

УДК: 599.3:591.4

ФАКТОРЫ ПОЛИМОРФИЗМА В АВТОХТОННЫХ И РЕИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЕВРАЗИЙСКОГО БОБРА (*CASTOR FIBER*, *CASTORIDAE*, *RODENTIA*)

© 2014 г. Н. П. Кораблёв^{1,2}, А. П. Савельев³, Ю. Г. Пузаченко⁴

¹Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, Псковская обл., Великие Луки 182112, Россия

²Псковский государственный университет, Псков 180000, Россия

³Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова РАН, Киров 610000, Россия

⁴Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119991, Россия
e-mail: cranlab@gmail.com

Поступила в редакцию 18.10.2013 г.

Исследованы метрические признаки черепов евразийских бобров (*Castor fiber* L.) из одиннадцати автохтонных и реинтродуцированных популяций (944 экз.) от Восточной Европы до Дальнего Востока. Установлено достоверное влияние на морфологические особенности черепа истории происхождения популяции и географической изменчивости при отсутствии размерного полового диморфизма. Среди факторов полиморфизма популяций в ряду усиления их влияния на признаки черепа выделены: принадлежность к автохтонной популяции, из которой происходило расселение, географический, макроклиматический. Из 21 макроклиматического фактора на изменчивость черепа влияют 6, интегрирующих значения осадков и температуры. Результаты обсуждаются с позиций концепции теплообмена, адаптивной биомеханики челюстного аппарата грызунов, состава кормовой базы, а также генетических факторов, сопровождавших формирование популяций. Результаты исследования указывают как на эпигенетическую адаптивную, так и на наследственную природу изменчивости размеров черепа в автохтонных и искусственно созданных популяциях бобров.

Ключевые слова: евразийский бобр, географическая изменчивость, наследственная изменчивость, абиотические факторы среды, адаптация.

DOI: 10.7868/S0044513414120095

Евразийский бобр — один из видов млекопитающих, подвергавшихся масштабным работам по расселению в целях спасения от полного истребления, восстановления прежнего ареала и вовлечения в хозяйственное использование. На протяжении 20 в. только в пределах современных границ Российской Федерации было расселено свыше 12 000 бобров (Савельев, 2003). Для восстановления численности использовались животные, взятые из автохтонных популяций европейской части России и Белоруссии. Позднее широко применялась практика внутриобластных расселений бобров, взятых из дочерних популяций, сформировавшихся в первичных очагах реинтродукции.

Преднамеренное расселение можно рассматривать как крупномасштабный эксперимент, в ходе которого животные в новых условиях подвергаются воздействию ряда факторов, которые могут влиять на морфологическое разнообразие новых популяций. К таковым можно отнести различные типы естественного отбора адаптивной

природы и генетико-автоматические процессы: эффект основателя, эффект бутылочного горлышка, дрейф генов. Гипотезы, объясняющие популяционный полиморфизм, позволяют трактовать пространственную морфологическую изменчивость животных с учетом биологических особенностей видов, и их филогенетической истории (Завадский, 1968; Майр, 1974; Алтухов, 2003). Поэтому актуально изучение популяций с учетом истории их происхождения и экологических факторов для выявления причинно-следственных связей в системе “организм-среда” (Suchentrunk et al., 2000).

В свете недавних публикаций, в которых демонстрируется зависимость размеров тела и степени внутривидовой изменчивости от факторов внешней среды, альтернативных эмпирическому обобщению — правилу Бергмана (Huston, Wolverton; 2011, Yom-Tov, Geffen, 2011; Virgos et al., 2011), исследование адаптивного характера пространственной морфологической изменчивости вызывает существенный интерес. Поэтому автохтон-

Таблица 1. Характеристика выборок черепов бобра

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

* Автохтонные популяции бобров белорусского (*Castor fiber belarussicus* Lavrov 1981) — и бобров восточноевропейского (*Castor fiber orientoeropaicus* Lavrov 1981) подвидов.

ные популяции евразийского бобра и их потомки, расселяемые в градиенте контрастных значений факторов окружающей среды, являются удобными объектами для морфо-экологических исследований. По виду-викариату — канадскому бобру (*Castor canadensis* Kuhl 1820) — нам известно лишь единичное исследование географической изменчивости крабиометрических параметров ряда популяций вдоль широтного градиента тихоокеанского побережья Северной Америки (Dillman, Barnett, 1984).

Исследования морфологической изменчивости в реинтродуцированных популяциях бобра показали, что возрастание диверсификации адаптивных норм в восстановленном ареале вида может быть в целом объяснено адаптацией популяций к разным экологическим условиям. Также была показана высокая устойчивость морфологической изменчивости автохтонных популяций разных подвидов, которых использовали для расселения (Кораблёв, Кораблёв, 2012). Вместе с тем обнаруженный полиморфизм, при всей очевидности механизмов лежащих в его основе, обусловил поиск факторов, определяющих характер и масштаб варьирования признаков. Поэтому нами проверяются следующие гипотезы возникновения полиморфизма в популяциях евразийского бобра. Во-первых, влияние возрастной морфологической изменчивости и полового диморфизма. Во-вторых, принадлежность особей к географической популяции, в том случае, если этот фактор оказывает влияние на полиморфизм, проверяется гипотеза о его возможной природе (наследственные особенности популяции-основателя или условия среды).

Цель работы — исследовать влияние происхождения восстановленных популяций, макро-климатических и географических факторов на микроэволюционные процессы, формирующие морфологическое разнообразие черепа бобров *Castor fiber* в границах современного ареала вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили коллекции черепов (944 экз.) бобров известного пола из одиннадцати географически изолированных популяций (табл. 1, рис. 1).

Обработанный материал хранится в фондах Центрально-Лесного, Воронежского и Березинского заповедников, Зоологического музея Московского государственного университета, Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства РАСХН (Киров), Института исследования млекопитающих ПАН (Беловежа, Польша).

Возраст бобров определяли по степени закрытия базального отверстия полости пульпы коренных зубов, а у животных в возрасте старше 3 лет — по слоистой структуре цемента в апикальной части зуба (Сафонов, 1966; Клевезаль, 1988).

Для описания морфологической изменчивости использовали шесть промеров черепа, снятых штангенциркулем с точностью до 0.1 мм: 1) общая (наибольшая) длина черепа, 2) длина носовых костей, 3) скуловая (наибольшая) ширина, 4) длина верхней диастемы, 5) длина верхнего ряда коренных зубов (по альвеолам), 6) межглазничный (наименьший) промежуток (рис. 2).

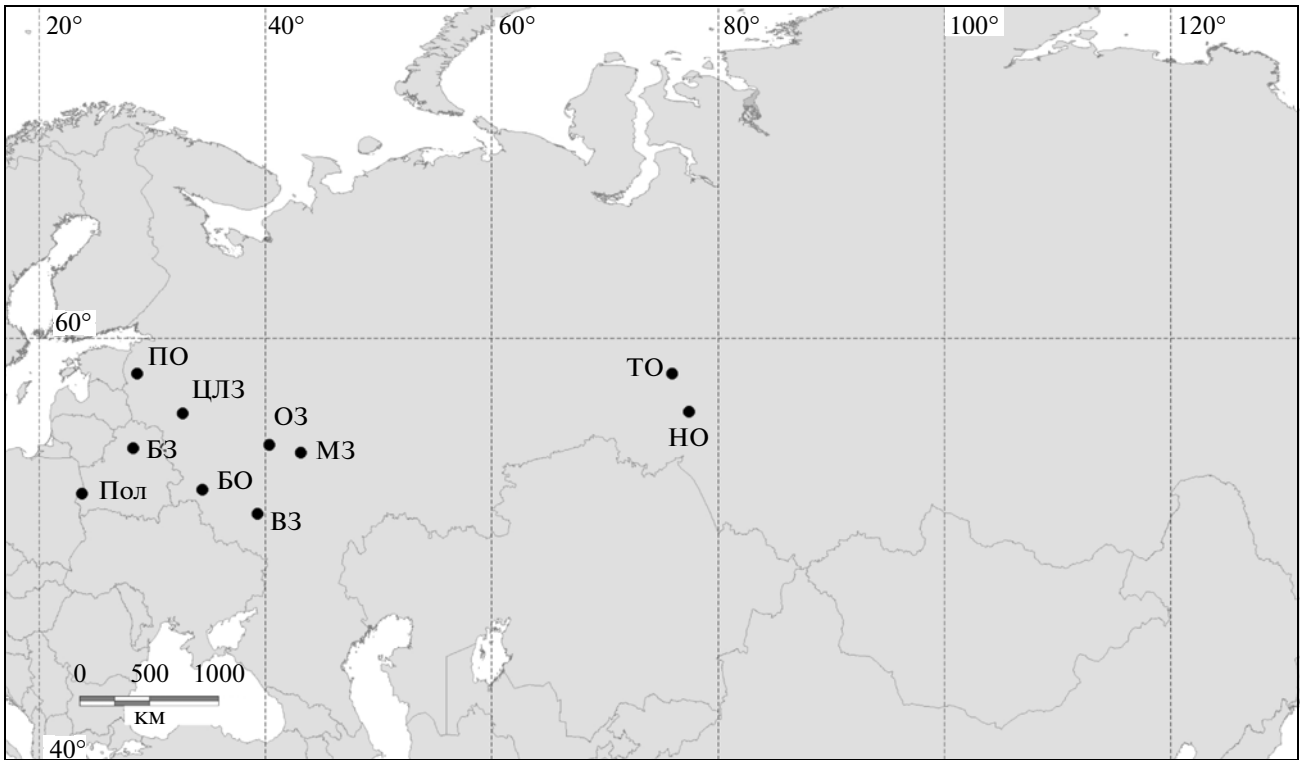


Рис. 1. Исследованные популяции бобра. Обозначения выборок соответствуют приведенным в табл. 1.

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

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

Географические и макроклиматические факторы. Выбор внешних абиотических факторов был основан на предыдущих исследованиях географической изменчивости млекопитающих различных систематических групп, например грызунов и хищных. В качестве абиотических экологических переменных традиционно используются

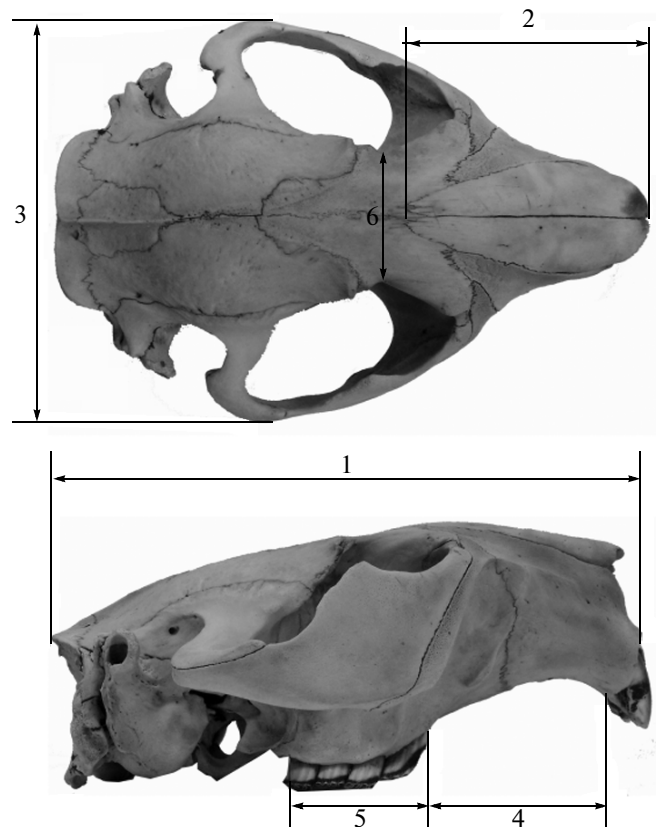


Рис. 2. Схема промеров черепа бобра. Дорзальная (вверху) и латеральная (внизу) проекции.

средние значения температуры по сезонам, сезонные суммы осадков и показатель континентальности климата, рассчитываемый как разность средних температур самого теплого и самого холодного месяцев (Szuma, 2011; Virgos et al., 2011 и др.). Ранее нами (Korablev et al., 2011) было установлено влияние на эколого-демографические показатели популяций бобров климатических факторов весеннего и осеннего сезонов, поэтому эти переменные также были включены в анализ. Географические факторы, в первую очередь широта, являются ключевыми в формировании тенденций изменчивости, обобщаемых правилом Бергмана (Meiri et al., 2004; Virgos et al., 2011). Таким образом, в качестве предикторов использовали географические координаты, средние значения температуры за год и по сезонам, квартальные суммы осадков, годовую амплитуду температур, всего 21 абиотическую переменную.

Все макроклиматические переменные получены из базы открытого доступа WorldClim – Global Climate Data (www.worldclim.org) по ближайшим к выборкам географическим координатам.

Статистический анализ. Обобщенное представление о варьировании морфологических признаков черепа получали методом многомерного неметрического шкалирования всего массива измерений. В качестве меры морфологической дистанции между особями применяли дистанцию Евклида, которая воспроизводит размерные различия между особями, на основе чего рассчитывали корреляционную матрицу между отдельными экземплярами в соответствии с рекомендациями, изложенными в работах Пузаченко с соавторами (Пузаченко, 2001; Abramov et al., 2009). Для определения размерности (структуры) морфометрического пространства и подбора оптимального количества осей многомерного шкалирования (ОМШ) использовалась программа для статистического анализа экологических данных PC-ORD V6.08 (2011). Данный методический подход получил широкое распространение в современных исследованиях морфологической изменчивости млекопитающих различных систематических групп (Пузаченко, 2003; Пузаченко, Загребельный, 2008 и др.) и опирается на математическую базу, разработанную для исследовательских задач в социальных науках, а позже адаптированную для экологических исследований (Clarke 1993; McCune, Grace 2002; Пузаченко, 2004). Многомерное неметрическое шкалирование имеет ряд преимуществ перед традиционными параметрическими методами статистики, например возможность использования объектов, характеризующихся нелинейной изменчивостью в смысле ее возрастной аллометрической составляющей (Звычайная, Пузаченко, 2009). Полученные таким образом оси многомерного шкалирования использовали как макропеременные, в по-

следующем проводя их содержательный анализ. Их биологическую интерпретацию осуществляли корреляционным анализом, с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена и теста Краскела-Уоллиса. Проверка независимых гипотез морфологической изменчивости осуществлялась эвристическим анализом, в качестве инструмента исследования макропеременных применяли обобщенную модель двухфакторного дискриминантного анализа без предустановленного ограничения выбора признаков (General Discriminant analysis), позволяющего комбинировать две группы предикторов (факторов): непрерывные и дискретные с учетом их возможного взаимодействия (<http://www.statsoft.com/textbook/general-discriminant-analysis/>). Половой диморфизм исследовали с использованием комбинации факторов: регион (популяционная принадлежность) × пол особей; влияние подвидовой принадлежности как фактора морфологической изменчивости: регион × исторический тип популяции, влияние макроклиматических факторов: регион × макроклиматические переменные.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интерпретация макропеременных осей многомерного шкалирования. Варьирование промеров черепа бобра описываются двумя осями. В серии предыдущих исследований установлено, что “в среднем” для млекопитающих размерность морфологического пространства для описания разнообразия размеров черепа может быть охарактеризована тремя осями, для описания разнообразия пропорций (формы черепа) – четырьмя. В целом, размерность морфологического пространства для черепа млекопитающих варьирует от 1 до 9 осей многомерного шкалирования (Пузаченко, 2001 и др.).

На следующем этапе анализа осуществляли оценку частной корреляции признаков с осями

Таблица 2. Структура степени участия отдельных размерных признаков черепа в формировании осей многомерного шкалирования

Переменная	R^2	β		Уровень значимости p	
		ОМШ 1	ОМШ 2	ОМШ 1	ОМШ 2
Длина черепа	0.963	0.980 ± 0.006	0.047 ± 0.006	0.00000	0.00000
Длина носовых костей	0.870	0.932 ± 0.012	0.043 ± 0.012	0.00000	0.00026
Длина верхнего ряда зубов	0.816	0.903 ± 0.014	0.028 ± 0.014	0.00000	0.04422
Длина диастемы	0.849	0.920 ± 0.013	-0.049 ± 0.013	0.00000	0.00010
Межглазничная ширина	0.741	0.859 ± 0.017	-0.049 ± 0.017	0.00000	0.00317
Скуловая ширина	0.908	0.948 ± 0.010	-0.100 ± 0.010	0.00000	0.00000

посредством многомерного регрессионного анализа (табл. 2).

Результаты регрессионного анализа указывают на статистически значимую связь двух осей с морфометрическими признаками черепа и хорошо описывают их варьирование: значения коэффициента детерминации (R^2) составляют от 0.74 для признака “межглазничная ширина” до 0.96 для общей длины черепа. Значения коэффициентов модели регрессии (β) для большинства промеров положительны, лишь вторая ось определяет варьирование длины диастемы, межглазничной и скуловой ширины с отрицательными значениями. Коэффициент корреляции Спирмена (r) указывает на существенную и достоверную связь первой осью с общими линейными размерами черепа, в меньшей степени – с признаком “ширина межглазничного промежутка”. Вторая ось достоверно, но крайне слабо, коррелирует с признаками “общая длина черепа”, “длина зубного ряда”, “скуловая ширина”, в остальных случаях значения корреляции не достоверны (табл. 3).

Вопрос о существовании полового диморфизма черепа евразийского бобра остается открытым. В частности, на некоторые размерные и дискретные различия самцов и самок указывают Франерт и Хайдеке (Frahner, Heidecke, 1992), а также Розелл и соавторы (Rosell et al., 2010). Методом двухфакторного дискриминантного анализа проверяли гипотезу влияния пола на размеры с учетом популяционной принадлежности животных. Результаты ($F = 0.02-0.07$, $p > 0.05$) не подтверждают наличие полового диморфизма на черепе евразийского бобра в различных пунктах ареала и на большом статистическом материале, что согласуется с результатами других исследователей (Лавров, 1981 и др.) и было показано нами в серии предыдущих работ. Поэтому в качестве основных предикторов морфологической изменчивости, определяющих биологический смысл осей многомерного шкалирования, рассматривали возраст и географическое происхождение выборок (табл. 4).

Из тестов следует, что основная компонента изменчивости первой оси объясняется возрастной аллометрией черепа. Наилучше соответствие ее возрастной составляющей дает формула Бергаланфи (Bertalanffy, 1938): $ОМШ\ 1 = L_{\infty}(1 - \exp(k(\text{возраст} + b_0)))$, где L_{∞} – асимптотический размер переменной, \exp – экспонента, k – коэффициент роста, b_0 – начальный размер переменной. Значения членов формулы: $L = 0.712 \pm 0.060$, $k = -0.764 \pm 0.066$, $b_0 = -2.323 \pm 0.092$ все статистически значимы ($p < 0.001$), доля объясненной изменчивости 78.8%.

Графическая зависимость первой оси многомерного шкалирования от возраста представлена на рис. 3.

Вторая ось достоверно не связана с возрастной изменчивостью черепа, в тоже время устанавливается невысокая, но статистически значимая ее связь с регионом. Дополнительно проведенный пошаговый линейный дискриминантный анализ (Частный Вилкоксона-Ламбда = 0.979, $F = 2.00$, $p < 0.03$) подтверждает географическую составляющую изменчивости этой макропеременной. На следующем этапе исследовали роль фактора исторического происхождения животных в формировании этой оси. Двухфакторный дискриминантный анализ определил статистически значимую связь с происхождением популяции

Таблица 3. Значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена промеров черепа с осями многомерного шкалирования

Переменная	ОМШ 1	ОМШ 2
Длина черепа	0.98	0.09
Длина носовых костей	0.90	-0.02*
Длина верхнего ряда зубов	0.84	0.10
Длина диастемы	0.89	0.00*
Межглазничная ширина	0.79	-0.05*
Скуловая ширина	0.94	-0.13

* $p > 0.05$, остальные $p < 0.05$.

Таблица 4. Вклад возраста и географического происхождения выборок в изменчивость осей многомерного шкалирования

Номер оси	Корреляция Спирмена (r)		Тест Краскела-Уоллиса (KW-H)	
	возраст	популяция	возраст (16 групп)	популяция
1	0.82*	-0.19*	210.11**	220.05**
2	-0.05	-0.19*	0	85.54**

* $p \leq 0.05$, ** $p < 0.001$.

(Частный Вилкоксон-Ламбда = 0.984, $F = 3.78$, $p = 0.0047$). Автохтонные Воронежская и Белорусская популяции по второй оси различаются статистически недостоверно ($F = 0.33$, $p = 0.57$), в то время как реинтродуцированные распознаются слабо но статистически значимо ($F = 4.295$, $p = 0.01$). Среди акклиматизированных популяций евразийского бобра по второй оси достоверно различаются лишь потомки *C. f. belorussicus* (тест значимости квадратичных дистанций Махаланобиса $p = 0.004$). Таким образом, из табл. 3 и ряда проведенных дополнительных анализов можно построить гипотезу, что вторая ось описывает некоторую часть изменчивости, которая не зависит от общих размеров черепа.

Учитывая, что вторая ось из-за низкой информационной нагрузки не может быть использована как полноценная макропеременная, рассматривали географическую составляющую первой оси. Поскольку она определяет главным образом возрастную аллометрическую изменчивость, и с вы-

сокой значимостью описывает большую часть варьирования практически всех признаков (табл. 5), то в последующем анализе используются отклонения значений признаков от линии регрессии.

Таким образом, пространственная (географическая) изменчивость обобщена в остаточной (residuals) доле необъясненной изменчивости первой оси многомерного шкалирования.

Влияние фактора исторического происхождения популяции на морфологическую изменчивость. Для исследования фактора происхождения популяции в формировании полиморфизма размерных признаков черепа бобров рассматривали остаточную изменчивость измеренных переменных с учетом исторического типа популяции. Результаты двухфакторного дискриминантного анализа (значения χ^2 двух первых осей канонического анализа составили 79.63–298.51 при $p < 0.001$) подтверждают достоверное влияние наследственного фактора на размеры черепа животных. Оцениваемая по величине критерия Фишера мощ-

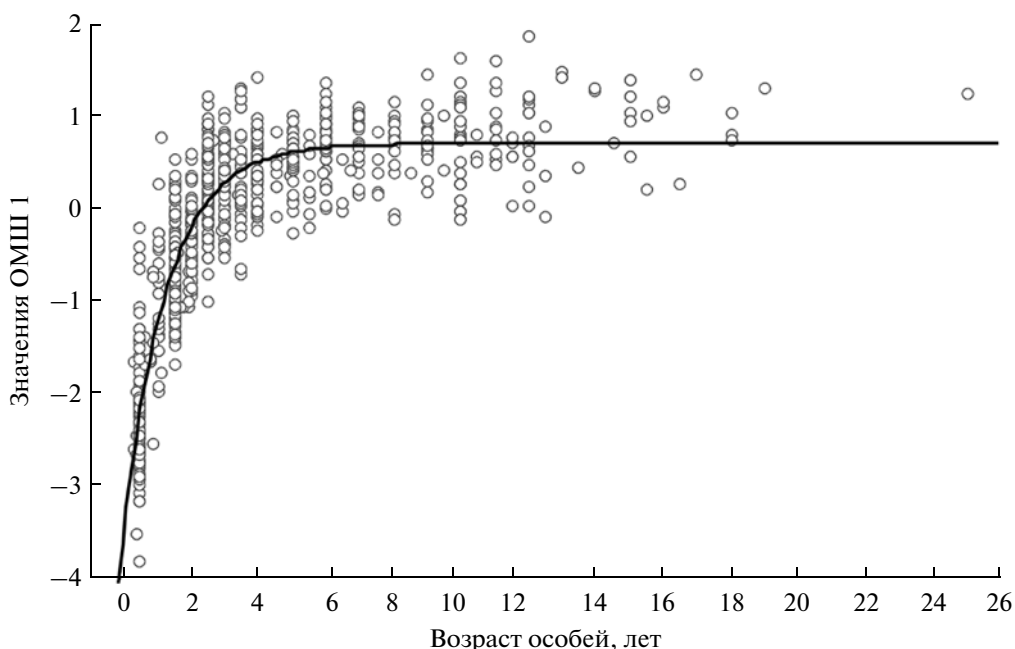
**Рис. 3.** Соотношение возраста бобров со значениями ОМШ 1; линия – тренд аллометрической изменчивости, точки – особи.

Таблица 5. Результаты регрессионного анализа отдельных размерных признаков черепа от переменной “возраст”

Признак	$\beta \pm$ ошибка	$B \pm$ ошибка	R^2	Уровень значимости p
Длина черепа	0.980 ± 0.006	11.63 ± 0.08	0.96	<0.001
Длина носовых костей	0.932 ± 0.012	5.70 ± 0.07	0.87	<0.001
Длина верхнего ряда коренных зубов	0.903 ± 0.014	2.59 ± 0.04	0.82	<0.001
Длина диастемы	0.920 ± 0.013	4.19 ± 0.06	0.85	<0.001
Межглазничная ширина	0.859 ± 0.017	1.90 ± 0.04	0.74	<0.001
Скуловая ширина	0.948 ± 0.010	8.58 ± 0.09	0.90	<0.001

ность наследственного фактора для отдельных признаков варьировала от 3.50 (межглазничная ширина) до 28.18 (длина верхнего ряда коренных зубов). На рис. 4 показана изменчивость признаков, сгруппированных попарно.

Значения теста Краскела-Уоллиса и критерия Фишера для длины верхнего ряда коренных зубов составили $KW-H(4.944) = 74.53$, $F(4.939) = 17.75$ при уровне значимости $p = 0.0000$. Для второго скуловой ширины $KW-H(4.944) = 56.72$, $F(4.939) = 8.65$ при аналогичном уровне значимости. В автохтонных популяциях и реинтродуцированных *C. f. orientoeuropaeus* длина зубного ряда и скуловая ширина имеют размеры, близкие к средним, наибольшая диспропорция, т.е. увеличение ширины черепа при одновременном укорочении зубного ряда, отмечаются в реинтродуцированных популяциях *C. f. belorussicus*. В популяциях, образовавшихся в результате гибридизации, длина зубного ряда имеет средние значения, в то время как скуловая ширина существенно уменьшилась. Учитывая, что эти промеры черепа связаны с челюстным аппаратом и значительно изменились только у бобров, реинтродуцированных в Сибири и на Дальнем Востоке, можно предположить влияние на них географического и макроклиматического факторов.

Статистическая характеристика изменчивости длины носовых костей и длины черепа: $KW-H(4.944) = 79.0034$, $p = 0.0000$, $F(4.939) = 10.53$, $p < 0.0001$, $KW-H(4.944) = 101.61$, $p = 0.0000$, $F(4.939) = 10.35$, $p < 0.0001$ для первого и второго соответственно. Длина черепа – признак, имеющий выраженную наследственную природу, он проявляет высокую стабильность в ряду автохтонные – реинтродуцированные популяции и уклоняется от общих тенденций в гибридных популяциях. Сходная тенденция прослеживается в характере варьирования длины носовых костей.

Основные статистические тесты подтверждают достоверную изменчивость длины диастемы и межглазничной ширины, составляя $KW-H(4.944) = 161.88$, $p = 0.0000$, $F(4.939) = 30.57$, $p = 0.0000$, $KW-H(4.944) = 24.39$, $p = 0.00007$, $F(4.939) = 5.36$, $p = 0.0003$. Хорошо прослеживается наследуемость этой пары признаков в ряду автохтонных и

реинтродуцированных *C. f. orientoeuropaeus*. На основании признака “длина диастемы” выделяются автохтоны *C. f. belorussicus* а особи реинтродуцированных популяций этого подвида имеют значительно меньшие размеры, в то время как межглазничная ширина – признак, относительно стабильный во всех популяциях. В гибридных популяциях диастема и межглазничная ширина больше средних значений признаков, размеры признаков практически соответствуют размерам реинтродуцированных потомков белорусских автохтонных бобров. Таким образом, сохранение черт автохтонных популяций более выражено у реинтродуцированных восточноевропейских бобров. В линии *C. f. belorussicus* изменчивость реинтродуцированных популяций проявляется сильнее.

Комбинированное влияние на морфологическую изменчивость исторического и географического происхождения исследовали двухфакторным дискриминантным анализом. Такое сочетание факторов статистически значимо, но сила влияния на отдельные признаки несколько меньше, чем с учетом только фактора происхождения: значения критерия Фишера варьировали от 3.45 (межглазничная ширина) до 9.17 (длина верхнего ряда коренных зубов), χ^2 первых двух осей канонического анализа изменялся от 212.03 до 501.10 при $p < 0.001$. В этом случае влияние фактор происхождения популяции проявляется исключительно четко ($F = 657.63$, $p < 0.0001$), следовательно собственно географическая изменчивость черепа евразийского бобра выражена существенно меньше, чем наследственно обусловленные морфологические особенности. Среднее качество различия особей из разных выборок, оцененное по проценту корректно классифицированных в априори заданных классах-популяциях составило 35.7%. Наиболее высокая доля распознаваемых животных Окского заповедника – 79.61%, и Хабаровского края – 62.18%. С несколько худшим качеством классифицируются бобры Центрально-Лесного заповедника – 23.87% и Белоруссии – 22.22%. Животные Томской и Псковской областей правильно распознаются лишь в 4.17 и 8% случаев, остальные популяции не распознаются.

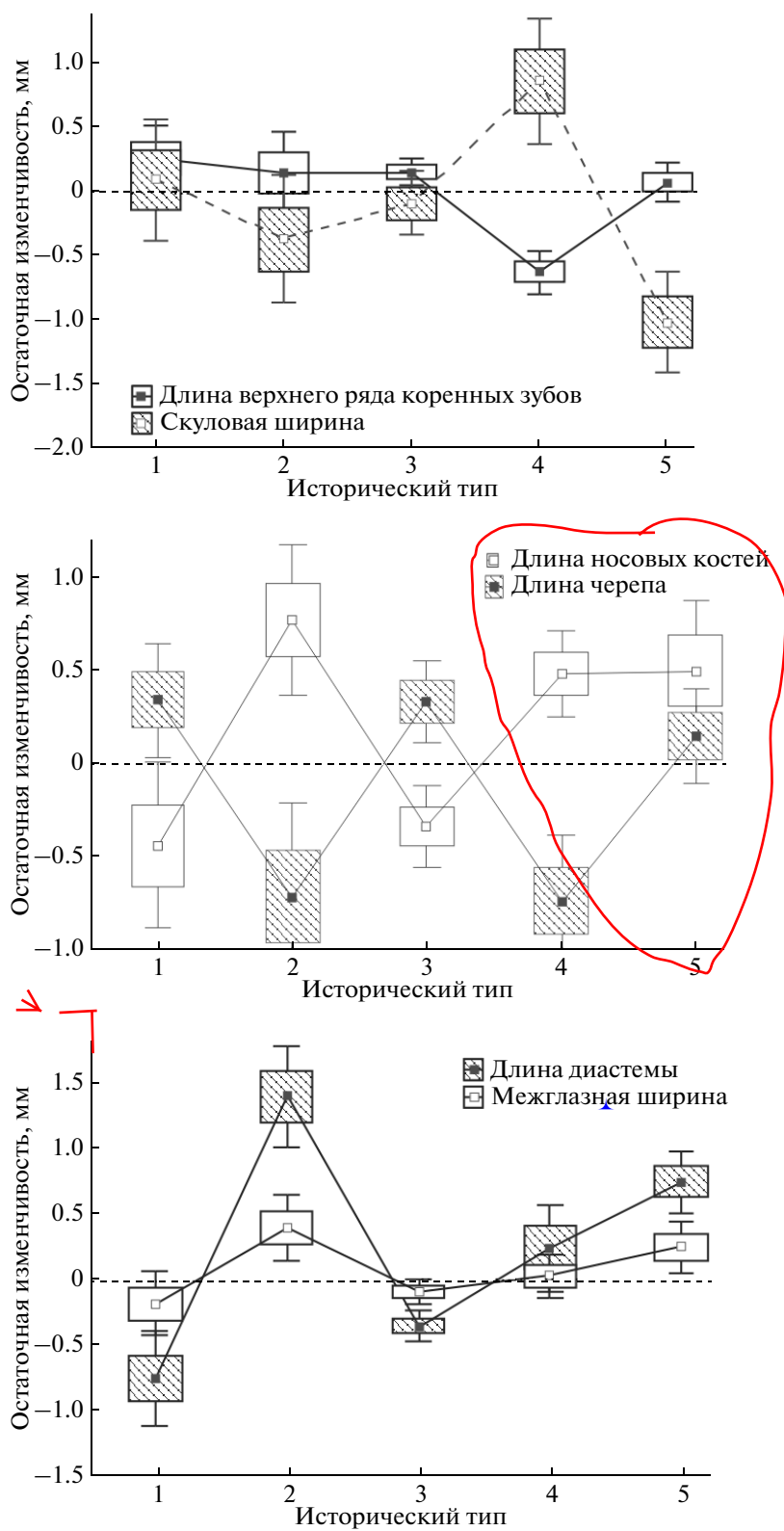


Рис. 4. Изменчивость краниометрических признаков в зависимости от происхождения популяции. Здесь и далее на коробчатых графиках указаны: точки — средние значения, квадрат — \pm статистическая ошибка, верхний и нижний пределы — \pm дисперсия.

Таблица 6. Относительные размеры (отклонения от средних значений размерных признаков всей совокупности черепов, мм) для реинтродуцированных популяций*

Признак	Пол	ПО	ЦЛЗ	БО	ОЗ	МЗ	ТО	НО	ХК	KW-H	F	p
Длина черепа	-0.13	0.09	0.16	0.79	0.56	-0.14	-0.18	-0.11	-1.12	173.0	5.88	<0.0001
Длина носовых костей	-0.96	0.98	-0.72	-0.19	-0.13	-0.29	-0.70	0.09	0.87	133.7	7.89	<0.0001
Длина верхнего ряда зубов	-0.27	0.16	0.03	0.10	0.12	0.57	-0.10	0.33	-1.12	145.3	15.42	<0.0001
Длина диастемы	1.04	0.67	0.09	0.68	-0.70	-0.08	-0.06	-0.20	0.47	228.2	15.90	<0.0001
Межглазничная ширина	0.35	0.19	-0.21	0.40	0.04	-0.33	0.06	-0.19	0.11	37.0	3.37	<0.0001
Скуловая ширина	0.14	-1.18	0.30	-1.65	-0.39	0.16	1.09	0.08	1.14	82.4	5.11	<0.0001

* Обозначения популяций соответствуют табл. 1 и рис. 1.

Для оценки собственно географической изменчивости акклиматизированных популяций исследовали влияние региона и исторического типа популяций, исключая из анализа автохтонных бобров Воронежца и Белоруссии. χ^2 первых осей канонического анализа – 412.04 и 150.39. *F*-критерий относительно высокий 3.43 (длина черепа) – 11.06 (длина верхнего ряда коренных зубов) при высокой статистической значимости влияния всех переменных ($p \leq 0.002$). В рамках анализа вычисляли относительную географическую изменчивость признаков животных в популяциях и статистическую характеристику их варьирования (табл. 6).

Географическая изменчивость признаков, представленных в таблице, статистически значима. Диапазон их варьирования в реинтродуцированных популяциях различен и составляет от 0.68 мм для межглазничной ширины до 2.79 мм для скуловой ширины. Относительная изменчивость признаков в исследованных популяциях представлена на рис. 5.

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

сти и диастема укорочены, межглазничная ширина имеет средние размеры, а значения зубного ряда несколько выше средних значений.

Бобры Мордовского заповедника в отличие от предковой формы имеют более короткий череп, однако он остается широким. Значения межглазничной ширины, длины диастемы и носовых костей ниже средних значений признака, что типично для подвида восточноевропейских бобров, а длина зубного ряда наибольшая среди популяций. Таким образом, у восточноевропейских бобров преобладают крупные общие размеры черепа и относительно короткие носовые кости и диастема.

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

В Томской обл. общие размеры черепа этих животных увеличились более значительно, особенно в области скуловых дуг. Уменьшились следующие размеры: длина носовых костей и диастемы, длина зубного ряда и менее значительно – межглазничная ширина. Самая восточная часть современного видового ареала *Castor fiber* сфор-

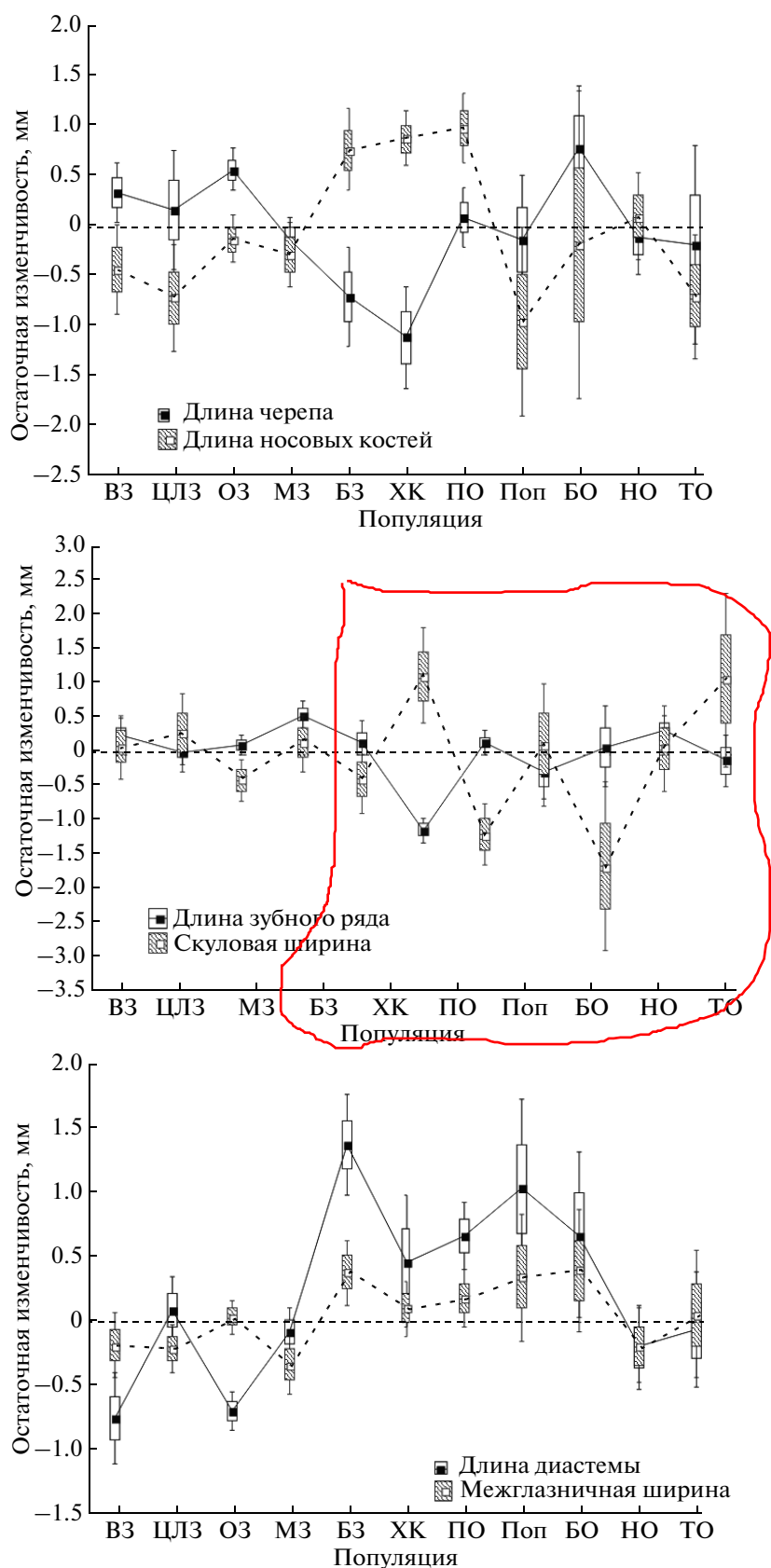


Рис. 5. Относительная изменчивость длины черепа и носовых костей в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евразийского бобра. Обозначения популяций соответствуют таковым в табл. 1.

мирована потомками реинтродуцированных в 1964 г. белорусских (березинских) бобров. Животные этой популяции обладают самым коротким, но в то же время самым широким черепом. У них сравнительно длинная диастема и короткий зубной ряд. Длина носовых костей по сравнению с бобрами предковой популяции незначительно возросла, а межглазничный промежуток уменьшился.

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

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

В пределах северо-восточной части Польши местные бобры, принадлежавшие к подвиду *C. f. vistulanus* Matschie 1907, были полностью истреблены к 1945 г. (Dzięciołowski, Gozdziwski, 1999). Современная популяция бобров сформирована в основном иммигрантами из прилегающих районов Белоруссии (бассейн Немана), а также из Литвы и Калининградской обл. Эти звери являются потомками автохтонной неманской популяции, что недавно было выявлено на основании генетических данных (Савельев и др., 2011; Senn et al., 2014) и эктопаразитологических (Vochkov et al., 2012) исследований. Кроме того, в заселении территории восточной Польши принимали участие бобры, разводимые на фермах и имеющие долю кровности *C. f. orientoeuropaeus* (Kotomza et al., 2007), таким образом, современные животные в этом пункте ареала — гибридного происхождения. Череп бобров с территории Польши имеет средние размеры длины и ширины, относительно длинную диастему и широкий межглазничный промежуток. Длина носовых костей и ряда коренных зубов меньше средних значений.

Влияние макроклиматических факторов на полиморфизм признаков. Для каждого признака выделено не менее четырех дискретных классов, в каждом из которых представлено более десяти особей. Номера классов пропорциональны размерам животных, минимальный класс соответ-

ствует наименьшим размерам, а максимальный — наибольшим размерам. Таким образом, дифференцировали влияния собственно климатических факторов и географической составляющей морфологической изменчивости черепа. В итоге преобразования длина диастемы, межглазничная ширина, длина черепа и верхнего ряда коренных зубов кодируется пятью размерными классами, длина носовых костей и скуловая ширина — четырьмя. Результаты анализа обобщены в табл. 7.

Зависимость размеров признаков от макроклиматических факторов продемонстрирована на рис. 6.

Влияние макроклиматических факторов на размеры черепа комплементарно и в большинстве случаев не линейно. На четыре из шести рассматриваемых метрических признаков черепа достоверное влияние оказывают два-три климатических параметра.

Влияние сумм осадков (годовой и апреля) на межглазничную ширину по мощности практически идентично. Значения теста Краскела-Уоллиса составили $KW-H = 11.41 - 19.81$ при $p \leq 0.02$ для первого и второго факторов соответственно. Значения Вилкоксона-Ламбда довольно высоко, но в целом доля корректно классифицированных особей в размерные классы с учетом этих факторов составила 44.7%. Учитывая, что размерных групп много, это дает хороший результат распознавания. Для максимальных значений признака благоприятно контрастное сочетание годовой суммы осадков более 620 мм и суммы осадков апреля, менее 40 мм, что способствуют накоплению в популяциях животных с максимальными размерами признака.

Сумма осадков самого влажного месяца и средняя температура самой влажной четверти года оказывают различное по силе, но статистически значимое влияние на длину зубного ряда. Значения Краскела-Уоллиса $KW-H = 49.31$ для первого и 10.49 для второго фактора при $p \leq 0.04$. Невысокое значение критерия Вилкоксона-Ламбда согласуются с высокой долей корректно классифицированных особей (67.5%). Благоприятно для формирования наибольших размеров признака сочетание малого количества осадков в течение самого влажного месяца, менее 220 мм, и высокой средней температуры самого влажного квартала года, более 17.2°C, однако осадки влияют на вариабельность признака значительно сильнее, чем температура.

На скуловую ширину более влияет сумма осадков июля ($KW-H = 23.39$), чем годовая сумма осадков ($KW-H = 4.61$), но оба фактора статистически значимы $p \leq 0.003$. Кроме осадков, на скуловую ширину оказывает влияние средняя температура самого сухого квартала года $KW-H = 19.24$, $p = 0.0002$. Критерий Вилкоксона-Ламбда относи-

Таблица 7. Роль географических и макроклиматических факторов в формировании изменчивости черепа евразийского бобра

Переменная	Критерий Вилкоксона-Ламбда	Дискриминирующий признак	F-критерий	Область переменной для наибольшего размера признака
Длина черепа	0.761	Регион	6.596	Брянская обл.
Длина носовых костей	0.857	Осадки самого влажного месяца	34.543	Мало осадков
		Средняя температура самой влажной четверти	3.224	Высокая температура
Длина диастемы	0.706	Регион	6.739	Белоруссия
Межглазничная ширина	0.971	Сумма осадков апреля	2.950	Мало осадков
		Годовая сумма осадков	2.438	Много осадков
Скуловая ширина	0.949	Сумма осадков июля	6.016	Много осадков
		Годовая сумма осадков	3.636	Мало осадков
		Средняя температура самой сухой четверти	1.056	Низкая температура
Длина ряда зубов	0.862	Осадки самого влажного месяца	34.543	Мало осадков
		Средняя температура самой влажной четверти	3.224	Высокая температура

тельно высокий, что, впрочем, заметно не снижает качество распознавания классов, которое в среднем составило 55.5%. Зависимость скуловой ширины от суммы осадков июля близка к квадратичной полиномиальной. При маргинальных значениях осадков в популяциях могут преобладать животные как с наименьшими, так и с наибольшими размерами признака. Годовая сумма осадков влияет линейно: малое их количество (менее 600 мм) способствует увеличению признака. Высокая средняя температура самого сухого квартала, более -6°C соответствует преобладанию в популяциях второго размерного класса признака, ее понижение до -6°C вызывает уменьшение скуловой ширины, но значения от -7°C и ниже способствуют увеличению признака вплоть до максимальных значений.

Увеличение суммы осадков самого влажного месяца года оказывает положительное влияние на длину носовых костей, $KW-N = 24.23$, $p = 0.00002$. Значения фактора 94–96 мм благоприятны для увеличения признака. Градиент температуры формирует более сложную тенденцию изменчивости. Диапазон значений $7.2-17.4^{\circ}\text{C}$, отвечает преобладанию в популяциях второго и четвертого, максимального размерного класса, температура от 17 до 17.2°C способствует формированию размеров признака выше средних значений, $KW-N = 22.75$, $p = 0.00005$. Сила влияния осадков более выражена, а совместное действие факторов при невысоком значении Вилкоксона-Ламбда

обеспечивают хорошее качество распознавания размерных классов, в среднем 60.4%.

Длина черепа и диастемы не зависят от макроклиматических факторов, но имеют достоверную географическую изменчивость. Критерий Краскела-Уоллиса составил $KW-N = 172.98$ и 228.18 при $p \leq 0.00001$ для первого и второго признаков. Значения относительной изменчивости признаков для популяций упорядоченных в направлении географической долготы с запада на восток представлены на рис. 7.

Изменчивость признаков в географическом пространстве подчинена определенным тенденциям. Общая длина черепа в долготном градиенте изменяется согласно полиномиальному квадратичному тренду: остаточная изменчивость признака = $-1.0058 + 0.5114x - 0.0457x^2$, ($r_{\text{Пирсона}} = -0.18$, $p < 0.05$). Изменчивость длины диастемы соответствует линейной зависимости, уменьшаясь с запада на восток согласно формуле: остаточная изменчивость признака = $0.9442 - 0.1188x$, что формально подтверждается статистически значимой корреляцией при сверхнизком значении критерия ($r_{\text{Пирсона}} = 0.08$; $p < 0.05$).

Обсуждение

Отсутствие полового диморфизма на черепе бобра можно связать с моногамным семейным образом жизни и слабо выраженным половым отбором. Аналогично отсутствие различий между полами характерно для нутрии (*Myocastor coypus*

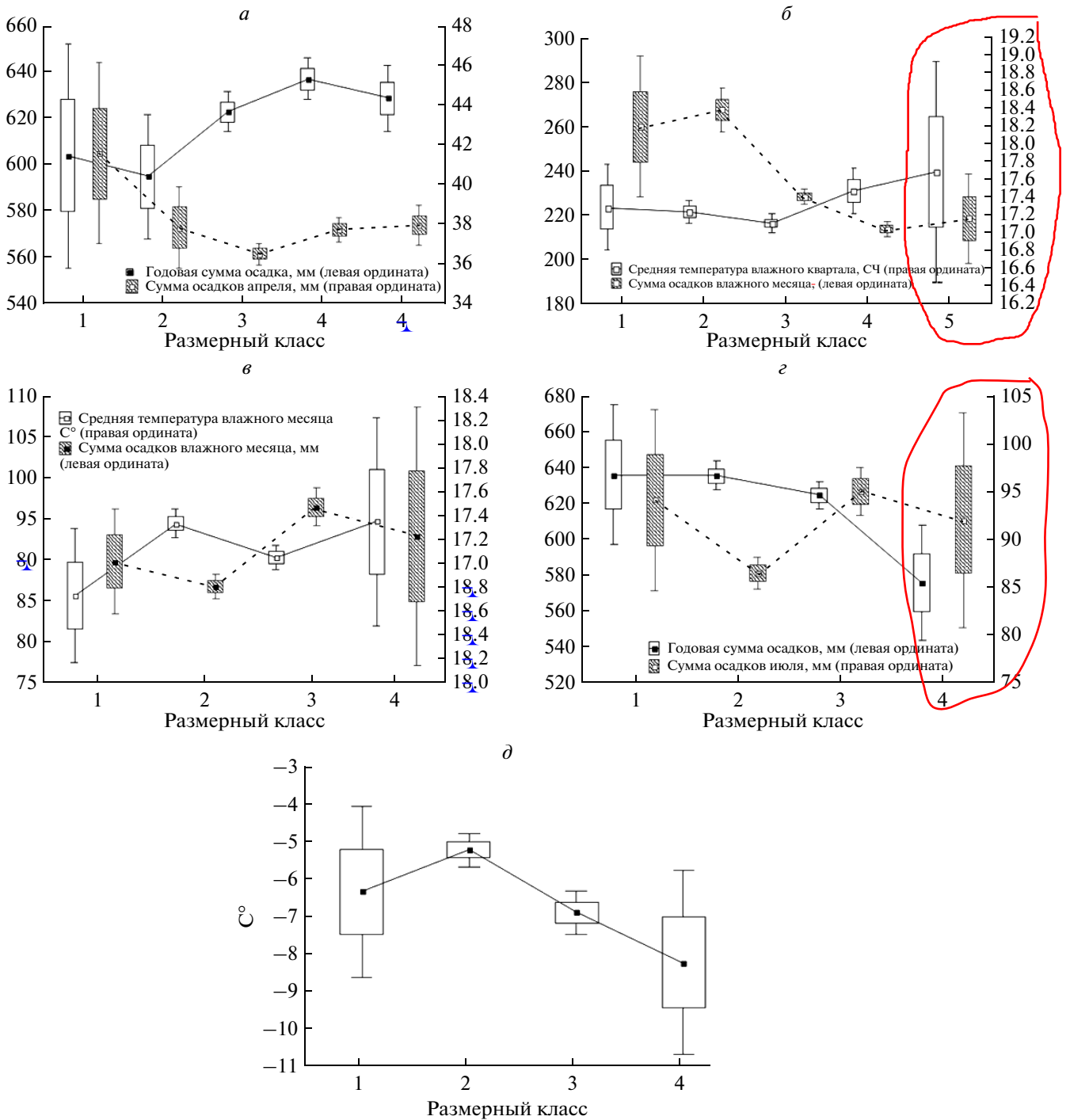


Рис. 6. Влияние макроклиматических факторов на краниометрическую изменчивость черепа евразийского бобра. *а* – зависимость размеров межглазничной ширины от макроклиматических факторов. Годовая сумма осадков, мм (левая ордината), сумма осадков апреля, мм (правая ордината). *б* – зависимость длины зубного ряда от макроклиматических факторов. Средняя температура самого влажного квартала, °С (правая ордината), сумма осадков самого влажного месяца, мм (левая ордината). *в* – зависимость длины носовых костей от макроклиматических факторов. Средняя температура самого влажного месяца, °С (правая ордината), сумма осадков самого влажного месяца, мм (левая ордината). *г* – зависимость скуловой ширины от количества осадков. Годовая сумма осадков, мм (левая ордината), сумма осадков июля, мм (правая ордината). *д* – зависимость размеров скуловой ширины от средней температуры самого сухого квартала года, °С.

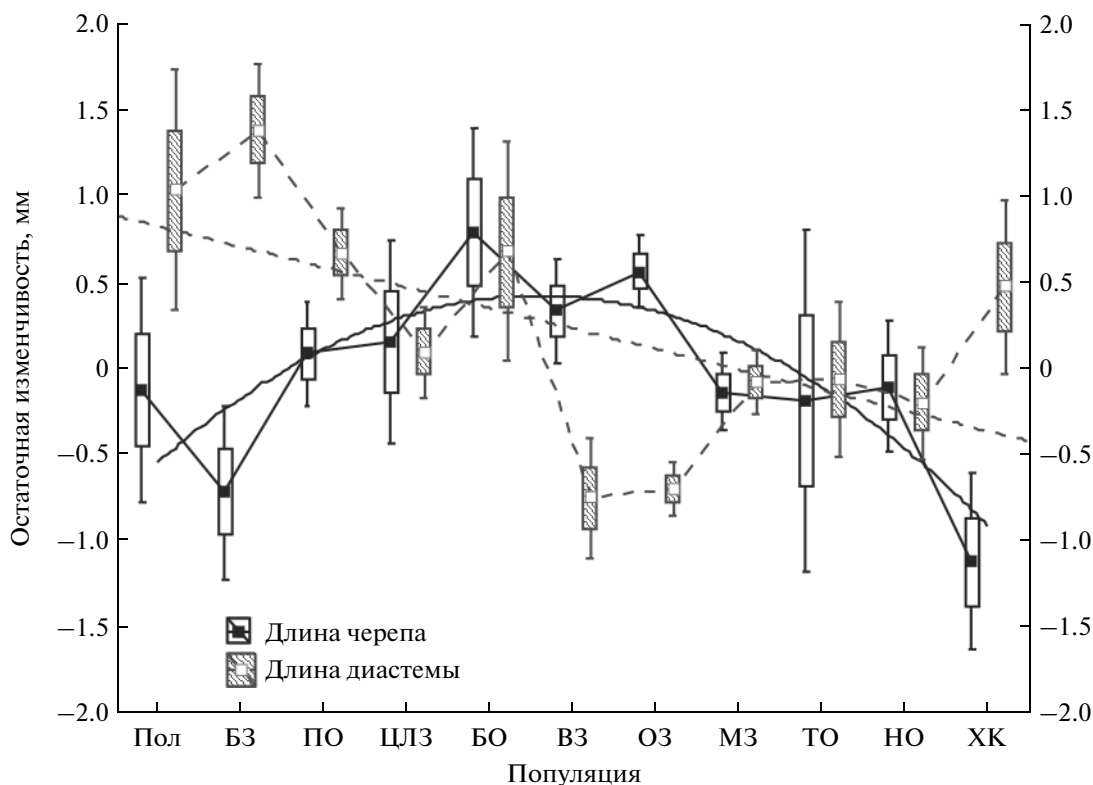


Рис. 7. Географическая изменчивость длины черепа и длины диастемы в популяциях евразийского бобра.

Molina 1782), (Россолимо, 1958), образующей постоянные пары. Однако мы не исключаем полностью возможные гендерные различия вида в некоторых пунктах его ареала, учитывая, что половой диморфизм как биологическое явление имеет географическую и временную динамику, зависит помимо полового отбора от ряда других факторов (Монахов, 2009).

Возрастная аллометрия черепа евразийского бобра, что очевидно из результатов работы, доминирует над другими формами морфологической изменчивости и должна рассматриваться особо.

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

Отдельно необходимо рассмотреть особенности зависимостей некоторых размеров черепа от климатических факторов. На длину носовых костей и длину верхнего ряда коренных зубов влия-

ют одни и те же параметры макроклимата, более того их, одинаковое сочетание вызывает положительный отклик признаков в смысле увеличения размеров. Поэтому логично считать, что климатические переменные влияют на изменчивость челюстного аппарата, учитывая высокую корреляцию этих частей черепа ($r_{\text{Пирсона}} = 0.86, p < 0.05$).

Для скуловой и межглазничной ширины общий значимо влияющий фактор – годовая сумма осадков. Корреляция между указанными параметрами черепа несколько ниже, чем в предыдущей паре, но все же высока ($r_{\text{Пирсона}} = 0.83, p < 0.05$). Скуловые дуги – места прикрепления массетеров, их ширина определяет мощность мускулатуры. Межглазничный промежуток – область прикрепления височных мышц. Перечисленные мышцы-аддукторы определяют силу сжатия челюстей (Никольский, 1997). Японскими учеными (Naba et al., 2008) была высказана гипотеза об обратной корреляции ширины межглазничного промежутка и мощности височных мышц. Поэтому увеличение ширины скуловых дуг и сужение межглазничного промежутка суммарно увеличивают силу сжатия челюстей, что вероятно, имеет адаптивное значение при переходе бобров к питанию более грубым кормом.

Среди факторов изменчивости длины диастемы следует указать на ее адаптивный характер. В

частности, эта функционально важная структура черепа может отражать преимущественное использование того или иного типа корма, характеризующегося различными линейными размерами, например преобладающий диаметр ствола древесных растений.

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

Варьирование размеров черепа достоверно зависит от шести макроклиматических факторов, что дает основания считать такую изменчивость адаптацией к локальным условиям обитания, тем более, что чувствительные к ним признаки черепа имеют функциональное значение в питании животных. Сила влияния абиотических факторов на географическую изменчивость размеров черепа евразийского бобра близка к величинам, полученным для размерных признаков зубов енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray 1834) из различных частей ареала (Korablev, Szuma, 2014), и качественных одонтологических признаков песца (*Alopex lagopus* L 1758) (Szuma, 2011). Это позволяет говорить о достоверной тенденции, которая выражена также, как у других систематически не родственных видов млекопитающих.

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

Несколько иные результаты следовало ожидать с позиций концепции теплообмена. Так, по мнению Пантелеева (2000), значение температурного фактора возрастает по мере усиления гидробионтичности популяций. В качестве примера приводится увеличение размеров воронежских бобров, реинтродуцированных в бассейне Печоры.

Наши материалы также указывают на тенденцию увеличения скуловой ширины черепа бобров по мере понижения зимних температур, но все же совместное влияние влажности и суммы осадков на размеры тела более значительно, чем только температуры, что подтверждено для некоторых видов млекопитающих (Yom-Tov, Geffen, 2006).

В формировании тенденций изменчивости важная роль принадлежит первичной продуктивности экосистем, которая зависит от ведущих абиотических факторов: температуры и влажности (Пузаченко, Санковский, 2005). Обобщение результатов морфо-экологических исследований свидетельствует, что это – один из ключевых факторов, влияющих на линейные и объемные показатели тела, как облигатных фитофагов, так и других экологических групп организмов (Huston, Wolverton, 2011), поэтому обилие доступной и доминирующей пищи выступает важным предиктором морфологической изменчивости.

Обобщая анализ географической изменчивости, необходимо отметить, что в исследованных популяциях обнаруживаются две противоположные тенденции: в одних удлинение черепа с одновременным сужением его в области скуловых дуг, в других – происходят морфологические изменения обратной направленности. Указанные тенденции в разных частях видового ареала *C. fiber* выражены неодинаково. Наиболее контрастно они проявляются в популяциях бобров Брянской обл. (самый длинный и узкий череп) и Хабаровского края (короткий и широкий череп). С позиций биомеханики такое строение челюстного аппарата обеспечивает меньшую и большую силу сжатия челюстей, что можно связать с адаптацией к более твердой и менее твердой пище. У грызунов с относительно длинным и узким черепом сила сжатия челюстей ниже, чем у зверей с черепом более коротким, но широким в области скуловых дуг. Это хорошо согласуется с тем фактом, что в Хабаровском крае бобры – как евразийский, так и канадский – перешли практически на круглогодичное питание древесными кормами (при дефиците травянистых), что, видимо, повлекло не только макроморфологические изменения краниологических параметров, но и привело к снижению четкости проявления годовых слоев в цементе зубов грызунов-вселенцев, а также может быть одной из причин высокой частоты зубных и челюстных аномалий, на что ранее мы уже указывали (Сафонов, Савельев, 1984; Saveljev, 1989).

Однако основная роль в формировании морфологического своеобразия черепа евразийского бобра определяется их происхождением. На устойчивое наследование размерных пропорций у реинтродуцированных бобров, ведущих происхождение от автохтонных популяций и не подверженных гибридизации с другими подвидами, указывалось ранее. В целом автохтонные популяции

евразийского бобра обладают хорошими диагностическими признаками черепа. *C. f. belorussicus* и *C. f. orientoeuropaeus* по размерным и дискретным признакам в среднем отличаются на 6%. Сравнение автохтонных популяций Западной Европы установило высокие статистические различия краниометрических признаков между бобрами Германии (*C. f. albicus* Matschie 1907), Франции (*C. f. galliae* Geoffroy 1803), Скандинавии (*C. f. fiber* L 1758) и субфосильных бобров Англии (результаты дискриминантного анализа: Вилкоксон-Ламбда = 0.0064, $p < 0.00001$, доля корректного распознавания популяций 95–100%, в среднем 97.2%) (Kitchener, Lynch, 2000).

Хотя целью нашего исследования не является проверка соответствия морфологической изменчивости бобров правилу Бергмана, все же следует указать, что результаты не подтверждают достоверной зависимости краниометрических признаков от географической широты. Это можно объяснить большей протяженностью ареала исследованных популяций в направлении долготы, чем широты (черепа собраны между 50° и 60° с.ш., и 60°–140° в.д.), однако даже на сравнительно небольшом широтном градиенте упорядоченной изменчивости краниометрических признаков мы не обнаружили. Отмеченная линейная зависимость длины диастанты от географической долготы не имеет прямой связи с климатическими факторами. Этот признак лишь отчасти связан с наследственными особенностями животных, вероятно, может отражать пищевую специализацию бобров в различных пунктах ареала. Ранее американские исследователи, рассмотрев краниометрические признаки бобров *Castor canadensis* от Калифорнии до Аляски, не обнаружили достоверной изменчивости этого вида в широтном градиенте (Dillman, Barnett, 1984). Авторы связывают столь неожиданные результаты с противоположно направленными векторами отбора: с одной стороны, оптимизация терморегуляции благоприятствует увеличению размеров животных высоких широт, с другой, низкая продуктивность экосистем способствует накоплению в популяциях бобров с малыми линейными размерами тела.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

1. Исторический (происхождение) ($F = 16.74$),
2. Географический (принадлежность к географической популяции) ($F = 8.93$),
3. Макроклиматический (климат) ($F = 7.14$).

Воздействуют они не изолированно, а комплексно, в целом не уклоняясь за рамки изменчивости автохтонных подвидовых форм при условии “чистоты” происхождения реинтродуцированных популяций. Анализ морфометрической изменчивости черепа в автохтонных и искусственно созданных популяциях евразийского бобра показывает как ее адаптивную, так и наследственную природу. Из двух типов морфологической изменчивости адаптивная как в абсолютных, так и в относительных величинах имеет меньшее значение, чем наследственно закрепленные морфологические особенности популяций с эволюционно длительной историей существования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность кураторам остеологических коллекций государственных природных заповедников, Зоологического музея Московского государственного университета, Института исследования млекопитающих ПАН (Беловежа, Польша), которые предоставили материал для исследования, Р.Б. Сандлерскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за помощь в формировании выборки климатических данных, А.П. Кораблёву (Ботанический институт РАН) за консультации и техническую поддержку статистического анализа. Выражаем признательность А.Ю. Пузаченко (Институт географии РАН) за конструктивные замечания и содержательную редакцию текста в процессе подготовки статьи.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке BIOCONSUS (Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences, Białołęka), а также выполнены в рамках государственного задания Минобрнауки России (2014/700).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейников А.А., 2010. Состояние популяции и средообразующая деятельность бобра европейского на территории заповедника “Брянский лес” и его охранной зоны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН. 22 с.
- Алтухов Ю.П., 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига. 282 с.
- Завадский К.М., 1968. Вид и видообразование. Л.: Наука. 396 с.
- Звычайная Е.Ю., Пузаченко А.Ю., 2009. Краниометрическая изменчивость рода *Capra* (Atriodyctyla, Bovidae) // Зоологический журнал. Т. 88. № 5. С. 607–622.
- Клевезаль Г.А., 1988. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука. 142 с.

- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., 2012. Закономерности морфологической изменчивости реинтродуцированных популяций, на примере двух подвидов бобра *Castor fiber orientoeuropaeus* и *Castor fiber belorussicus* (Castoridae, Rodentia) // Журнал общей биологии Т. 73. № 3. С. 210–224.
- Лавров Л.С., 1981. Бобры Палеарктики. Воронеж: ВГУ. 272 с.
- Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Монахов В.Г., 2009. Изменчив ли половой диморфизм? Факты по приуральским видам рода *Martes* // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 53–63.
- Никольский В.С., 1997. Общие принципы биомеханики челюстного аппарата млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 76. № 1. С. 94–103.
- Пантелеев П.А., 2000. Роль температурного фактора в географическом видообразовании (на примере грызунов) // Экология. № 2. С. 83–88.
- Пузаченко А.Ю., 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоологический журнал. Т. 80. № 3. С. 1–15.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В., 2008. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоологический журнал. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Пузаченко Ю.Г., 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г., Санковский А.Г., 2005. Климатическая обусловленность чистой продукции биосферы // Известия РАН. Серия Географическая. № 5. С. 5–19.
- Россолимо О.Л., 1958. Возрастная изменчивость черепа нутрии // Ученые записки МГПИ. Т. LXXXIV. С. 83.
- Россолимо О.Л., 1979. Географическая изменчивость, градиент среды и адаптивная организация млекопитающих // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. XVIII. С. 44–75.
- Савельев А.П., 2003. Биологические особенности аборигенных и искусственно созданных популяций бобров Евразии и их значение для стратегии управления ресурсами: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киров: ВНИИОЗ РАСХН. 50 с.
- Савельев А.П., Муцилингер П., Албрехтова А., 2011. Ре-визия происхождения и “чистоты” аборигенных бобров России и Беларуси с использованием новых генетических данных // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (IX Съезд Териол. общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 418.
- Сафонов В.Г., 1966. Морфологические особенности и структура популяций бобра // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Вып. 4. С. 5–19.
- Сафонов В.Г., Павлов М.П., 1973. Речной бобр (*Castor fiber* L.) // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: ВНИИОЗ. С. 203–293.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П., 1984. Изменчивость годовых слоев в цементе зубов бобров и некоторые причины, ее определяющие // Регистрирующие структуры и определение возраста млекопитающих. Тез. Докл. Всесоюзной конференции. М. С. 58–60.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Yu., Wiig Ø., 2009. Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 157. P. 433–450.
- Bertalanffy L.V., 1938. A quantitative theory of organic growth // Human Biology. V. 10. P. 181–213.
- Bochkov A.V., Labrzycka A., Skoracki M., Saveljev A.P., 2012. Fur mites of the genus *Schizocarpus* Trouessart (Acari: Chirodiscidae) parasiting the Eurasian beaver *Castor fiber belorussicus* Lavrov (Rodentia: Castoridae) in NE Poland (Suwalki) // Zootaxa. V. 3162. P. 39–59.
- Campbell R.D., Nouvellet P., Newman C., Macdonald D.W., Rosell F., 2012. The influence of mean climate trends and climate variance on beaver survival and recruitment dynamics // Global Change Biology. V. 18. № 9. P. 2730–2742.
- Clarke K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Australian Journal of Ecology. V. 18. P. 117–143.
- Dillman B.V., Barnett R.J., 1984. Skull size in beavers from California to Alaska // The Murrelet. V. 65. № 3. P. 78–79.
- Dzięciołowski, R., Goździewski J., 1999. The reintroduction of European beaver, *Castor fiber*, in Poland. A success story. Beaver Protection, Management, and Utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic Press. P. 31–35.
- Frahner S., Heidecke D., 1992. Kranimetrische Analyse Eurasischer Biber, *Castor fiber* L. (Rodentia, Castoridae) – erste Ergebnisse. Semiaquatische Säugetiere. Wiss. Beitr. Univ. Halle. V. 1. P. 175–189.
- Haba C., Oshida T., Sasaki M., Endo H., Ichikawa H., Masuda Y., 2008. Morphological variation of the Japanese raccoon dog: implications for geographical isolation and environmental adaptation // Journal of Zoology V. 274. P. 239–247.
- Huston M.H., Wolverson S., 2011. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule and related phenomena // Ecological Monographs. V. 81. P. 349–405.
- Kitchener A.C., Lynch J.M., 2000. A morphometric comparison of the skulls of fossil British and extant European beavers, *Castor fiber* // Scottish Natural Heritage Review. № 127. 31 p.
- Komosa M., Frackowiak H., Godynicki S., 2007. Skull of Neolithic Eurasian Beavers (*Castor fiber* L.) in Comparison with Skulls of Contemporary Beavers Natural Biotopes of Wielkopolska Region (Poland) // Polish Journal of Environmental Study. V. 16. № 5. P. 697–705.
- Korablev N., Puzachenko Yu., Zavyalov N., Zheltukhin A., 2011. Long-term dynamics and morphological peculiarities of reintroduced beaver population in the Upper Volga basin // Baltic Forestry. V. 17. № 1. P. 136–146.
- Korablev N., Szuma E., 2014. Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: looking at translocation from a morphological point of view // Acta Theriologica. V. 59. № 1. P. 61–79.

- McCune B., Grace J.B., 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon 97388.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D., 2004. Carnivores, biases and Bergmann's rule // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 81. P. 579–588.
- Rosell F., Zedrosser A., Parker H., 2010. Correlates of body measurements and age in Eurasian beaver from Norway // *European Journal of Wildlife Research*. V. 56. P. 43–48.
- Saveljev A.P., 1989. Dental abnormalities in Canadian beaver from USSR // *Abstracts of 5th International Theriological Congress*. Rome, Italy. V. 1. P. 312–313.
- Senn H., Ogden R., Frosch C., Syrůčková A., Campbell-Palmer R., et al., 2014. Nuclear and mitochondrial genetic structure in the Eurasian beaver (*Castor fiber*) – implications for future reintroductions // *Evolutionary Applications*. V. 7. № 6. P. 645–662.
- Suchentrunk F., Alkon P.-U., Willing R., Yom-Tov Y., 2000. Epigenetic dental variability of Israeli hares (*Lepus* sp.): ecogenetic or phylogenetic causation? // *Journal of Zoology (London)*. V. 252. P. 503–515.
- Szuma E., 2011. Ecological and evolutionary determinants of dental polymorphism in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus* // *Annales Zoologici Fennici*. V. 48. P. 191–213.
- Virgos E., Kowalczyk R., Trua A., Marinis A., Mangas J.G., et al., 2011. Body size clines in the European badger and the abundant centre hypothesis // *Journal of Biogeography*. V. 38. P. 1546–1556.
- Yom-Tov Y., Geffen E., 2006. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation // *Oecologia*. V. 148. P. 213–218.
- Yom-Tov Y., Geffen E., 2011. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls // *Biological Reviews*. V. 86. P. 531–541.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagoe S., 2003. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the twentieth century: an effect of improved diet? // *Evolutionary Ecology Research*. V. 5. P. 1037–1048.

FACTORS OF POLYMORPHISM IN AUTOCHTHONOUS AND REINTRODUCED POPULATIONS OF EURASIAN BEAVERS (*CASTOR FIBER*, CASTORIDAE, RODENTIA)

N. P. Korablev^{1, 2}, A. P. Saveljev³, Yu. G. Puzachenko⁴

¹Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki, Pskov oblast 182112, Russia

²Pskov state university, Pskov 180000, Russia

³Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming,
Russian Academy of Sciences, Kirov 610000, Russia

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991, Russia

e-mail: cranlab@gmail.com

Metric craniological traits of Eurasian beaver (*Castor fiber* L. 1758) skulls from eleven autochthonous and reintroduced populations (944 specimens) from Eastern Europe to the Russian Far East were investigated. A significant influence of the origin and geographical variability on morphological peculiarities of the skull was discovered. No significant size sexual dimorphism in beaver skulls was found. Among the factors of population polymorphism increasingly strongly affecting skull morphology the following three were delimited: origination from an autochthonous population, geographical, and macroclimatic. Only six macroclimatic factors of 21 were found to render a significant influence on morphological variability, integrating the values of precipitations and temperatures. Such results are discussed from a viewpoint of the concept of thermal exchange, adaptive biomechanics of the jaw apparatus, food supply base, as well as genetic factors in the course of population development. Our results indicate both an epigenetically adaptive and a hereditary transmission of skull size variability in autochthonous and reintroduced beaver populations.

Keywords: Eurasian Beaver, geographical variability, hereditary transmission, abiotic environmental factors, adaptation.