.52
	36.48±0.39	36.10±0.47	36.55±0.43	36.73±0.56
9	22.81±0.18	22.41±0.21	22.55±0.21	22.44±0.20
	22.59±0.22	22.81±0.24	22.55±0.26	22.61±0.24
10	79.80±0.41	81.13±0.37	79.64±0.42	79.85±0.57
	77.44±0.41	76.74±0.44	76.83±0.44	78.58±0.56
11	108.20±0.43	109.01±0.46	107.71±0.51	107.16±0.54
	104.56±0.37	104.34±0.51	104.88±0.50	105.39±0.76
12	61.37±0.26	61.80±0.26	60.96±0.31	61.08±0.30
	59.80±0.21	59.84±0.30	59.53±0.28	60.50±0.38
13	39.81±0.24	40.27±0.25	39.73±0.30	39.83±0.31
	38.10±0.24	38.41±0.25	37.61±0.27	39.06±0.44
14	48.58±0.19	48.84±0.18	48.04±0.20	48.59±0.21
	47.52±0.18	47.00±0.22	47.27±0.23	48.04±0.25
15	31.26±0.30	29.99±0.26	29.50±0.29	28.70±0.26
	30.30±0.25	28.91±0.24	28.66±0.21	28.61±0.29
16	47.56±0.25	48.16±0.27	46.95±0.39	46.42±0.41
	46.43±0.25	46.63±0.27	46.44±0.29	46.64±0.21
17	42.02±0.19	42.33±0.15	41.94±0.20	42.47±0.24
	41.19±0.16	41.00±0.15	41.01±0.17	41.63±0.23

Таблица Б.6. Средние значения промеров черепов енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides* (верхняя строка – самцы, нижняя – самки), мм.

№ признака	Удомельский	Нелидовский	Вышневолоцкий	Дарвинский заповедник
1	121.70±0.75	119.91±1.13	119.50±0.91	120.57±1.22
	121.03±0.55	120.33±1.18	117.05±0.56	117.67±0.82
2	115.05±0.69	113.03±1.11	113.03±0.90	113.73±1.18
	114.21±0.54	113.58±1.13	110.44±0.56	110.85±0.86
3	77.78±0.46	77.11±0.87	76.74±0.61	77.32±0.93
	77.28±0.37	77.04±0.77	74.92±0.47	75.97±0.72
4	89.46±0.53	88.06±0.88	88.07±0.80	88.39±0.77
	88.37±0.48	87.70±0.86	86.16±0.50	86.58±0.68
5	22.94±0.16	23.01±0.26	22.44±0.26	22.11±0.23
	22.72±0.13	22.61±0.28	21.89±0.19	21.99±0.45
6	69.37±0.50	68.20±0.69	68.05±0.70	69.77±0.66
	68.35±0.41	68.64±0.77	66.85±0.66	67.03±1.09
7	20.31±0.23	20.86±0.29	20.70±0.37	20.58±0.56
	20.35±0.24	20.32±0.19	20.23±0.31	21.28±0.45
8	33.17±0.39	32.53±0.60	32.55±0.68	33.98±0.66
	32.21±0.29	32.14±0.64	31.70±0.52	31.86±1.06
9	50.92±0.39	50.36±0.68	50.09±0.39	50.22±0.58
	50.01±0.37	50.54±0.59	48.39±0.35	49.29±0.81
10	5.71±0.05	5.62±0.07	5.57±0.10	5.61±0.13
	5.44±0.05	5.43±0.07	5.38±0.06	5.34±0.05
11	10.76±0.11	11.15±0.08	11.11±0.08	11.24±0.15
	10.67±0.11	11.18±0.09	11.05±0.10	10.77±0.10
12	38.99±0.26	38.34±0.33	38.78±0.34	38.60±0.40
	38.61±0.22	38.41±0.29	37.97±0.18	37.80±0.18
13	45.47±0.27	44.28±0.41	44.61±0.39	44.27±0.61
	45.03±0.24	44.71±0.29	43.77±0.36	43.18±0.32