

УДК 574591.524599.742.4

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КРАНИОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЕВРОАЗИАТСКИХ (СОБОЛЬ И ЛЕСНАЯ КУНИЦА) И СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОГО (АМЕРИКАНСКАЯ КУНИЦА) ВИДОВ РОДА *MARTES*

© 2015 г. М. Н. Ранюк, В. Г. Монахов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург  
620144, Россия

e-mail: ranyuk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.03.2014 г.

Изучена краниологическая изменчивость близкородственных видов куниц – лесной куницы (*Martes martes*), американской куницы (*M. americana*) и соболя (*M. zibellina*). В исследование включены данные по 22 неметрическим признакам черепа у 2344 особей. Установлено, что исследуемые виды рода *Martes* имеют выраженную видоспецифичность проявления изученных краниологических признаков. При межвидовом сравнении популяций сильнее всего обособляется соболь. Степень эпигенетической изменчивости у соболя несколько выше, чем у лесной куницы. Американская куница в проявлении неметрических признаков черепа отличается от евроазиатских видов, что фиксируется даже на небольшом материале.

**Ключевые слова:** соболь, лесная куница, американская куница, эпигенетические дистанции, краниологические признаки

DOI: 10.7868/S0044513415050074

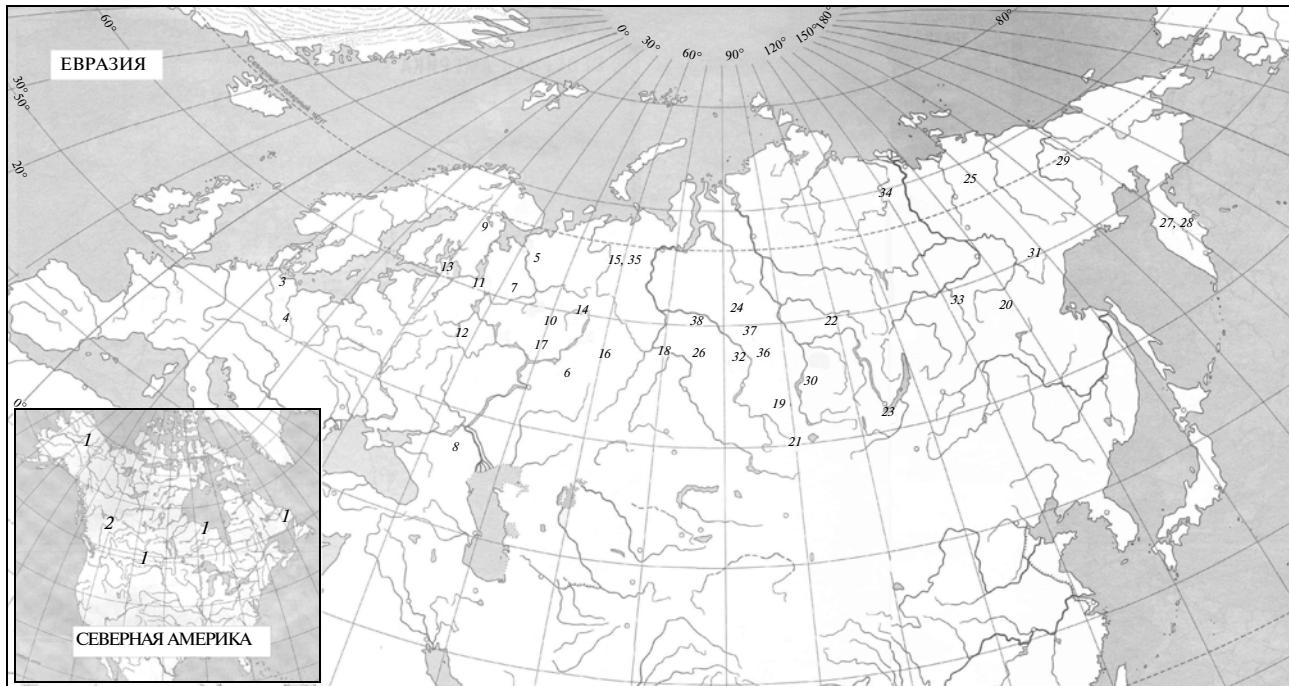
Семейство Mustelidae считается древнейшим среди хищных млекопитающих (Ромер, 1939), хотя современные представители рода *Martes*, или собственно куниц, появились относительно недавно (середина плейстоцена, 100–700 тыс. лет назад). Предполагается, что глобальные изменения климата вызвали расчленение ареала единого предка современных куниц и из сохранившихся очагов обитания формировались ареалы существующих ныне видов рода *Martes*.

Современные куницы – типичные представители лесных биоценозов умеренной зоны северного полушария. Лесная куница (*M. martes*) населяет большую часть Европы, часть западной Сибири, Кавказ и некоторые районы Западной Азии (Гептнер и др., 1967; Граков, 1981). Всего описывается 8 подвидов лесной куницы (Wozencraft, 2005), однако еще Гептнер с соавторами (1967) отмечал, что подвидовая систематика лесной куницы нуждается в ревизии, и вероятность существования некоторых описанных подвидов весьма сомнительна. Исследования морфологической изменчивости вида показали, что размеры черепа лесной куницы в ареале увеличиваются с востока на запад

(Монахов, 2009) и с севера на юг (Reig, 1992). Исследования внутривидовых эпигенетических особенностей лесной куницы показали стабильность частот фенотипов у особей разных поколений, пола и добытых в разные сезоны (Граков, 1972).

Соболь (*M. zibellina*) обитает в таежной зоне Сибири и северо-востока Европы. Из-за высокого полиморфизма, а также в результате проведения многочисленных интродукций соболя исследования таксономической структуры вида достаточно затруднены (Monakhov, 2011). Различными авторами выделяется от 4 до 17 подвидов соболя (Гептнер и др., 1967; Монахов, 1976; Павлинов, Россолимо, 1979; Аристов, Барышников, 2001). В западной части ареала, на территории Урала, местообитания соболя перекрываются с восточной частью ареала лесной куницы, где встречается гибрид двух видов – кидас.

С конца 19 в. в фауне континентальной Северной Америки описывались 2 вида американской куницы – *M. americana* (Turton 1806) и *M. caurina* (Merriam 1890). В 1953 г. Филипп Райт на основании результатов исследования морфологических особенностей североамериканских куниц пред-



**Рис. 1.** Географическая локализация исследованных выборок соболя, лесной и американской куницы. Номера на карте соответствуют номерам выборок в табл. 1.

положил, что на территории Северной Америки обитает один вид *M. americana*, а описываемый ранее *M. caurina* предложил считать подвидом американской куницы — *M. americana caurina* (Wright, 1953). Таким образом, до конца 20 в. в фауне Северной Америки описывали один вид *M. americana* (Clark et al., 1987). В 1997 г. Карр и Хикс по результатам исследования молекулярных данных показали, что дивергенция этих двух морф куниц достигает видового уровня и вновь предложили описывать два вида куниц — американскую (*M. americana*) и тихоокеанскую (*M. caurina*) (Carr, Hicks, 1997). Американская куница обитает в центральных частях Северной Америки вплоть до Атлантического океана, тогда как тихоокеанская куница встречается на западном побережье Северной Америки. Ареалы этих двух видов пересекаются на территории юго-восточной Аляски, Монтаны и Британской Колумбии (Carr, Hicks, 1997; Hosoda et al., 1997).

Впрочем, несмотря на относительную географическую изоляцию, куницы сохранили морфологическое сходство между собой. Так, по строению черепа лесная куница, соболь и американская куница трудно различимы. Данная особенность позволяет провести сравни-

тельный анализ изменчивости гомологичных краниальных структур для оценки филогенетических отношений внутри рода и уточнить пути радиации видов.

**Цель исследования:** на основе краниологических признаков проанализировать межвидовую изменчивость представителей рода *Martes*. Задачи включают в себя классификацию черепов соболя, лесной и американской куницы, основанную на данных по 22 гомологичным неметрическим признакам черепа.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Всего в данное исследование включены данные по 856 особям лесной куницы из 16 географических районов, 1434 особям соболей из 20 географических районов и 44 особям американской куницы, из которых 6 определены коллекторами как тихоокеанская куница (*M. caurina*) (табл. 1, рис. 1).

Каждый изученный в данной работе экземпляр черепа классифицировался по комплексу следующих неметрических признаков (Ранюк, Монахов, 2011):

Признаки	Фены
1. Первый верхний премоляр	1.0. Отсутствие первого верхнего премоляра 1.1. Наличие первого верхнего премоляра
2. Отверстия в верхнечелюстной кости около P <sup>1</sup>	2.0. Отсутствие отверстий 2.1. Одно отверстие 2.2. Два отверстия 2.3. Более двух отверстий
3. Дополнительные отверстия перед резцовыми отверстиями	3.0. Нет отверстий 3.1. Одно отверстие 3.2. Два отверстия 3.3. Более двух отверстий
4. Дополнительные резцовые отверстия	4.0. Отсутствие отверстий 4.1. Одно отверстие 4.2. Два отверстия 4.3. Более двух отверстий
5. Отверстия медиальнее M <sup>1</sup>	5.0. Нет отверстий 5.1. Одно отверстие 5.2. Два отверстия 5.3. Более двух отверстий
6. Отросток небной вырезки	6.0. Отсутствие отростка 6.1. Наличие отростка
7. Дополнительные отверстия около овального отверстия	7.0. Отсутствие отверстий 7.1. Одно отверстие 7.2. Два отверстия 7.3. Более двух отверстий
8. Дополнительное отверстие лицевого канала	8.0. Отсутствие отверстий 8.1. Одно отверстие 8.2. Два отверстия
9. Решетчатое отверстие	9.0. Отсутствие отверстий 9.1. Решетчатое отверстие одиночное 9.2. Решетчатое отверстие двойное 9.3. Перегородка между отверстиями неполная
10. Отверстие в нижней части мышелковой ямки	10.0. Отсутствие отверстия 10.1. Наличие отверстия
11. Отверстия на горизонтальной поверхности височной кости	11.0. Отсутствие отверстий 11.1. Одно отверстие 11.2. Два отверстия 11.3. Более двух отверстий
12. Отверстия около средней части затылочного гребня	12.0. Отсутствие отверстий 12.1. Одно отверстие 12.2. Два отверстия 12.3. Более двух отверстий
13. Отверстие в затылочном предбугорье	13.0. Отсутствие отверстий 13.1. Одно отверстие 13.2. Два отверстия 13.3. Более двух отверстий
14. Отверстия в верхней части мышелковой ямки	14.0. Отсутствие отверстий 14.1. Одно отверстие 14.2. Два отверстия 14.3. Более двух отверстий
15. Надглазничные отверстия около заглазничного отростка	15.0. Отсутствие отверстий 15.1. Одно отверстие 15.2. Два отверстия 15.3. Более двух отверстий
16. Отверстия в лобной кости позади скуловых отростков	16.0. Отсутствие отверстий 16.1. Одно отверстие 16.2. Два отверстия 16.3. Более двух отверстий

- |   |   |
|---|---|
| 17. Переднее подбородочное отверстие  | 17.0. Отсутствие отверстий<br>17.1. Одно переднее подбородочное отверстие<br>17.2. Два передних подбородочных отверстия<br>17.3. Наличие дополнительных отверстий |
| 18. Резцовое подбородочное отверстие  | 18.0. Отсутствие отверстий<br>18.1. Одно резцовое подбородочное отверстие<br>18.2. Два резцовых подбородочных отверстия<br>18.3. Наличие дополнительных отверстий |
| 19. Отверстия в нижнечелюстной кости у внутреннего края альвеолы P <sub>1</sub> | 19.0. Отсутствие отверстий<br>19.1. Одно отверстие<br>19.2. Два отверстия<br>19.3. Более двух отверстий   |
| 20. Отверстие в передней части ямки жевательной мышцы около M <sub>2</sub>      | 20.0. Отсутствие отверстий<br>20.1. Одно отверстие<br>20.2. Два отверстия<br>20.3. Более двух отверстий   |
| 21. Отверстия в задней части ямки жевательной мышцы около суставного отростка   | 21.0. Отсутствие отверстий<br>21.1. Одно отверстие<br>21.2. Два отверстия<br>21.3. Более двух отверстий   |
| 22. Первый нижний премоляр  | 22.0. Отсутствие первого нижнего премоляра<br>22.1. Наличие первого нижнего премоляра   |

Локализация на черепе изученных неметрических признаков показана на рис. 2.

Все признаки, кроме медиальных 3, 6 и 13-го, фиксировались на левой и правой сторонах черепа. При работе использовался бинокулярный микроскоп “МБС 10”, увеличение 8 × 23.

Таким образом, всего в работе использовано 22 неметрических признака черепа, которые в общей сложности были описаны 79 фенами. Иссле-

дуемый материал делился на выборки по виду, полу и по географической локализации выборки.

Статистический анализ цифровых данных проводился с помощью пакета статистических программ Statistica 5.5 (StatSoft, Inc. 1995). Для оценки эпигенетического сходства между популяциями рассчитывалась средняя мера дивергенции (Mean Measure of Divergence – MMD) по формуле, предложенной Смитом (Smith, 1972) и

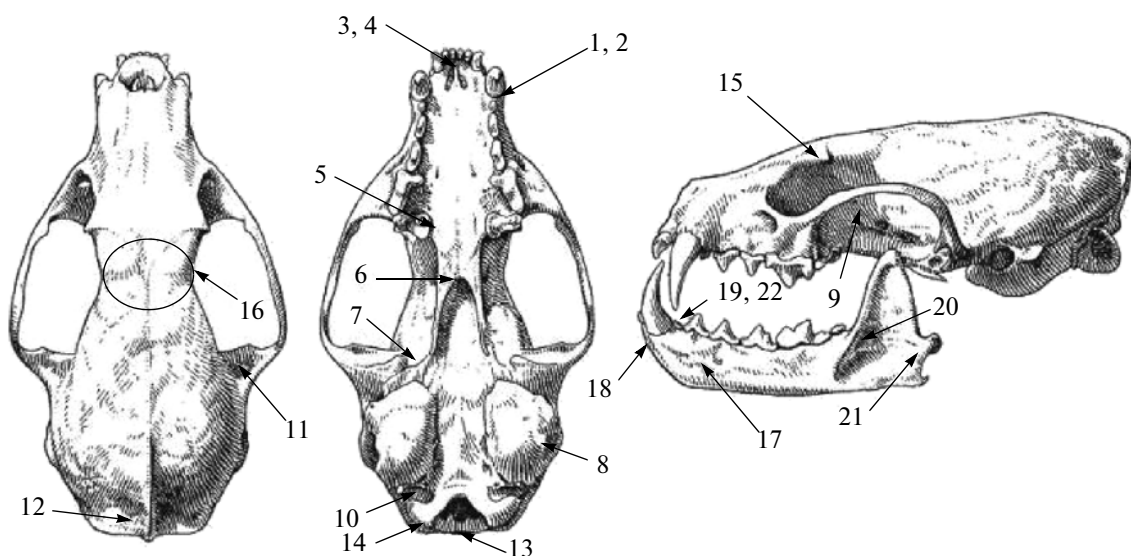


Рис. 2. Локализация исследованных неметрических признаков куниц на черепе. Описание признаков в разделе “Материал и методы”.

Таблица 1. Изученный материал

	Выборка	Географическое положение	Количество исследованных особей (в том числе самцов)	Коллекция (годы сбора)
<b>Американская куница</b>				
1	<i>M. americana</i>	П-ов Аляска, США; Монтана, США; Онтарио, Канада; п-ов Лабрадор, Канада	38 (19)	А (1952–1962); Б (1960–1961); Г (1864–1907)
2	<i>M. caurina</i>	Окрестности оз. Карибу, Британская Колумбия, Канада	6 (4)	А (1953)
<b>Лесная куница</b>				
3	Бранденбург	Окрестности г. Бранденбург, Восточная Германия	32 (23)	Е (1992–1998)
4	Верхняя Лужица	Окрестности г. Герлиц, Восточная Германия	20 (14)	Д (1966–1999)
5	Архангельск	Архангельская обл.	57 (27)	В (1954–1971)
6	Башкирия	Бассейн р. Белая, Башкирия	47 (28)	В (1957–1967)
7	Вологда	Вологодская обл.	50 (26)	В (1953–1973)
8	Кавказ	Кавказский заповедник	67 (33)	В (1954–1956)
9	Карелия	Республика Карелия	63 (35)	В (1959–1974)
10	Киров	Кировская обл.	63 (32)	В (1961–1971)
11	Ленинград	Ленинградская обл.	66 (34)	В (1960–1972)
12	Москва	Московская обл.	35 (21)	В (1907–1980)
13	Новгород	Новгородская обл.	62 (39)	В (1957–1971)
14	Пермь	Пермская обл.	48 (26)	В (1960–1967)
15	Печора	Печоро-Ильчский заповедник	62 (30)	В (1948–1962)
16	Свердловск	Шалинский р-н, Свердловская обл.	105 (60)	А (1964–1970); В (1949–1974)
17	Татарстан	Республика Татарстан	38 (22)	В (1949–1967)
18	Тобольск	Тобольский р-н, Тюменская обл.	41 (19)	В (1958–1962)
<b>Соболь</b>				
19	Алатау	Нагорье Кузнецкий Алатау	60 (35)	Б (1942)
20	Алдан	Верхний бассейн р. Алдан, Якутия	117 (70)	Ж (1960, 2005–2006)
21	Алтай	Окрестности г. Горноалтайск, Алтайский край	40 (26)	Б (1951–1952)
22	Ангара	Бассейн р. Ангара, Богучанский р-н, Красноярский край	55 (29)	Б (1941–1947)
23	Байкал	Байкальский заповедник	142 (74)	З (1995–1997, 2004–2006)
24	Вах	Бассейн р. Вах, ХМАО, Нижневартовский р-н	60 (30)	А (1979–1989)
25	В. Яна	Окрестности г. Верхоянск, Якутия	54 (31)	Ж (1962)
26	Демьянка	Бассейн р. Демьянка, Тюменская обл., Уватский р-н	60 (30)	А (1986–1987)
27	Камчатка	Полуостров Камчатка	76 (48)	Б (1941–1946)
28	Камчатка 19	Полуостров Камчатка	71 (37)	Б (1884–1890)

Таблица 1. Окончание

	Выборка	Географическое положение	Количество исследованных особей (в том числе самцов)	Коллекция (годы сбора)
29	Колыма	Нижний бассейн р. Колыма, Якутия	86 (44)	Ж (1972–1978, 2006–2007)
30	Красноярск	Окрестности г. Красноярск	44 (24)	Б (1892)
31	Мая	Нижний бассейн р. Мая, Якутия	56 (30)	А (1991)
32	Нарым	Окрестности с. Нарым, Парабельский р-н, Томская обл.	50 (23)	Б (1953–1954)
33	Олекма	Бассейн р. Олекма, Якутия	68 (44)	Ж (1961–2003)
34	Оленек	Бассейн р. Оленек, Якутия	151 (87)	А (1989); Ж (2005–2006)
35	Печора	Печоро-Илычский заповедник	42 (25)	В (1961–1962)
36	Томск	Окрестности г. Томск, Томская обл.	76 (39)	Б (1964–1965)
37	Тым	Бассейн р. Тым, Томская обл.	58 (32)	И (1982–1989)
38	Юган	Бассейн р. Юган, Ханты-Мансийский Автономный Округ, Сургутский р-н	68 (31)	А (1981–1985)

Примечание. А – Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург; Б – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; В – Зоологический музей МГУ, Москва; Г – Естественнонаучный музей, Берлин; Д – Зенкенбергский естественнонаучный музей г. Герлиц, Германия; Е – Дрезденский университет, Институт лесной ботаники и зоологии, г. Тарандт, Германия; Ж – Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск; З – Байкальский заповедник, п. Танхой, Бурятия; И – Всероссийский научно-исследовательский институт охоты и звероводства РАСХН, Киров.

впоследствии модифицированной Сьоволдом (Sjovold, 1977) и Хартманом (Hartman, 1980).

Для расчета MMD использовали трансформированные частоты встречаемости фенов ( $Q$ ):  $Q = \frac{1}{2} \sin^{-1}[1 - 2k/(n + 1)] + \frac{1}{2} \sin^{-1}[1 - 2(k + 1)/(n + 1)]$ ,

где  $k$  – частота встречаемости фена,  $n$  – число наблюдений (для билатеральных признаков количество изученных сторон черепа).

Расчет средней меры дивергенции (MMD) проводили по формуле:

$$MMD = 1/r \sum_{i=1}^r \{(Q_{1i} - Q_{2i})^2 - [1/(n_{1i} + 1/2) + 1/(n_{2i} + 1/2)]\},$$

где  $r$  – количество исследуемых признаков,  $Q_{1i}$  – трансформированная частота встречаемости фена  $i$  в выборке 1,  $n_{1i}$  – число наблюдений в выборке 1 (для билатеральных признаков количество изученных сторон черепа),  $Q_{2i}$  – трансформированная частота встречаемости фена  $i$  в выборке 2,  $n_{2i}$  – число наблюдений в выборке 2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Частота встречаемости фенов

У всех исследованных неметрических признаков черепа проявление фенов значимо ( $p < 0.05$ ) зависит от вида (табл. 2). Среди признаков с наибольшим значением критерия  $\chi^2$  Пирсона оказался признак 21 (отверстия в задней части ямки же-

**Таблица 2.** Встречаемость (%) некоторых фенотипов исследованных краниологических признаков соболя, лесной, американской и тихоокеанской куницы

Фены	$\chi^2$ Пирсона (df)	<i>M. martes</i>	<i>M. zibellina</i>	<i>M. americana</i>	<i>M. caurina</i>
21.0	970 (9)	45.4	12.2	43.4	16.7
21.3		2.6	25	3.9	0
9.1	826.1 (9)	82.8	43.5	10.5	0
9.2		15.2	46.2	77.6	100
11.0	816.5 (9)	18.9	3.9	11.8	33.3
11.3		12.3	45.6	25	0
4.0	741 (9)	90.9	53.8	86.8	83.3
4.1		8.2	32.6	13.2	16.7
8.1	622.1 (9)	87.4	53.8	97.4	100
8.2		12.3	45.7	2.6	0
15.0	549 (9)	12.2	21.2	55.3	41.7
15.2		24.6	9.7	2.6	8.3
17.1	421 (9)	12.5	2.7	1.3	0
17.2		55.9	82	76.3	75
14.1	399.3 (9)	55.2	31.3	43.4	91.7
14.3		10.1	31.5	17.1	0
2.0	222.9 (9)	48.2	31.5	78.9	100
2.1		42.6	51.2	17.1	0
10.0	142.6 (6)	80.1	64.4	71.1	50
10.1		19.7	35.5	28.9	50
3.1	135.5 (9)	5.7	4.5	28.9	66.7
3.3		74.7	82.1	36.8	16.7
12.0	133.6 (9)	31.7	26.5	32.9	83.3
12.1		11.1	18.8	13.2	0
18.1	130.9 (9)	40.3	27.3	21.1	16.7
18.3		9.3	18.3	19.7	41.7
16.0	45.2 (9)	52.6	49.2	80.3	58.3
16.1		36.8	39	14.5	41.7
5.1	43.7 (9)	12	10	6.6	0
5.3		58	64.6	85.5	75
6.0	42.6 (3)	3.4	6.7	26.3	16.7
6.1		96.6	93.3	73.7	83.3
7.0	41.4 (9)	22	24.5	35.5	16.7
7.1		73.3	67.6	64.5	83.3
13.1	27.4 (9)	12.1	9.6	13.2	16.7
13.2		31.2	24.5	13.2	33.3
22.0	20.9 (3)	11	15.3	7.9	0
22.1		89	84.7	92.1	100
1.0	19.2 (3)	2.7	5.2	1.3	0
1.1		97.3	94.8	98.7	100

Примечание. Описание фенотипов приведено в разделе "Материал и методы".

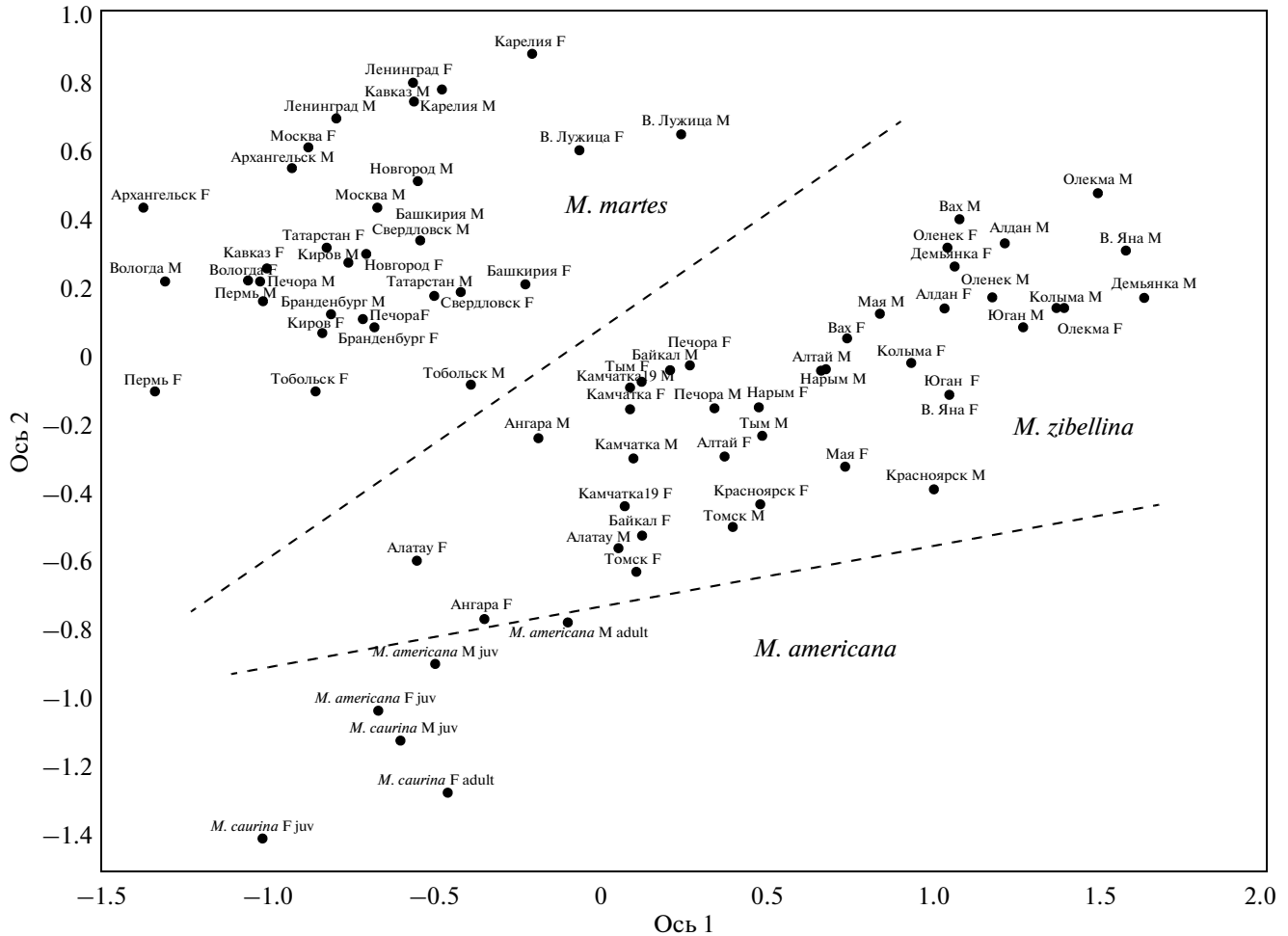


Рис. 3. Результаты многомерного шкалирования матрицы эпигенетических дистанций (MMD) между исследуемыми выборками соболя и куниц. Три оси, стресс 0.10. F – самки, M – самцы, juv – сеголетки, adult – взрослые особи.

вательной мышцы около суставного отростка): у лесной и американской куниц отверстия отсутствуют почти у половины особей (45 и 43 % соответственно), тогда как у соболя и тихоокеанской куницы таких животных 12 и 17% соответственно (табл. 2). У преобладающего числа особей лесной куницы (82%) признак 9 (решетчатое отверстие) проявляется в виде одного отверстия, тогда как среди соболей животных с одним отверстием 43%, американских куниц 10.5%, а все исследованные особи тихоокеанской куницы имеют двойное решетчатое отверстие. У большинства исследованных куниц дополнительные резцовые отверстия (признак 4) отсутствуют, тогда как у соболя только 54% животных с этим феном. Также среди трех видов куниц большинство особей имеют одно дополнительное отверстие лицевого канала (признак 8), среди соболей таких животных только чуть больше половины (табл. 2). Признаки, характеризующие олигодентию (1 и 22), имеют самое низкое значение критерия  $\chi^2$  Пирсона, доля особей с отсутствием первых верхнего и

нижнего премоляров между видами варьирует слабо (табл. 2).

### Эпигенетические дистанции

Результаты анализа средней меры дивергенции между исследованными популяциями куниц показали, что наименьшие значения дистанции достигают между выборками самцов и самок из одной географической точки (максимальные значения эпигенетических дистанций между самцами и самками у верхоянских соболей ( $MMD = 0.068$ ) и карельских лесных куниц ( $MMD = 0.057$ )). Также относительно невысокие значения дистанций получены при сравнении популяций внутри вида. Значения  $MMD$  между географическими выборками для американских куниц не превышают 0.104 (между самцами американской и тихоокеанской куницы). Среди лесных куниц наиболее удаленными по результатам анализа значений  $MMD$  оказались популяции из Восточной Германии ( $MMD_{max} = 0.197$  между



**Таблица 3.** Эпигенетические дистанции (среднее, минимум; максимум) при внутри- и межвидовом сравнении исследуемых видов куниц

Вид	Количество исследуемых выборок (без разделения по полу)	<i>M. americana</i>	<i>M. martes</i>	<i>M. zibellina</i>
<i>M. americana</i>	2	0.031 (0.001, 0.104)		
<i>M. martes</i>	16	0.188 (0.091, 0.394)	0.07 (0.001, 0.197)	
<i>M. zibellina</i>	20	0.222 (0.044, 0.469)	0.197 (0.046, 0.514)	0.092 (0.001, 0.318)

Примечание. По диагонали даны значения при межпопуляционных сравнениях внутри вида.

выборками Верхней Лужицы, Саксония и куницами Вологодской обл. для самцов;  $MMD_{max} = 0.171$  между выборками окрестности г. Бранденбург, Восточная Германия и куницами Московской обл. для самок). Несколько выше оказались значения эпигенетических дистанций между популяциями соболя.  $MMD_{max}$  для самок достигает значения 0.318 между выборками бассейна р. Олекмы и нагорья Кузнецкий Алатау,  $MMD_{max}$  для самцов равно 0.270 для выборок п-ва Камчатка и бассейна р. Верхняя Яна.

Наибольшие значения эпигенетических дистанций получены при межвидовом сравнении, где верхняя граница средней меры дивергенции достигает значения 0.514 (между популяциями лесной куницы и соболя, табл. 3).

Результаты многомерного шкалирования матрицы эпигенетических дистанций представлены на рис. 3. Расположение исследуемых выборок в пространстве первых двух осей достаточно видоспецифично — вдоль первой оси можно отметить разделение соболя и куниц, вдоль второй оси разделяются выборки лесной и американской куницы. По результатам кластерного анализа матрицы эпигенетических дистанций методом непарного взвешенного среднего выделяются три крупных кластера, в которых исследуемые выборки также расположены по видам (рис. 4). Американские куницы внутри кластера разделяются по возрасту — на сеголеток, к которым также относятся исследуемые особи вида *M. caurina*, и взрослых особей. При рассмотрении дистанций между выборками лесной куницы интересно отметить, что две ис-

следованные выборки куниц из Восточной Германии попали в противоположные ветви кластера. Значения  $MMD$  между выборками Верхней Лужицы и Бранденбурга для самцов составили 0.115, для самок 0.133, что может говорить о достаточно высокой степени изолированности отдельных популяций лесной куницы на территории Восточной Германии. Полученные данные согласуются с результатами других исследователей (Ansorge, 1992), которые также отмечали высокую степень краниологической дивергенции между популяциями лесных куниц Саксонии. Возможно, это связано с фрагментарностью лесных массивов на территории центральной Европы, а также высокой степенью развития сети населенных пунктов и скоростных автомагистралей, что приводит к определенной изолированности отдельных популяций лесной куницы.

Исследованные выборки соболя разделились на два кластера, в один из которых преимущественно попали выборки центральной части Западной Сибири и Якутии, во втором кластере оказались популяции, населяющие Камчатку, Прибайкалье, Северный Урал и юго-восток Западной Сибири (рис. 4). Примечательно, что камчатские выборки 19 в. и 40-х годов 20 в. имеют очень низкие эпигенетические дистанции между собой ( $MMD$  для самцов 0.015,  $MMD$  для самок 0.001), что может говорить об отсутствии хронографической изменчивости в проявлении неметрических признаков черепа соболя.

Значения эпигенетических дистанций между выборками соболя и лесной куницы из Печоро-Ильчского заповедника составили 0.099 для са-

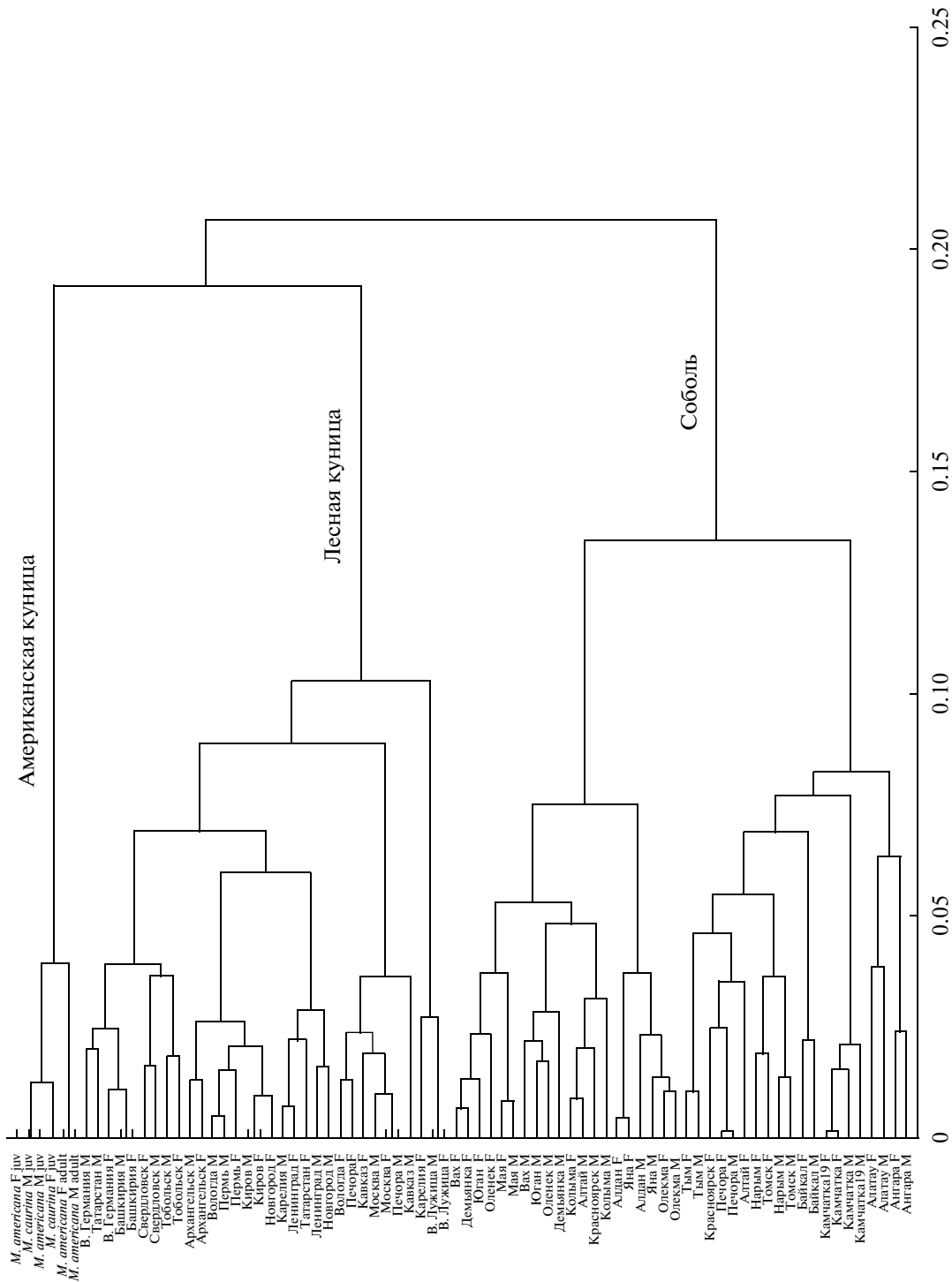


Рис. 4. Результаты кластерного анализа матрицы эпигенетических дистанций (MMD) между исследуемыми выборками соболя и куниц. Метод невзвешенного попарного арифметического среднего.

мок и 0.124 для самцов, то есть, несмотря на одинаковые условия обитания и возможную межвидовую гибридизацию, виды в зоне трансгрессии сохраняют специфичность проявления краниологических признаков.

Таким образом, исследуемые виды рода *Martes* имеют выраженную видоспецифичность проявления изученных краниологических признаков. У соболя степень эпигенетической изменчивости несколько выше, чем у лесной куницы. Возмож-

но, это связано с особенностью исследуемого материала: в данной работе ареал лесной куницы представлен преимущественно восточной частью, тогда как ареал соболя охвачен достаточно полно. По данным других авторов, исследовавших генетические особенности (Пищулина, 2013) и одонтоглифическую изменчивость (Гимранов, 2012) рода *Martes* у соболя также наблюдается более высокая степень варибельности исследуемых свойств, чем у лесной куницы.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Соболь, лесная и американская куницы, вместе с японским соболем (*M. melampus*) представляют собой аллопатрические виды куниц, занимающие аналогичные экологические ниши в пределах своего ареала и имеющие очень высокое морфологическое сходство между собой. Предполагается, что эти современные виды куниц произошли от общего предка приблизительно в середине плейстоцена, причем, основываясь на данных по ископаемому материалу и морфологии современных видов, Хелен Андерсон предположила, что лесная куница является более древней формой, от которой произошли соболь, японский соболь и американская куница (Anderson, 1970). Хагмейер предлагал на основании сходства краниальных признаков, аллопатричности ареалов и сходстве экологических характеристик объединить соболя, американскую, лесную куниц и, возможно, японского соболя в один циркумбореальный вид (Hagmeier, 1961). Хелен Андерсон (Anderson, 1970) на основании филогенетического исследования видов рода *Martes* предлагала рассматривать эти четыре вида куниц как надвид по Майру, который есть “монофилетическая группа полностью или почти полностью аллопатрических видов, которые слишком сильно различаются морфологически, чтобы их можно было объединить в один вид” (Майр, 1968).

Павлинин (1962), проводивший сравнительное исследование морфологии американской куницы с соболем и лесной куницей, отмечает, что американская куница имеет признаки как соболя (окраска меха и опушенные ступни лап), так и куницы (длинный хвост). Различные краниологические признаки и строение бакулума достаточно широко варьируют у всех трех видов и поэтому не могут служить четким диагностическим критерием. Автор предполагает, что “от единой когда-то в Азии и Америке соболевидной формы куницы произошли современные соболь и американская куница (при этом родиной предковой формы могло быть и западное полушарие)” (Павлинин, 1962).

Использование современных молекулярных методов при исследовании видов рода *Martes* несколько затруднено из-за высокого межвидового геномного сходства, однако большинство исследу-

вателей предполагают, что соболь является одним из самых “молодых” видов среди настоящих куниц (Hosoda et al.; 2000, Koenfli et al., 2008; Sato et al., 2009). По данным одних авторов (Hosoda et al., 2000; Koenfli et al., 2008) позже всего произошла дивергенция соболя и лесной куницы, американская куница и японский соболь как виды сформировались несколько ранее. Однако результаты исследования Сато с соавторами (Sato et al., 2009) подтверждают гипотезу Хелен Андерсон о происхождении современных настоящих куниц от лесной куницы, тогда как американская куница, соболь и японский соболь как виды сформировались несколько позже.

По результатам данного исследования краниологической изменчивости видов рода *Martes* можно заключить, что проявление неметрических признаков черепа видоспецифично у изученных видов настоящих куниц. У соболя краниологическая изменчивость внутри вида несколько выше, чем у лесной куницы. По причине небольшого материала по североамериканским куницам сложно сделать убедительные выводы о краниологической изменчивости этих видов. Однако, согласно полученным предварительным результатам американская куница в проявлении неметрических признаков черепа отличается от евроазиатских видов куниц, что фиксируется даже на небольшом материале. При межвидовом сравнении популяций сильнее всего обособляется соболь. Сложно судить, является ли этот результат подтверждением того, что соболь как вид сформировался позже других видов рода *Martes*. Полученный уровень эпигенетических различий между евразийскими и североамериканскими видами не превышает уровня различий между видами, обитающими на одном континенте. Возможно, более полный материал по ареалу лесной, американской и тихоокеанской куниц, а также включение в исследование японского соболя (*Martes melampus*) позволят уточнить филогеографию видов рода *Martes*.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь в работе с краниологическими коллекциями Г. Анзорге (Герлиц, Германия), Г.Ф. Барышникову (Санкт-Петербург), А.С. Валенцеву (Петропавловск-Камчатский), И.Я. Павлинову (Москва), В.М. Сафронову (Якутск), А.А. Сеницыну (Киров), В.И. Сутуле (Танхой), Н.Г. Ерохину, Т.П. Коровой (Екатеринбург).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ и администрации Свердловской области (13-04-96046) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (12-П-45-2002).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов А.А., Барышников Г.Ф., 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб. С. 218–225.
- Гентнер В.Г., Наумов Н.Н., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г., 1967. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа. Т. II. С. 507–584.
- Граков Н.Н., 1972. Эпигенетические особенности внутривидовых группировок лесной куницы // Экология. № 5. С. 12–18.
- Граков Н.Н., 1981. Лесная куница. М.: Наука. 107 с.
- Гимранов Д.О., 2012. Ретроспективный эколого-фаунистический анализ горностаевых в Южно-Уральском регионе. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород. 26 с.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Монахов Г.И., 1976. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Труды ВНИИОЗ. Вып. 26. С. 54–86.
- Монахов В.Г., 2009. Особенности размерной структуры популяций лесной куницы (*Martes martes* Linnaeus, 1758) в ареале // Доклады Академии наук. Т. 427. № 3. С. 420–422.
- Павлинин В.Н., 1962. К морфологической характеристике американской куницы (*Martes americana* Turton) // Труды Института биологии АН СССР, Уральский филиал. Вып. 29. С. 57–69.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л., 1979. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика соболя (*Martes zibellina* L.) на территории СССР // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 18. С. 241–256.
- Пищулина С.Л., 2013. Взаимодействие популяций лесной куницы и соболя в зоне симпатрии: генетический аспект. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 24 с.
- Ранюк М.Н., Монахов В.Г., 2011. Изменчивость краниологических признаков в популяциях соболя (*Martes zibellina*), возникших в результате акклиматизации // Зоологический журнал. Т. 90. № 1. С. 82–96.
- Ромер А.Ш., 1939. Палеонтология позвоночных. М.-Л.: Госоптехиздат. 414 с.
- Anderson E., 1970. Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae) // Acta Zoologica Fennici. V. 130. P. 1–132.
- Ansorge H., 1992. Craniometric variation and nonmetric skull divergence between populations of the Pine marten, *Martes martes*. Abh. Ber. Naturkundemus, Gortlitz. V. 66. P. 9–24.
- Carr S.M., Hicks S.A., 1997. Are there two species of pine marten in North America? Genetic and evolutionary relationships within *Martes* // *Martes: Taxonomy, Ecology, Techniques, and Management*. Provincial Museum of Alberta, Edmonton. P. 15–28.
- Clark T.W., Anderson E., Douglas C., Strickland M., 1987. *Martes Americana* // *Mammalian species*. V. 289. P. 1–8.
- Hagmeier E.M., 1961. Variation and relationship in North American marten // *Canadian Field-Naturalist*. V. 75. № 3. P. 122–138.
- Hartman S.E., 1980. Geographic variation analysis of *Didomys ordii* using nonmetric cranial traits // *Journal of mammology*. V. 61. № 3. P. 436–448.
- Hosoda T., Suzuki H., Harada M., Tsuchiya K., Lan H., et al., 1997. Phylogenetic relationships within *Martes* based on nuclear ribosomal DNA and mitochondrial DNA // *Martes: Taxonomy, Ecology, Techniques, and Management*. Provincial Museum of Alberta, Edmonton. P. 3–14.
- Hosoda T., Suzuki H., Harada M., Tsuchiya K., Han S.-H., et al., 2000. Evolutionary trends of the mitochondrial lineage differentiation in species of genera *Martes* and *Mustela* // *Genes and Genetic Systems*, V. 75. P. 259–267.
- Koepfli K.P., Deere K.A., Slater G.J., Begg C., Begg K., et al., 2008. Multigene phylogeny of the Mustelidae: resolving relationships tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation // *BMC Biology*. V. 6. № 10.
- Monakhov V.G., 2011. *Martes zibellina* (Carnivora: Mustelidae) // *Mammalian species*. V. 43 № 876. P. 75–86.
- Merriam C.H., 1890. Description of twenty-six new species of North American Mammals. *North American Fauna*. V. 4. P. 1–55.
- Reig S., 1992. Geographic variation in pine marten (*Martes martes*) and beech marten (*M. foina*) in Europe // *Journal of mammology*. V. 73. № 4. P. 744–769.
- Sato J.J., Wolsan M., Minami S., Hosoda T., Sinaga M.H., et al., 2009. Deciphering and dating the red panda's ancestry and early adaptive radiation of Musteloidea // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V.53. P. 907–922.
- Sjovold T., 1977. Non-metrical divergence between skeletal populations. *Ossa* 4. Suppl. 1. P. 1–133.
- Smith C.A.B., 1972. Review of T.S. Constandse Westermann: Coefficients of Biological Distance // *Annals of Human Genetics*. № 36. P. 241–245.
- Turton W., 1806. A general system of nature, through the three grand kingdoms of animals, vegetables, and minerals London, Lackington and Allen. V. 7.
- Wozencraft W., 2005. Order Carnivora. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. (D.E. Wilson and D.M. Reeder, eds.), 3<sup>rd</sup> ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 532–628.
- Wright Ph.L., 1953. Intergradation between *Martes americana* and *Martes caurina* in Western Montana // *Journal of Mammalogy*. V. 34. № 1. P. 74–86.

**CRANIOLOGIC VARIABILITY OF EURASIAN (SABLE AND PINE MARTEN)  
AND NORTH AMERICAN (AMERICAN MARTEN) SPECIES  
OF THE GENUS *MARTES***

**M. N. Ranyuk, V. G. Monakhov**

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia  
e-mail: ranyuk@ipae.uran.ru*

The craniologic variability of closely related species – pine marten *Martes martes*, American marten *M. americana*, and sable *M. zibellina* – were studied based on 22 nonmetric characters of skulls in 2344 individuals. All three *Martes* species have species-specific epigenetic variability. Sables stand apart most of all from others martens. The degree of epigenetic variability is the highest in the sable populations. American martens significantly differ from Eurasian species; this fact is noted when analyzing even the small number of samples.

*Keywords:* sable, pine marten, American marten, epigenetic distances, craniological characters