

ФАКТОРЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISON*)

© 2014 Кораблёв Н.П.^{1,2}, Кораблёв М.П.^{3,4}, Кораблёв П.Н.⁴,
Туманов И.Л.⁵

¹ Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, Великие Луки,
cranlab@gmail.com

² Псковский государственный университет, Псков

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

⁴ Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская область

⁵ Западный филиал Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства им. Б.М. Житкова РАСХН, Санкт-Петербург

Поступила в редакцию 27.11.2013

Для выявления факторов морфологического разнообразия исследовали размерную изменчивость 441 черепа американской норки *Neovison vison* Baryshnikov and Abramov, 1997 (Schreber, 1777) девяти географически разобщённых популяций и популяционных группировок, включая животных, содержащихся на звероферме. В качестве рабочих гипотез морфологического разнообразия рассматривали фактор географического происхождения популяций и вероятную гибридизацию с domestцированными особями, контактирующими с дикими норками в результате побегов со звероферм. При этом фактор полового диморфизма нивелировали за счёт использования методов многомерного непараметрического анализа размерных признаков. Результаты проведённого исследования не выявили достоверного влияния звероводческих форм американской норки на размерную изменчивость черепа диких животных. Высказывается предположение об ограничительных механизмах широкомасштабной гибридизации из-за морфо-генетических различий диких и domestцированных животных, как следствие действия разнонаправленных факторов: стабилизирующего естественного отбора и искусственной селекции. Наряду с этим в диких популяциях присутствуют тенденции, ограничивающие морфологическое разнообразие и укладывающиеся в рамки известных биогеографических правил и модификационной изменчивости. Морфологическую неоднородность интродуцированных американских норок необходимо рассматривать с учётом новейшей истории формирования прапопуляций.

Ключевые слова: американская норка, морфологическая изменчивость, дикие и domestцированные популяции вида, гибридизация.

Введение

Полиморфизм популяций, в широкой трактовке термина, и следующее из этого морфологическое разнообразие – одно из фундаментальных свойств живой природы, неотъемлемая часть феномена биологического разнообразия [Пузаченко, 2009]. Основными

компонентами морфологического разнообразия служат такие формы изменчивости как: индивидуальная, половая, возрастная и др. [Нанова, Павлинов, 2009]. В целом, полиморфизм популяций рассматривается с точки зрения адаптивных свойств живой материи [Медников, 1969], а собственно внутривидовая изменчи-

вость связана с влиянием биотических (обилие и доступность пищевых ресурсов, конкуренция) и абиотических (климат, географическое положение) факторов окружающей среды и отражает адаптацию организмов к локальным условиям обитания [Медников, 1969; Gittelman, 1985; Meiri, 2004; Huston, Wolverson, 2011]. Вселение видов в новые места обитания многократно усиливает мощность воздействия этих факторов, и кроме того задействует генетико-автоматические процессы (дрейф генов, «эффект бутылочного горлышка»), что в совокупности приводит к диверсификации морфологического разнообразия в разных инвазионных популяциях.

Американская норка – яркий пример биологической инвазии, один из наиболее многочисленных интродуцированных хищников Евразии [Bonesi, Palazon, 2007], рекомендован в качестве приоритетного вида млекопитающих для исследований и контроля в Европейской части России [Дгебуадзе, 2014]. Помимо диких популяций вида существует много форм domesticiрованных американских норок, разводимых на фермах, гибридизация которых с вольно живущими давно привлекает внимание учёных [Данилов, Туманов, 1976; Kidd, 2008; Данилов, 2009; Дгебуадзе и др., 2009; Туманов, 2009; Genovesi et al., 2009]. Современные исследования полиморфизма ДНК вида вскрыли масштабность этого явления [Kidd, 2008; Zalewski et al., 2011] и позволили установить макроморфологические последствия гибридизации в некоторых частях естественного ареала вида [Tamlin et al., 2009]. Современные результаты изучения американской норки в Западной и Восточной Европе свидетельствуют о ярко выраженной пространственно-временной динамике морфологического разнообразия и обнаруживают тенденцию снижения размеров тела у животных во

временном аспекте [Zalewski, Bartoszewicz, 2012; Melero et al., 2012].

Ранее нами рассмотрены морфо-фенетические особенности американских норок в некоторых областях Европейской части России, входящих в Каспийско-Балтийский водораздел [Кораблёв и др., 2012]. В частности установлена достоверная изменчивость вида на относительно небольшом географическом пространстве и высказано предположение, что она может быть связана с гибридизацией вольно живущих и разводимых в неволе зверьков.

Оценка влияния биотических факторов среды на морфологическую изменчивость черепа американской норки и других куньих позволила установить, что степень проявления полового диморфизма у представителей этого семейства, занимающих близкие экологические ниши, может зависеть от степени напряжённости межвидовой конкуренции [Кораблёв и др., 2013а]. Высокий уровень полового диморфизма американской норки, как один из факторов внутривидового морфологического разнообразия, позволяет заполнять широкую экологическую нишу, постепенно вытесняя аборигенные виды со сходными биологическими требованиями [Кораблёв и др., 2013б].

Цель настоящей работы – исследовать особенности проявления морфологического разнообразия черепа американских норок из разных популяционных группировок Восточной Европы и выявить факторы, формирующие диверсификацию изменчивости в популяциях этого вида.

Материал и методы

В работе использовали 441 череп американской норки из девяти популяций и пространственно разобщенных группировок. Среди исследованных выборок восемь представлены дикими норками, а одна – особями, содержащимися

Таблица 1. Характеристика и объём исследованного материала

Номер	Место сбора	Объём, экз. всего	♂	♀	Пол не определён
1	Удомельский район Тверской обл.	40	22	18	–
2	Нелидовский район Тверской обл.	48	34	14	–
3	Оленинский район Тверской обл.	49	25	24	–
4	Торопецкий район Тверской обл.	49	25	24	–
5	Полистовский и Рдейский заповедники	36	22	14	–
6	Знаменский зверосовхоз	47	40	7	–
7	Центр и юго-запад Ленинградской обл.	121	68	46	7
8	Северо-запад Псковской обл.	16	11	5	–
9	Восточная Польша	35	25	10	–

в зверохозяйстве Тверской области (табл. 1, рис. 1).

На каждом черепе измеряли 19 признаков, включая билатерально симметричные (рис. 2).

Измерения выполнены электронным штангенциркулем с точностью до 0.01 мм. Используются только черепа животных старше одного года. Возраст определён визуальными методами по степени развития черепа (сагиттальный гребень, заглазничные отростки), облитерации носового шва, величине *os penis*, а также с использованием инструментальных методик по слоям цемента в апикальной части зуба (клыка) [Habermehl, 1986; Клевезаль, 2007].

Статистический анализ. Для снижения размерности морфологического пространства применяли многомерное непараметрическое шкалирование (МНШ) (Non-metric Multidimensional Scaling) к матрице морфологических дистанций между всеми парами особей выборки.

Преимущество этого методического подхода заключается в возможности дифференцировать различные типы морфологического разнообразия: половую, возрастную, географическую и прочую изменчивость, часто характеризующуюся нелинейным проявлением. Основные задачи в рамках подобного анализа – определение размерности и структуры морфопространства, описывающего дисперсию признаков [Пузаченко А., Загребельный, 2008]. Процедура расчётов основывалась на МНШ алгоритме, реализованном в программном продукте для статистического анализа экологических данных PC-ORD V6.08 (2011). Математический аппарат многомерного непараметрического шкалирования (МНШ) разработан для исследовательских задач в социальных науках, а позже адаптирован для экологических исследований [Kruskal, Wish, 1978; Clarke 1993; McCune, Grace, 2002; Пузаченко Ю., 2004]. Многомерные непараметрические

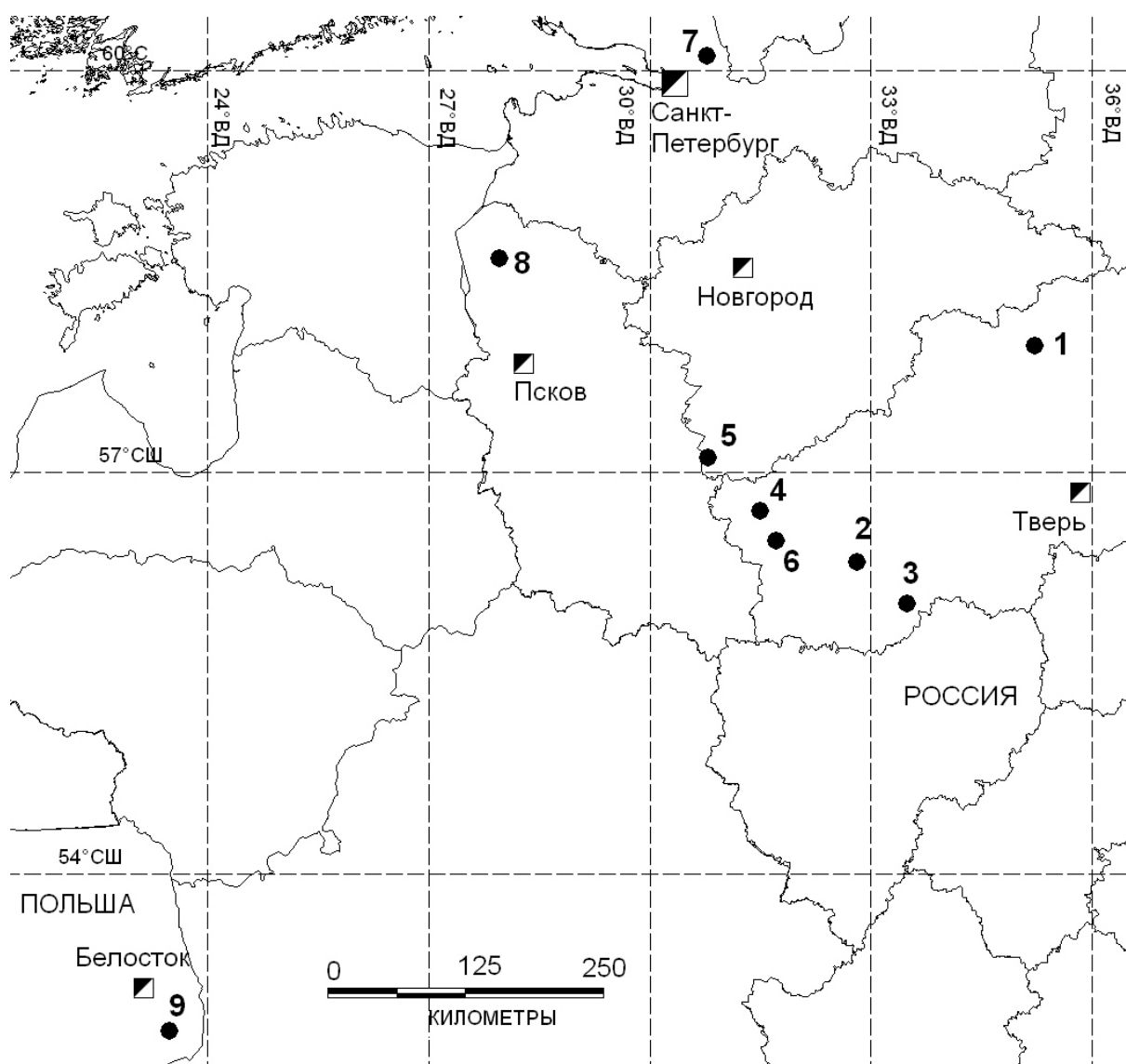


Рис. 1. Карта мест сбора материала. Номера выборок соответствуют приведённым в таблице 1.

методы прикладной статистики получают всё более широкое распространение в современных зоологических исследованиях [Ковалёва и др., 2013; Пузаченко А., 2013]. В качестве меры различий между особями использовали дистанцию Евклида, которая описывает, в основном, варьирование размеров черепа. Применяя к полученной матрице дистанций алгоритм МНШ получали новые, макропеременные – оси МНШ (ОМШ), представляющие собой координаты особей в многомерном морфологическом пространстве. Для содержательной биологической интерпретации осей МНШ применяли корреляционный анализ: вычисляли

ранговый коэффициент корреляции Спирмена осей МНШ с исходными промерами черепа. Непараметрический аналог одномерного дисперсионного анализа – тест Краскела-Уоллиса [Звычайная, Пузаченко, 2009] использовали для оценки вклада независимых факторов в значения той или иной оси МНШ. Кроме этого, оси МНШ использовались как независимые переменные в дискриминантном анализе. Для оценки совместного влияния географического и исторического (в смысле возможной гибридизации диких и domestцированных норок) факторов применяли двухфакторную модель общего дискриминантного анализа

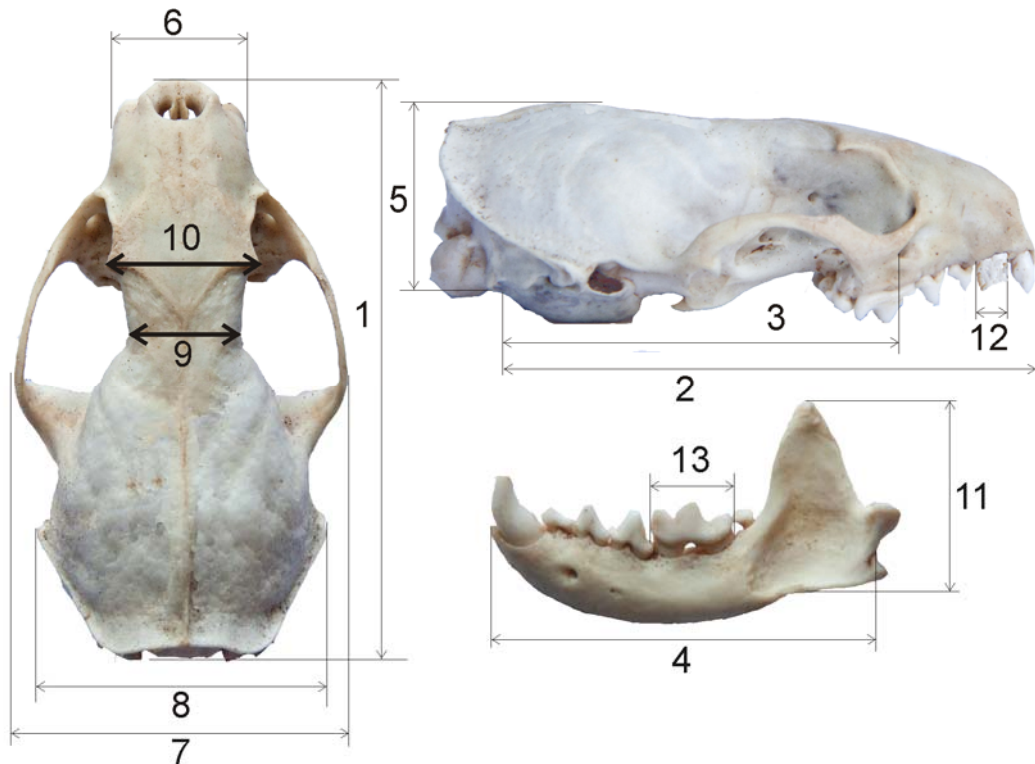


Рис. 2. Схема промеров черепа американской норки. 1 – кондилобазальная длина черепа; 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 – длина нижней челюсти – от переднего края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

(General Discriminant Analysis). Он позволяет оценивать степень мощности влияния каждого включённого в анализ фактора, а также их комбинацию на зависимые размерные признаки (<http://www.statsoft.com/Textbook/General-Discriminant-Analysis>). При этом фактор 1 обозначает географическое происхождение выборки, фактор 2 – потенциальное влияние domesticированных норок, а фактор 3 – половую принадлежность особей.

Поскольку межполовым различиям рассматриваемого вида мы уделяли внимание ранее [Кораблёв и др., 2013а], в данной работе рассмотрены также и иные предикторы, потенциально влияющие на морфологическое разнообразие черепа американской норки.

Задачу исключения из анализа фактора полового диморфизма решали следующим образом. Строили регрессионную модель, где предикторами выступали оси многомерного шкалирования (ОМШ), а зависимыми переменными – измеренные признаки черепа. Основная доля морфологического разнообразия – межполовые различия, поэтому в дальнейшем исследовали необъяснённую регрессионной моделью изменчивость (остатки «residuals»). Такой подход даёт возможность анализировать всю совокупность особей без разделения по полу. Теоретическое обоснование и практическая реализация подобного методического подхода, заключающегося в использовании

линейных моделей регрессии при исследовании морфологической изменчивости нижней челюсти крыс *Rattus*, выполнено Пузаченко Ю.Г. и Лапшовым В.А. [1994].

Для выявления фактора морфологического разнообразия, связанного с происхождением популяций, учитывали особенности их формирования в новейшей истории. При этом все выборки разделили на три группы: 1 – норки дикого типа, 2 – domestцированные, 3 – вероятно испытывающие гибридизацию с особями, убежавшими со звероферм. Критериями при классификации были история происхождения и расстояние в местах сбора черепов до ближайших зверохозяйств. Кроме того, принимали во внимание публикации, освещающие особенности формирования населения вида в исследуемых регионах и личные наблюдения авторов. Географическую изменчивость норок и возможное влияние гибридизации domestцированных и диких зверьков исследовали общим двухфакторным дискриминантным анализом, где фактор 1 фигурировал как – географический (отдельная популяция), а фактор 2 – исторический.

Анализировали признаки, проявившие наибольшую изменчивость в межпопуляционных сравнениях. С целью выявления однородных морфологических классов внутри выборок и выяснения доли их участия в каждой выборке непрерывное распределение преобразовывали в дискретное распределение Пуассона. Классы размерной изменчивости выделяли на основе характеристики статистического распределения по наблюдаемой частоте. Это дало возможность сравнивать выборки как относительно обособленные множества (состоящие из дискретных групп), что удобно для выявления микроэволюционных тенденций в популяциях [Шварц и др., 1966; Орлов, Окулова, 2001]. Анализ соотношения морфологически однородных долей

выборки позволяет исследовать направление отбора в популяциях под влиянием различных факторов среды. Уточнения, касающиеся методических приёмов, приводятся в последующих разделах. Статистические расчёты выполнены в программах Statistica 7.1 и MS Excel.

Результаты

Морфологическое разнообразие американской норки при используемой системе промеров воспроизводится двумя ОМШ. Для поиска оптимальной размерности модели МНШ использовали алгоритм, заложенный в программе PC-ORD. Он основан на значении «стресса» (чем меньше его величина, тем лучше качество модели), минимизация осуществляется посредством повторных расчётов (итераций), количество ОМШ, при котором стабилизируется величина «стресса» [Kruskal, Wish, 1978] (в нашем случае 3.589) принимается оптимальной.

Для оценки связи отдельных признаков с ОМШ выполнен анализ на основе непараметрического рангового коэффициента корреляции Спирмена (табл. 2).

Из приведённых данных следует, что ОМШ 1 значимо связана со всеми размерными переменными. Наибольшие значения коэффициентов корреляции ($r \geq -0.96$) обнаружены для признаков, описывающих общие размеры черепа, прежде всего его длину и ширину. Несколько ниже значения корреляций ОМШ 1 с признаками зубной системы ($r = -0.78 - -0.84$). Самые низкие значения этого показателя у высоты черепа и заглазничного сужения ($r = -0.72$ и -0.41).

ОМШ 2 в отличие от первой оси описывает существенно меньшую долю дисперсии промеров. Фактически она содержит некоторую часть варьирования признака «наибольшая высота черепа в области барабанных камер». Таким образом, дисперсия этого промера включает две независимые компоненты.

Таблица 2. Корреляция размерных признаков черепа с ОМШ

Признак	ОМШ 1	ОМШ 2
Кондилобазальная длина	0.961*	0.002
Расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости	0.987	-0.006
Расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия	0.977	0.029
Длина нижней челюсти	0.960	0.215
Наибольшая высота черепа в области барабанных камер	0.716	-0.326
Ширина рострума над клыками	0.908	0.091
Скуловая ширина	0.935	0.033
Мастоидная ширина	0.923	0.042
Ширина заглазничного сужения	0.406	0.064
Расстояние между латеральными краями заглазничных отростков	0.735	0.152
Наибольшая высота венечного отростка	0.948	0.092
Ширина верхнего клыка у основания	0.763	0.129
Коронарная длина М ₁	0.817	0.120

* Статистически значимые значения ($p \leq 0.05$) выделены полужирным шрифтом.

Таблица 3. Вклад полового диморфизма, географического происхождения выборок (география) и популяционного типа (популяция) в изменчивость ОМШ

ОМШ	Тест Краскела-Уоллиса		
	Пол	География	Популяция
1	H=258.68**	H=102.44**	H=96.48**
2	H=21.78**	H=156.21**	H=61.41**

* $p \leq 0.05$; ** $p < 0.001$

Для содержательной интерпретации ОМШ оценивали их взаимосвязь с географическим происхождением выборки, типом популяции (дикие, domestцированные, вероятно испытывающие гибридизацию) и половой принадлежностью животных, учитывая, что предыдущие исследования вида выявили высокий половой диморфизм в размерах черепа [см. Wiig, 1982; и др.].

Из проведённых расчётов (табл. 3) следует, что варьирование ОМШ 1 обусловлено, главным образом, половым диморфизмом, в то время как варьирование ОМШ 2 в основном связано с географическим происхождением выборки.

Популяционный тип также значимо воспроизводится двумя ОМШ. Таким

образом, интерпретация осей сводится к следующему: первая описывает главным образом половой диморфизм, а вторая – в большей мере географическую вариабельность и морфологическое разнообразие, связанное с типом популяции. При этом очевидно, что в дисперсии обеих осей присутствует компонента, связанная с половым диморфизмом.

Для количественной оценки влияния фактора полового диморфизма на значения ОМШ была использована и общая модель дискриминантного анализа, где предиктором выступает каждая из осей, а половая принадлежность особей рассматривается как зависимая переменная (табл. 4).

Дискриминантный анализ подтвердил высокий вклад межполовой

Таблица 4. Оценка влияния фактора полового диморфизма на значения ОМШ по результатам дискриминантного анализа

Оси шкалирования	Вилкоксон-ламбда	χ^2	Уровень значимости р	% корректной классификации		
				♂	♀	Всего
ОМШ 1	0.431	363.13	>0.001	93.38	87.04	91.01
ОМШ 2	0.949	22.44	>0.0001	94.85	12.35	64.06

изменчивости в ОМШ 1. Значения критериев Вилкоксон-ламбда и хи-квадрат указывают на надёжное распознавание самцов и самок; уровень корректной классификации составил более 90% при несколько лучшем распознавании самцов, чем самок. Вторая ОМШ характеризуется более высоким значением критерия Вилкоксон-ламбда и низким значением хи-квадрат, что указывает на худшую разрешающую способность этой переменной. Однако процент правильно классифицированных самцов, превышает аналогичный показатель ОМШ 1, но правильное распознавание самок значительно ниже, иными словами в этой оси содержится существенная доля информации о морфологическом разнообразии самцов американской норки. Вероятно, именно эти особенности проявляются в развитии сагиттального гребня самцов, что выражается в присутствии специфической компоненты варьирования высоты их черепа (рис. 2, табл. 2). Таким образом, проведённый анализ подтверждает исходную гипотезу о том, что половой диморфизм, исключая возрастную изменчивость, является ведущим фактором морфологического разнообразия черепа норок, что типично для куньих мелких и средних размеров [Шубин, Шубин, 1975; Wiig, 1982; и др.].

В таблице 5 показаны основные параметры многофакторной регрессионной модели, где гендерные различия, выступали как предикторы, а отдельные измеренные признаки, представляли зависимые переменные.

Остатки от регрессионных моделей (residuals), уже не содержащие информации о половом диморфизме, являются предметом последующего анализа вклада географического фактора в морфологическое разнообразие черепа норки.

Тестирование гипотезы влияния на морфологическое разнообразие черепа типа популяции, пола, совместного влияния типа популяции и пола выполнено для проверки пригодности методики анализа не половой изменчивости черепа.

Основные результаты многофакторного дискриминантного анализа представлены в таблице 6.

В ходе анализа выделены шесть признаков, значимо различающихся в разных популяциях. Значения F критерия дают представление о величине изменчивости отдельных промеров. Из таблицы 6 следует, что выборки в основном различаются по высоте черепа, мастоидной ширине, ширине клыка. В меньшей степени они различаются по длине нижней челюсти, межглазничному расстоянию и ширине заглазничных отростков. Величина показателя разрешающей способности промеров – критерий Вилкоксон-ламбда согласуется с величиной F критерия. Его значения существенно ниже для признаков, вклад которых в распознавание популяций статистически значим. Влияние фактора «тип популяции» на морфологическую дифференциацию статистически значимо. При этом хорошо распознаются только два типа популяций: дикие и domesticированные американские норки. Значения критерия

Таблица 5. Результаты регрессионного анализа размерных признаков черепа американской норки от половой принадлежности животных (переменная «пол»)

Признак	$\beta \pm \text{ошибка}$	$B \pm \text{ошибка}$	R^2	Уровень значимости p
Кондилобазальная длина	0.007±0.002	0.002±0.000	0.92	<0.001
Расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости	-0.383±0.003	-0.082±0.001	0.98	<0.001
Расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия	-0.193±0.003	-0.058±0.001	0.97	<0.001
Длина нижней челюсти	-0.208±0.002	-0.059±0.001	0.93	<0.001
Наибольшая высота черепа в области барабанных камер	-0.020±0.001	-0.009±0.000	0.60	<0.001
Ширина роострума над клыками	-0.009±0.001	-0.006±0.001	0.84	<0.001
Скуловая ширина	-0.077±0.002	-0.020±0.000	0.90	<0.001
Мастоидная ширина	-0.061±0.002	-0.018±0.000	0.88	<0.001
Ширина заглазничного сужения	-0.001±0.001	-0.001±0.001	0.14	<0.001
Расстояние между латеральными краями заглазничных отростков	-0.011±0.001	-0.007±0.001	0.61	<0.001
Наибольшая высота венечного отростка	-0.071±0.001	-0.035±0.001	0.87	<0.001
Ширина верхнего клыка у основания	-0.004±0.001	-0.009±0.003	0.67	<0.001
Коронарная длина M_1	-0.005±0.001	-0.009±0.002	0.72	<0.001

хи-квадрат для двух канонических осей дискриминантного анализа высоки – 801.87 (df=112)–357.86 (df=91) для первой и второй, соответственно. Качественная характеристика различия популяций дана на основе правильно классифицированных особей в априори заданные группы (табл. 7). Общий процент корректной классификации для

деяти выборок достаточно высок ($\approx 63\%$). Результаты канонического дискриминантного двухфакторного анализа представлены на графике рассеивания (рис. 3).

В первую очередь, здесь очевидны глубокие морфологические отличия domesticированных норок, которые на графике образуют обособленную

Таблица 6. Многомерная оценка значимости переменных с учётом трёх факторов морфологического разнообразия по результатам дискриминантного анализа

Краниометрические признаки и факторы полиморфизма	Вилкоксона- лямбда	F критерий	Уровень значимости p
Кондилобазальная длина	0.989	0.73	0.6273
Расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости	0.992	0.54	0.7799
Расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия	0.971	2.02	0.0613
Длина нижней челюсти	0.948	3.72	0.0013
Наибольшая высота черепа в области барабанных камер	0.689	30.67	0.0000
Ширина роострума над клыками	0.992	0.56	0.7620
Скуловая ширина	0.983	1.17	0.3221
Мастоидная ширина	0.865	10.62	0.0000
Ширина заглазничного сужения	0.906	7.08	0.0000
Расстояние между латеральными краями заглазничных отростков	0.963	2.64	0.0159
Наибольшая высота венечного отростка	0.975	1.72	0.1139
Ширина верхнего клыка у основания	0.870	10.15	0.0000
Коронарная длина M ₁	0.987	0.90	0.4931
Тип популяции	0.265	64.19	0.0000
Пол	0.973	1.89	0.0816
Тип популяции×Пол	0.985	0.52	0.9038

* Жирным шрифтом выделены значимые признаки.

Таблица 7. Качественная характеристика различия популяций по результатам дискриминантного анализа

Номер выборки	Процент корректного распознавания
1	25.00
2	56.25
3	38.78
4	61.22
5	52.78
6	85.11
7	86.84
8	31.25
9	68.57
Всего	62.90

группу с выраженным хиатусом. Выборка этих животных не гомогенна, и состоит из двух дискретных групп, занимающих противоположные области в координатном пространстве. Возможно, так проявляется эффект присутствия в выборке зверьков

различных породных типов (на звероферме «Знаменское» содержатся норки трёх породных линий: дикого окраса, крестового и голубого). Дикие норки морфологически более однообразны, выборки из популяций значительно трансгрессируют, при этом

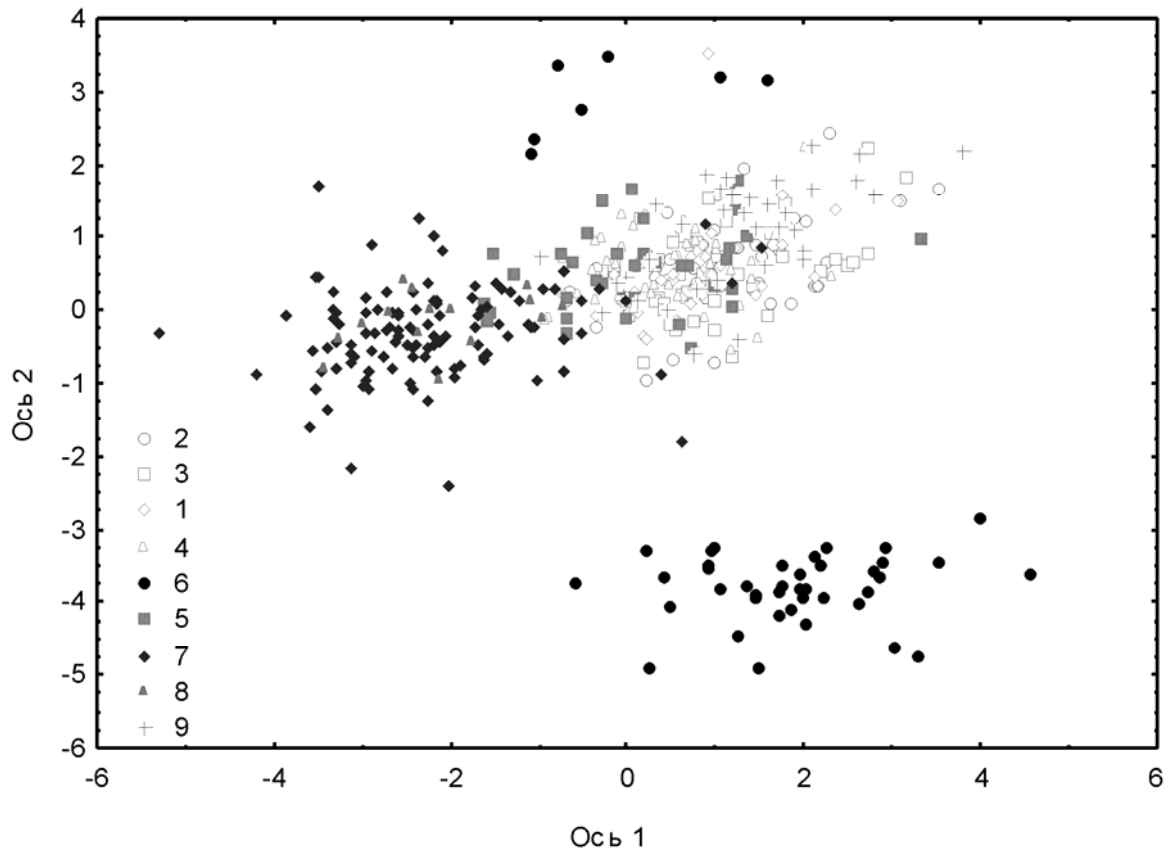


Рис 3. Различия выборок из девяти популяций американской норки в осях канонического анализа. Номера в легенде соответствуют обозначениям выборок в таблице 1.

животные Ленинградской области и Польши занимают противоположные полюса «облака рассеивания». Между ними в центре графика формируют плотное скопление животные из Тверской и Новгородской областей. Общей тенденцией можно назвать «широтный» характер распределения диких популяций от более мелких норок Польши к более крупным, населяющим северо-запад Европейской части России.

Характер варьирования признаков черепа, значимо различающихся в популяциях, представлен также графическим способом. Так на рис. 4 показана изменчивость признаков черепа относительно средних значений в исследованных выборках американской норки. Отклонения в большую или меньшую стороны выражены здесь в миллиметрах, что позволяет интерпретировать морфологическое разнообразие черепа, не зависимо от гендерных различий животных.

Оба признака значимо различаются в популяциях. Для заглазничного сужения значения теста Краскела-Уоллиса (KW-H) составили 45.26, F критерия 6.20 при $p < 0.0001$. Для ширины заглазничных отростков: KW-H = 66.33, F = 9.81 $p = 0.0000$. Наименьшие значения этих промеров обнаружены в популяционных группировках Тверской области, а среди них были минимальны у животных Удомельского района. Также минимальные значения этих признаков черепа наблюдаются и у domestцицированных норок. Максимальной величины эти промеры достигают у зверьков Полистово-Ловатской болотной системы и северо-запада Псковской области. Норки Ленинградской области и Польши по размерам указанных признаков не различаются. Межглазничная ширина у них средних размеров, а ширина заглазничных отростков несколько ниже среднего

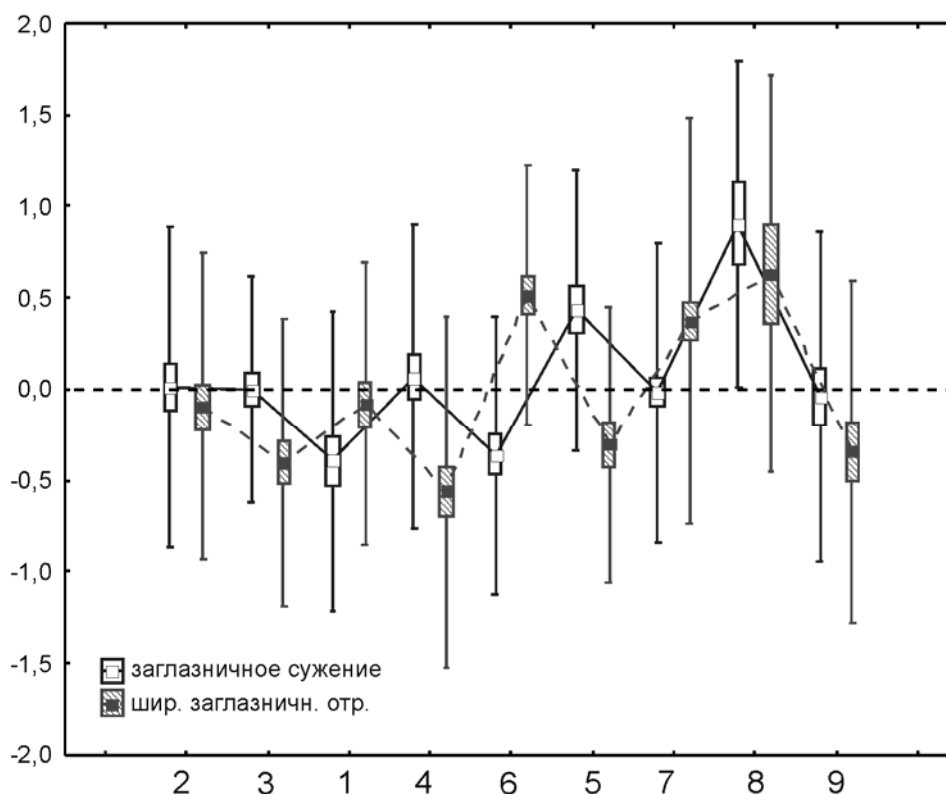


Рис 4. Варьирование ширины заглазничного сужения и расстояния между латеральными краями заглазничных отростков в популяциях американской норки (мм). На графике здесь и далее: точки – среднее значение признака; прямоугольная область – \pm ошибка среднего; лимиты – \pm среднеквадратичное отклонение.

значения признака, полученного для всех выборок норок.

Значения теста Краскела-Уоллиса (KW-H=139.58) и критерия Фишера (F=18.25) для признака длина нижней челюсти статистически значимы $p > 0.0001$. Аналогичные значения высоты черепа (KW-H=213.77; F=59.38) при столь же высоком уровне статистической значимости указывают на достоверную изменчивость признаков в исследованных популяциях американской норки (рис. 5).

Диапазон варьирования средних значений высоты черепа и длины нижней челюсти в целом пропорционален географической дистанции между природными популяциями норки. На короткой географической шкале, в пределах одной административной области изменчивость признаков находится на пороге статистической достоверности. У животных, популяционные группы

которых значительно удалены друг от друга, варьирование размеров более выражено и не перекрывает пределы статистической ошибки. По относительным размерам длины нижней челюсти наиболее мелкие норки населяют Тверскую область и граничащие с ней районы Псковской и Новгородской областей. Наибольшая длина нижней челюсти наблюдается у норок из Ленинградской области и граничащих с ней районов Псковской области. Средние значения признака – у норок из восточной части Польши. Доместицированные зверьки по этому признаку мало отличаются от норок Тверской области и имеют относительно короткую нижнюю челюсть. Высота черепа – признак в целом более изменчивый. Его варьирование в популяциях обратно пропорционально длине нижней челюсти при сохранении обозначенной тенденции. Наибольшая диспропорция

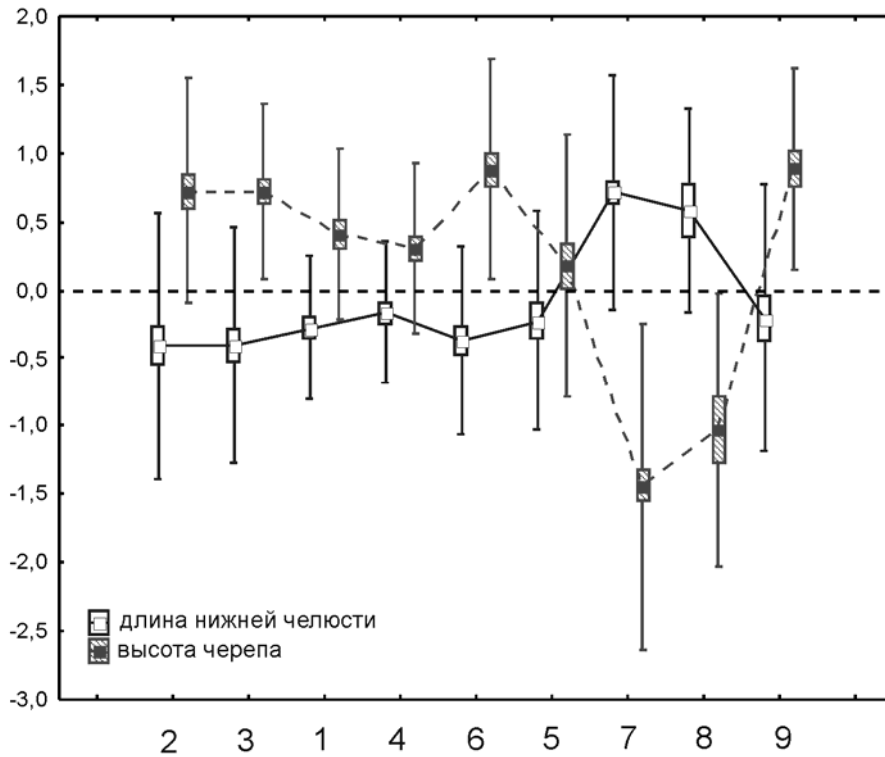


Рис. 5. Варьирование высоты черепа и длины нижней челюсти в популяциях американской норки (мм). Обозначения см. на рис. 4.

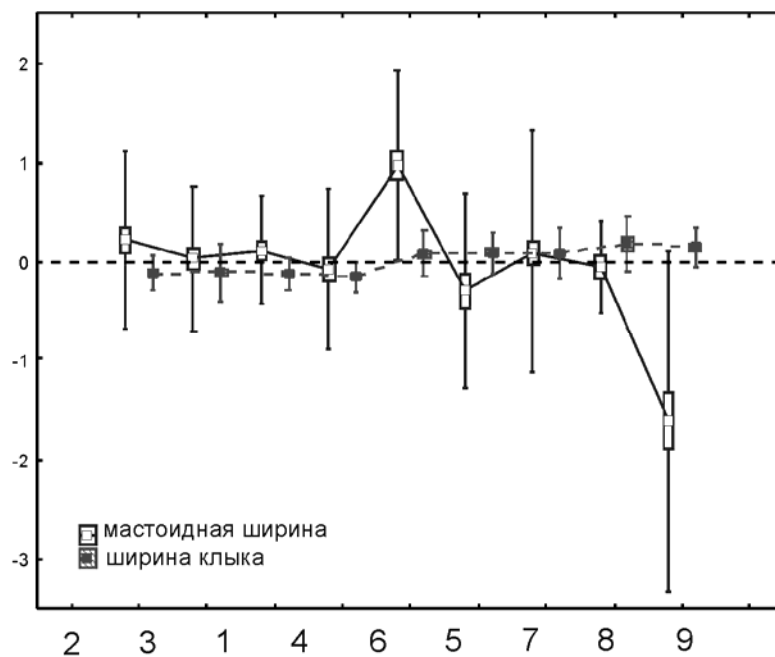


Рис. 6. Варьирование мастоидной ширины и ширины клыка в популяциях американской норки (мм). Обозначения см. на рис. 4.

в размерах высоты черепа и длины нижней челюсти у норок Ленинградской и северо-востока Псковской области.

Значения статистических параметров для признаков мастоидная

ширина и ширина клыка (рис. 6) составили: $KW-H=71.44$ и 91.46 ; $F=16.60$ и 14.12 соответственно, эта пара признаков в отдельных популяциях различается также на высоком уровне значимости $p>0.0001$.

Наибольшая мастоидная ширина обнаружена у норок, населяющих Тверскую область. У животных Псковской, Ленинградской и Новгородской областей этот признак имеет средние размеры. Норки с наименьшей мастоидной шириной обитают на востоке Польши. Максимальное значение этого признака у domesticированных зверьков. Ширина клыка наименьшая у норок Тверской области, наибольшие значения признака характерны для популяций северо-востока Псковской области и восточной Польши. Средняя ширина клыка отмечается у domesticированных животных, а также населяющих Полистово-Ловатскую водно-болотную систему. Для рассматриваемых признаков сохраняется тенденция увеличения масштаба различий между популяциями, разделёнными большим географическим расстоянием.

Для выявления паттернов морфологического разнообразия непрерывное распределение размеров особей преобразовывали в дискретное. Для каждого признака выделены не менее 5 размерных классов, каждый из которых представлен более чем 10 особями. Номера классов пропорциональны размерам животных, таким образом, минимальный класс соответствует наименьшим размерам, а максимальный – наибольшим. Затем исследовали процентную долю классов в отдельных популяциях и сравнивали частоты встречаемости зверьков различных размеров в выборке из каждого региона на основе непараметрического одномерного дисперсионного анализа (тест Краскела-Уоллиса).

Признак «длина нижней челюсти» разделён на 6 дискретных размерных групп. Распределение норок по этому признаку соответствует тенденции, отмеченной в рамках дискриминантного анализа, поскольку частоты встречаемости зверьков с кодами 3-й и 4-й преобладают в Тверской области

(в среднем 91.5%). В некотором смысле исключение – популяционная группировка Торопецкого района, где названные размеры присутствуют в одинаковых пропорциях, в то время как в остальных выборках преобладают размеры, соответствующие 3-му коду. Норки, населяющие граничащую с Тверской областью Полистово-Ловатскую болотную систему, характеризуются сходным с ними соотношением размерных классов (3-й и 4-й – 89%), но в небольшом количестве присутствуют животные с максимальным размером признака. Зверьки Ленинградской и сопредельных районов Псковской области отличаются распределением размерных классов в направлении увеличения длины мандибулы, так в обозначенных выборках преобладают 4-й и 5-й размерные коды и в относительно высокой пропорции представлены животные с максимальным размером признака (4–6 в среднем 79%). Норки, населяющие восточную Польшу по доли размерных классов близки к животным Тверской области – преобладают 3-я и 4-я размерные группы (89%), однако относительно высока доля животных с минимальными размерами мандибулы (5.7%). Domesticированные животные отличаются смещением размерных классов в направлении нижесредних значений – преобладают 2-й и 3-й размерные коды признака (72%). Обнаруживается тенденция смещения размерных классов в широтном градиенте – более крупные особи чаще представлены в «высокоширотных» популяциях. По частоте размерных классов норки Ленобласти, а также Нелидовские и Оленинские достоверно отличаются от Псковских, а Псковские – от зверосовхозных ($K-W N = 118.76$ $p = 0.000$).

Аналогично предыдущему, признак «мастоидная ширина» разделён на 6 размерных классов. Наиболее контрастно отличаются распределением размеров мастоидной ширины норки

из восточной части Польши. В этой выборке доминируют минимальные размеры признака (1–3-й классы 80%). Частоты размеров мастоидной ширины среди популяционных групп норки Тверской области незначительно флуктуируют, во всех случаях преобладают 3-й и 4-й размерные коды (в среднем 82%). Частота распределения размеров признака сходна и среди выборки норок из Полистово-Ловатской водно-болотной низменности (75%). Распределение размеров мастоидной ширины в популяции Ленинградской области практически соответствует нормальному – преобладают средние значения признака соответствующие 3-му и 4-му кодам (71%), однако высока доля норок с размерами выше средних (17% 5-го и 6-го размерных классов). В выборке из северо-востока Псковской области преобладают животные с размерами выше средних, соответствующие 4-му коду (56.3%), но достаточно часто встречаются животные со средними размерами признака (3-й класс – 37.5%). Доместичированные норки отличаются от природных популяций преобладанием значений признака выше средних – 4–6-й коды (87.3%), животные с минимальными размерами среди них отсутствуют. Таким образом, и здесь отмечается тенденция накопления в «высокоширотных» популяциях норок с размерами выше средних значений. По признаку мастоидная ширина достоверно отличаются польские норки от Ленинградских, Нелидовских и Оленинских, зверосовхозных, Удомельских, Торопецких. Кроме этого зверосовхозные особи по этому признаку отличаются от всех кроме Псковских ($K-W N = 78.75$ $p < 0.00001$).

Распределение частоты размеров высоты черепа норок, который подразделяется на 9 размерных классов, среди выборок Тверской области не подвержено значительным флуктуациям – преобладают размеры средние и выше

средних, соответствующие кодам 5–8-й (в среднем 86%). У животных Полистово-Ловатской водно-болотной низменности обнаруживается смещение распределения частот признака в сторону меньших значений – преобладают 4–7-й размерные коды (89% встречаемости). У норок северо-запада Европейской части России, населяющих Ленинградскую и граничные с ней районы Псковской области частоты признака заметно смещаются в направлении меньших размеров. В Ленинградской области преобладают размеры с 1-го по 4-й (83%). В Псковской в абсолютном выражении 1–3-й (56.3%), однако высока доля норок с размерными кодами 5–6-й (31.3%), таким образом, эта популяция, видимо, находится в переходном состоянии от больших к меньшим размерам, где практически мало представлены средние значения признака. Среди диких популяций максимальные размерные группы наиболее часто встречаются у норок восточной Польши с 6-й по 9-ю (83%). У доместичированных норок преобладают 6–9-я размерные группы (89%) и по этому признаку они самые крупные среди исследованных животных. Прослеживается тенденция накопления зверьков с малыми размерами признака в «высокоширотных» популяциях. Следует также отметить, что по высоте черепа достоверно отличаются норки из Ленинградской и Псковской областей от животных Тверской области, Польши и из зверохозяйства. От последних отличаются норки Полистово-Ловатской болотной низменности ($K-W N = 204.49$ $p = 0.000$).

Ширина клыка кодируется 8 размерными классами. Для этого признака распределение частот встречаемости указывает на преобладание животных с крупными клыками в популяциях северо-запада Европейской территории России, размерные коды 5–8-й (в среднем 61%). В популяционных группах Тверской

области преобладают норки с нижесредними размерами клыка: 1–6-й классы (96.4% в среднем). У животных Полистово-Ловатской низменности с высокой частотой встречаются норки с вышесредними значениями признака – 4–8-й классы. У животных, населяющих восточную Польшу высока частота присутствия норок с шириной клыка соответствующей 6–8-м классам (81%). У доместичированных норок преобладают средние и вышесредние размерные классы: 4–5-й (36%) и 7–8-й соответственно (34%). Таким образом, данный признак в природных популяциях норок значительно флуктуирует и не соответствует отмеченной ранее «широтной» тенденции. По ширине клыка достоверные отличия найдены между норками из Ленинградской и Тверской областей (за исключением Оленинского района) от Польских, Полистово-Ловатских и животных северо-востока Псковской области. Норки Оленинского района Тверской области отличаются от Польских и Полистово-Ловатских. Зверьки Торопецкого района и зверосовхозные отличаются от Польских, Полистово-Ловатских и Псковских ($K-W N=92.55$ $p=0.0000$).

Признак «межглазничное сужение» кодируется 6 размерными классами. В Ленинградской области распределение размеров межглазничного сужения смещено в сторону вышесредних, преобладают 4–5-й классы (54%). На северо-востоке Псковской области размеры этого признака наиболее крупные – доминируют 5-й и 6-й классы (81.3%). В популяционных группировках Тверской области доминируют размерные классы со 2-го по 5-й (81.4%), но в Торопецком районе – тенденция к смещению размеров признака к максимальным значениям, а в Удомельском районе – к минимальным значениям. В Полистово-Ловатской низменности наиболее часто отмечаются 4–6-й размерные классы (80.6%). В Польше доминирующими размерами являются 1–4-й (74.3%),

то есть более мелкие. Животные зверосовхоза наименьшие по этому признаку – доминируют 1–4-й размерные классы (91.4%), отчётливо обнаруживается тенденция широтного увеличения признака. По этому признаку отличаются норки Псковские от Ленинградских, Оленинских и Польских. Удомельские и зверосовхозные от Полистово-Рдейских и Польских, а также Псковские и Торопецкие ($K-W N=44.146$ $p=0.0000$).

Размерные классы признака «ширина заглазничных отростков» (всего 7 размерных классов) распределены в популяциях следующим образом. Ленинградская область – доминируют средние значения признака (3–4-й классы – 48%). На северо-востоке Псковской области несколько крупнее, чаще встречается 3-й и 5–6-й размерные классы (69%). В Тверской области несколько мельче размеры этого признака, во всех выборках наиболее часты 1–5-й классы (91%). В зверохозяйстве характерны средние размеры признаков 2–6-й классы (96%). Полистово-Ловатские норки отличаются относительно мелкими размерами признака 1–4-й классы (92%). На территории Польши также доминируют 1–4-й размерные классы признака (92%). Следует отметить, что норки Ленинградской области достоверно отличаются от Оленинских, Полистово-Рдейских и Торопецких, а зверосовхозные от Нелидовских, Оленинских, Польских, Полистово-Рдейских и Торопецких. Зверьки, отловленные в Псковской области, также несколько отличаются от Торопецких и Оленинских ($K-W N=0.06$ $p=0.0000$). Таким образом, по этому признаку нет обозначенной широтной тенденции.

Многомерный регрессионный анализ показывает, что географическое положение места сбора материала достоверно влияет на изменчивость размеров черепа в диких популяциях американской норки, выраженную дискретным способом (табл. 8).

Таблица 8. Зависимость размеров черепа американских норок от географического происхождения выборки

Признак	R ²	F	p
Длина черепа	0.074	15.67	0.000
Резцовая кость – барабанная камера	0.102	22.15	0.000
Длина нижней челюсти	0.185	44.32	0.000
Высота черепа	0.440	153.74	0.000
Ширина мастоидная	0.137	31.03	0.000
Ширина заглазничных отростков	0.050	10.28	0.000
Ширина клыка	0.134	30.34	0.000
Длина коронки M ₁	0.029	5.81	0.003

Таблица 9. Значения коэффициентов Парето для анализируемых факторов – географических координат выборок американских норок

Зависимые факторы	Предикторы	
	Географическая долгота	Географическая широта
Длина черепа	3.44	4.11
Резцовая кость – барабанная камера	2.69	5.85
Длина нижней челюсти	4.66	7.77
Высота черепа	5.47	16.15
Ширина мастоидная	6.09	5.49
Ширина заглазничных отростков	0.56*	4.44
Ширина клыка	7.47	1.60*
Длина коронки M ₁	2.77	1.74*

* p<0.05 для остальных p>0.05.

Значения критерия Фишера (F) подтверждают наибольшую зависимость длины нижней челюсти, высоты черепа и ширины клыка от географического фактора.

При использовании в качестве предикторов более чем одного фактора, анализ их влияния на зависимые признаки удобно проводить с помощью коэффициентов Парето (α), которые отражают силу и статистическую значимость исследуемого фактора (табл. 9).

Изменчивость большинства признаков черепа связана с двумя географическими факторами, отражающими положение выборки в

пространстве, но в большей мере с географической широтой. Морфологическое разнообразие признаков зубной системы достоверно зависит только от географической долготы.

Суммарная изменчивость размерных признаков черепа, отражающая ординацию популяций в географическом пространстве, представлена на аддитивной дендрограмме (рис. 7).

На графике воспроизводится тенденция изменчивости метрических признаков черепа, проявляющая зависимость от географической широты. Территориально близкие выборки из популяций группируются в плотные кластеры с минимальной

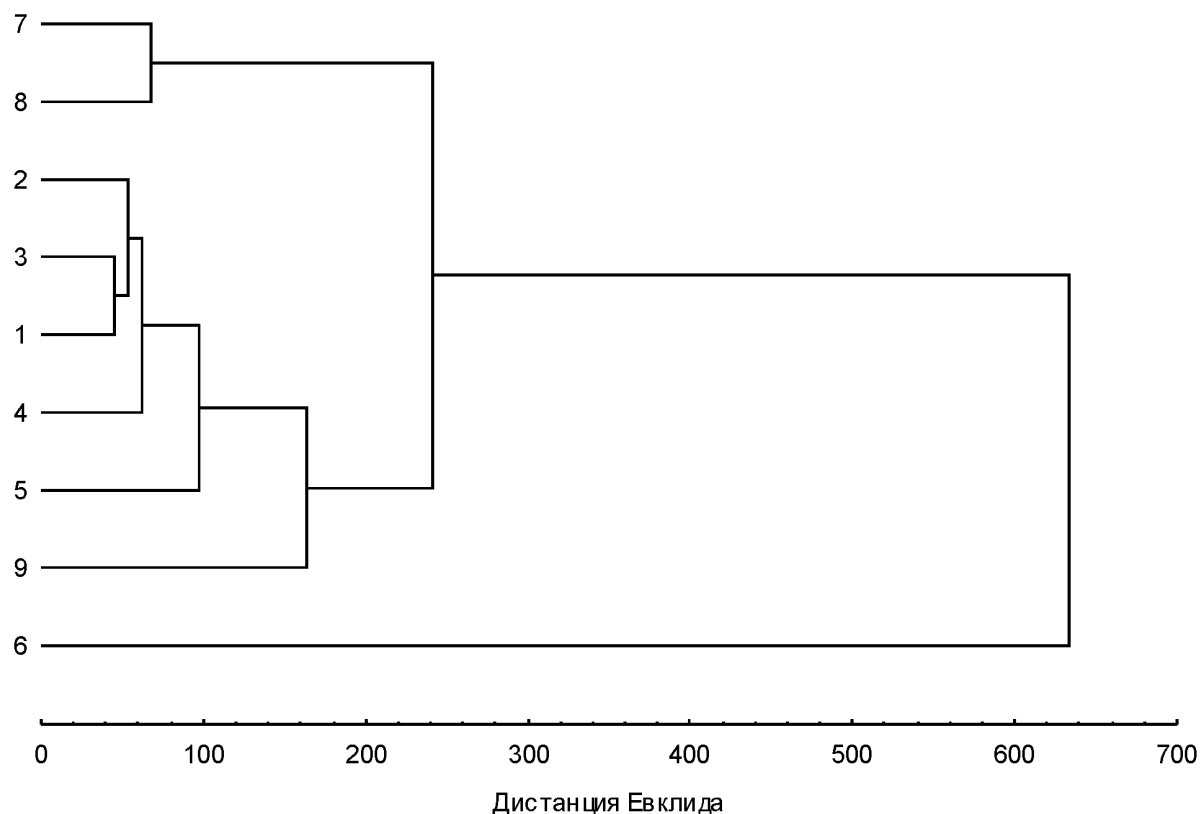


Рис. 7. UPGMA дендрограмма выборок американской норки на основе средневыборочных значений краниометрических признаков.

морфологической дистанцией. Отображаются три хорошо различимые группы кластеров: норки северо-запада Европейской части России (Ленинградская и северо-восток Псковской области), группа популяций Тверской области и граничащих на западе районов Псковской и Новгородской областей, с примыкающими к ним норками восточной части Польши. Доместичированные норки образуют хорошо обособленный кластер с максимальным значением морфологической дистанции от диких популяций.

Обсуждение

Ранее Meiri с соавторами [2004] показали, что размеры самцов и самок американской норки Неарктики в пределах 32.75° и 39.48° положительно коррелируют ($r=0.53-0.61$; $p=0.0000$) с географической широтой, то есть в границах естественного ареала

морфологическая изменчивость вида находится в соответствии с правилом Бергмана. Эта же тенденция подтверждена и нами для некоторых признаков черепа в местах интродукции в Палеарктике. Размерная изменчивость американской норки Восточной Европы [Zalewski, Bartoszewicz, 2012] коррелирует с географической широтой, что оказалось характерно только для самок, причём на Севере они мельче, чем на Юге. Эта тенденция, противоположная правилу Бергмана, наблюдалась и у других куньих [Meiri et al., 2004]. Некоторыми исследователями отмечается, что в целом морфологическая вариабельность представителей этого семейства не соответствует правилу Бергмана [Ashton et al., 2000]. Однако в Неарктике у самок такая закономерность обнаруживается [Meiri et al., 2004]. Высказывается предположение, что таким образом проявляется различное

давление естественного отбора на оба пола, что согласуется с существенным разделением экологических ниш вследствие значительного полового диморфизма [Кораблёв и др., 2013а]. Stevens и Kenndy [2006] установили, что размеры тела американской норки в пределах естественного ареала коррелируют с географической широтой, в то время как для самцов такая тенденция не отмечена. Одновременно устанавливается достоверная зависимость размеров тела обеих полов американской норки от географической долготы. Поскольку правило Бергмана всё же противоречиво в отношении кунных, было высказано предположение об отсутствии преимуществ укрупнения животных с точки зрения терморегуляции из-за особенностей формы их тела [Brown, Laziewski, 1972].

Melero и соавторы [2012] установили достоверную изменчивость морфологических признаков (вес и промеры тела) в популяциях американской норки Испании, связав это с рядом факторов. Во-первых, для интродукций использовались три подвида из Канады, северо-востока США и Аляски [Dunstone, 1993]. Во-вторых, популяции Испании происходят от норок, сбегавших со звероферм, где содержатся животные разных породных линий. И, наконец, различные условия окружающей среды (климат, кормовая база) оказывают влияние на их морфологию. Авторы также указывают на временную тенденцию снижения размеров норок. Пространственная изменчивость, по их мнению, связана с типом преобладающей добычи и локальными макроклиматическими факторами.

Вопрос влияния гибридизации между дикими и domestцированными популяциями американской норки на морфологическую изменчивость черепа остаётся открытым. Ранее нами [Кораблёв и др., 2012] было показано, что размеры вольно живущих норок существенно не изменились даже при

вероятной гибридизации с клеточными. В связи с этим выдвигаются предположения, объясняющие стабильность размеров натурализацией животных под влиянием факторов окружающей среды или элиминацией гибридов первого поколения из-за аутбредной депрессии. В настоящей работе также показано отсутствие значимости этого фактора для диверсификации морфологического разнообразия в популяциях. Возможное объяснение находим в работах Залевского, Бартошевича [Zalewski, Bartoszewicz, 2012] и Мелеро с соавторами [Melero et al., 2012]. В цитируемых статьях указывается, что сбегавшие с фермы норки плохо адаптируются к природным условиям и преимущественно погибают [Hammershoj, 2004 по Zalewski, Bartoszewicz, 2012]. П.И. Данилов [2009] отмечает, что domestцированные американские норки отличаются повышенной синантропностью, это также указывает на их невысокие приспособительные способности к природным условиям. Одной из причин этого являются глубокие морфологические различия между селекционными и дикими норками. Так, например, относительные размеры мозга domestцированных норок на 19.6% меньше, чем диких [Kruska, 1996]. В частности, Kruska и Sidorovich [2003] выяснили, что основные отличия диких американских норок Канады и интродуцированных в Белоруссии заключаются в более коротком лицевом отделе черепа и меньшем объёме мозговой капсулы последних. Авторы констатируют, что универсальными domestцикционными признаками для сельскохозяйственных животных, включая норок, служат укорочение лицевой части черепа и связанных с ним размеров челюстного аппарата, а также относительное уменьшение объёма мозгового отдела черепа. Поэтому основные причины различия норок двух континентов следует искать в новейшей истории интродуцированных

популяций, берущих начало от животных, в течение многих поколений содержащихся на фермах.

При работе с материалом мы обнаружили, что у domesticiрованных норок среди признаков лицевой части черепа несколько меньше длина нижней челюсти, но и она не отличается достоверно от диких норок Тверской области. Для уточнения относительного размера мозга диких и domesticiрованных норок, используемых в нашей работе, рассчитали индекс цефализации [Матюшкин, 1979] для 108 особей обеих полов и морфологических типов (54 диких и столько же domesticiрованных). Его значения в обоеполых выборках (количество самцов и самок пропорционально) составили 0.000237 ± 0.000005 для domesticiрованных и 0.000335 ± 0.000006 диких. Таким образом, относительные размеры головного мозга норок, содержащихся на звероферме Знаменское, на 29% меньше, чем диких особей территориально близких популяций, что подтверждается высокой статистической значимостью различий (критерий Вилкоксона $T=9$; $Z=6.32$; $p>0.00001$). В.Г. Гептнер и Е.Н. Матюшкин [1973], анализируя domestикационные изменения объёма мозговой коробки млекопитающих, отмечали: «первооснова уменьшения головного мозга... <заключается> в самом извлечении животного из природного окружения, которому способствует резкое упрощение среды – ограничение и стандартизация потока оптической, акустической и ольфакторной информации» (с. 361). Таким образом, считаем отмечаемую цитируемыми выше исследователями низкую адаптивность domesticiрованных норок к природным условиям не лишённой оснований. В методическом аспекте индекс цефализации может быть перспективным критерием для выяснения доли участие беглых норок в формировании фенотипического облика вольно живущих группировок вида,

а полученные данные могут являться отправными точками для экспертной оценки степени гибридизации.

Исследователи, рассматривающие морфологическое разнообразие вида во временном аспекте [Zalewski, Bartoszewicz, 2012; Melero et al., 2012], пришли к выводу, что уменьшение размеров тела норок связано с сокращением в их диете доли крупной добычи. Этот быстрый фенотипический ответ на изменения среды есть следствие высокой экологической пластичности вида.

Описательная статистика не всегда даёт возможность обнаружить тенденции изменчивости в популяциях, однако это становится возможным при использовании параметров дискретного распределения [Шварц и др., 1966; Орлов, Окулова, 2001]. Анализ долей распределения размерных классов указывает на тенденцию накопления в «высокоширотных» популяциях животных с максимальными размерами признаков. С биологической точки зрения это можно трактовать, с одной стороны, как результат «энергетической» выгоды (крупные звери – меньшие теплопотери на единицу массы тела), с другой стороны, как давление факторов окружающей среды. В частности, установлено, что размеры норок тесно коррелируют с размером их жертвы [Zalewski, Bartoszewicz, 2012]. В этом контексте domesticiрованные норки отличаются от диких популяций преобладанием средних и нижесредних значений размеров признаков черепа, функционально важных в добывании корма. В то же время, среди них большой процент зверьков с максимальными классами общих линейных размеров черепа. Очевидно, что норки, содержащиеся в зверохозяйстве, не подвержены давлению естественного отбора, и отмеченные морфологические особенности черепа – следствие селекции на укрупнение размеров животных.

Отдельно необходимо рассмотреть функционально важный признак – ширину клыка, который не обнаружил отчётливой тенденции пространственной изменчивости. Возможно, большую роль в изменчивости этого признака играет пищевая специализация или конкурентные отношения с экологически близкими видами в гильдии куньих. В популяциях северо-запада Европейской части России и Польши преобладают животные с максимальными размерами признака. Этому есть объяснение: в Польше рацион норок включал много крупной добычи: ондатра, водяная полёвка [Zalewski, Bartoszewicz, 2012]. В Тверской области добыча норок в основном средних и мелких размеров, поэтому в популяциях преобладают средние размеры ширины клыка. Таким образом, отмеченная тенденция изменчивости, вероятно, имеет адаптивный характер.

Заключение

Результаты проведённых исследований не выявили достоверного влияния звероводческих форм животных на морфологическую изменчивость диких популяций американской норки. Вместе с тем, морфологические особенности интродуцированных норок Палеарктики рассматриваются некоторыми авторами с точки зрения влияния доместикационных процессов [например, Ktuska, Sidorovich, 2003]. Полагаем, что морфологическую неоднородность интродуцированных американских норок необходимо рассматривать с учётом влияния доместикации на стадии формирования прапопуляций, то есть новейшей истории их происхождения.

В диких популяциях присутствуют тенденции полиморфизма, укладываемые в рамки известных биогеографических правил и изменчивости адаптивной природы. В частности, в популяциях вольно живущих американских норок обнаруживается достоверная

морфологическая изменчивость некоторых признаков, соответствующая эмпирическому обобщению Бергмана. Этому правилу подчиняется варьирование линейных размеров черепа: мастоидная ширина, высота черепа, а так же длина нижней челюсти. Размерная изменчивость клыка и первого коренного зуба не согласуется с географическим широтным градиентом, и возможной причиной этого может служить пищевая специализация американской норки в отдельных регионах исследования. Вероятно, всё же нет единственного фактора, который объяснял бы морфологическое разнообразие этого вида. Следует полагать, что паттерны краниометрической изменчивости американской норки в отдельных пунктах её ареала зависят от многих причин: межвидовой конкуренции, особенностей кормового рациона, макроклиматических параметров и масштаба влияния на дикие популяции доместичированных форм вида.

Благодарности

Авторы выражают благодарность куратору коллекционных фондов Эльвире Шума (Elwira Szuma), профессору Анджею Залевскому (Andrzej Zalewski) за предоставленную возможность работы с остеологической коллекцией Института исследования млекопитающих Польской академии наук в Беловеже, рецензенту за объективные замечания и содержательную правку, которые позволили значительно улучшить статью. Исследования частично поддержаны грантами BIOCONSUS, РФФИ (14-04-97510) а также выполнялись в рамках базовой части государственного задания №2014/700 со стороны Минобрнауки России.

Литература

Гептнер В.Г., Матюшкин Е.Н. Доместикационные изменения объёма мозговой коробки млекопитающих в историческом аспекте (на примере

- кошки) // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. № 3. С. 360–370.
- Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КАРНЦ РАН, 2009. 308 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука. 1976. 256 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Лущекина А.А., Неронов В.М. Чужеродные виды и биоразнообразие России // Экология и жизнь. 2009. № 3. Вып. 88. С. 32–39.
- Звычайная Е.Ю., Пузаченко А.Ю. Краниометрическая изменчивость рода *Capra* (Atriodyctyla, Bovidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 5. С. 607–622.
- Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК, 2007. 283. с.
- Ковалёва В.Ю., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М. Землеройки (Soricidae, Eulipotyphla) Сибири и Дальнего Востока: комбинирование и поиск конгруэнтности молекулярно-генетических и морфологических данных // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 11. С. 1383–1398.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 36–56.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии куньих Mustelidae, на примере четырёх видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Известия Академии наук. Серия Биологическая. 2013а. №1. С. 70–78.
- Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Туманов И.Л. Характеристика полиморфизма исчезающей популяции Европейской норки (*Mustela lutreola*, Carnivora, Mustelidae) в районе Центрально-Лесного заповедника // Зоол. журн. 2013б. Т. 92. № 8. С. 1259–1268.
- Матюшкин Е.Н. Рыси Голарктики // Сб. трудов зоол. ин-та МГУ. 1979. Т. XVIII. С. 76–162.
- Медников Б.М. Ненаследственная изменчивость и её молекулярные механизмы // Усп. соврем. биол. 1969. Т. 68, вып. 3 (6). С. 399–411.
- Нанова О.Г., Павлинов И.Я. Структура морфологического разнообразия признаков черепа трёх видов хищных млекопитающих (Carnivora) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. №7. С. 883–891.
- 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.
- Пузаченко А.Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2013. 48 с.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Пузаченко Ю.Г., Лапшов В.А. Анализ изометрических отображений в морфологии на примере нижней

- челюсти крыс (*Rattus*, *Rodentia*) // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55. № 1. С. 96–109.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Шварц С.С., Добринский Л.Н., Большаков В.Н., Бирлов Р.И. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных // Труды института биологии. Уральский филиал АН СССР. 1966. Вып. 51. С. 3–10.
- Шубин И.Г., Шубин Н.Г. Половой диморфизм и его особенности у куньих // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 2. С. 283–290.
- Ashton K.G., Tracy M.C., de Queiroz A. Is Bergmann's rule valid for mammals? // *The American Naturalist*. 2000. V. 156. P. 390–415.
- Bonesi L., Palazon S. The American mink in Europe: Status, impacts, and control // *Biol. Conservation*. 2007. V. 134. P. 470–483.
- Brown, J.H., Laziewski R.C. Metabolism of weasels: the cost of being long and thin // *Ecology*. 1972. V. 53. P. 939–943.
- Clarke K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // *Australian Journal of Ecology*. 1993. V. 18. P. 117–143.
- Dunstone N. The mink. T & A D Poyser Natural History, London. 1993. 232 p.
- Genovesi P., Bacher S., Kobelt M., Pascal M., Scalera R. Alien mammals of Europe. In *Handbook of Alien Species in Europe* / Edited by: DAISIE. Dordrecht: Springer. 2009. P. 119–128.
- Gittelman J.I. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates // *Oecologia*. 1985. V. 67. P. 540–554.
- Habermehl K.H. Altersbestimmung bei Wild- und Pelztieren. Hamburg; Berlin: Verlag P. Purey, 1986. 223 s.
- Huston M.H., Wolverton S. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule and related phenomena // *Ecol. Monograph*. 2011. V. 81. P. 349–405.
- Kidd A.G. Mink gone wild: hybridization between escaped farm and wild American mink (*Neovison vison*) in a natural context // Thesis in the Masters of Science (M.Sc.) in Biology. Laurentian University Sudbury, Ontario, Canada. 2008. 68 p.
- Kruska D. The effect of domestication on brain size and composition in the mink (*Mustela vison*) // *J. Zool (London)*. 1996. V. 239. P. 645–661.
- Kruska D.C.T., Sidorovich V.E. Comparative allometrics in mink (*Mustela vison*) of Canadian and Belarus origin; taxonomic status // *Mammalian Biology*. 2003. V. 68. P. 257–276.
- Kruskal J.B., Wish M. *Multidimensional Scaling*, Sage University Paper series on Quantitative Application in the Social Sciences, 07-011. 1978. Beverly Hills and London: Sage Publications, 1978.
- McCune B., Grace J.B. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software. 2002. Gleneden Beach, Oregon 97388.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Carnivores, biases and Bergmann's rule // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2004. V. 81. P. 579–588.
- Melero Y., Santulli G., Gomez A., Gosalbez J., Rodrigues-Refojos C., Palazon S. Morphological variation of introduced species: The case of American mink (*Neovison vison*) in Spain // *Mammalian Biology*. 2012. V. 77. P. 345–350.
- Stevens R.T., Kenndy M.L. Geographic variation in body size of American mink (*Mustela vison*) // *Mammalia*. 2006. P. 145–152.
- Tamlin A.L., Bowman J., Hackett D. F. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // *Wildl. Biol*. 2009. V. 15. № 3. P. 266–277.

Wiig O. Sexual Dimorphism in the Skull of the Feral American Mink (*Mustela vison* Schreber) // Zool. Scripta. 1982. V. 11. № 4. P. 315–316.

Zalewski A., Michalska-Parda A., Ratkiewicz M., Kozakiewicz M., Bartoszewicz M., Brzezina M. High mitochondrial DNA diversity of an introduced alien carnivore: comparison of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // Diversity and

Distributions. A Journal of Conservation Biogeography. 2011. V. 17. № 4. P. 757–768.

Zalewski A., Bartoszewicz M. Phenotypic variation of an alien species in a new environment: the body size and diet of American mink over the time and at local and continental scales // Biological Journal of the Linnean Society. 2012. V. 105. P. 681–693.

FACTORS OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF CRANIOMETRICAL SIGNS OF AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON*)

© 2014 Korablev N.P.^{1,2}, Korablev M.P.^{3,4}, Korablev P.N.⁴,
Tumanov I.L.⁵

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

² Pskov State University

³ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

⁴ Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Nelidovo Region, Tver oblast

⁵ Zhitkov All-Russia Research Institute of Game Management and Animal Breeding, Western Office,
St. Petersburg 199004, Russia

We investigated craniometrical variability to assess factors of morphological diversity in populations of American mink *Neovison vison* Baryshnikov and Abramov, 1997 (Schreber, 1777) (n=441) from nine geographical segregated populations and subpopulations including domestic minks from fur farm. As the main hypothesis of morphological diversity, geographical origination of populations was accepted, as well as possible hybridization between feral and escaped from farms minks. Sexual size dimorphism was eliminated because of application of the methods of multidimensional non-metric scaling. Results of investigations did not revealed significant influence of animals from fur farm on morphological variability of feral minks. The supposition about limiting mechanisms of wide-ranging hybridizations based on morphogenetic differentiation of populations' groups as a result of different vectors of selections, i.e. the stabilizing selection in feral populations on the one hand and selection processes on the other hand, is suggested. Along with such biases in populations of feral minks, there are patterns of morphological diversity corresponding to well-known biogeography laws and modification variability. Morphological heterogeneity of introduced populations should be viewed accounting the latest history of formation of prapopulations.

Key words: American mink, morphological variability, feral and domestic populations, hybridization.