

УДК 575.2:576.3:599.742.4

БИОМЕХАНИЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИАЛЫ КЛЫКА И ХИЩНОГО ЗУБА У ЛИНИЙ АМЕРИКАНСКИХ НОРОК (*NEOGALE VISON* SCHREBER 1777) ПОСЛЕ ИХ СЕЛЕКЦИИ ПО ПРИЗНАКАМ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ В СРАВНЕНИИ С ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИЕЙ И БЛИЗКИМИ ВИДАМИ

© 2024 г. А. Г. Васильев^{а,*}, И. А. Васильева^а, М. В. Чибиряк^а,
Н. А. Лохнева^а, О. В. Трапезов^{б,с,**}

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^бФедеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН,
пр. акад. Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090 Россия

^сНовосибирский государственный университет, ул. Пирогова 1, Новосибирск, 630090
Россия

*e-mail: vag@ipae.uran.ru

**e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 16.01.2024 г.

После доработки 28.02.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

Выявлены различия между линиями агрессивных и ручных американских норок (*Neogale vison* Schreber 1777), возникшие в итоге селекции по признакам оборонительного поведения (16–17 поколений), по биомеханическим индексам нижней челюсти, характеризующим механические потенциалы клыка и хищного зуба. Результаты согласуются с теорией дестабилизирующего отбора академика Д. К. Беляева: наряду с увеличением изменчивости функций и дестабилизацией исторически сложившейся системы их половых различий (полового диморфизма), у линии ручных норок сформировались новые биомеханические особенности нижней челюсти. Контрольная линия неселектированных норок, не затронутых отбором, напротив, сохранила существенные половые различия по биомеханическим индексам. Различия по биомеханическим показателям между американскими норками из канадской природной популяции и линиями агрессивных и ручных особей выражены слабее, чем между указанными линиями. Выявлены различия между американской норкой, европейской норкой (*Mustela lutreola* L. 1758) и колонком (*M. sibirica* Pallas 1773) по биомеханическим потенциалам клыка и хищного зуба нижней челюсти, отражающим специализацию рода *Neogale* и специфику охотничьего поведения видов. У инвазионного вида – американской норки – преобладает механический потенциал (МР) клыка, а у европейской норки и колонка – МР хищного зуба, что может обеспечить расхождение их трофических ниш и способствовать сохранению автохтонных видов в зонах их симпатрии с *N. vison*.

Ключевые слова: норка, колонок, нижняя челюсть, сила укуса, изменчивость, domestикация

DOI: 10.31857/S0044513424070074, **EDN:** ufjqcw

Феномен domestикации издавна представляет интерес для исследователей, особенно после публикации труда Ч. Дарвина (Darwin, 1868). Проблема возникновения быстрого селективного отклика на отбор по признакам оборонительного поведения животных тесно связана с проблемой становления морфогенетических эффектов domestикации (Беляев, 1979; Belyaev, 1979; Трут, 1981; Трапезов, 1987; Беляев, Трут, 1989; Kaiser et al.,

2015; Singh et al., 2017). Согласно полученным данным (Трапезов, 2012; Singh et al., 2017; Трут и др., 2021), скорость процессов морфогенетической перестройки, выявленная при domestикации у пород собак, серебристо-черных лисиц, американских норок, серых крыс и других объектов, как правило, высока. Выявленная за историческое время на примере пород собак морфологическая дифференциация превысила уровни морфологического

разнообразия не только их предковых форм (волк, койот и шакал), но была сопоставима с разнообразием основных представителей всего отряда хищных млекопитающих (Drake, Klingenberg, 2010). Морфометрические различия между линиями ручных и агрессивных американских норок проявляются уже после нескольких поколений отбора по признакам оборонительного поведения (Харламова и др., 2000). Такие быстрые преобразования domesticiрованных видов, вероятно, не могут быть обусловлены исключительно селекцией влияющих на процессы морфогенеза случайных мутаций генома (Kukekova et al., 2018). Во-первых, у разных видов при селекции наблюдаются часто сходные морфогенетические изменения (Wilkins et al., 2014; Singh et al., 2017; Lord et al., 2020), а, во-вторых, размах направленных морфологических изменений за такое короткое время (число поколений) оказывается слишком большим.

Можно предполагать, что альтернативным вероятным фактором ускорения селективного отклика могут быть морфогенетические процессы, инициированные стресс-индуцированными эпигенетическими изменениями (метилирование ДНК, транспозиции мобильных элементов генома и др.), ведущая роль которых в микроэволюционных процессах все шире обсуждается в последнее десятилетие (Jablonka, Raz, 2009; Burggren, 2016; Donelan et al., 2020). Такой механизм быстрых генетических, эпигенетических, морфогенетических и этологических перестроек экспериментальных животных хорошо согласуется с идеей дестабилизирующего отбора, предложенной академиком Беляевым (Беляев, 1979; Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989). Данный механизм позволяет дополнить теорию дестабилизирующего отбора новыми молекулярно-генетическими данными (Kukekova et al., 2018; Трут и др., 2021) и эпигенетическими представлениями (Jensen, 2013; Burggren, 2016; Bošković, Rando, 2018) о природе данного феномена.

Ранее на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН в итоге селекции по признакам оборонительного поведения были получены линии агрессивных и ручных американских норок. При их дальнейшем морфометрическом сравнении (Харламова и др., 2000) остались практически неизученными биомеханические характеристики нижней челюсти, связанные с силой укуса (bite force) и охотничьим поведением животных. Представляет интерес сравнить эти характеристики клеточных американских норок с таковыми у природных представителей вида, а также других видов кунных (Carnivora, Mustelidae).

При сравнении линий американской норки осталось неясным как изменение формы нижней челюсти после экспериментальной

“доместикации” норок сопряжено с ее биомеханическим функционированием? Еще один неизученный аспект – возрастает ли механический потенциал, пропорциональный “силе укуса” (bite force) животных, после селекции в линии агрессивных норок и снижается ли этот потенциал у ручных особей? Важно также оценить, повлияла ли направленная селекция на функциональные половые различия мандибул у представителей разных линий? Достигает ли уровень достигнутых функциональных мандибулярных различий между линиями агрессивных и ручных норок уровня половых различий? Проявляются ли различия в биомеханическом потенциале мандибул у инвазионного вида – американской норки и близких к ней европейских автохтонных видов-конкурентов? Поэтому представляло интерес провести дополнительные исследования, используя новый материал по американской норке, полученный после 16–17 поколений селекции.

В этой связи отметим, что в ряде публикаций представлены подходы к прямой и косвенной оценке силы укуса и усилий, приходящихся на зубы (резцы, клыки, моляры) разных видов млекопитающих. Эти подходы предусматривают использование разных мандибулярных функциональных индексов (Christiansen, 2008; Blanco et al., 2011; Anderson et al., 2014; Cornett et al., 2015; Васильев и др., 2016; Gálvez-López, Cox, 2022). Поэтому представляет несомненный интерес оценить также биомеханические особенности нижней челюсти экспериментальных линий американской норки, связанные с селективным процессом по признакам оборонительного поведения.

Цель работы – сравнительная оценка биомеханики питания и механического потенциала в области клыка (c) и хищного зуба (m1) американских норок на основе морфофункциональных мандибулярных индексов нижней челюсти самцов и самок линий агрессивных и ручных животных, полученных в итоге селекции по признакам оборонительного поведения. Особый интерес представляло сравнить их показатели с характеристиками неселектированных норок и особей природных популяций вида из Канады, а также близких видов кунных – европейской норки (*Mustela lutreola* L. 1758) и колонка (*M. sibirica* Pallas 1773).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использован коллекционный краниологический материал по двум линиям агрессивных (самцы 69, самки 51) и ручных (самцы 30, самки 31) особей американской норки, полученным в итоге 16–17 поколений селекции по признакам оборонительного поведения на экспериментальной

звероферме при Институте цитологии и генетики СО РАН под руководством О. В. Трапезова (1987, 2012). В качестве условного контроля для сравнения с экспериментальными линиями использовали неселектированных норков (самцы 142, самки 113), которые параллельно с ними содержались на звероферме. Все животные представлены сходными по возрасту (7 мес.) сеголетками и получены течением одного сезона (в ноябре). Дополнительно для сравнения изучены музейные выборки мандибул самцов природной популяции американской норки из провинции Альберта в Канаде (1933 г.) 16 экз. (возраст от 1+ до 3+) и двух выборок относительно близких видов куньих (Carnivora, Mustelidae) из Музея Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург: европейская норка 7 экз. и колонок 10 экз.

Объекты исследования – ветви нижней челюсти (цифровые фото) американских норков (и близких видов) с буккальной стороны (рис. 1), которая является частью кормодобывающих органов и участвует как в первичной биомеханике захвата добычи во время охоты, так и в обработке этой добычи в процессе питания. При работе с изображениями частично применили методы геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011). Изображения получены с помощью фотоаппарата Canon EOS6000, установленного на штативе, при разрешении 1809 x 1179 пикселей. На фотографиях в программах tpsUtil и tpsDig2 (Rohlf, 2017, 2017a) разместили 23 гомологичные ландмарки (landmarks – LM), а также 8 полуландмарок (semi-landmarks – SM) и две масштабирующие ландмарки на делениях линейки (см. рис. 1a). С помощью программы CoordGen6f пакета IMP (Zelditch et al., 2004) центроидные размеры – CS (centroid size) представили в миллиметрах.

Схема основных измерений буккальной стороны ветви нижней челюсти американской норки для дальнейшего вычисления четырех мандибулярных индексов, косвенно характеризующих механические потенциалы в области клыка *c* (canine) и первого нижнего моляра *m1* – хищного зуба (carnassial), приведена на рис. 1b. Промеры и указанные их сокращенные наименования (в небольшой модификации) соответствуют промерам, предложенным в работе Гальвеца-Лопеца и Кокса (Gálvez-López, Cox, 2022), взятым: *A* – длина от передней альвеолы клыка (LM 3) до верхнего заднего края мыщелка сочленовного отростка (LM 19) – соответствует промеру “out.c” – внешнее плечо рычага пары сил (out-lever) при биомеханическом анализе; *B* – длина от середины основания первого моляра *m1* (нижнего хищного зуба) LM 13 до точки LM 19 на мыщелке сочленовного

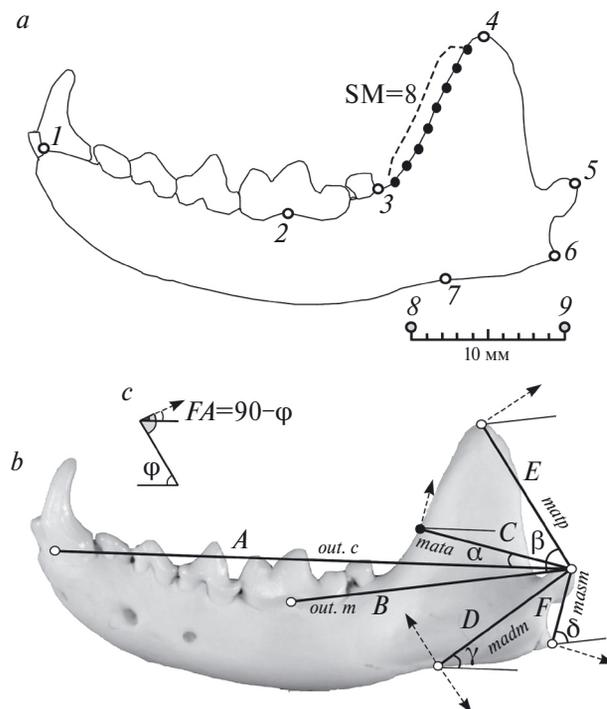


Рис. 1. Схема расположения на буккальной стороне мандибулы американской норки: *a* – ландмарки LM (1–7), полуландмарки SM ($n = 8$) и масштабирующие ландмарки (8, 9); *b* – промеров *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *F* (по: Gálvez-López, Cox, 2022) и углов α , β , γ , δ для вычисления индексов механических потенциалов клыка и хищного зуба (обозначения и пояснения см. в тексте) и *c* – способ вычисления угла направления силы – FA (по: Cornett et al., 2015). Стрелки – направления биомеханических сил внутренних плеч.

отростка – соответствует промеру “out.m” – короткое внешнее плечо рычага; *C* – длина от точки LM 19 до третьей от LM 16 полуландмарки (SM) – соответствует промеру “mata” – оценка механического преимущества за счет переднего височного мускула (mechanical advantage of the m. temporalis anterior); *D* – длина от LM 19 до вентрального края мандибулы в точке LM 22, соответствует промеру “madm” – оценка механического преимущества за счет нижнего (глубокого) массетерного мускула (mechanical advantage of the deep m. masseter); *E* – длина от LM 19 до вершины венечного отростка (LM 17) – соответствует промеру “matp” – оценка механического преимущества за счет заднего височного мускула (mechanical advantage of the m. temporalis posterior); *F* – длина от LM 5 до заднего края углового отростка LM 21 – соответствует промеру “masm” – оценка механического преимущества за счет верхнего массетерного мускула (mechanical advantage of the superficial masseter).

Указанные промеры *A*, *B*, *C*, *D*, *F* и величины углов между ними α , β , γ , δ (рис. 1b) измерили

Таблица 1. Индексы механических потенциалов (MP) клыка и хищного зуба и величины центроидных размеров (CS) мандибулы у сравниваемых линий и канадской природной популяции американской норки, а также у близких видов – европейской норки и колонка

Вид, линия, пол (экз.)	Механические потенциалы (MP) клыка и хищного зуба				Центроидный размер (CS), мм
	MP $_{adm}$ на клык	MP $_{matp}$ на хищный зуб	MP $_{mata}$ на клык	MP $_{asm}$ на хищный зуб	
<i>Neogale vison</i> :					
AM (69)	0.178±0.001	0.539±0.003	0.077±0.001	0.285±0.003	105.25±0.43
AF (51)	0.174±0.002	0.522±0.003	0.076±0.002	0.283±0.003	90.97±0.38
A (120)	0.176±0.001	0.532±0.002	0.076±0.001	0.284±0.002	99.18±0.71
NM (142)	0.173±0.001	0.532±0.002	0.080±0.001	0.270±0.002	104.23±0.30
NF (113)	0.169±0.001	0.528±0.003	0.076±0.001	0.293±0.002	89.88±0.26
N (255)	0.171±0.001	0.530±0.002	0.078±0.001	0.280±0.001	97.87±0.49
TM (30)	0.162±0.002	0.544±0.005	0.088±0.003	0.263±0.004	100.49±0.75
TF (31)	0.159±0.001	0.524±0.005	0.082±0.004	0.271±0.003	86.16±0.52
T (61)	0.160±0.001	0.534±0.004	0.085±0.003	0.267±0.003	93.25±1.03
Can (16)	0.171±0.002	0.548±0.006	0.093±0.003	0.278±0.003	103.53±1.45
<i>M. lutreola</i> (7)	0.155±0.003	0.572±0.008	0.096±0.003	0.269±0.010	90.06±1.94
<i>M. sibirica</i> (9)	0.148±0.003	0.577±0.004	0.108±0.002	0.291±0.005	83.28±1.60

Примечания. Линии американской норки (*Neogale vison*): A – агрессивные (AM – самцы, AF – самки), N – неселективированные (NM – самцы, NF – самки), T – ручные (TM – самцы, TF – самки); Can – канадская природная популяция *N. vison* (самцы); *Mustela lutreola* – европейская норка (самцы); *M. sibirica* – колонок (самцы).

на основе заданного протокола с указанными парами номеров ландмарков с помощью модуля tmorphogen6 пакета прикладных программ IMP (Zelditch et al., 2004). По промерам вычислили морфофункциональные мандибулярные индексы в виде отношений по аналогии с тем, как это было ранее выполнено для других млекопитающих (Anderson et al., 2014; Васильев и др., 2016; Gálvez-López, Cox, 2022). Затем вычислили показатели механического потенциала (MP – mechanical potential) клыка и хищного зуба, умножая данные индексы на косинусы углов направления силы (FA – force angle) в радианах (Rad) в соответствии с рекомендациями Р. Корнетта с соавт. (Cornett et al., 2015) по сходным формулам: $MP_{mata} = (C/A) \cdot \cos(\text{Rad}(90 - \alpha))$; $MP_{matp} = (E/B) \cdot \cos(\text{Rad}(90 - \beta))$; $MP_{adm} = (D/A) \cdot \cos(\text{Rad}(90 - \gamma))$; $MP_{asm} = (F/B) \cdot \cos(\text{Rad}(90 - \delta))$. Способ вычисления угла направления силы (FA), как разности от вычитания из прямого угла в точке приложения силы величины накрест лежащего угла (ϕ), который был ранее предложен Корнеттом с соавт. (Cornett et al., 2015), представлен на рис. 1c. Отметим, что возможны также алгебраические способы вычисления значений углов (см. Cornett et al., 2015).

В табл. 1 приведены оценки механических потенциалов (MP) клыка для массивно-артикулярного ($_{adm}$) и переднего темпорально-артикулярного ($_{mata}$) внутренних плеч по отношению к внешнему ($_{out.c}$) плечу приложения сил,

а также механических потенциалов хищного зуба для заднего темпорально-артикулярного ($_{matp}$) и ангулярно-артикулярного ($_{asm}$) внутренних плеч по отношению к другому общему внешнему ($_{out.m}$) биомеханическому плечу (см. рис. 1b). Поясним, что в таблице размещены средние величины соответствующих механических потенциалов (MP) с учетом их стандартных ошибок ($\pm SE$), полученные для самцов и самок трех сравниваемых линий американской норки, самцов природной популяции этого вида из Канады и самцов европейской норки и колонка. Поскольку мы использовали индексы – относительные величины, влияние возраста и размеров особей на индексы в выборке природных норок не выражено (все индексы не имели значимых связей с величиной CS).

Статистическую значимость различий при множественном сравнении выборок оценили с помощью двухфакторных дисперсионных анализов (Two-way ANOVA). При дисперсионных анализах и корреляционных расчетах предварительно использовали W-тест Шапиро–Уилка (Shapiro–Wilk test) для проверки соответствия переменных нормальному закону распределения. Для получения интегральной оценки и интерпретации межгрупповой изменчивости нескольких переменных провели непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) на основе 10 000 повторных перестановок (Anderson, 2001). Для снятия вероятного эффекта влияния

разных объемов выборок на проявление изменчивости в сравниваемых группах предварительно произведено их случайное выравнивание по минимальному числу наблюдений – во всех выборках число особей составило 30 экз. Парные сравнения выполнили с помощью апостериорного Q-теста Тьюки–Крамера (post-hoc Tukey–Kramer's Q-test). Для оценки иерархической структуры отношений выборок использовали кластерный анализ методом UPGMA – невзвешенного парного связывания по средним значениям. Расчеты осуществили с помощью пакетов прикладных программ TPS (Rohlf, 2017, 2017a), PAST 4.12 (Hammer et al., 2001) и IMP 6.0 (Zelditch et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из табл. 1 следует, что наибольшие величины механического потенциала MP_{madm} на клык за счет нижнего (глубинного) массетера (*madm*) пришлось на выборки агрессивных самцов и самок, причем неселектированные норки обоих полов приближаются к ним по величине данного показателя, как и природная серия из Канады. Примечательно, что половые различия у особей всех трех линий статистически незначимы: у агрессивных – $Q = 2.288$ ($p = 0.6707$), у ручных – $Q = 1.615$ ($p = 0.9151$) и у неселектированных – $Q = 2.509$ ($p = 0.5655$). При этом самцы канадских норок значительно отличаются от агрессивных и ручных самцов (соответственно $Q = 4.358$ ($p = 0.0337$) и $Q = 5.368$ ($p = 0.0028$)), но сходны с неселектированными самцами ($Q = 1.471$, $p = 0.9447$). Достоверно наименьшие значения этого показателя проявились у двух близких видов – европейской норки и колонка (см. табл. 1). Относительно экспериментальных селектированных линий американской норки можно заключить, что у агрессивных животных показатель MP_{madm} формально несколько возрос по отношению к исходным неселектированным и природным канадским норкам, хотя значимое подтверждение различий проявилось только между неселектированными самками и агрессивными самцами ($Q = 5.396$, $p = 0.0026$), но у обоих полов ручных особей показатель MP_{madm} значительно уменьшился (от $Q = 4.330$, $p = 0.0026$ до $Q = 8.454$, $p = 0.00003$).

Другой показатель, MP_{mata} , также косвенно указывает на усилия, приходящиеся на клык, но отражает способность продольного разрезающего смещения клыка в переднем и заднем направлениях, что, вероятно, позволяет частично перехватывать добычу, удерживая ее, а также раздирать, соскабливать и отрывать части кормового объекта. По этому показателю (см. табл. 1) у обоих полов линии агрессивных норок проявились наименьшие средние значения, а наибольшие

выражены у самцов линии ручных. Примечательно, что канадские природные американские норки отличаются наибольшей величиной MP_{mata} среди рассмотренных выборок, сближаясь только с ручными самцами ($Q = 2.294$, $p = 0.6679$). Самые большие значения данного показателя проявились у европейской норки и колонка, причем у колонка индекс MP_{mata} достигает максимума в сравниваемой группе выборок (см. табл. 1).

Третий показатель, MP_{matp} (см. табл. 1), отражающий усилия заднего височного мускула на хищный зуб нижней челюсти (способность разрезать и дробить кормовой объект), указывает на то, что у экспериментальных линий американских норок этот индекс выражен в наименьшей степени. Он значимо выше лишь у ручных самцов по отношению к самкам всех линий, но сближается аналогичным показателем самцов из Канады, у которых он также относительно высок. Однако данный показатель значимо выше у европейской норки и колонка.

Четвертый показатель, MP_{masm} (см. табл. 1), отражает усилия, приходящиеся на хищный зуб нижней челюсти при ее поперечном движении, т.е. при боковом разрезании, дроблении или перехватывании кормового объекта. При сравнении представителей американских норок среднее значение индекса механического потенциала MP_{masm} наиболее велико у неселектированных самок, которые значимо превосходят по этому индексу самцов данной линии ($Q = 8.029$, $p = 0.00002$). Уровень индекса у агрессивных норок обоих полов достоверно более высокий, чем у ручных животных (см. табл. 1), однако половые различия в обеих линиях по величине MP_{masm} статистически незначимы (соответственно $Q = 0.489$, $p = 0.9999$ и $Q = 2.237$, $p = 0.6943$). Самцы американской норки из природной популяции Канады занимают промежуточное положение между нелинейными самками и ручными самцами. Примечательно, что по данному показателю различаются европейская норка (у нее низкое значение MP_{masm}) и колонок ($Q = 4.725$, $p = 0.0236$), который по высокому значению индекса сближается с неселектированными самками американской норки ($Q = 0.507$, $p = 0.9999$).

Для оценки влияния факторов “линия” (S) и “пол” (G) на изменчивость значений каждого из индексов мы провели двухфакторные дисперсионные анализы (табл. 2) рассмотренных выше показателей механического потенциала (MP) клыка и хищного зуба у экспериментальных линий американской норки с учетом влияния факторов S, G и их взаимодействия ($S \times G$). Из табл. 2 следует, что по показателю MP_{madm} проявились значимые межлинейные различия, а также уступающие им по величине межгрупповой дисперсии половые

различия, но взаимодействие этих факторов оказалось незначимым. Изменчивость величины индекса $MPmata$ выражена меньше, но так же как и в предыдущем случае, дисперсия, обусловленная фактором “линия” (S), кратно выше, чем дисперсия за счет фактора “пол” (G), а взаимодействие факторов (S × G) тоже статистически недостоверно. Поэтому, наряду тем, что индексы $MPmata$ и $MPmadm$ отражают межлинейные различия, они также отражают и проявления полового диморфизма по величинам этих механических потенциалов клыка.

Темпорально-артикулярный механический потенциал хищного зуба – $MPmatp$ – не проявил значимых межлинейных различий (см. табл. 2), однако статистически достоверно отражает половые различия и их взаимодействие с фактором “линия”. Другими словами, между самцами и самками разных линий половые различия по этому показателю проявляются по-разному. В то же время ангулярно-артикулярный механический потенциал

хищного зуба – $MPmasm$ – статистически значимо отражает как межлинейные, так и половые различия, а также их взаимодействие. Таким образом, только три биомеханических индекса проявили прямую значимую связь с результатами селекции по признакам поведения и процессом доместикации, отражая межлинейные различия.

Представляло интерес сопоставить сопряженную межгрупповую изменчивость средних значений двух основных показателей механического потенциала как клыка ($MPmadm$), так и хищного зуба ($MPmatp$) у линий и природной канадской популяции американской норки, а также двух близких видов – европейской норки и колонка. Результаты сравнения представлены на рис. 2. Из рисунка следует, что, действительно, механический потенциал $MPmadm$ клыка выше у агрессивных, неселектированных и природных канадских американских норок, но существенно ниже у ручных особей этого вида и еще ниже у европейской норки и колонка.

Таблица 2. Двухфакторные дисперсионные анализы индексов механического потенциала (MP) клыка и хищного зуба нижней челюсти у экспериментальных линий американской норки с учетом влияния факторов линия (S – strain), пол (G – gender) и их взаимодействия (S × G)

Источник изменчивости (Factor)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)
$MPmadm$ – массетерно-артикулярный механический потенциал клыка					
Линия (S)	0.01039	2	0.00519	46.76	<0.00001
Пол (G)	0.00207	1	0.00207	18.60	<0.00001
Взаимодействие (S × G)	0.00006	2	0.00003	0.27	0.76600 (ns)
Внутригрупповая	0.04776	430	0.00011		
Общая	0.06028	435			
$MPmata$ – передний темпорально-артикулярный механический потенциал клыка					
Линия (S)	0.00329	2	0.00165	8.76	0.00019
Пол (G)	0.00136	1	0.00136	7.24	0.00741
Взаимодействие (S × G)	0.00051	2	0.00026	1.36	0.25710 (ns)
Внутригрупповая	0.08075	430	0.00019		
Общая	0.08591	435			
$MPmatp$ – задний темпорально-артикулярный механический потенциал хищного зуба					
Линия (S)	0.00063	2	0.00032	0.46	0.63310 (ns)
Пол (G)	0.00949	1	0.00949	13.71	0.00024
Взаимодействие (S × G)	0.00544	2	0.00272	3.94	0.02026
Внутригрупповая	0.29750	430	0.00069		
Общая	0.31306	435			
$MPmasm$ – ангулярно-артикулярный механический потенциал хищного зуба					
Линия (S)	0.01202	2	0.00601	13.31	<0.00001
Пол (G)	0.02079	1	0.02079	46.06	<0.00001
Взаимодействие (S × G)	0.01377	2	0.00689	15.26	<0.00001
Внутригрупповая	0.19410	430	0.00045		
Общая	0.24068	435			

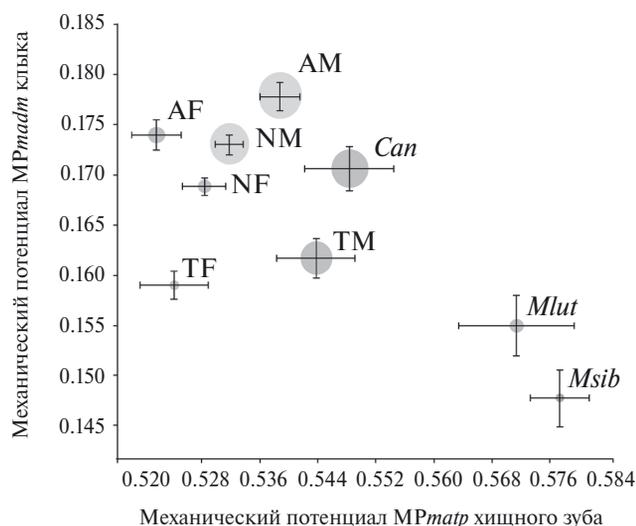


Рис. 2. Сопоставление средних механических потенциалов (с учетом стандартной ошибки \pm SE) клыка (MPmadm) и хищного зуба (MPmatp) самцов природной канадской популяции (Can), экспериментальных линий американской норки (агрессивные: самцы – AM, самки – AF; ручные: самцы – TM, самки – TF; неселектированные: самцы – NM, самки – NF), самцы европейской норки (Mlut) и колонка (Msib). Размеры теневых пятен соответствуют центроидным размерам (CS) за вычетом их минимального значения.

При этом представители вида инвайдера – американской норки – и автохтонных видов – европейской норки и колонка – четко различаются между собой по значениям механического потенциала хищного зуба MPmatp. Показатель отражает не только специфику их диеты, но также особенности пищевого и охотничьего поведения.

Диаметры затемненных пятен-окружностей, представленных на данном рисунке для каждой выборки, пропорциональны величинам центроидных

размеров (CS) мандибул за вычетом минимального значения. На рис. 2 видно, что средний центроидный размер мандибул положительно связан с величинами механического потенциала MPmadm клыка: у более крупных животных механический потенциал, связанный с силой укуса (bite force) клыка, выражен сильнее (коэффициент корреляции Спирмена $R_s = 0.80$, $p = 0.0108$). Однако по величине механического потенциала хищного зуба MPmatp эта тенденция не выражена – связь отсутствует ($R_s = -0.07$, $p = 0.8432$), но проявляется половой диморфизм по средним значениям этого показателя ($R_s = 0.82$, $p = 0.0238$). Половой диморфизм наиболее четко проявился у селектированных линий: агрессивных и ручных американских норок. При этом внутри выборок самцов и самок экспериментальных линий, а также неселектированных норок и самцов природной популяции вида значимая связь индексов с центроидными размерами мандибул не выявлена.

Для интегральной оценки сопряженной изменчивости всех биомеханических индексов провели многомерный непараметрический двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) значений четырех индексов механического потенциала (MPmata, MPmatp, MPmadm, MPmasm) по двум факторам – “линия” (S) и “пол” (G) с учетом их взаимодействия (S x G). Результаты PERMANOVA представлены в табл. 3. Из таблицы следует, что эффекты влияния обоих факторов и их взаимодействия на изменчивость индексов механических потенциалов клыка и хищного зуба нижней челюсти статистически высоко значимы. Однако общая факториальная дисперсия в данном случае оказалась относительно невелика – 16.47%. При этом наибольшая доля межгрупповой дисперсии биомеханических индексов проявилась по фактору “линия” – 7.82%, а на фактор “пол” пришлось 6.28%. Примечательно, что эффект взаимодействия этих факторов объясняет 2.38%

Таблица 3. Результаты непараметрического многомерного двухфакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) на основе случайных перестановок индивидуальных значений индексов механических потенциалов (MPmata, MPmatp, MPmadm, MPmasm) самок и самцов линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок с учетом факторов “линия” (S), “пол” (G) и их взаимодействия (S x G) по случайно выровненным объемам выборок ($n = 30$)

Источник изменчивости (Factor)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)
Линия (S)	0.0227	2	0.0114	8.19	0.0001
Пол (G)	0.0183	1	0.0183	13.15	0.0001
Взаимодействие (S x G)	0.0069	2	0.0035	2.50	0.0118
Остаточная (Residual)	0.2429	175	0.0014		
Общая (Total)	0.2908	180			

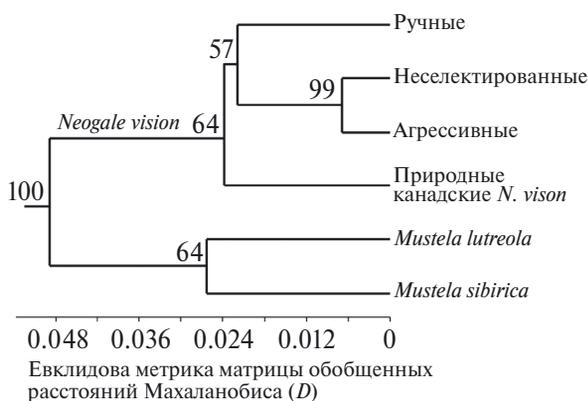


Рис. 3. Результаты кластерного анализа (UPGMA) средних индексов механического потенциала клыка и хищного зуба нижней челюсти особей канадской популяции, линий агрессивных, ручных и неселектированных американских норок (*Neogale vison*) и двух близких видов – европейской норки (*Mustela lutreola*) и колонка (*M. sibirica*).

дисперсии, что составляет от величины факториальной дисперсии около 15%. Другими словами, половые различия у разных линий по биомеханическим индексам проявляются по-разному. Последнее было отчасти видно на рис. 2 по средним значениям механических потенциалов клыка и хищного зуба. Линейные различия в общей межгрупповой изменчивости по биомеханическим индексам в целом несколько превысили половые, т.е. результаты селекции в целом отразились и в изменении ряда морфофункциональных признаков, связанных с особенностями питания и охотничье-оборонительного поведения американских норок.

В итоге кластерного анализа (UPGMA) иерархии отношений выборок трех объединенных по полу линий американских норок, включая выборки природных особей этого вида и близких видов – европейской норки и колонка, по средним значениям четырех индексов механического потенциала (MP_{mata}, MP_{madm}, MP_{matp} и MP_{masm}) клыка и хищного зуба мандибул выделили два кластера (рис. 3). Первый из них включил все выборки американской норки, а второй – выборки европейской норки и колонка. В пределах кластера американской норки выделилась более дифференцированная ветвь природных канадских особей. Наиболее близки друг к другу оказались ветви агрессивных и неселектированных норок, а клада ручных заняла промежуточное положение между ними и канадскими природными норками. В итоге структура данного кластера выявила степень морфофункциональных различий по биомеханическим характеристикам нижней челюсти между линейными и природными

выборками, отражая также их таксономические отношения с близкими видами.

ОБСУЖДЕНИЕ

При обсуждении полученных результатов длительной селекции американской норки в условиях экспериментальной зверофермы ИЦиГ СО РАН по признакам оборонительного поведения следует напомнить общую идею Д.К. Беляева о дестабилизирующем отборе (Belyaev, 1979), приводящем к увеличению изменчивости, дестабилизации исторически сложившихся паттернов морфогенеза, перестройке и становлению новых адаптивных признаков. Все эти аспекты наблюдались нами и при анализе изменчивости формы мандибул американских норок по результатам их селекции по признакам оборонительного поведения. Ранее мы уже отмечали возникновение новых нетипичных морф окраски меха американских норок, возникших в ходе селекции (Трапезов, 1997; Трапезов, 2012) при действии дестабилизирующего отбора. Изменения черепа и нижней челюсти после противоположно направленной селекции по признакам оборонительного поведения, как показал проведенный ранее анализ (Харламова и др., 2000), существенно затронули линии агрессивных и ручных норок. В настоящем исследовании размах достигнутых биомеханических функциональных различий мандибул между линиями агрессивных и ручных норок несколько превысил уровень их половых различий. При этом хорошо известно, что половой диморфизм во многом является характерным атрибутом развития большинства видов куньих (Abramov, Tumanov, 2003; Loy et al., 2004; Thom et al., 2004; Romaniuk, 2018; Law, 2020). Полученные нами результаты принципиально важны, поскольку показывают, что превышение размаха межлинейных различий над половыми, отражает существенные морфогенетические преобразования нижней челюсти, а также связанные с ними биомеханические характеристики, возникшие у агрессивных и особенно у ручных норок как проявление новых свойств фенотипа в ответ на селекцию по признакам оборонительного поведения. Поэтому можно утверждать, что подобные существенные изменения морфогенеза нижней челюсти и связанные с ними биомеханические особенности, в частности у линии ручных норок, приближаются к фенотипическому состоянию “de novo” по отношению к “контрольной” линии неселектированных норок.

Мы установили, что механический потенциал клыка в итоге селекции на усиленную оборонительную реакцию возрос у линии агрессивных норок, причем в несколько большей степени это наблюдается у самцов данной линии по индексу

MP_{madm}. Можно заключить, что в результате селекции по признакам оборонительного поведения механический потенциал *MP_{madm}* клыка (способность сильного укуса, крепкого захвата, удерживания и умерщвления добычи) несколько увеличился у агрессивных самцов и резко уменьшился у обоих полов ручных американских норок. Последнее указывает на общую связь функциональных возможностей нижней челюсти животных с их оборонительным и пищевым поведением.

Конфигурация мандибул у линии агрессивных норок, вероятно, не позволяет им эффективно использовать биомеханическое свойство, отражаемое индексом *MP_{mata}*, которое проявляется у природных и ручных американских норок и типично для двух близких автохтонных видов куньих. Можно полагать, что биомеханические особенности за счет *MP_{mata}* отражают особенности охотничьего поведения и питания природных американских норок в провинции Альберта в Канале и европейской норки и колонка на Урале и в Сибири. В то же время у ручных норок после селекции произошло существенное снижение показателя *MP_{madm}*, что в целом также отражает связь различий в поведении и морфофункциональных возможностях и биомеханических свойствах мандибул у экспериментальных линий норок.

Механический потенциал клыка оказался пропорционален размерам животных: у наиболее крупных агрессивных норок потенциальная “сила укуса” была больше, чем у относительно меньших по размеру ручных особей. Полученные данные в этом отношении хорошо согласуются с оценками других авторов, показавших на разных видах связь “силы укуса” (bite force) клыка с их размерами (Van Valkenburgh, Ruff, 1987; Gittleman, Van Valkenburgh, 1997; Law, 2019). Поэтому подчеркнем, что в нашем случае такая зависимость также проявилась, но на внутривидовом уровне – между самцами и самками разных линий. Сходные факты отмечают и другие авторы на примере американской и европейской норки (Gálvez-López, Cox, 2022), а также других видов куньих (Carnivora, Mustelidae) – американской куницы (*Martes americana*) и пеканарыболова (*Pekania pennant*) (Law, 2020), речной выдры (*Lutra lutra*) (Timm-Davis et al., 2015) и калана (*Enhidra lutris*) (Law et al., 2017). С другой стороны, мы установили, что механический потенциал хищного зуба не коррелирует с размерами животных, но может быть связан с их полом. Данная зависимость была обнаружена и другими авторами при сравнении самцов и самок американской норки (Gálvez-López, Cox, 2022), а также других видов хищных млекопитающих (Greaves, 1983; Van Valkenburgh, Ruff, 1987). Эта зависимость может быть обусловлена особенностями охотничьего

и пищевого поведения разных полов, а также особенностями выбора ими специфической диеты (Law, 2020). Таким образом, усилие, характеризующее индексом *MP_{matp}* и приходящееся на хищный зуб у автохтонного вида-конкурента – европейской норки, выше, чем аналогичное усилие у природных и клеточных американских норок, что также косвенно отражает различия как в способе питания, так и в диете видов.

Примечательно, что в нашем сравнении обе экспериментальные линии – агрессивные и ручные норки – по биомеханическим индексам мандибул проявили меньший размах половых различий, чем неселектированные. Так, установленные нами морфофункциональные различия между самцами и самками у неселектированных норок оказались велики по механическому потенциалу *MP_{masm}* хищного зуба, но отсутствовали у агрессивных и ручных норок. Можно предположить, что разнонаправленный селективный процесс привел к нивелированию существовавших у них половых различий по данному признаку. Поэтому можно полагать, что селекция в той или иной степени повлияла на проявление и некоторых половых различий в биомеханике нижних челюстей у представителей разных линий.

При анализе изменчивости показателя *MA_{masm}*, характеризующего возможность поперечного движения хищного зуба, необходимо отметить, что такие покачивающие движения мандибулы (swinging) регулярно проявляются при жевании у куньих, но существенно ограничены по амплитуде. Это явление ранее было обнаружено Дэвис (Devis, 2014) на основе рентгеновской съемки радиоактивных меток и прослеживания траекторий их смещения. Термин “swinging” мы применяем вслед за Зажигиным и Войта (Zazhigin, Voyta, 2019), которые описали данный феномен у землероек (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae). Однако в отличие от землероек у американской норки симфизияльная связь мандибул достаточно жесткая, что не позволяет животным использовать их так же как это делают насекомоядные млекопитающие при перехватывании пойманной добычи. Можно предполагать по величинам *MP_{masm}*, что колонок, как и неселектированные самки, а также представители линии агрессивных особей американской норки способны перехватывать, передвигать и/или расчленять добычу при низкоамплитудном поперечном смещении мандибулы. При этом у неселектированных самцов и представителей линии ручных особей американской норки, так же как и у самцов европейской норки, эта функция выражена слабее. Различия между европейской норкой и колонком по величине индекса механического потенциала *MP_{masm}* хищного зуба косвенно указывают

на специфичность процесса первичной обработки ими кормовых объектов, а также особенности их охоты и удержания пойманной добычи. Наиболее примечательно, но пока необъяснимо проявление резких половых различий по индексу у неселектированных американских норок и в тоже время отсутствие таких различий у норок агрессивной и ручной линий. При этом линия ручных животных в итоге селекции по признакам поведения в целом по комплексу биомеханических характеристик приобрела и существенную функциональную специфику мандибул, которая не типична для неселектированных и канадских природных норок и которая может быть рассмотрена как новая фенотипическая особенность, отражающаяся на процессе их питания и оборонительном поведении.

Выявленные нами различия в биомеханическом потенциале мандибул у инвазионного вида — американской норки и близких к ней европейских автохтонных видов — европейской норки и колонка — весьма велики. Наши данные хорошо согласуются с аналогичными количественными оценками, полученными ранее для пары наиболее конкурирующих видов — американской и европейской норок (Gálvez-López et al., 2021; Gálvez-López, Cox, 2022). Авторы этого исследования также установили, что по индексам механического преимущества (mechanical advantage) клыка, американская норка имеет преимущество в “силе укуса” над европейской, но по индексам хищного зуба, напротив, показатели выше у европейской норки. При этом биомеханические особенности нижней челюсти, различающиеся у этих видов, косвенно указывают на определенную специфичность их диеты: у европейской норки проявляется специализация к питанию водными и околоводными животными, а у американской норки добычей являются преимущественно наземные виды. Согласно результатам исследований диеты этих двух видов, проведенных в природных условиях в Европе (Sidorovich et al., 2010; Pödra, et al., 2013; Law et al., 2018), справедливость выводов о разных предпочитаемых ими кормах полностью подтверждается фактическими данными.

Мы согласны с аргументацией упомянутых авторов о связанных с формой и функцией мандибул различиях в диете представителей американской и европейской норок. Исходя из приведенных нами данных, можно также утверждать, что проявляется ряд общих биомеханических характеристик, отличающих его от американской норки, но сближающих его с европейской норкой (см. табл. 1). Тем не менее и колонка существенно отличается от последней по биомеханике функционирования мандибулы (см. индексы MP_{mata} и MP_{asm} в табл. 1), что позволяет говорить о специфике их охотничьего и трофического поведения. Американская

норка способна побеждать в борьбе за существование в большинстве совместных биотопов за счет эксплуатационной и интерференционной форм конкуренции, и в настоящее время многие авторы (Maran et al., 2017; Кораблёв и др., 2018; Croose et al., 2023) убеждены в том, что, в этой связи, европейская норка находится на грани вымирания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты показывают, что за короткий период времени, т.е. всего за 16–17 поколений селекции по признакам оборонительного поведения у американских норок в условиях экспериментальной зверофермы ИЦиГ СО РАН, произошла существенная перестройка не только поведения, но и биомеханических характеристик мандибул и зубного ряда у линий агрессивных и ручных животных.

Полученные данные во многом подтверждают идеи академика Беляева (Belyaev, 1979). В ходе селекции по признакам оборонительного поведения возникает дестабилизирующий эффект, который приводит к усилению изменчивости, общей дестабилизации системы коррелятивных связей, исторически сложившихся между развивающимися структурами и органами в морфогенезе. В результате возникают новые свойства и особенности животных, подвергнутых селекции по признакам поведения в направлении доместикации. Анализ биомеханических индексов нижней челюсти показал, что линия ручных норок в результате отбора по признакам оборонительного поведения существенно отличается от линий неселектированных и агрессивных особей не только по размерам черепа (Харламова и др., 2000), но по морфофункциональным показателям (индексам) мандибул. Другими словами, биомеханические функциональные признаки оказались тесно связаны с признаками оборонительного поведения и изменились параллельно с ним.

Биомеханические различия между самцами линий агрессивных и ручных норок по размаху оказались больше, чем между каждой из них и самцами условно “предковой” природной канадской популяции. Поэтому изменение биомеханических характеристик нижней челюсти американской норки за время длительного (более 100 лет) клеточного содержания на зверофермах по сравнению с особями условно предковой природной канадской популяции вида оказалось выражено в меньшей степени, чем в итоге селекции по признакам поведения на звероферме ИЦиГ СО РАН. Все это указывает на высокую скорость перестроек морфогенеза и биомеханики нижней челюсти при селекции американских норок по признакам оборонительного поведения.

Особый интерес представляет факт различий между американской норкой как инвазионным для Европы и Азии видом и автохтонной европейской норкой по комплексу примененных нами биомеханических индексов. По биомеханическим характеристикам, как следует из наших результатов кластерного анализа, межвидовые различия превышают по своему уровню внутривидовые. Линия ручных норок в процессе селекции по признакам поведения приобрела наибольшее биомеханическое своеобразие по сравнению с линиями агрессивных и неселектированных норок. Полученные данные позволяют заключить, что американская норка как инвазионный вид с высокой фенотипической (морфологической и этологической) пластичностью, а также большей силой укуса и механического потенциала клыка вполне способна при конкуренции вытеснить часть автохтонных видов куньих. Тем не менее, судя по биомеханике нижней челюсти, уязвимый автохтонный вид — европейская норка и колонок все же потенциально способны снизить трофическую конкуренцию с американской норкой благодаря преимуществу в использовании механического потенциала клыка и хищного зуба (*MR_{padm}*, *MR_{masm}* и *MR_{mata}*), а также различиям в трофических нишах и охотничьем поведении.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Д.С. Сайдмагомедову, Т.С. Ослину и Ю.В. Городилову за неоценимую помощь при подготовке материала к цифровому анализу.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2) и ФНЦ Институт цитологии и генетики СО РАН (№ FWNR-2022-0023).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования выполнены исключительно на музейном коллекционном материале, исходно полученном на экспериментальной звероферме при Федеральном исследовательском центре Института цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск. Ранее исследования были одобрены Комитетом по этике Института цитологии и генетики, Новосибирск, и выполнены с соблюдением правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N2, а также в соответствии с принятым в мировой практике протоколом по гуманному обращению с лабораторными животными (Fitzhugh et al., 2008).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Д.К., 1979. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикиции животных // Природа. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука. С. 155–169.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В., 2016. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 2–13.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П., 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М.: Товарищество научных изданий КМК. 452 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Трапезов О.В., 1987. Селекционное преобразование оборонительной реакции на человека у американской норки // Генетика. Т. 23. № 6. С. 1120–1127.
- Трапезов О.В., 2012. Новые окрасочные мутации у американской норки (*Mustela vison*), наблюдаемые в процессе ее экспериментальной доместикиции. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. 34 с.
- Трут Л.Н., 1981. Генетика и фенотипика доместикиционного поведения // Вопросы общей генетики / Под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Наука. С. 323–332.
- Трут Л.Н., Харламова А.В., Пилипенко А.С., Гербек Ю.Э., 2021. Эксперимент по доместикиции лисиц и эволюция собак с позиции современных молекулярно-генетических и археологических данных // Генетика. Т. 57. № 7. С. 767–785. DOI: 10.31857/S0016675821070146
- Харламова А.В., Фалеев В.И., Трапезов О.В., 2000. Влияние селекции по поведению на краниологические признаки американской норки (*Mustela vison*) // Генетика. Т. 36. № 6. С. 823–828.
- Abramov A.V., Tumanov I.L., 2003. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* from NW part of Russia // Acta Theriologica. V. 48. P. 239–246.
- Anderson M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. V. 26. P. 32–46.
- Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J., 2014. Adaptive plasticity in the mouse mandible // BMC Evolutionary

- Biology. V. 14. № 85. P. 1–9. <http://www.biomedcentral.com/1471-23148/14/85>
doi:10.1186/1471-2148-14-85
- Belyaev D.K., 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. V. 70. № 5. P. 301–308.
- Blanco R.E., Rinderknecht A., Lecuona G., 2011. The bite force of the largest fossil rodent (Hystricognathi, Caviomorpha, Dinomyidae) // Lethaia. P. 1–7.
DOI: 10.1111/j.1502-3931.2011.00265.x
- Bošković A., Rando O.J., 2018. Transgenerational epigenetic inheritance // Ann. Rev. Genet. V. 52. P. 21–41.
- Burggren W., 2016. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // Biology. V. 5. № 24. P. 2–22.
- Christiansen P., 2008. Feeding Ecology and Morphology of the Upper Canines in Bears (Carnivora: Ursidae) // J. of Morphology. V. 269. P. 896–908.
- Cornette R., Tresset A., Houssin C. et al., 2015. Does bite force provide a competitive advantage in shrews? The case of the greater white-toothed shrew // Biological Journal of the Linnean Society. V. 114. № 4. P. 795–807.
- Croose E., Hanniffy R., Harrington A., Pödra M. et al., 2023. Mink on the brink: comparing survey methods for detecting a critically endangered carnivore, the European mink *Mustela lutreola* // European Journal of Wildlife Research. V. 69. № 34. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1007/s10344-023-01657-3>
- Darwin C., 1868. Variation of plants and animals under domestication. London: J. Murray. 486 p.
- Davis J.S., 2014. Functional Morphology of Mastication in Musteloid Carnivorans // Dissertation of Biological Sciences Ph.D. Athens: Ohio University. 234 p.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. et al., 2020. Transgenerational plasticity in human-altered environments // Trends in Ecology and Evolution. V. 35. № 2. P. 115–124.
- Drake A.G., Klingenberg C.P., 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // Amer. Nat. V. 175. № 3. P. 289–301.
- Fitzhugh D.C., Parmer A., Shelton L.J., Sheets J.T., 2008. A comparative analysis of carbon dioxide displacement rates for euthanasia of the ferret // Lab. Anim. (NY). V. 37. P. 81–86.
- Gálvez-López E., Cox P.G., 2022. Mandible shape variation and feeding biomechanics in minks // Scientific Reports. V. 12. № 4997. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-08754-4>
- Gálvez-López E., Kilbourne B., Cox P.G., 2021. Cranial shape variation in mink: Separating two highly similar species // J. of Anatomy. V. 00. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1111/joa.13554>
- Gittleman J.L., Van Valkenburgh B., 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioral ecology // Journal of Zoology. V. 242. P. 97–117.
- Greaves W.S., 1983. A functional analysis of carnassial biting // Biol. J. Linn. Soc. V. 20. P. 353–363.
- Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9. (program). http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html.
- Jablonka E., Raz G., 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Rev. Biol. V. 84. P. 131–176.
- Jensen P., 2013. Transgenerational epigenetic effects on animal behaviour // Prog. Biophys. Mol. Biol. V. 113. P. 447–454.
- Kaiser S., Hennessy M.B., Sachser N., 2015. Domestication affects the structure, development and stability of biobehavioural profiles // Front. in Zool. V. 12. Suppl. 1. P. 1–11. S19. <http://www.frontiersinzoology.com/content/12/S1/S19>
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. V. 11. P. 353–357.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Kukekova A.V., Johnson J.L., Xiang X. et al., 2018. Red fox genome assembly identifies genomic regions associated with tame and aggressive behaviours // Nat. Ecol. Evol. V. 2. P. 1479–1491.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0611-6>
- Law C.J., 2019. Solitary meat-eaters: solitary, carnivorous carnivorans exhibit the highest degree of sexual size dimorphism // Scientific Reports. V. 9. P. 1–10.
- Law C.J., 2020. Sex-specific ontogenetic patterns of cranial morphology, theoretical bite force, and underlying jaw musculature in fishers and American martens // Journal of Anatomy. V. 00. P. 1–14. <https://doi.org/10.1111/joa.13231>
- Law C.J., Baliga V.B., Tinker M.T., Mehta R.S., 2017. Asynchrony in craniomandibular development and growth in *Enhydra lutris nereis* (Carnivora: Mustelidae): are southern sea otters born to bite? // Biological Journal of the Linnean Society. V. 121. P. 420–438.
- Law C.J., Duran E., Hung N. et al., 2018. Effects of diet on cranial morphology and biting ability in musteloid mammals // Journal of Evolutionary Biology. 31. 1918–1931.
- Lord K.A., Larson G., Coppinger R.P., Karlsson E.K., 2020. The history of farm foxes undermines the animal domestication syndrome // Trends in Ecology and Evolution. V. 35. № 2. P. 125–135.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.011>
- Loy A., Spinosi O., Cardini R., 2004. Cranial morphology of *Martes foina* and *M. martes* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae): the role of size and shape in sexual dimorphism and interspecific differentiation // The Italian Journal of Zoology. V. 71. P. 27–35.

- Maran T., Põdra M., Harrington L.A., Macdonald D.W.*, 2017. European mink: restoration attempts for a species on the brink of extinction // *Biology and Conservation of Musteloids* / Ed. by D.W. Macdonald, C. Newman, and L.A. Harrington. Oxford: Oxford Univ. Press. 2017.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780198759805.001.0017>
- Põdra M., Gómez A., Palazón S.*, 2013. Do American mink kill European mink? Cautionary message for future recovery efforts // *Eur. J. Wildl. Res.* V. 59. P. 431–440.
- Rohlf F.J.*, 2017. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J.*, 2017a. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J., Slice D.*, 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* V. 39. № 1. P. 40–59.
- Romaniuk A.*, 2018. Shape variation of Palearctic mustelids (Carnivora: Mustelidae) mandible is affected both by evolutionary history and ecological preference // *Hystrix.* V. 29. P. 87–94.
- Sidorovich V.E., Polozov A.G., Zalewski A.*, 2010. Food niche variation of European and American mink during the American mink invasion in north-eastern Belarus // *Biological Invasions.* V. 12. P. 2207–2217.
- Singh N., Albert F.W., Plyusnina I. et al.*, 2017. Facial shape differences between rats selected for tame and aggressive behaviors // *PLoS ONE.* V. 12. № 4. P. 1–11. e0175043.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175043>
- Thom M.D., Harrington L.A., Macdonald D.W.*, 2004. Why are American mink sexually dimorphic? A role for niche separation // *Oikos.* V. 105. P. 525–535.
- Timm-Davis L.L., DeWitt T.J., Marshall C.D.*, 2015. Divergent skull morphology supports two trophic specializations in otters (Lutrinae) // *PLoS One.* V. 10. P. e0143236–e0143218
- Trapezov O.V.*, 1997. Black crystal: A novel color mutant in the American mink (*Mustela vison* Schreber) // *J. Heredity.* V. 88. P. 164–166.
- Van Valkenburgh B., Ruff C.B.*, 1987. Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores // *J. Zool. Lond.* V. 212. P. 379–397.
- Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T.*, 2014. The “domestication syndrome” in mammals: A unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics // *Genetics.* V. 197. № 3. P. 795–808.
<https://doi.org/10.1534/genetics.114.165423>
- Zazhigin V.S., Voyta L.L.*, 2019. Northern Asian Pliocene–Pleistocene beremendiin shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of Beremendia // *Journal of Paleontology.* V. 93. P. 1234–1257.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2019.51>
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.*, 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer.* New York: Elsevier Acad. Press. 437 p.

**BIOMECHANIC POTENTIALS OF THE CANINE
AND CARNASSIAL TEETH IN THE LINES OF AMERICAN MINK
(*NEOGALE VISON* SCHREBER 1777) FOLLOWING THEIR SELECTION
FOR OF DEFENSIVE BEHAVIOR TRAITS AS COMPARED
TO A NATURAL POPULATION AND RELATED SPECIES**

A. G. Vasil'ev^{a,*}, I. A. Vasil'eva^a, M. V. Chibiryak^a, N. A. Lokhneva^a, O. V. Trapezov^{b, c,}**

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Science,
202, 8 March str., Yekaterinburg, 620144 Russia*

^b*Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Science,
akademika Lavrentieva Ave. 10, Novosibirsk, 630090 Russia*

^c*Novosibirsk State University, Pirogova Str. 1, Novosibirsk, 630090 Russia*

^{*}*e-mail: vag@ipae.uran.ru*

^{**}*e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru*

Differences between the lines of aggressive and tame American minks that arose as a result of selection for traits of defensive behavior (16–17 generations) were revealed based on the biomechanic indices of the mandible characterizing the mechanic potentials of the canine and carnassial teeth. The results are consistent with D.K. Belyaev's theory of destabilizing selection: along with an increase in the variability of functions and the destabilization of the historically established system of their sexual differences (sexual dimorphism), new biomechanic features of the mandible were formed in the line of tame minks. In contrast, the control line of non-selected minks unaffected by selection retained significant sex differences in biomechanic indices. Between the American minks from a Canadian natural population and the lines of aggressive and tame individuals, the differences in biomechanic indicators were less pronounced than between the lines themselves. Differences between the American mink, the European mink (*Mustela lutreola* L. 1758) and the Siberian weasel (*M. sibirica* Pallas 1773) in the biomechanic potentials of the canine and predatory teeth of the mandible which reflect specializations in the genus *Neogale* and the specifics of the hunting behavior of the species were found. In the invasive American mink, the mechanic potential (MP) of the canine tooth prevails, vs the MP of the carnassial tooth both in the European mink and the Siberian weasel, this trait being capable of ensuring the divergence of their trophic niches and contribute to the preservation of native species in areas of their sympatry with *N. vison*.

Keywords: mink, weasel, mandible, bite force, variation, domestication