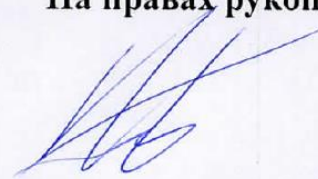


На правах рукописи



**Кораблёв Николай Павлович**

**МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ  
ТРАНСЛОЦИРОВАННЫХ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ ЕВРОАЗИАТСКОГО  
БОБРА, ЕНОВОИДНОЙ СОБАКИ, АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ**

03.02.04 – Зоология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Великие Луки – 2016

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Великолукская государственная сельскохозяйственная академия»

**Научный консультант:** **Туманов Игорь Леонидович**, доктор биологических наук, профессор

**Официальные оппоненты:** **Ивантер Эрнест Викторович**, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Петрозаводский государственный университет», заведующий кафедрой зоологии и экологии Эколого-биологического факультета

**Данилов Петр Иванович**, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории зоологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН

**Машкин Виктор Иванович**, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Вятская государственная сельскохозяйственная академия», заведующий кафедрой биологии промысловых зверей и птиц Биологического факультета

**Ведущая организация:** Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 201\_\_ г. в \_\_-\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovvet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru/>.

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 201\_\_ г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,



кандидат биологических наук

Золотарева Наталья Валерьевна

## Общая характеристика работы

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

Среди интродуцированных хищных млекопитающих в современной фауне Европы наибольшей численностью и значительной экспансией характеризуются енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) (Макаров и др., 2009; Ansorge et al., 2009; Pitra et al., 2010; Kauhala, Kowalczyk, 2011) и американская норка *Neovison vison* (Schreber, 1777) (Bonesi, Palazon, 2007; Туманов, 2009; Данилов, 2009; Чашухин, 2009; Хляп и др., 2011; Zalewski et al., 2011). Реинтродуцированный (в пределах исторического ареала) евроазиатский бобр *Castor fiber* (L. 1758) интегрирован в природный комплекс, значительно изменяя экосистемы водосборных бассейнов (Завьялов, 2014).

Транслокации сопровождается аспект явлений, которые в популяционной биологии принято рассматривать как факторы, способствующие преобразованиям исходных форм, что может приводить к начальным этапам видообразования (Завадский, 1968; Майр, 1974; Nei et al., 1975; Алтухов, 2003). Гипотезы, объясняющие популяционный полиморфизм, позволяют трактовать пространственную морфологическую изменчивость животных как с точки зрения биологических особенностей видов, так и с позиций их филогенетической истории.

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

**Цель исследования.** Изучение изменчивости интродуцированных (американская норка, енотовидная собака) и реинтродуцированного (евроазиатский бобр) видов млекопитающих на морфологическом

(метрическая, дискретная изменчивость) и молекулярно-генетическом уровнях на территории России, стран Восточной Европы.

**Задачи исследования.** 1. Дать многоуровневую характеристику внутрипопуляционного разнообразия транслоцированных фоновых видов млекопитающих как основу их жизнеспособности. 2. Оценить роль транслокаций в формообразовательных процессах и масштабы формообразовательных процессов в транслоцированных популяциях. 3. Оценить роль экзогенных факторов (макроклимат, географическое происхождение выборки) в формировании морфологического разнообразия изучаемых видов. 4. Усовершенствовать методологию комплексного изучения популяционной биологии млекопитающих.

**Они включают:**

- оценку эколого-демографических параметров популяций;
- сравнительное изучение черепов евроазиатского бобра, американской норки, енотовидной собаки из разных популяций с известной историей формирования;
- оценку метрической, неметрической, а для американской норки и енотовидной собаки молекулярно-генетической изменчивости фрагментов митохондриального генома особей из популяций;
- проведение сравнительного анализа внутри- и межвидовой изменчивости популяций трех видов млекопитающих;
- выявление основных тенденций морфологической и генетической изменчивости в популяциях транслоцированных видов, а также факторов, влияющих на паттерны изменчивости.

**Предмет и объекты исследования:** морфологическая и молекулярно-генетическая изменчивость трех видов транслоцированных млекопитающих и причинно-следственные связи этого феномена. Объектами исследования послужили три вида животных, характеризующихся высокой численностью и глубокой интеграцией в природную среду: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Фактор транслокации интенсифицирует адаптациогенез, что приводит к диверсификации адаптивных норм в популяциях видов-вселенцев.

2. Драйверами, усиливающими популяционный полиморфизм, служат в порядке возрастания их влияния: наследственность животных-основателей; географический и макроклиматический факторы.
3. Изменчивость популяций транслоцированных млекопитающих: – евроазиатского бобра, енотовидной собаки, американской норки – носит континуальный (непрерывный) характер. Расселение животных, относящихся к отдельным подвидам, в контрастных условиях окружающей среды на большом географическом пространстве не привело к возникновению дискретных различий между ними, характер их морфологической изменчивости указывает на сохранение исходных подвидовых особенностей.
4. Маркеры полиморфизма: – метрические, неметрические и молекулярно-генетические, несмотря на отсутствие полной конгруэнтности, позволяют выявить общие тенденции изменчивости, и тем самым существенно расширяют наши знания о биологии млекопитающих.

**Научная новизна.** Впервые на большом статистическом материале и обширном географическом пространстве исследованы микроэволюционные процессы в популяциях трех видов млекопитающих, подвергавшихся масштабным транслокациям и широко представленным в современной териофауне Евразии. Обобщены современные концепции морфологической изменчивости видов под влиянием экзогенных и эндогенных факторов применительно к объектам исследования. Предложено объяснение наблюдаемой морфологической и молекулярно-генетической изменчивости транслоцированных видов животных под влиянием факторов различной природы.

На примере евроазиатского бобра выявлена степень участия в морфологическом разнообразии вида факторов различной природы: наследственных особенностей автохтонных популяций, гибридизации различных подвидовых форм, географических и макроклиматических.

Впервые в России проведено исследование молекулярно-генетической изменчивости фрагментов митохондриального генома интродуцированных популяций енотовидной собаки и американской норки в сравнительном внутривидовом аспекте.

Исследован большой временной ряд динамики численности реинтродуцированной популяции евроазиатского бобра, находящейся под воздействием естественных факторов среды.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Фундаментальные основы внутривидовой изменчивости, дополненные знаниями об экологических факторах, лежат в основе стратегий управления и сохранения объектов живой природы *in-* и *ex-situ*. Применение любой из существующих стратегий нуждается в базовых знаниях относительно морфологической и генетической изменчивости, экологических факторов и истории происхождения популяции, то есть комплексных знаний биологии отдельных популяций животных. На решение этих задач и было направлено настоящее исследование.

Результаты работы отражены в ряде томов Летописи природы за 2007–2014 годы ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник». На основе созданного каталога фенов млекопитающих в период с 2002 по 2008 годы при участии автора осуществлен мониторинг состояния популяций млекопитающих в районе Калининской атомной электростанции.

Материалы, полученные в результате исследования околородных видов млекопитающих на территории Псковской области, были использованы при подготовке Красной книги региона в 2014 году. Некоторые результаты работы внедрены в региональные системы экологического мониторинга и рационального природопользования, а также используются в образовательном процессе в Великолукской государственной сельскохозяйственной академии и Псковском государственном университете.

**Личный вклад автора.** Автор самостоятельно формулировал рабочие гипотезы, принимал непосредственное участие во всех этапах диссертационного исследования. Планировал научную работу, собирал материал совместно с коллегами и оформлял научные коллекции, изучал их, анализировал отечественную и зарубежную научную литературу, систематизировал и интерпретировал данные, применял их статистическую обработку, писал и оформлял рукопись диссертации, а также научные публикации (в т.ч. в соавторстве).

**Структура и объем диссертации.** Рукопись состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов и трех приложений. Диссертация изложена на 437 страницах, основной текст включает 100 рисунков, 144 таблицы, в

приложения помещены 49 рисунков. Список литературы содержит 532 источника, из них 234 на иностранных языках.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Материал включает более 2200 экземпляров из 30 популяций трех видов млекопитающих собранных на большой территории в градиенте природно-климатических условий. Применен комплексный методический подход, включающий изучение фенотипической и генотипической изменчивости животных, данные о полиморфизме популяций дополнены их эколого-демографической характеристикой. Использованы современные методы прикладной статистики, позволившие выявить основные тенденции изменчивости, обобщить их и сформулировать непротиворечивые выводы.

Основные результаты работы представлены на 5 зарубежных, 12 международных и 14 всероссийских конференциях и симпозиумах. По результатам исследований сделаны доклады на межлабораторных коллоквиумах в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН в 2005 и 2010 годах, Институте исследования млекопитающих Польской академии наук в Беловеже (Польша) в 2011 году. Также результаты работы доложены на коллоквиуме, проходившем в Тартуском университете на кафедре зоологии (Эстония) в 2014 году и заседании круглого стола, состоявшегося в Тверском государственном университете в 2016 году.

**Публикации.** Основное содержание диссертационной работы отражено в 98 публикациях, из них 27 – в периодических изданиях из перечня ВАК, 3 – научно-методические разработки, 27 – тезисы докладов, 19 – материалы конференций, 26 – в иных периодических изданиях.

**Благодарности.** Исследования выполнены во многом благодаря постоянной поддержке и вниманию моего отца Кораблёва Павла Николаевича и брата Мирослава, которые составили ядро нашего творческого коллектива. Активное участие в настоящей работе принимал наш консультант, д.б.н., профессор Игорь Леонидович Туманов. Неоценимую поддержку на протяжении многих лет оказывал д.г.н., профессор Ю.Г. Пузаченко. Значительный объем работ выполнен благодаря вниманию к нашим исследованиям д.б.н., член-корр. РАН В.В. Рожнова. Также мне приятно с благодарностью отметить поименно коллег, внесших вклад в выполнение этой работы: д.б.н. А.П. Савельева, к.б.н. А.С. Желтухина, д.б.н. Н.А. Завьялова,

д.б.н. А.В. Истомина, д.б.н. А.Б. Савинецкого, д.б.н. А.Ю. Пузаченко, д.б.н. А.В. Зиновьева, д.б.н. В.Н. Орлова, Dr.habil. E. Szuma, Dr. A.C. Frantz, к.в.н. О.В. Вавилову, к.б.н. А.П. Кораблёва, к.б.н. Р.Б. Сандлерского.

Исследования осуществлены при поддержке грантов РФФИ 06-04-48536-а; 09-04-08202-з; 10-04-16038-моб\_з\_рос; 10-04-90824-моб\_ст; 12-04-09540-моб\_з; 14-04-97510; BIOCONSUS 7th EU Framework Programme (Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences, Bialowieza). Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие». А также выполнялись в рамках базовой части государственного задания №2014/700 со стороны Минобрнауки России (Псковский государственный университет) и Министерства сельского хозяйства России (Великолукская государственная сельскохозяйственная академия) в 2014–2015 годах. Значительный объем материала для исследования был собран благодаря поддержке Фонда Джона и Кэтрин Т. Макаруров (грант № 02-73130-000-GSS).

## **Основное содержание работы**

### **Глава 1. МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ**

Исследовали репрезентативные промысловые выборки черепов для получения первичной информации о морфологическом разнообразии видов.

Образцы тканей использовали для выделения ДНК и изучения генетического полиморфизма. В качестве факторов морфологической и молекулярно-генетической изменчивости учитывали новейшую историю популяций, их эколого-демографическое состояние и комплекс абиотических факторов, формируемый макроклиматом и географическим происхождением исследуемых выборок. Всего использовали от 5 до 21 абиотических макроклиматических переменных, характеризующих температуру и влажность ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org) или [www.worldclimate.com](http://www.worldclimate.com)). Учитывая обширные временные сроки сбора коллекционного материала, особо отметим, в настоящем исследовании мы оперируем пространственно-временной динамикой морфо-генетического разнообразия.

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

а) **краниоскопические методы** включают описание вариаций проявлений дискретных признаков (фенов) на черепах и зубах животных (Berry, Berry, 1967; Яблоков, 1987; Васильев, 2005). При участии автора разработан каталог вариаций неметрических признаков евроазиатского бобра (1997) и американской норки (2005), успешно опробованный на большом статистическом материале (Кораблёв, 2005; Кораблёв и др., 2011, Кораблёв, Кораблёв, 2012). Исследования дискретных признаков дополнены изучением морфологических типов строения зубов на основе универсальных каталогов морфотипов (фенов), разработанных для хищных сем. Canidae (Szuma, 2004, 2007, 2011; Кораблёв и др., 2012, 2016). Для разных видов использовали от 60 (американская норка) до 107 (енотовидная собака) вариаций неметрических признаков.

б) **Краниометрические методы.** Использовали схемы измерений, опробованные в работах по изучению изменчивости куньих и псовых (Юдин, 1977; Егоров, 1983), бобра (Огнев, 1947; Лавров, 1960), предпочтение отдавали признакам, имеющим четкие точки привязки; для минимизации технических ошибок, билатерально симметричные структуры фиксировали на каждой стороне черепа (Goodenough et al., 2010; Кораблёв и др., 2011). Для разных видов произведено от 19 (американская норка, енотовидная собака) до 23 (бобр) измерений признаков, снятых с точностью до 0.1–0.01 мм.

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

В качестве маркеров молекулярно-генетической изменчивости выбраны фрагменты митохондриальной ДНК, используемые в филогеографических исследованиях позвоночных (Лукашов, 2009; Холодова, 2009).

В зависимости от конкретных прикладных задач, применяли различные методы статистической обработки материала, включая специально разработанные для размерных и дискретных признаков, а также молекулярно-генетических маркеров. Основной пакет программ – Statistica, дополнительный – ряд специальных программ для анализа морфологических, экологических и молекулярно-генетических данных.

Всего изучено 944 экз. черепов *Castor fiber* из 11 популяций; 721 *Nyctereutes procyonoides* из 8 популяций; 548 *Neovison vison* из 11 популяций.

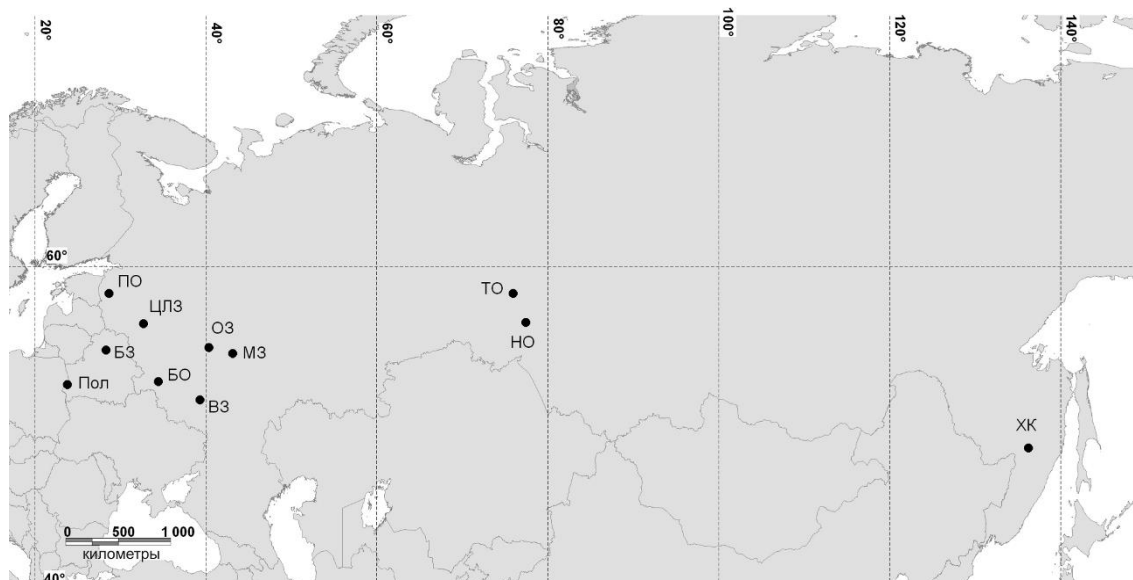
Проанализирована динамика численности *Castor fiber* Центрально-Лесного заповедника за 75-ти летний период. Выполнено молекулярно-генетическое исследование 48 образцов тканей американской норки и 30 образцов тканей енотовидной собаки из популяций и популяционных групп, привлечены гомологичные последовательности ДНК по изучаемым видам из других участков ареала, депонированные в базе данных Генбанк. В целях сопоставления наблюдаемой морфологической и молекулярно-генетической изменчивости изучаемых видов использованы данные, характеризующие внутривидовой полиморфизм аборигенных видов семейств *Canidae* и *Mustelidae*, населяющих преимущественно Европейскую часть России, также взятые из опубликованных работ и полученные с участием автора. Сбор материала, его анализ и интерпретация результатов охватывает период с 1996 по 2016 годы.

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

История евроазиатского бобра – яркий пример успешного восстановления практически утраченного элемента биоразнообразия. В таксономическом плане расселяемые животные преимущественно относились к двум подвидам: *Castor fiber orientoeuropaeus* – бобр восточноевропейский и *Castor fiber belorussicus* – бобр белорусский (Лавров, 1981).

Транслокации бобров из Воронежского и Березинского заповедников можно рассматривать как уникальный по масштабам эксперимент по внедрению животных с условно тождественным генетическим материалом в разные экологические условия.

Расстояние между пунктами сбора материала составило от 100 до 8200 км (Рисунок 1).



Обозначения выборок соответствуют таковым: (БЗ) – Белоруссия, бассейны рек Березина, Сож, Неман, n=81; (ХК) – Хабаровский край, бассейн реки Немта, n=119; (ВЗ) – Воронежская область, район Воронежского заповедника, бассейн реки Воронеж, n=85; (ОЗ) – Рязанская область, район Окского заповедника, река Пра, n=255; (ЦЛЗ) – Тверская область, район Центрально-Лесного заповедника, бассейны рек Волга и Западная Двина, n=155; (МЗ) – Республика Мордовия, район Мордовского заповедника, бассейн реки Мокша, n=73; (БО) – Брянская область, бассейн реки Десна, n=13; (НО) – Новосибирская область, бассейн реки Иртыш, n=48; (ПО) – Псковская область, бассейн реки Великая, n=72; (ТО) – Томская область, бассейн реки Васюган, n=25; (Пол) – Восточная Польша, бассейн реки Нарев, n=18

Рисунок 1 – Места сбора проанализированного материала

## 2.1 Эколого-демографический очерк исследуемых популяций

Рассмотрены происхождение и новейшая история популяций бобра эколого-демографические показатели и факторы динамики численности, как в пределах особо охраняемых природных территорий, так и в местах хозяйственного использования вида.

Динамика численности бобров района Центрально-Лесного заповедника соответствует популяционно-демографической модели с дискретным временем, выраженной в формуле (1):

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

где  $r$  – коэффициент размножения,  $b$  – коэффициент самоингибирования численности,  $N$  – численность,  $t$  – время.

Она описывает динамику численности с параметрами:  $r=1.263\pm 0.0028$ ,  $b=-0.0013\pm 0.00001$ ,  $p<0.001$ . Ёмкость среды оценивается в 193 особи.

Дискриминатный анализ обеспечивает распознавание двух состояний: низкая и высокая численность – 72.2% и 77.1%. Ведущее значение имеют две переменные: средняя температура воздуха в марте ( $F=23.4$ ) и сумма осадков в апреле ( $F=10.4$ ). Переход к высокой численности связан с увеличением температуры в марте и уменьшением осадков в апреле, что определяет уменьшение мощности весеннего паводка и способствует лучшей сохранности плотин и выживаемости молодняка. Резкий подъем численности популяции в семидесятые годы есть кумулятивный результат, как автохтонной динамики, так и малого изменения внешних условий, что и приводит к выраженному скачку от уровня равновесия со средним значением 10–25 особей до нового уровня равновесия, близкого к 200 особям (Korablev et al., 2011).

## 2.2 Эпигенетическая изменчивость популяций бобра

Среди исследованных признаков статистически достоверная межпопуляционная изменчивость ( $p>0.05$ ) подтверждена для 19 из 22, что составляет  $\approx 86\%$  от их общего количества.

Показатель сходства  $r$  в парном сравнении восточноевропейских и белорусских бобров составил  $0.94\pm 0.03$ , что соответствует различию по фенотипу на 6%.

Различия структуры фенофона популяций представлено графическим способом (Рисунок 2, схемы I, II).

Результат сравнения свидетельствует о сохранении исходной фенетической структуры в линии восточноевропейских бобров и о более значительных изменениях в популяциях белорусских реинтродуцированных животных.

Показатели  $\mu=2.134\pm 0.123$  и  $2.412\pm 0.367$  указывают на более высокий полиморфизм белорусских бобров. Доля редких фенов  $h$  *S.f. orientoeuropaues*  $=0.256\pm 0.082$ , что несколько выше, чем у *S.f. belorussicus*  $=0.220\pm 0.048$ . Снижение уровня полиморфизма в реинтродуцированных популяциях по сравнению с автохтонными можно считать тенденцией. Реинтродуцированные популяции смешанного

происхождения характеризуются повышенным полиморфизмом, например: БО ( $\mu=2.412$ ), ПО ( $\mu=2.114$ ), Пол ( $\mu=2.088$ ), что свидетельствует о более активном микроэволюционном состоянии популяций и может определять сравнительно высокую скорость дивергенции изолированных группировок вида (Кораблёв и др., 2011).

Автохтонные ( $h=0.24$ ) и реинтродуцированные ( $h=0.26$ ) популяции несколько различаются частотой проявления редких фенотипов. В этом случае повышение частоты редких фенотипов можно рассматривать как признак близкородственного скрещивания.

В абсолютном выражении масштаб эпигенетической дивергенции популяций по всему комплексу неметрических признаков составил от 2 до 10%. При исследовании восточноевропейских бобров и их потомков эпигенетическая дивергенция популяций в парных сравнениях значений  $r$  – не ниже 0.94, однако, и наибольший показатель сходства не превышает 0.97.

Сравнение реинтродуцированных популяций восточноевропейских бобров демонстрирует различную степень дифференциации их фенотипа. Пары ОЗ – ЦЛЗ различаются более значительно ( $r=0.95$ ), чем ОЗ и МЗ ( $r=0.96$ ). Еще больше фенетическая дистанция в паре ЦЛЗ – МЗ ( $r=0.94$ ).

В группе бобров белорусского происхождения различия между автохтонной и реинтродуцированными популяциями, главным образом, не превышают 6%. Наибольшие различия найдены в сравнениях ТО, БО – ОЗ, а также между бобрами Псковской области и другими популяциями, в том числе белорусского происхождения (Кораблёв, Кораблёв, 2012).

Филогенетическое взаимоотношение популяций исследовали с использованием матрицы эпигенетических дистанций рассчитанных как  $1-r$  (показатель сходства) между парами популяций (Рисунок 2). На графике отчетливо выделяются три кластера, соответствующие происхождению популяций: первый включает автохтонных бобров Воронежского заповедника и реинтродуцированных животных Окского, Центрально-Лесного и Мордовского заповедника, что соответствует подвиду *Castor fiber orientoeuropaeus*.

Второй кластер объединяет автохтонов Белоруссии, Брянскую, Новосибирскую области и Восточную часть Польши и соответствует *C.f. belorussicus*. В третий кластер объединяются бобры Псковской и Томской областей, из-за гибридизации подвидовых форм они могут быть отнесены к

паллиативному подвиду, не имеющему устоявшегося таксономического диагноза – *C. f. introductus*.

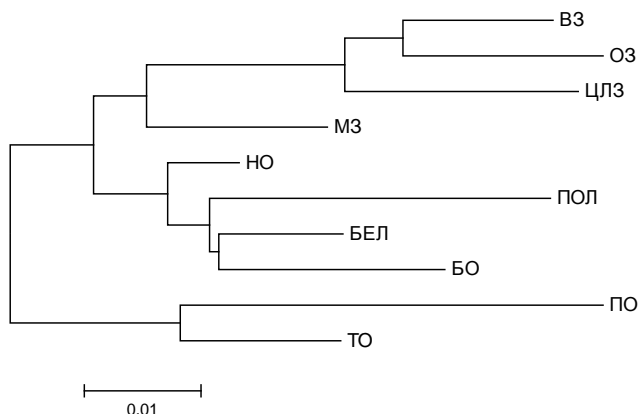


Рисунок 2 – Филогенетические взаимоотношения популяций бобра по комплексу эпигенетических признаков

Использовали показатели «пенетрантности», выраженные как частота асимметричного проявления на признак в процентах, так и показатель степени выраженности «экспрессивности» признака (Захаров и др., 1996; Гелашвили и др., 2004).

Более симметрично признаки распределены в популяциях ЦЛЗ, ПО, БЗ (экспрессивность 0.36–0.37). Относительно менее симметричны черепа животных НО, ОЗ, ВЗ, БО (экспрессивность 0.38–0.42) и самая низкая экспрессивность – в популяциях ТО, МЗ, Пол (экспрессивность 0.41–0.42).

Определили три группы популяций: первую, где флуктуирующая асимметрия (ФА) ниже 20% (ВЗ, НО, ТО); вторую со средними значениями более 20, но менее 25% (ПО, МЗ, БЗ); и третью, где асимметрия найдена у 25% и более животных (ОЗ, ЦЛЗ, БО, Пол).

Корреляция между значениями макроклиматических факторов и частотой встречаемости фенетических признаков, по данным многофакторного регрессионного анализа, варьировала:  $R=0.646–0.653$ , при  $p<0.05$ .

Анализ полученных результатов дает основания считать, что макроклиматические факторы влияют на изменчивость фенетических признаков совместно. Большую роль играют контрастные значения температуры весеннего и осеннего месяцев, а также годовая сумма осадков.

## 2.2.2 Краниометрический анализ популяций бобра

2.2.2.1 *Онтогенетическая внутривидовая аллометрия автохтонных и реинтродуцированных популяций бобра.* Для оценки возрастной аллометрической изменчивости применяли две формулы роста организмов: уравнение Бергаланфи (Bertalanffy, 1938) и уравнение Гексли (Huxley, 1932). Наилучшее соответствие возрастной изменчивости дает формула Бергаланфи, которая объясняет порядка 78.8% аллометрических преобразований черепа.

Начальные показатели длины и ширины черепа бобров белорусского подвида меньше, чем у восточноевропейских, в среднем на 6%. Среди сеголетков восточноевропейских бобров равнозначно более крупные животные обитают в Воронежском и Окском заповедниках, несколько мельче бобрята в МЗ. Среди бобров белорусского подвида крупные начальные размеры черепа типичны для животных автохтонной популяции, в то время как интродуцированные бобры ХК в предрепродуктивном возрасте мельче, в среднем на 5%. Отмеченные тенденции характерны для всех признаков в изученных популяциях.

При подтвержденных различиях в начальных размерах черепа между подвидами, скорость роста животных во многих автохтонных и реинтродуцированных популяциях достоверно не различается.

Начальные размеры черепа не обнаружили достоверной зависимости от абиотических факторов, в то время как темпы роста связаны с комплексом анализируемых переменных по множественному коэффициенту корреляции  $R=0.73$ . Более холодный и суровый климат соответствует относительно высокому темпу возрастной морфологической изменчивости, более теплый и мягкий, напротив, снижает интенсивность роста, он соответствует более растянутому во времени онтогенезу. Географическая долгота влияет на темпы роста в большей мере, поскольку наиболее удаленные выборки разделены большим расстоянием по долготе, чем их дистанция в широтном градиенте, очевидно также, что географические факторы в значительной мере описываются температурными характеристиками макроклимата (Кораблёв, Савельев, 2016).

2.2.2.2 *Морфологическое разнообразие черепа бобра в постнатальном онтогенезе.* Для информационной характеристики морфологического разнообразия во временном аспекте использовали выборки черепов бобров из

трех географически изолированных популяций ВЗ, ЦЛЗ и ОЗ (Пузаченко, Кораблёв, 2014; Puzachenko, Korablev, 2016).

В процессе онтогенеза при аллометрических преобразованиях черепа происходит перестройка структуры корреляций между его промерами, при этом у бобра параметры морфологического разнообразия не демонстрируют значимых корреляций, на это указывают флуктуирующие информационно-статистические параметры. У взрослых животных синхронно изменяется энтропия моделей разнообразия размеров и пропорций черепа, мера организованности, а у неполовозрелых – расхождение Кульбака-Лейблера. Для проверки гипотезы о росте организованности в постнатальном онтогенезе черепа и преобладании процессов самоорганизации морфосистемы существенно, что ни один из трех параметров морфологического разнообразия не демонстрирует устойчивого временного тренда, что не подтверждает гипотезу о росте организованности морфосистемы черепа во времени.

Наблюдаемая динамика информационно-статистических показателей характеризует «морфосистему черепа» как динамическую и нелинейную.

Причина аллометрии – неравномерные скорости роста церебрального и висцерального черепа. В аллометрической модели взрослых животных доминирует изометрия при четких различиях между популяциями бобров по параметрам роста. Результаты подтверждают влияние онтогенетической аллометрии на морфологическую изменчивость черепа бобров в разных популяциях.

*2.2.2.3 Современные и субфосильные бобры в контексте закона необратимости эволюционных процессов Долло.* Для оценки вектора направленности морфологической изменчивости реинтродуцированных популяций предпринято сравнительное краниометрическое исследование в отношении черепа бобра из средневековых (XII века) слоев Новгорода Великого (Кораблёв, Зиновьев, 2014; Zinoviev, Korablev, 2016). Данный экземпляр (возраст 2+) обладал крупным черепом, предполагаем, что в XI-XII веке в бассейне р. Волхов могла обитать крупная раса бобров. Среди современных животных близкими общими размерами обладают бобры из верховьев Дона, Волги и среднего течения Оки, население которых сформировались благодаря выпуску бобров автохтонной воронежской популяции *Castor fiber orientoeuropaeus*. По некоторым признакам,

характеризующим челюстной аппарат и ширину межглазничного промежутка, бобр из средневекового Новгорода соответствует самым крупным промерам животных автохтонного подвида *C. f. belorussicus* или их реинтродуцированным потомкам. Малые размеры черепа бобров БЗ и крупные ВЗ, позволяют предположить, что животные этих популяций являются потомками позднеголоценовых бобров, по соотношению размеров черепа они совпадают с субфосильными останками животных, населявших эту местность. После расселения, во вновь созданных популяциях произошли разнонаправленные изменения краниометрических признаков. Морфологическое своеобразие транслоцированных популяций во многом определяется исходным генотипом основателей группы животных. Новая популяция, занявшая место вымершей, того же вида, не копирует ее генный комплекс, а развивается по своему пути. Этот вывод хорошо согласуется с известным правилом Долло, формулирующим необратимость эволюционного процесса.

2.2.2.4 *Факторы размерного полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях бобра.* Оцениваемая по величине критерия Фишера мощность наследственного фактора для отдельных признаков варьировала от 3.5 (межглазничная ширина) до 28.18 (длина верхнего ряда коренных зубов). Сохранение черт автохтонных популяций более выражено у реинтродуцированных восточноевропейских бобров *C.f. orientoeropaеus*. В линии *C.f. belorussicus* изменчивость реинтродуцированных популяций проявляется сильнее.

Сочетание исторического и географического факторов статистически значимо, но сила влияния на отдельные признаки несколько меньше, чем с учетом только исторического фактора: значения критерия Фишера варьировали от 3.45 (межглазничная ширина) до 9.17 (длина верхнего ряда коренных зубов). В этом случае влияние фактора происхождения популяции проявляется исключительно четко ( $F=657.63$ ;  $p<0.0001$ ), следовательно, собственно географическая изменчивость черепа евроазиатского бобра выражена существенно меньше, чем наследственно обусловленные морфологические особенности.

Влияние макроклиматических факторов на размеры черепа комплементарно и в большинстве случаев нелинейно. На четыре из шести

рассматриваемых в работе метрических признаков черепа достоверное влияние оказывают два-три климатических параметра.

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

1. Исторический ( $F=16.74$ );
2. Географический ( $F=8.93$ );
3. Макроклиматический ( $F=7.14$ ).

Анализ морфометрической изменчивости черепа в автохтонных и искусственно созданных популяциях евроазиатского бобра указывает как на адаптивную, так и наследственную ее природу. Из двух типов морфологической изменчивости адаптивная как в абсолютных, так и в относительных величинах имеет меньшее значение, чем наследственно закрепленные морфологические особенности популяций, имеющих эволюционно длительную историю существования (Кораблёв и др., 2015).

*2.2.2.5 Анализ асимметрии краниометрических признаков в популяциях бобра.* Изученный материал свидетельствует, что популяции характеризуются фоновым уровнем ФА. В отдельных выборках подтверждена направленная асимметрия размерных признаков черепа и её можно считать наследуемыми реинтродуцированными популяциями особенностями автохтонных.

Наибольшее влияние на формирование уровня ФА оказывает средняя температура самого сухого квартала года ( $F=33.79$ ;  $p>0.000$ ), усиливая асимметрию длины нижнего ряда коренных зубов и длины нижней челюсти. В отличие от длины нижнего ряда коренных зубов, асимметричность длины нижней челюсти возрастает по мере увеличения температуры.

*2.2.2.6 Морфофизиологическое состояние популяций бобра.* Морфофизиологическое состояние популяций оценивали по частоте встречаемости травм, патологий, аномалий на черепах. Черепа с травматическими повреждениями были отмечены в выборках из районов Мордовского (4.1%) и Окского (2.3%) заповедников, среди них отмечены последствия территориальных конфликтов в результате антагонистических взаимоотношений животных из разных семей. Последний показатель возрастает в популяциях с повышенной плотностью населения животных.

Аномалии зубной системы диагностировали с большей частотой у бобров аборигенных популяций, – 12.9% в ВЗ и 8.2% в БЗ. В реинтродуцированных популяциях средняя частота аномалий составила 2.6%. Во всех случаях девиации проявляются как олигодонтия и измененной топографии зубов в аркадах.

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

В главе рассмотрена современная таксономия енотовидных собак, ареал их обитания. Приведена краткая история заселения видом Европейской части России и Восточной Европы – территорий, откуда получены промысловые выборки черепов, используемые в настоящем исследовании.

#### **3.1 Краниометрическая изменчивость автохтонных и инвазионных популяций енотовидной собаки**

Морфометрические исследования выполнены на выборке, включающей 532 черепа енотовидных собак из 7 географических популяций, две из которых представлены автохтонными, а пять – интродуцированными на территории Европейской части России и Восточной Польши (Рисунок 4).

Наибольшее значение индекса полового диморфизма (ИПД) енотовидной собаки характерно для одонтологических признаков, но в целом по всем морфометрическим признакам самцы крупнее самок.

Гендерные отличия найдены по величине коэффициента вариации, у самцов он составил в среднем ( $CV=4.99\pm 0.36$ ) в то время как у самок его величина несколько меньше ( $CV=4.71\pm 0.34$ ) при уровне достоверности различий  $p=0.02$ .

Низкий уровень размерного полового диморфизма и относительно высокий коэффициент вариации являются эко-морфологической характеристикой енотовидной собаки как моногамного вида с широко реализованной экологической нишей.

Результаты одномерного дисперсионного анализа выборки самцов позволили выявить достоверную географическую изменчивость 8 из 13 размерных признаков черепа.



(1) Амурская область (Amur) (n=157: самцы/самки 83/74); (2) Хабаровский край (Khabarov) (n=19: 10/9); (3) Центральная часть Тверской области (С Tver) (n=51: 18/33), (4) юг Вологодской области (S Vologda) (n=26: 13/13); (5) запад Тверской области (W Tver) (n=110: 59/51); (6) северо-восток Тверской области (NE Tver) (n=81: 40/41); (7) восточная Польша (E Poland) (n=82: 33/31)

Рисунок 3 – Географические пункты сбора черепов еотовидной собаки

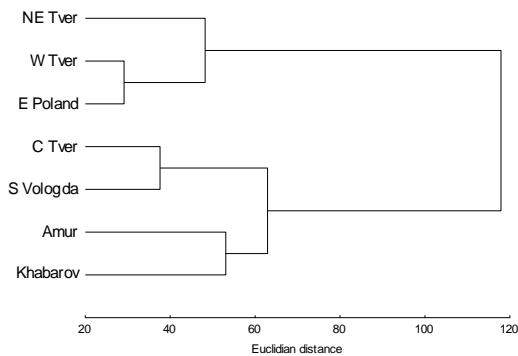
Многофакторный дисперсионный анализ также позволил выявить достоверное влияние географического фактора в формировании размерного полиморфизма в популяциях еотовидной собаки обоих полов (MANOVA *Wilks' Lambda*=0.318; *Rao's R*=3.426;  $p>0.05$ ). В выборке самок изменчивость 10 из 13 морфометрических признаков черепа достоверно определяется географическим фактором.

Дискриминантный анализ определил, что 4 из 13 морфометрических признака значимо различаются в популяциях самцов еотовидной собаки. В рамках анализа процент корректного распознавания животных популяций северо-востока, запада Тверской и Амурской областей составил – 59.5%, 68.8% и 80% соответственно. Остальные выборки более изоморфны, в среднем процент правильного распознавания животных из географических популяций составил 51.7%, варьируя от 0 до 80%.

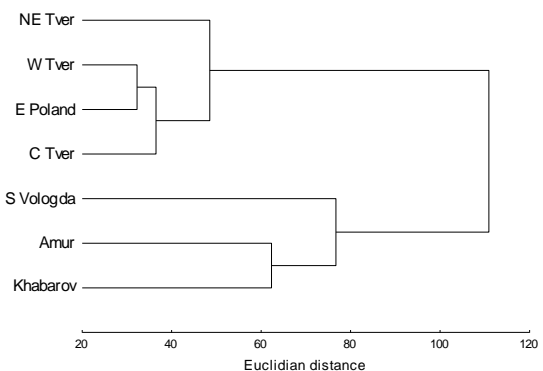
Дискриминантный анализ самок енотовидной собаки из различных популяций выделил 6 из 13 размеров черепа, обладающих значимыми межпопуляционными различиями. Для отдельных популяций доля корректно классифицированных особей оставляла от 46 до 100% и в среднем 60.4%. По сравнению с самцами, выборки самок из популяций енотовидной собаки более морфологически дистанцированы друг от друга.

Общая тенденция для обоих полов – объединение инвазионных популяций вида в единый кластер на ординационной дендрограмме (Рисунок 4). Также прослеживается нарастающая дивергенция автохтонных животных и современных, акклиматизированных в Европе.

Среднегодовая температура, показатель континентальности климата и географическая широта статистически значимо влияют на размер коронарной длины четвертого премоляра у самок, что можно расценивать как адаптацию животных к различному спектру питания в автохтонной и инвазионной частях ареала.



а



б

Рисунок 4 – Иерархическая классификация популяций самцов (а) и самок (б) енотовидной собаки

Интродуцированные популяции вида отличаются от автохтонных большим значением скуловой ширины черепа. Наряду с этим в современных европейских популяциях енотовидной собаки отмечается увеличение общей длины черепа. Результаты нашего исследования свидетельствуют, что подвид *N. p. ussuriensis* в пределах автохтонного ареала характеризуется морфологической гетерогенностью. Животные Амурской области и Хабаровского края достоверно различаются двумя признаками: длиной нижнего ряда зубов и шириной роstrума. Вероятно, это следствие влияния

географического репродуктивного барьера, образованного Хинганом и Буреинскими горами. В исследованных популяциях мы не нашли упорядоченной географической изменчивости в размерах черепа и зубной системы.

Репродуктивная изоляция интродуцированных енотовидных собак от автохтонных на протяжении более чем 70-летнего периода не привела к глубокой морфологической дивергенции размерных признаков черепа. Наблюдаемая морфологическая изменчивость животных в инвазионных популяциях находится в рамках номинального подвида *N. p. ussuriensis* (Korablev, Szuma, 2014).

3.1.1 *Анализ асимметрии размерных признаков черепа и зубной системы енотовидной собаки.* Направленный характер асимметрии признаков встречается преимущественно в зубной системе, что можно объяснить функциональной асимметрией челюстного аппарата, преобладающей нагрузкой левой или правой зубных аркад. Отсутствие выраженной межпопуляционной изменчивости асимметрии позволяет предполагать случайный характер этого явления. Транслокации как мощный фактор, влияющий на морфологическую изменчивость видов, не оказал статистически значимого влияния на уровень ФА в инвазионных популяциях, она характеризуется относительно стабильным фоновым значением.

### **3.2 Полиморфизм одонтологических неметрических признаков инвазионных и автохтонных популяций енотовидной собаки: влияние внутрипопуляционных и абиотических факторов**

Исследования эпигенетических признаков зубов енотовидной собаки выполнено для восьми географически изолированных популяций (n=721): E Poland = восточная часть Польши (главным образом, сборы на территории Беловежской пуши), NE Tver = северо-восток Тверской области (европейская часть России), SW Tver = юго-запад Тверской области (европейская часть России), С Tver – центральные районы Тверской области, S Vologda = юг Вологодской области (европейская часть России), Primor'e = Приморский край Дальнего Востока России, Amur = Амурская область Дальнего Востока России, Khabarovsk = Хабаровский край Дальнего Востока России

Статистическая значимость различий между популяциями подтверждена для 16 из 23 групп признаков ( $\chi^2=9.5-544.5$ ;  $p<0.05$ ). Самые низкие значения

внутрипопуляционного разнообразия ( $\mu$ ) обнаружены в выборке с территории Восточной Польши (1.59), Приморского края (1.56) и южной части Вологодской области (1.52). Две выборки Тверской области характеризуются высоким полиморфизмом, особенно в юго-западной (1.79) и центральной частях (1.89).

Структура фенотипа более насыщена редкими морфами ( $h$ ) в транслоцированных популяциях.

Наибольшие значения  $h$  отмечены на юге Вологодской и северо-востоке Тверской областей (более чем 0.430), наименьшие значения – в выборке из восточной части Польши (0.332). В автохтонных популяциях значения  $h$  варьируют от 0.196 до 0.242.

На основании филограммы можно сделать вывод о высоком морфологическом сходстве современных енотовидных собак Тверской области, разграниченных относительно небольшой географической дистанцией, и собранными в один и тот же период времени (Рисунок 5). Выборка, полученная от животных, населяющих Вологодскую область, отличается от енотовидных собак Тверской области, в то время как географическое расстояние между ними сравнительно небольшое.

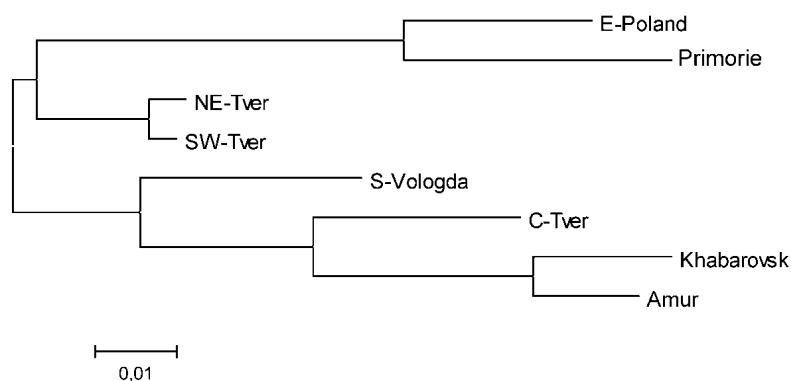


Рисунок 5 – Филогенетические взаимоотношения популяций енотовидной собаки по комплексу эпигенетических признаков

Хорошо виден дистанцированный от остальных кластер, включающий популяции Приморья и восточной Польши, несмотря на значительные пространственно-временные различия между ними. Также очевидны существенные эпигенетические дистанции между популяциями автохтонного ареала.

Среди исследованных выборок обе современные популяции из северо-восточной и юго-западной частей Тверской области характеризуются сходством фенетической структуры, в то время как популяция юга Вологодской области отличается частотой проявления морфотипов А1, I1 и N1 (Рисунок 6).

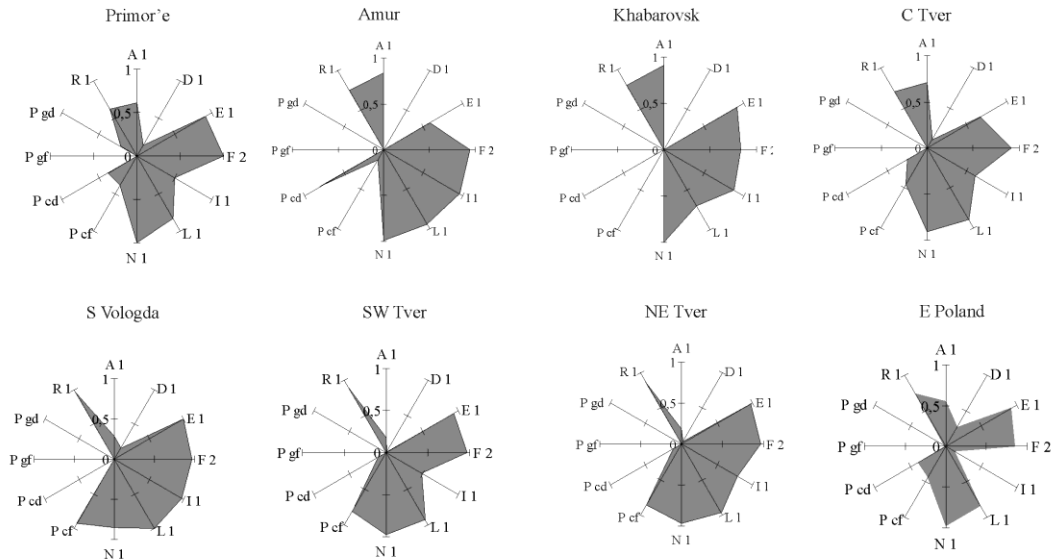


Рисунок 6 – Фенетическая структура автохтонных и интродуцированных популяций енотовидной собаки на основе частот встречаемости 12 морфотипов из 9 групп

Также следует отметить очевидные различия между популяциями Дальнего Востока. Енотовидные собаки Приморья отличаются от животных Амурской области и Хабаровского края.

Статистические параметры многофакторной модели регрессионного анализа определяют значимый вклад в описание частот признаков абиотических переменных ( $F=9.85-11.65$ ;  $R=0.91-0.92$   $p=0.003-0.04$ ). Абиотические факторы, влияющие на изменчивость, слагаются из двух групп: географических и макроклиматических. От макроклиматических факторов определенную зависимость проявили четыре признака, из них три связаны со значениями температуры самого холодного и самого жаркого месяцев года, а один признак в некоторой степени ассоциируется с годовой суммой осадков. Преобладание той или иной формы жевательной поверхности второго и третьего премоляров отчасти определяется лишь одним фактором: – географической долготой или средней температурой самого теплого месяца. Но во всех случаях обнаруженные зависимости морфотипов от абиотических

факторов формируют одну и ту же тенденцию: контраст различий между автохтонными и интродуцированными популяциями.

Ориентируясь на средние значения можно выделить два уровня пенетрантности ФА: самая высокая у енотовидных собак восточной части Польши ( $7.89 \pm 1.47\%$ ), и более низкий уровень, характерный для остальных популяций ( $1.68-3.92\%$ ). Аналогичны два уровня экспрессивности асимметрии: в автохтонных популяциях ( $49-60\%$ ) и в интродуцированных ( $38-42\%$ ).

Результаты изучения полиморфизма зубной системы показали хорошо выраженную межпопуляционную изменчивость. Её причины кроются в новейшей истории популяций, связанной с искусственным расселением и биологическими особенностями вида. Эти факторы особенно значительно проявляются на микрогеографической шкале.

Другая важная причина эпигенетической изменчивости заключается в воздействии внешних абиотических факторов: макроклимата и иных параметров окружающей среды, обобщенных в понятии «географическая изменчивость». Абиотические факторы в различном сочетании создают условия к освоению новых объектов питания и таким образом, изменяя кормовой спектр, создают предпосылки к адаптивной изменчивости, которая проявляется в виде диверсификации функционально значимых структур окклюзивной поверхности зубного ряда, формируя тенденции, проявляющиеся в макрогеографическом масштабе.

### **3.3 Влияние суммарной гибели на эпигенетический полиморфизм черепа енотовидной собаки**

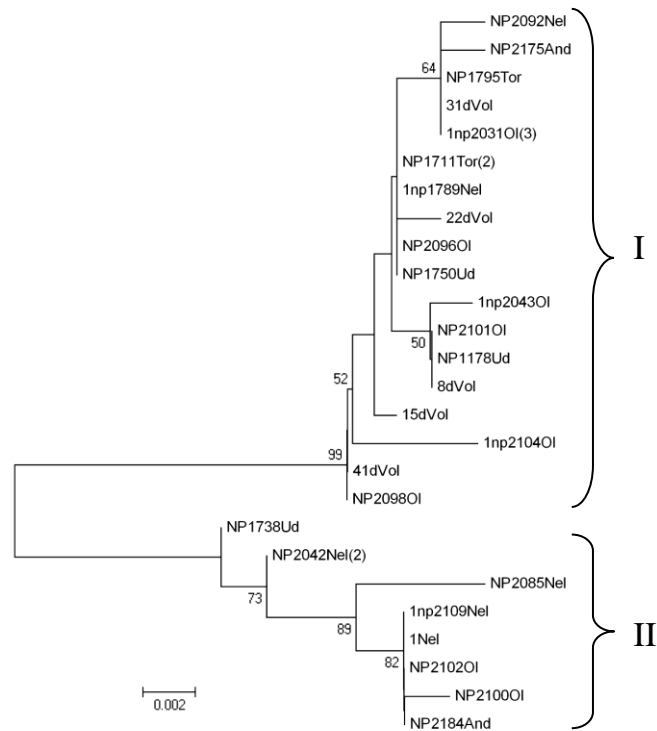
Результаты, демонстрирующие высокую динамику частоты фенетических признаков, территориально близких выборок, собранных за ряд лет позволяют предполагать, что значительный объем изъятия животных из популяции может нарушать стабильность проявления частот фенотипов и создавать «случайные» их комбинации без выраженной тенденции. Таким образом, высокая суммарная гибель особей в популяциях может вызывать отклонения от средних значений (оптимального фенотипа) со знаком плюс и минус. Поэтому фенетический анализ выборок черепов можно рекомендовать как доступный метод выявления чрезмерной промысловой нагрузки на популяцию (Кораблёв и др., 2012).

### **3.4 Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК популяции енотовидной собаки, интродуцированной в бассейне Верхней Волги**

В анализируемом участке мтДНК (599 п.н.) полученном от животных ( $n=30$ ), добытых в Тверской и Вологодской областях, обнаружено 29 переменных позиций, среди них 20 транзиций, 8 трансверсий и 1 делеция. Всего было выявлено 18 гаплотипов, из них 10 ранее не описанных и не представленных в Генбанке, а 8 – общих с гаплотипами животных из разных частей современного ареала. Парные различия между гаплотипами колебались от 0.17% до 3.17%. Среднее число парных различий между гаплотипами равнялось  $8.69 \pm 4.13$ . Значение гаплотипического разнообразия ( $H$ ) в исследованной выборке составило  $0.95 \pm 0.02$ ; нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) –  $0.015 \pm 0.0077$ .

Филогенетические отношения между гаплотипами демонстрируют наличие двух клад (гаплогрупп), подтверждаемых высоким значением ( $>89$ ) бутстрэп поддержки (Рисунок 7), но географически упорядоченной структуры они не формируют.

Высокий полиморфизм животных связан с большой группой интродуцентов и стремительным популяционным ростом уже в первое десятилетие после выпуска. Существование двух клад может быть связано с интродукцией енотовидных собак из двух пространственно изолированных автохтонных популяций, что, подтверждается морфологической изменчивостью черепа животных, населяющих юг Дальнего Востока и анализом полиморфных последовательностей ядерной ДНК (Drygala et al., 2016). При изучении полиморфизма и митохондриальной и ядерной ДНК обнаружена тенденция снижения генетического разнообразия в направлении с востока на запад (Кораблёв и др., 2011б; Drygala et al., 2016).



Бутстрэп поддержка оценена на основе 1000 реплик. I, II – номера гаплогрупп.

Обозначения: Nel – Нелидовский район, OI – Оленинский район, Tor – Торопецкий район, And – Андреапольский район, Ud – Удомельский район Тверской области; Vol – охранный зона Дарвинского заповедника (Вологодская область)

Рисунок 7 – Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов, построенная по методу ближайшего связывания, с использованием двухпараметрической модели Кимуры

### 3.5 Анализ морфофизиологического состояния популяций енотовидной собаки

Анализ встречаемости патологий зубочелюстного аппарата свидетельствует о преобладании пародонтита, наибольший процент заболевания отмечен в популяциях юга Вологодской (7.69%) и на северо-востоке Тверской (6.17%) областей.

Травмы, прежде всего, переломы, обнаружены у 3.1% черепов от общего осмотренного количества или 36.4% среди всего количества травм, они встречаются наиболее часто и связаны с челюстным аппаратом.

Основная часть аномалий заключается в нарушении зубной формулы, наибольшая частота – в выборках Амурской области (12.1%) и Хабаровского

края (10.34%). Распространенный тип одонтологических аномалий – олигодонтия третьих моляров нижней челюсти. Полиодонтия проявляется увеличением количества четвертых премоляров на нижней челюсти, всего найдены четыре случая, три из них связаны также с нарушением положения дополнительных зубов относительно остальных, образующих аркаду. На втором месте по частоте полиодонтия третьих премоляров нижней челюсти (два черепа) (Кораблёв и др., 2014, е).

#### **ГЛАВА 4. АМЕРИКАНСКАЯ НОРКА. СОВРЕМЕННАЯ ТАКСОНОМИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ РОДА *NEOVISON (MUSTELA)***

Рассмотрена таксономия американской норки, границы ее естественного ареала и в местах интродукции в Евразии. Приведена краткая история интродукции, складывающаяся из двух векторов инвазии: преднамеренной и непреднамеренной.

##### **4.1 Факторы полиморфизма краниометрических признаков американской норки**

Были использованы 546 черепов американской норки из девяти популяций и пространственно разобщенных группировок, из них восемь представлены дикими норками, а одна – особями, содержащимися в Знаменском зверохозяйстве Тверской области (Рисунок 9). На Рисунке 9 цифрами обозначены: 1 – Удомельский район Тверской обл. (n=40 самцы/самки: 22/18); 2 – Нелидовский район Тверской обл. (n=48: 34/14); 3 – Оленинский район Тверской обл. (n=49: 25/24); 4 – Торопецкий район Тверской обл. (n=49: 25/24); 5 – Полистовский и Рдейский заповедники (n=36: 22/14); 6 – Знаменское зверохозяйство (n=152: 86/66); 7 – Центр и юго-запад Ленинградской обл. (n=121: 68/46); 8 – Северо-запад Псковской обл. (n=16: 11/5); 9 – Восточная Польша (n=35: 25/10)

Общий процент корректной классификации дискриминантным анализом для девяти выборок достаточно высок ( $\approx 63\%$ ). В первую очередь, очевидны глубокие морфологические отличия domesticiрованных норок, которые на графике образуют обособленную группу с выраженным хиатусом (Рисунок 10).

Дикие норки более изоморфны, выборки из популяций значительно трансгрессируют, однако животные Ленинградской области и Польши занимают противоположные стороны графика. Общая тенденция –

распределение диких популяций от более мелких норок Польши к более крупным, населяющим Северо-запад Европейской части России.

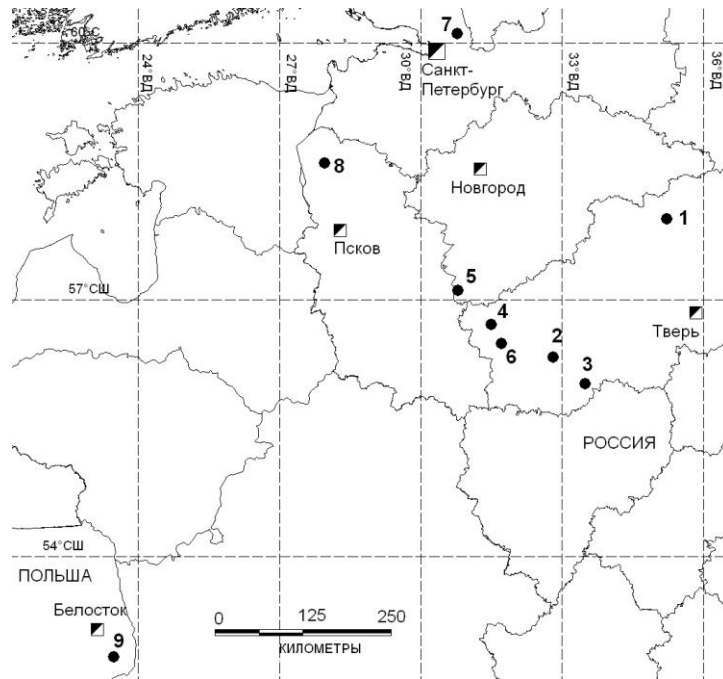
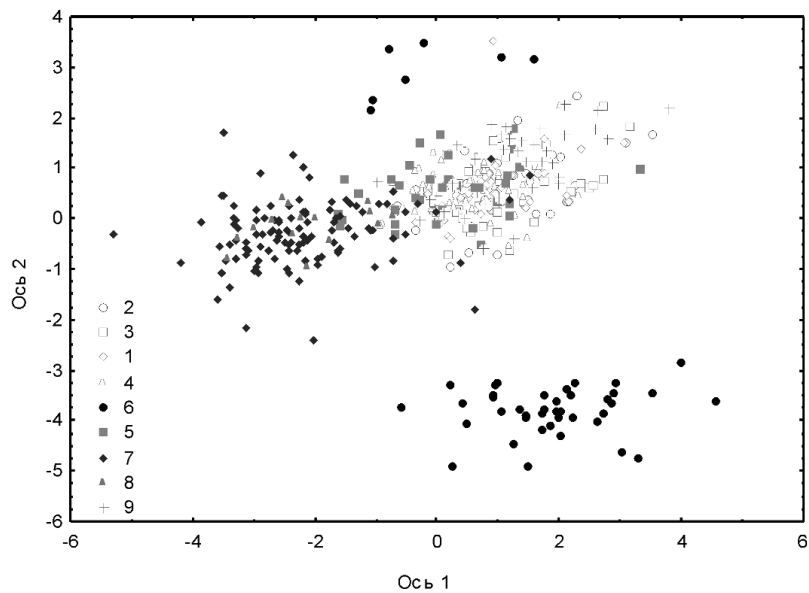


Рисунок 9 – Карта мест сбора материала



Номера в легенде соответствуют обозначениям выборок на рисунке карты сбора материала

Рисунок 10 – Различия выборок из девяти популяций американской норки в осях канонического анализа

В диких популяциях присутствуют тенденции полиморфизма, укладывающиеся в рамки правила Бергмана и изменчивости адаптивной природы. Следует полагать, что паттерны морфологической изменчивости американской норки зависят от многих причин: межвидовой конкуренции, особенностей кормового рациона, макроклиматических параметров и масштаба влияния на дикие популяции domestцированных форм вида (Korablev et al., 2015).

4.1.1 *Половой диморфизм в популяциях американской норки.* Наибольшие величины ИПД характерны для одонтологических и челюстных признаков, наименьшие для краниометрических. Масштаб изменчивости ИПД в отдельных популяциях варьировал от 10.3% (Восточная Польша) до 16% (Запад Тверской области), самые высокие значения этого показателя получены для domestцированных норок, содержащихся в зверохозяйстве – 18%.

Величина полового диморфизма, являясь важным показателем внутривидового полиморфизма, одновременно характеризует экологическую пластичность вида и служит популяционной характеристикой, дающей обобщенную оценку качества среды обитания и напряженности меж- и внутривидовых отношений в конкретной ситуации. Эти факторы и являются определяющими в колебаниях уровня различий между полами в популяциях (Кораблёв и др., 2013, 2014).

4.1.2 *Анализ асимметрии краниометрических признаков американской норки.* Популяции американской норки характеризуются различными типами асимметрии (половой диморфизм отсутствовал  $F=0-0.31$ ;  $p \geq 0.07$ ). В трех выборках направленная левосторонняя асимметрия подтвердилась для длины нижней челюсти, можно предполагать её функциональный характер.

ФА ниже у норок, населяющих естественную среду. Достоверность отличий норок, содержащихся на звероферме и населяющих дикую природу, подтверждается значениями критериев Краскела-Уоллиса ( $KW-H(2;438) = 8.89$ ) и Фишера  $F(2;435) = 8.647$  при  $p=0.0002$ . В то время как различия между дикими и одичавшими норками недостоверны.

Популяции вида, сформировавшиеся как в результате преднамеренной интродукции, так и берущие начало от норок, сбегавших со звероферм, характеризуются «фоновым» уровнем ФА, в то время как domestцированные норки отличаются повышенной асимметрией некоторых признаков черепа.

#### **4.2 Изменчивость относительных размеров головного мозга в диких и доместифицированных популяциях американских норок**

Индекс цефализации (ИЦ) отражает доместикационные процессы и позволяет надежно отличать диких американских норок от особей, имеющих звероводческое происхождение, ИЦ диких животных на 29% превосходит доместифицированных. В отличие от размеров черепа, самки по данному показателю превосходят самцов в среднем на 7,8%.

Среди факторов морфологического разнообразия ИЦ основная роль принадлежит половой, меньшая географической изменчивости, однако их совокупный эффект хорошо выражен и статистически достоверен (MANOVA  $F=86.3$ ;  $p<0.01$ ).

В популяциях диких норок присутствуют особи, по размерам черепа и ИЦ близкие к доместифицированным животным. Это указывает как на возможную гибридизацию между двумя морфологическими формами в зоне интрогрессии популяций или появлению норок со звероферм, так и на существование максимальных морфологических отклонений указанных признаков у диких норок (Кораблёв и др., 2014).

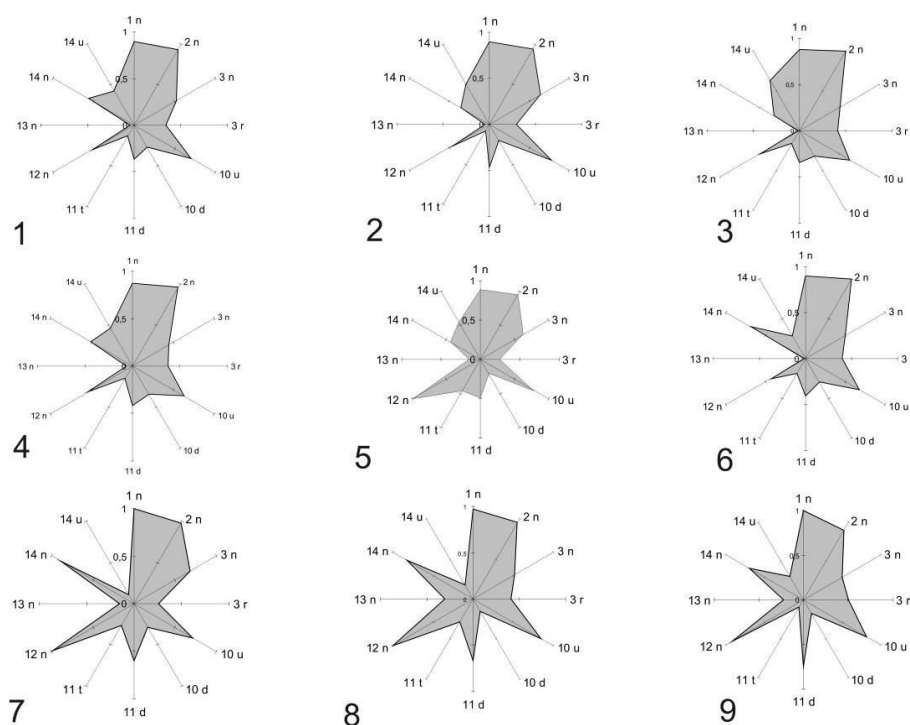
#### **4.3 Эпигенетическая изменчивость американской норки Восточной Европы: факторы полиморфизма**

Из 14 неметрических признаков зубной системы и черепа американской норки достоверную географическую изменчивость проявили девять ( $\chi^2=20.09-83.26$ ;  $p=0.000-0.01$ ) – более удаленные выборки различны в большей мере, чем собранные на малом расстоянии, также определяются четкие отличия норок зверохозяйства от диких популяций (Рисунок 11). Модель изменчивости “изоляция расстоянием” не во всех случаях применима к исследованным выборкам, поскольку некоторые географически близкие популяции характеризуются высоким уровнем сходства, например, юго-запада Ленинградской и северо-запада Псковской областей или запада Тверской и юга Псковской областей (Рисунок 12).

В то же время выборки Тверской области на филограмме формируют разные кластеры, их эпигенетическая дистанция не соответствует географической, а популяция норок Польши и доместифицированных зверьков образуют отдельный кластер.

Авангардные расселяющиеся популяционные группировки норок Польши, северо-запада России, собранные в период активного освоения новых территорий, характеризуются относительно низким внутривидовым полиморфизмом ( $\mu=1.355-1.552$ ) и высокой долей редких фенотипов ( $h=0.416-0.444$ ).

Современные популяции американской норки на фоне стабильно высокой численности характеризуются панмиксией, которая приводит к более высокому уровню полиморфизма ( $\mu=1.811-1.971$ ) и снижению доли редких фенотипов ( $h=0.272-0.291$ ), что характерно для выборок из различных районов Тверской области.



1-3 – одонтологические признаки, 10-14 – краниологические перфоративные признаки. Номерное обозначение выборок соответствует приведенному на рисунке 9

Рисунок 11 – Структура популяций американской норки по частоте проявления фенотипических вариаций восьми признаков

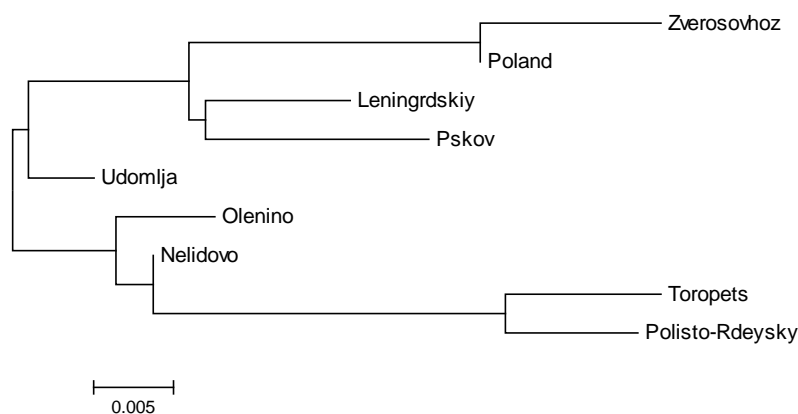


Рисунок 12 – Филогенетические взаимоотношения популяций американской норки по комплексу эпигенетических признаков

Результаты регрессионного анализа указывают на выраженную зависимость частот фенетических признаков от географических и климатических переменных ( $F=3.65-3.77$ ;  $R^2=0.60-0.61$ ;  $p=0.05$ ), что определяет статистически значимый, но невысокий вклад регрессионной модели в описание варьирования фенетических признаков в зависимости от абиотических факторов. В большей мере неметрические вариации связаны с генотипической изменчивостью и отражают эндогенные процессы, происходившие в новейшей истории популяций. Кроме того, эпигенетические особенности американской норки определяются разнообразием среды обитания (Кораблёв и др., 2016). Наряду с этим можно допустить, что неметрические признаки скоррелированы с важными экстерьерными и интерьерными морфологическими особенностями норок, как это показано для популяций соболя (Монахов, 2001).

В целом, для популяций Тверской области симметрия признаков находится на одном уровне ( $\approx 40\%$ ). Наиболее симметричны черепа характерны для животных, населяющих Польшу ( $\approx 60\%$ ) и северо-запад Псковской области ( $\approx 55\%$ ).

Определяются два уровня значений средней частоты ФА в популяциях: низкие (8.99-12.90%) в выборках Полистово-Ловатской низменности, Польши, Ленинградской области, и северо-запада Псковской области и высокие (16.60-20.70%) в выборках из различных частей Тверской области и зверохозяйства.

Среди рассмотренных нами причин увеличения уровня ФА неметрических признаков американской норки заслуживают внимания,

главным образом, гибридизация с доместичированными формами и конкурентные отношения в формирующихся с участием этого инвазионного вида многовидовых экосистемах.

#### **4.4 Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК американской норки Каспийско-Балтийского водораздела**

В использованном для анализа участке мтДНК (369 п.н.), полученном от норок, населяющих Тверскую и Псковскую области ( $n=48$ ), обнаружено 13 гаплотипов, различия между которыми варьировали от 1 до 10 нуклеотидов (0.27%-2.71%). Среди выявленных гаплотипов шесть ранее не описаны и не представлены в базе данных Генбанк, семь – общие с гаплотипами интродуцированной американской норки из Польши. Среднее число парных различий между гаплотипами –  $3.44 \pm 1.79$ . Для диких ( $n=38$ ) и доместичированных ( $n=10$ ) американских норок получены показатели нуклеотидного и гаплотипического разнообразия  $\pi=0.0098 \pm 0.0056$ ;  $H=0.82 \pm 0.05$  и  $\pi=0.0074 \pm 0.0048$ ;  $H=0.73 \pm 0.12$ .

Дендрограмма филогенетических отношений полученных нами гаплотипов демонстрирует сравнительно большую разобщенность отдельных последовательностей изучаемого фрагмента ДНК, которая не проявила географической структурированности (Рисунок 13).

Обращает на себя внимание тот факт, что наиболее многочисленный гаплотип 1676 помимо доместичированных норок встречается только в трех географически не столь удаленных от Знаменской зверофермы местах сбора материала. Объяснение наблюдаемого распределения гаплотипов, вероятнее всего, кроется в разных источниках поступления животных-основателей, представленных различными подвидами в те или иные области современного распространения американской норки. Поэтому, изменчивость популяций американской норки в Евразии определяется первоначальным генетическим пулом интродуцентов, представленных различными подвидами, затем участвовавшими в селекции доместичированных американских норок.



В скобках указано число образцов с данным гаплотипом и места его распространения: nel – Нелидовский, ol – Оленинский, pen – Пеновский, tor – Торопецкий, ud – Удомельский районы Тверской обл., dno – Дновский район Псковской обл., svh – зверхозайство

Рисунок 13 – Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов контрольного региона мтДНК американской норки Тверской и Псковской областей

Общим фактором, влияющим на генетическую изменчивость диких популяций двух континентов, следует признать систематический приток животных со звероферм, которые пополняют численность природных группировок вида.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный эколого-морфо-генетический анализ млекопитающих отдельных систематических групп, занимающих различные экологические ниши, но объединяемых мощным фактором, интенсифицирующим микроэволюционные процессы в популяциях – транслокациями, позволил выявить следующие закономерности и особенности морфогенеза. Во-первых, сам фактор расселения животных по природно-климатическим зонам вызывает заметное увеличение морфологического разнообразия в популяциях видов-вселенцев. Его влияние тем существеннее, чем выше контраст условий обитания между автохтонным ареалом, откуда происходят животные-основатели, и местами их интродукции или реинтродукции. Однако, подобные

морфологические изменения во вновь образованных популяциях не являются сальтациями, а носят характер континуальной изменчивости, которая, вероятно, канализирована подвидовыми морфо-генетическими особенностями животных-основателей. При этом характер изменчивости может не соответствовать биогеографическим правилам (Бергмана, Аллена). Он имеет более сложную природу и подчиняется комплементарному влиянию биотических и абиотических факторов среды. Все это указывает на адаптивную, а не стохастическую природу изменчивости.

Фактор гибридизации подвидов, или различных морфологических форм, порождаемых селекцией, также оказывает существенное влияние на фенотипическую изменчивость. В этом случае подвидовые особенности в таких популяциях нивелируются.

Эффект транслокаций вызывает стресс в акклиматизирующихся популяциях, который проявляется на уровне тенденции увеличения флуктуирующей асимметрии морфологических признаков на черепках. Признаки инбредной депрессии в транслоцированных популяциях не выявлены, но отдельные последствия близкородственного скрещивания, в первую очередь одонтологические аномалии имели место.

Освоение новых экологических ниш видами-вселенцами сопровождается не только морфологическими адаптациями, но и встречает «сопротивление среды» в виде конкурентных отношений с аборигенными видами, занимающими сходные экологические ниши. Эколого-демографический успех интродуцентов объясняется их высокой экологической валентностью, широкой реализованной экологической нишей (Кораблёв и др., 2013; Кораблёв и др., 2014). Эти обстоятельства позволяют минимизировать межвидовую конкуренцию или, напротив, вступить в конфронтацию с аборигенными видами, но неизменно обеспечивают нарастание численности и расширение ареала.

Отдельные маркеры молекулярно-генетической изменчивости видов-вселенцев, несмотря на кратковременную стадию низкой численности, характеризуется относительно высоким полиморфизмом, который соответствует или превосходит аналогичные показатели у родственных аборигенных видов (Кораблёв и др., 2014). Вероятно, это также способствует их успешной акклиматизации. Маркеры генетической изменчивости,

использованные в работе, отражают филогенетическую историю видов. Они указывают, на то, что их современный генофонд формировался под влиянием длительной филогенетической истории, и современные акклиматизанты сочетают в себе различные митохондриальные линии, происходящие из автохтонных популяций.

## ВЫВОДЫ

1. Морфологические различия интродуцентов, являющиеся результатом адаптивной изменчивости вписываются в концепцию полиморфизма видов и нивелируются при смыкании отдельных колоний в метапопуляции, что не приводит к появлению новых устойчивых таксонов.

2. Установлено достоверное влияние на морфологические особенности черепа *Castor fiber* истории происхождения популяции и географической изменчивости при отсутствии размерного полового диморфизма. Среди факторов полиморфизма: принадлежность к автохтонной популяции, из которой происходило расселение, географический, макроклиматический факторы.

3. В реинтродуцированных популяциях бобра наблюдается слабо выраженное увеличение уровня флуктуирующей асимметрии, снижение полиморфизма неметрических признаков и возрастание доли редких аббераций, что может быть связано с близкородственным скрещиванием в период формирования прапопуляций.

4. Размерная морфологическая изменчивость енотовидной собаки свидетельствует об увеличении черепа интродуцированных в Европе животных. Основными факторами краниометрической изменчивости вида являются: первичная продуктивность экосистем, адаптация к локальным условиям существования. Наблюдаемая размерная изменчивость интродуцированных животных находится в рамках номинального подвида *N.p. ussuriensis*.

5. Особенности освоения территории акклиматизированными популяциями енотовидной собаки влияют на полиморфизм, структуру эпигенетических признаков. Влияние географических и климатических факторов формирует тенденцию диверсификации жевательной поверхности зубов на макрогеографической шкале, что связано с пищевой специализацией.

6. Филогенетические паттерны интродуцированной енотовидной собаки связаны с неоднородностью автохтонных популяций, большой группой основателей и стремительным ростом численности вида после интродукции.

7. Доместицированные и дикие американские норки характеризуются существенными различиями по размерным морфологическим, включая относительные размеры головного мозга, и эпигенетическим признакам. В диких популяциях вида присутствуют тенденции, ограничивающие морфологическое разнообразие, и укладывающиеся в рамки известных биогеографических правил и модификационной изменчивости.

8. Анализ эпигенетической изменчивости американской норки в Европе позволил определить ведущую роль в дифференциации выборок эндогенных процессов, происходивших в ходе освоения инвазионным видом новой территории. Второстепенная роль отводится факторам внешней среды: выраженное влияние оказывает географическое происхождение выборки в широтном градиенте, меньшее – макроклиматические факторы.

9. Паттерны генетического полиморфизма интродуцированной в Европейской части ареала американской норки связаны с особенностями происхождения завезенных в Евразию животных и филогенетической истории автохтонных популяций.

10. Изучение интродуцированных и аборигенных млекопитающих с различной жизненной стратегией, населяющих одну территорию, позволяют считать, что наличие и величина морфологических различий между полами определяется тремя основными факторами: степенью полигамности (определяющий фактор), конкуренцией (корректирующий фактор) и ёмкостью экологической ниши (лимитирующий фактор).

11. Частота встречаемости аномалий, травм и патологий в популяциях может служить обобщенной характеристикой их морфофизиологического состояния.

## СПИСОК НАИБОЛЕЕ ВАЖНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ, В ИЗДАНИЯХ, РЕКОМЕНДОВАННЫХ ВАК МИНОБРНАУКИ РОССИИ

1. **Кораблёв Н.П.** Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, енотовидная собака, американская норка [Text] / **Н.П. Кораблёв**, М.П.

Кораблёв, П.Н. Кораблёв // Известия РАН. Серия биологическая. – 2011. – № 2. – С. 187-197.

2. **Кораблёв Н.П.** Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), интродуцированной в бассейне Верхней Волги [Text] / **Н.П. Кораблёв**, М.П. Кораблёв, В.В. Рожнов, П.Н. Кораблёв // Генетика. – 2011. – Т 47, №10. – С. 1378–1385.

3. **Кораблёв Н. П.** Закономерности морфологической изменчивости реинтродуцированных популяций, на примере двух подвидов бобра *Castor fiber orientoeuropaeus* и *Castor fiber belorussicus* (CASTORIDAE, RODENTIA) [Text] / **Н. П. Кораблёв**, П. Н. Кораблёв // Журн. общ. биол. – 2012. – Т. 73, № 3. – С. 210–224.

4. **Кораблев Н.П.** Краниометрическая изменчивость енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Grey, Carnivora, Canidae) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций [Text] / **Н.П. Кораблев**, М.П. Кораблев, П.Н. Кораблев // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 2012. – Т. 117, №. 1. – С. 16–25.

5. **Кораблёв Н.П.** Изменчивость фенофона хищных млекопитающих при разной степени промысловой нагрузке и естественной гибели [Text] / **Н.П. Кораблёв**, М.П. Кораблёв, П.Н. Кораблёв // Вестник охотоведения. – 2012. – Т. 9, № 2. – С. 192–199.

6. **Кораблев Н.П.** Место бобра (*Castor fiber* L.) из средневекового Новгорода Великого среди ископаемых, автохтонных и реинтродуцированных популяций Восточной Европы: сравнительная краниометрия [Text] / **Н.П. Кораблев**, А.В. Зиновьев // Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология. – 2014. – №. 1. – С. 101–114.

7. **Кораблев Н.П.** Анализ морфофизиологического состояния автохтонных и интродуцированных популяций енотовидной собаки [Text] / **Н.П. Кораблев**, О.В. Вавилова, П.Н. Кораблев, А.В. Зиновьев // Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология. – 2014. – № 4. – С. 233-249.

8. **Кораблев Н.П.** Факторы полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евроазиатского бобра (*Castor fiber*,

- Castoridae, Rodentia) [Text] / **Н.П. Кораблев**, А.П. Савельев, Ю.Г. Пузаченко // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94, № 2. – С. 241–258.
9. **Кораблёв Н. П.** Эпигенетическая изменчивость американской норки *Neovison vison* восточной Европы: поиск факторов полиморфизма [Text] / **Н.П. Кораблёв**, М.П. Кораблёв, П.Н. Кораблёв, И.Л. Туманов // Экология. – 2016. – №3. – С. 221–228.
10. **Кораблёв Н.П.** Онтогенетическая внутривидовая аллометрия автохтонных и реинтродуцированных популяций евразийского бобра *Castor fiber* [Text] / **Н.П. Кораблёв**, А.П. Савельев // Известия РАН. Серия биологическая. – 2016. – № 5. – 1–12.
11. **Korablev N.** Long-term Dynamics and Morphological Peculiarities of Reintroduced Beaver Population in the Upper Volga Basin [Text] / **N. Korablev**, Yu. Puzachenko, N. Zavyalov, A. Zheltukhin // Baltic Forestry. – 2011. – Vol. 17, №1. – P. 136–146.
12. **Korablev N.P.** Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: looking at translocations from a morphological point of view [Text] / **N.P. Korablev**, E. Szuma // Acta Theriologica. – 2014. – Vol. 59, №1. – P 61–79.
13. **Korablev N.P.** The Factors of Morphological Variation in Craniometrical Traits of the American Mink (*Neovison vison*) [Text] / **N.P. Korablev**, М.П. Кораблев, P.N. Korablev, I.L. Tumanov // Russian Journal of Biological Invasions. – 2015. – Vol. 6, No. – 1. P. 21–36.

Подписано в печать

Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»

Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт. л.

Заказ № . Тираж 100 экз.

Отпечатано в Редакционно-издательском отделе ФГБОУ ВО «Великолукская  
ГСХА»

182112, г. Великие Луки, пр-т Ленина, 2