

УДК: 574.3:575.2:599.323.4

ПОСЛЕДСТВИЯ ИНТРОДУКЦИИ ОНДАТРЫ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АСПЕКТ

© 2016 Васильев А.Г.*, Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН
Екатеринбург 620144;
e-mail: *vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 05.011.2015

При сравнении аллохронных выборок ондатры (*Ondatra zibethicus* L.), находящихся на разных этапах интродукции вида в Западной Сибири, методами геометрической морфометрии выявлены направленные изменения размеров и формы нижней челюсти, а также её морфофункциональных свойств как кормодобывающего органа. Показано, что вслед за быстрой первичной дифференциацией северных (п-ов Ямал) и южных (Курганская обл.) популяций, сопровождавшейся возникновением морфологических различий между ними, в процессе биоценотической адаптации происходили постепенные (полувековые) параллельные направленные изменения формы мандибулы, связанные с её функциональными свойствами на юге и севере региона. Размах морфогенетических перестроек аллохронных выборок северной группировки оказался выше, чем у южной, что можно связать с более суровыми условиями обитания ондатры в лесотундре Ямала. В обеих популяциях установлено значимое снижение морфоразнообразия нижней челюсти от середины к концу XX в. Нивелировка размеров нижней челюсти ондатр из северной и южной популяций в конце прошлого века исключает преимущественно аллометрические эффекты в обнаруженных географических и хронографических различиях формы мандибул. Микроэволюционные перестройки морфогенеза других инвазионных видов, следовательно, могут осуществляться в исторические времена, то есть очень быстро, что необходимо учитывать при прогнозировании наступления возможных региональных биоценотических кризисов. На модели отдалённых морфогенетических последствий интродукции ондатры в Западной Сибири подтверждена возможность быстрых адаптивных морфогенетических и морфофункциональных изменений инвазионных видов млекопитающих при внедрении в новые сообщества.

Ключевые слова: ондатра, интродукция, инвазионный вид, изменчивость, геометрическая морфометрия, морфогенез, микроэволюция, Западная Сибирь.

Введение

Биологические процессы, связанные с интродукцией видов, выполняющих роль инвазионных таксонов, – одна из наиболее актуальных проблем общей биологии [Sakai et al., 2001; Павлов, Букварева, 2007; Fason et al., 2008; Павлов и др., 2009], которая тесно связана с проблемой быстрой адаптации инвазионных видов к новым ценотическим условиям. Процесс интродукции новых видов неизбежно приводит к изменению биологического разнообразия естественных сообществ, нарушая

сбалансированность исторически сложившихся биоценотических отношений. Другое неизбежное следствие успешной интродукции – формирование новых популяций вида-интродуцента [Шварц, 1959], становление его популяционной структуры и дифференциация возникающих популяций [Васильев и др., 1999; Bertolino, 2013].

В последние десятилетия в связи с возрастанием числа и разнообразия транспортных связей в мире наблюдается массовый характер внедрения новых агрессивных инвазионных видов

в ценозы, вызывающий вымирание одних и сокращение численности многих других видов в составе исторически сложившихся естественных природных сообществ [Дгебуадзе, 2014]. В этой связи особо актуальным становится эволюционно-экологическое изучение отдалённых последствий интродукции модельных видов, включая оценку скоростей и направлений их морфогенетических перестроек.

С эволюционно-экологических позиций эффективная интродукция представляет собой процесс исторической выработки адаптации видов-интродуцентов к новой ценотической обстановке [Васильев и др., 1999; Дгебуадзе, 2011; Straye, 2012], связанной с их морфогенетическими изменениями с одной стороны, и процессами перестроек видовых компонентов аборигенных сообществ, обусловленными инвазией чужеродных видов, с другой. Адекватной моделью для изучения этих фундаментальных процессов становления адаптации вида к новой абиотической и биотической среде обитания может служить преднамеренная интродукция ондатры (*Ondatra zibethicus* L.) на территории Евразии [Ондатра..., 1993; Чащухин, 2007].

Популяционная дифференциация вида сопровождалась выработкой специфических адаптаций к новым условиям обитания [Васильев и др., 1999; Чащухин, 2007]. По этой причине процесс интродукции ондатры можно рассматривать в качестве аналога географического формообразования и по морфогенетическому изменению популяций судить в первом приближении о скорости и эффективности начальных этапов микроэволюции [Васильев и др., 1999; Panarari-Antunes et al., 2012; Straye, 2012].

Работы по интродукции ондатры в Западной Сибири (табл. 1) начались в 1929 г. после выпуска в бассейне р. Демьянки первой партии зверьков, взятой из одной и той же северной канадской популяции [Шварц, 1959; Павлов и др., 1973; Васильев и др., 1999].

После этого вид за счёт искусственного переселения при поддержке охотоведов и естественным способом расселился на озёра Курганской и позже на север Тюменской областей. В середине прошлого века численность ондатры в Западной Сибири достигла своего пика. К концу XX в. вплоть до настоящего времени у вида произошло повсеместное резкое снижение численности и амплитуды её колебаний, связанное с переходом в так называемую третью, или «популяционную» фазу интродукции [Чесноков, 1976], которую мы предлагаем правильнее назвать «популяционно-ценотической». В данном случае, речь не только идёт о формировании локальных популяций и процессе внутривидовой дифференциации, но и о проявлении регулирования численности и ценотической роли вида со стороны биогеоценозов.

Ранее В.С. Смирновым и С.С. Шварцем [1959] на первых этапах интродукции в 1950-х гг. было проведено сравнение южных и северных ондатр по комплексу морфофизиологических признаков, которое не выявило их популяционных особенностей. Однако позднее на том же материале между северными и южными популяциями в Западной Сибири нами были обнаружены существенные различия по морфометрическим и неметрическим признакам черепа, которые сохранялись до конца XX в. [Васильев и др., 1999].

Цель данного исследования заключалась в изучении отдалённых морфологических, мор-

Таблица 1. Исторические этапы расселения и интродукции ондатры в Западной Сибири

Годы	Основные этапы интродукции
1929–1932	Начало расселения канадских зверьков-основателей на р. Демьянка
1933–1946	Фаза расселения и подъёма численности ондатры
1950–1958	Пик численности и промысловая добыча в Курганской области
1955–1960	Пик численности и промысловая добыча ондатры на п-ове Ямал
1975–1985	Фаза стремительного падения численности на юге и на севере
1990–2015	Стабильно низкая численность популяций без больших колебаний.

фогенетических и морфофункциональных последствий интродукции ондатры в Западной Сибири, основанном на применении методов геометрической морфометрии – ГМ [Rohlf, Slice, 1990; Rohlf, 1999; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011]. В ряде работ показана высокая эффективность применения методов ГМ при выявлении специфики протекания морфогенетических процессов у разных видов и внутривидовых групп [Zelditch et al., 2004, 2006; Sheets, Zelditch, 2013]. Поэтому применение методов ГМ к оценке отдалённых последствий интродукции ондатры позволяет рассматривать последние как перестройки морфогенеза вида при его адаптации к новой среде обитания.

Материалы и методы

Материалом для данного исследования послужили однородные в возрастном отношении аллохронные выборки ондатры из Курганской области и полуострова Ямал. Они были добыты на начальном (в 1954 и 1955 гг., соответственно – 35 и 59 экз.) и позднем (в 1979–1980 и 1989 гг. – 29 и 42 экз.) этапах интродукции вида. Изучали изменчивость размеров и формы нижней челюсти как одного из важных в экологическом отношении органов, непосредственно связанных с кормодобыванием, функцией питания и ценотической ролью ондатры.

Напомним, что методы ГМ, дают возможность строго разделить изменчивость формы

и размеров, что и позволяет нам оценить морфогенетическую составляющую изменчивости ондатры при её интродукции на юге и севере, а также визуализировать основные морфогенетические преобразования [Zelditch et al., 2006; Sheets, Zelditch, 2013].

Оцифровку полученных (при разрешении 1200 dpi) электронных фотографий правых ветвей нижней челюсти с лингвальной стороны провели с помощью пакета компьютерных программ TPS [Rohlf, 2015a, б]. Для характеристики изменчивости формы применили конфигурацию 16 меток-ландмарок (рис. 1). Для выполнения процедуры суперимпозиции конфигураций ландмарок использовали метод генерализованного Прокрустова анализа (GPA), основанный на применении наименьших квадратов [Rohlf, Slice, 1990]. При оценке межгрупповых различий использовали канонический анализ Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы объектов.

Для оценки функционального потенциала конфигураций нижней челюсти использовали четыре промера: А – сочленовно-резцовый, В – сочленовно-молярный, С – темпорально-сочленовный, D – сочленовно-массетерный (см. рис. 1). По этим промерам вычисляли мандибулярные индексы [Anderson et al., 2014]: TI – темпорально-резцовый, TM – темпорально-молярный, MI – массетерно-резцовый, MM – массетерно-молярный. Расчёт индексов провели по формулам Андерсона с соавт.

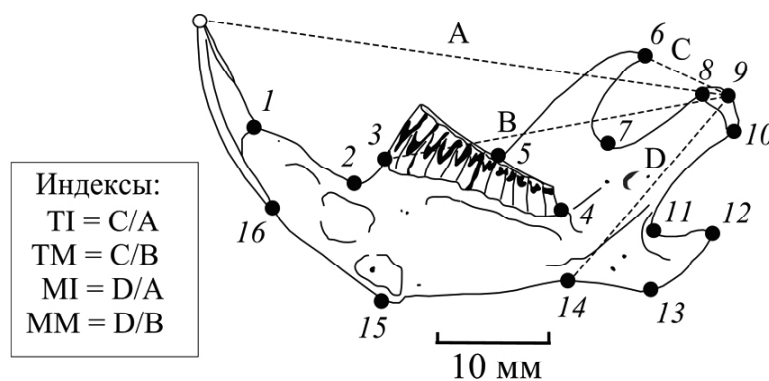


Рис. 1. Схема размещения на лингвальной стороне нижнечелюстной ветви ондатры 16 меток-ландмарок (1–16) и промеров (A–D), необходимых для вычисления мандибулярных индексов: TI, TM, MI, MM (формулы для их расчёта приведены в рамке слева). Дополнительная нумерованная ландмарка на вершине резца использована только для взятия промера «А».

[Anderson et al., 2014]: $TI = C/A$; $TM = C/B$; $MI = D/A$; $MM = D/B$.

Оценку внутрigrуппового морфoразнообразия провели методом анализа паттерна дистанций между ближайшими соседними точками в пределах полигонов изменчивости [Hammer, 2009]. Вычисляли средние дистанции (MNND) между ближайшими соседними ординатами, ожидаемые (m) дистанции при случайном пуассоновском рассеивании, а также другие необходимые параметры ($R = MNND/m$; Z -критерий и уровень его значимости – p) для оценки моделей распределения точек в пределах полигона изменчивости каждой выборки. В соответствии с этим методом отношение (R) средней дистанции между ближайшими соседними ординатами (MNND) к величине ожидаемой средней дистанции (m), полученной для полигона изменчивости ординат на основе распределения Пуассона, характеризует модель рассеивания ординат. Соответственно при $R < 1$ наблюдается кластеризация ординат, при $R = 1$ пуассоновское рассеивание, а при $R > 1$ проявляется эффект сверхрассеивания (overdispersion).

Наряду с методом двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) применили непараметрический многомерный двухфакторный анализ (Two-way NPMANOVA), основанный на перестановочном (permutation) тестировании для 10 000 повторных реплик. Основные расчёты и статистический анализ выполнены с использованием программ TPS [Rohlf, 2015a, б], PAST [Hammer et al., 2001] и MorphoJ [Klingenberg, 2011].

Косвенную оценку изменчивости общих размеров челюстей провели по размерам центроида (centroid size – CS), представляющего собой квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из меток [Rohlf, Slice, 1990].

Предварительный анализ не выявил существенных половых различий ни по форме, ни по размерам центроида (CS), что позволило нам использовать объединённые по полу выборки.

Результаты и их обсуждение

Сравнение аллохронных выборок ондатры из северной и южной популяций показывает, что на первом этапе интродукции, уже после 10–12 первых поколений обе группировки значимо различались по размерам нижней челюсти (табл. 2). В северной ямальской популяции зверьки имели достоверно меньшие размеры нижней челюсти по сравнению с представителями южной курганской. Однако к концу XX в. через 40–50 лет после начала интродукции размеры нижней челюсти (пропорциональные величине CS) в выборках из этих популяций стали практически одинаковыми.

Для оценки статистической значимости этих различий провели двухфакторный дисперсионный анализ размеров центроида (CS) по факторам «Природная зона», V_m (градации фактора: 1 – лесотундра, п-ов Ямал; 2 – лесостепь, Курганская обл.) и «Этап интродукции», I_n (градации фактора: 1 – начальный, 1950-е гг.; 2 – финальный, 1980-е гг.). В итоге установлено (табл. 3), что статистически значимы и различия по обоим факторам и по их взаимодействию ($V_m \times I_n$).

Географические различия по CS, обусловленные принадлежностью животных к разным природным зонам, более существенны, чем хронографические, связанные с этапом интродукции. При этом компонента взаимодействия обоих факторов ($V_m \times I_n$), характеризующая выравнивание размера центроида нижней челюсти на втором этапе интродукции по срав-

Таблица 2. Сравнение размера центроида (CS) нижней челюсти с учётом стандартных ошибок (SE) между аллохронными выборками ондатры в северной ямальской (1955 и 1989 гг.) и южной курганской (1954 и 1979–1980 гг.) популяциях

Показатель	Сравниваемые популяции			
	Ямальская		Курганская	
Год	1955	1989	1954	1979–1980
Объём выборки, n	35	59	29	42
CS \pm SE	1255.2 \pm 11.8	1349.7 \pm 9.2	1418.3 \pm 15.4	1374.2 \pm 11.4

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа размеров центроида (CS в пикс.) нижнечелюстной ветви ондатры северных и южных популяций на разных этапах интродукции в Западной Сибири

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы, <i>d.f.</i>	Средний квадрат	F	P
Природная зона, <i>Vm</i>	298200	1	298200	25.68	0.00001
Этап интродукции, <i>In</i>	130000	1	130000	11.2	0.00100
Взаимодействие факторов, <i>Vm</i> × <i>In</i>	177600	1	177600	15.29	0.00010
Внутригрупповая изменчивость	1893000	163			
Общая изменчивость	2517000	166			

нению с первым этапом, сопоставима с хронографическими различиями (см. табл. 3).

Следовательно, выявленные тенденции к нивелировке размеров нижней челюсти на втором этапе интродукции, статистически подтвердились.

В результате канонического анализа Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы, установлено, что в северных и южных популяциях ондатры форма нижней челюсти различалась и на начальном этапе интродукции, и в конце XX в. (рис. 2).

Межгрупповые различия вдоль первых двух канонических осей статистически достоверны

и характеризуют 87.8% межгрупповой изменчивости. Вдоль первой канонической переменной CV1 наблюдается наибольшая трансформация челюсти в обеих популяциях, которая отражает проявление хронографической изменчивости и составляет 58.8% межгрупповой дисперсии. Размах морфогенетических перестроек аллохронных выборок северной группировки оказался выше, чем у южной, что можно связать со спецификой северных биоценозов и более суровыми условиями обитания ондатры в лесотундре Ямала. Хронографические изменения проявились в уменьшении высоты нижней челюсти, но удлинении

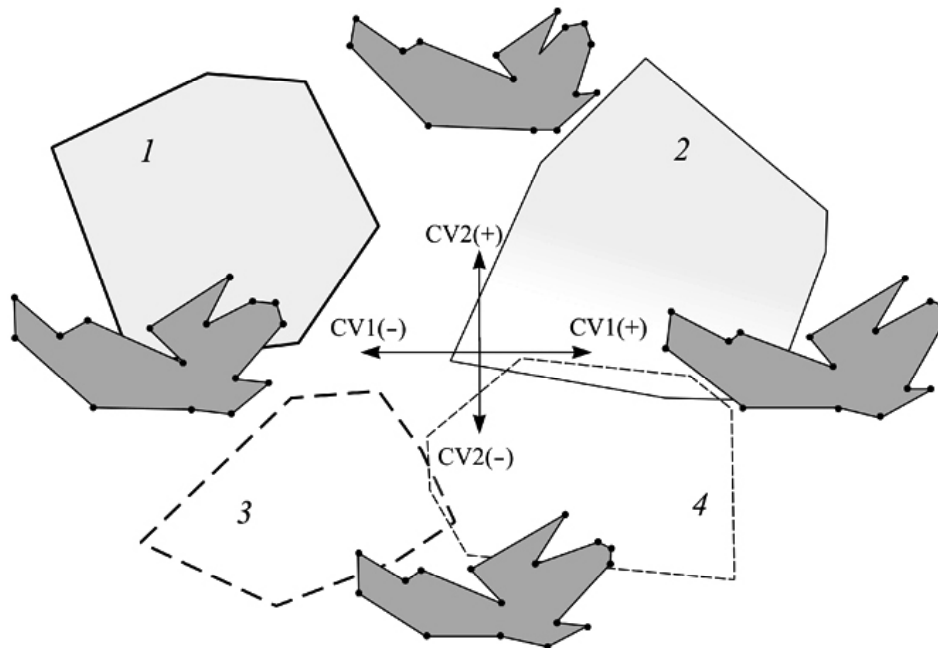


Рис. 2. Результаты канонического анализа формы нижней челюсти у аллохронных выборок ондатры на разных этапах интродукции в ямальской (1 – 1955 г., 2 – 1989 г.) и курганской (3 – 1954 г., 4 – 1979–1980 гг.) популяциях (теневые конфигурации нижней челюсти характеризуют наибольшие её изменения вдоль первой – CV1 и второй – CV2 канонических осей).

её резцовой части, а также укорочении углового и сочленовного отростков.

Вдоль второй оси CV2 проявилась морфогенетическая специфика северных и южных популяций, сохраняющаяся на разных этапах интродукции и характеризующая географическую изменчивость. На эту переменную приходится 29.0% межгрупповой дисперсии, то есть в два раза меньше, чем вдоль CV1. Географическая изменчивость проявляется как резкое относительное укрупнение у северных ондатр резцовой части и тела нижней челюсти при относительном удлинении зубного ряда и укорочении венечного, углового и сочленовного отростков, что отражает приспособление к питанию северных зверьков механически более грубыми кормами [Anderson et al., 2014]. Челюсть южных зверьков в целом грацильнее и имеет противоположные черты (см. рис. 2).

Вдоль третьей оси CV3 проявилось взаимодействие факторов: «Природная зона» Ч «Этап интродукции», которое оказалось небольшим по величине межгрупповой дисперсии (12.2%) и статистически незначимым. Таким образом, если по размерам центроида эффект взаимодействия проявился, то по форме нижней челюсти эта тенденция статистически не была подтверждена.

Обращает на себя внимание высокий уровень корректности классификации объектов по

принадлежности к собственной выборке, который был получен в результате проведённого канонического анализа формы нижней челюсти (табл. 4).

Подобный уровень обычно достигается при сравнении подвидов и даже близких видов, а не географически удалённых популяций. Всё это указывает на значительный масштаб выявленной внутривидовой дифференциации ондатры как в географическом, так и в хронографическом аспектах и позволяет рассматривать эти устойчивые межгрупповые различия как микроэволюционные.

При оценке морфофункциональных свойств нижней челюсти мы использовали четыре мандибулярных индекса [см.: Anderson et al., 2014], которые вычисляли по четырём промерам нижнечелюстной ветви (см. рис. 1, табл. 5). Заметим, что для получения промера «А» на вершине резца выставляли дополнительную нумерованную ландмарку, которую не использовали в других сравнениях.

В данном исследовании для сравниваемых аллотопных и аллохронных выборок ондатры по значениям всех четырёх мандибулярных индексов был проведён непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (NPMANOVA) на основе перестановочного (permutation) тестирования с применением 10 000 ресэмплинговых повторных

Таблица 4. Оценка корректности классификации ординат объектов по итогам канонического анализа формы нижней челюсти ондатры в ямальской и курганской популяциях на разных этапах интродукции вида в Западной Сибири

Сравниваемые выборки	Ямальская		Курганская		Объёмы выборок
	1	2	3	4	
Результаты классификации объектов при каноническом анализе:					
1 – 1955 г.	35	0	0	0	35
2 – 1989 г.	0	58	1	0	59
3 – 1954 г.	0	0	29	0	29
4 – 1979–1980 гг.	0	0	1	41	42
<i>Итоги анализа:</i>	35	58	31	41	165
Корректность, %	100	100	93.6	100	98.8
Результаты перекрёстного тестирования методом «складного ножа» (Jackknife):					
1 – 1955 г.	35	0	0	0	35
2 – 1989 г.	0	54	1	4	59
3 – 1954 г.	0	0	29	0	29
4 – 1979–1980 гг.	0	4	3	35	42
<i>Итоги анализа:</i>	35	58	33	39	165
Корректность, %	100	93.1	87.9	89.7	92.7

Таблица 5. Мандибулярные индексы (\pm стандартные ошибки, SE), характеризующие морфофункциональные свойства нижней челюсти зверьков ямальской и курганской популяций ондатры на двух этапах (1-й, 2-й) её интродукции в Западной Сибири

Выборка, этап интродукции	Число экз.	Мандибулярные индексы			
		TI	TM	MI	MM
Ямальская, 1-й	35	0.161 \pm 0.003	0.275 \pm 0.005	0.724 \pm 0.003	1.234 \pm 0.004
Ямальская, 2-й	59	0.155 \pm 0.002	0.267 \pm 0.003	0.718 \pm 0.002	1.237 \pm 0.003
Курганская, 1-й	29	0.180 \pm 0.003	0.307 \pm 0.006	0.713 \pm 0.003	1.217 \pm 0.004
Курганская, 2-й	42	0.166 \pm 0.002	0.277 \pm 0.004	0.722 \pm 0.003	1.210 \pm 0.003

реплик. В итоге дисперсионного анализа по совокупности мандибулярных индексов установлено, что различия по обоим факторам, а также их взаимодействию оказались статистически значимыми (табл. 6).

Основной вклад в общую дисперсию вносит фактор, связанный с географическими условиями обитания, несколько меньший вклад в изменчивость приходится на хронографические различия. Роль взаимодействия факторов, то есть разных направлений изменений мандибулярных индексов у северных и южных ондатр на разных этапах интродукции крайне мала и её, несмотря на значимость самого взаимодействия, можно не рассматривать.

По значениям мандибулярных индексов для тех же четырёх сравниваемых выборок ондатры провели канонический анализ, результаты которого представлены на рис. 3. На рисунке хорошо видно, что смещение центроидов аллохронных выборок из северной и южной популяций ондатры происходит параллельно вдоль второй канонической переменной (CV2), которая, поэтому, может быть интерпретирована как проявление межгрупповой хронографической изменчивости мандибулярных индексов.

В данном случае при каноническом анализе на первый план, однако, вышла географическая изменчивость, которая проявилась вдоль первой канонической оси (CV1), а близкая по размаху межгрупповых различий хронографическая изменчивость вышла на второй план и, как уже было отмечено, она отчётливо выражена вдоль второй канонической переменной (CV2). При этом размах географических различий между центроидами выборок северной и южной популяций сохраняется во времени, то есть уровень различий между северными и южными популяциями ондатры по форме нижней челюсти одинаков и на начальном этапе интродукции, и в конце XX в. Поскольку расчёт был проведён по мандибулярным индексам, результаты канонического анализа допускают прямую морфофункциональную интерпретацию межгрупповых различий нижней челюсти ондатры в пространстве и во времени.

Не углубляясь в обсуждение вклада конкретных мандибулярных индексов в изменчивость вдоль обеих первых канонических осей, можно заключить, что более весомыми в функциональном отношении оказались проявления географической изменчивости (на долю этой

Таблица 6. Результаты непараметрического многомерного двухфакторного анализа (NPMANOVA) мандибулярных индексов, характеризующих морфофункциональные свойства нижней челюсти зверьков ямальской и курганской популяций ондатры на двух этапах её интродукции в Западной Сибири

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степ. свободы, d.f.	Средний квадрат	F	p
«Природная зона», V_m	0.026975	1	0.026975	16.44	0.0001
«Этап интродукции», I_n	0.019481	1	0.019481	11.87	0.0001
Взаимодействие, ($V_m \times I_n$)	0.001779	1	0.001779	1.08	0.0002
Остаточная	0.264150	161	0.001641		
Общая	0.312390	164			

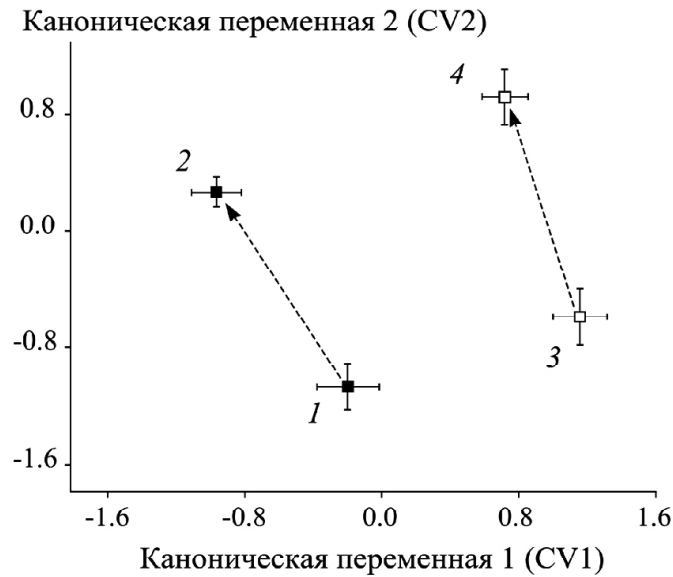


Рис. 3. Результаты канонического анализа значений мандибулярных индексов при сравнении аллохронных северных (1 – 1955 г., 2 – 1989 г.) и южных (3 – 1954 г., 4 – 1979–1980 гг.) выборок ондатры в Западной Сибири. Для каждого центроида выборок отложены величины стандартных ошибок. Стрелками и штриховыми линиями указаны направления хронографических изменений в географически удалённых друг от друга популяциях.

составляющей вдоль CV1 пришлось 45.6% общей дисперсии). Несколько меньшая доля межгрупповой изменчивости проявилась вдоль CV2 (34.9% дисперсии). Поэтому в данном случае хронографическая изменчивость отражает несколько меньший морфофункциональный эффект, чем географическая.

Обсуждая эти результаты можно заключить, что географические межпопуляционные морфофункциональные различия в строении нижней челюсти являются вполне ожидаемыми. Они, скорее всего, обусловлены тем, что априори объекты кормовой базы ондатры по составу и соотношению существенно различны в северной и южной популяциях [Огнёв, 1950]. Судя по значениям мандибулярных индексов и теневым конфигурациям нижней челюсти (см. табл. 5, рис. 2), можно полагать, что в южной популяции по сравнению с северной больше выражен тот функциональный потенциал нижней челюсти, который связан с интенсификацией перетирания кормовых объектов, а у зверьков северной популяции на обоих этапах интродукции проявляется тенденция к питанию более жёсткими кормами и их дроблению [см.: Anderson et al., 2014]. В то же время установленный нами параллелизм хроно-

графической изменчивости обеих популяций является нетривиальным феноменом. Во-первых, он указывает на параллельный процесс перестройки морфогенеза в направлении определённых морфофункциональных особенностей. Во-вторых, он отражает прямое и в некотором отношении однонаправленное «давление» биотических сообществ на северную и южную популяции, приводящее к отбору и усилению определённых морфогенетических изменений, общих для северной и южной популяций ондатры.

При сопоставлении тенденций изменения мандибулярных индексов в обеих популяциях от первого ко второму этапу интродукции (см. табл. 5, рис. 2, рис. 3), можно заключить, что наблюдается изменение конфигураций мандибул, направленное на равное усиление их морфофункционального потенциала как в отношении перетирания кормовых объектов, так и возможности питаться твёрдыми кормами [см.: Anderson et al., 2014]. Таким образом, ценоотические требования приводят за полувековой период к направленному изменению морфофункциональных свойств нижней челюсти в обеих географически удалённых популяциях ондатры.

Заметим, что среди мандибулярных индексов наибольшее значение имеют темпорально-резцовый индекс (ТИ), увеличение которого отражает возрастание потенциала усилий в процессе перетирания и пережёвывания кормовых объектов, а также массивно-молярный (ММ), указывающий на относительно большие возможности при обработке твёрдых объектов питания [Anderson et al., 2014]. Мы использовали эти переменные (ТИ и ММ) для оценки в сравниваемых выборках ондатры внутригруппового морфоразнообразия (disparity) с помощью метода анализа паттерна ближайших соседних точек в пределах полигона изменчивости [Hammer, 2009]. Результаты расчётов представлены на рисунке 4.

Из рисунка следует, что на первом этапе интродукции в северной и южной популяциях показатель внутригруппового морфоразнообразия (MNND) достоверно выше, чем на втором. При этом на первом этапе интродукции в обеих популяциях наблюдается значимое проявление эффекта сверхрассеивания ординат (табл. 7). Увеличение значения MNND при анализе изменчивости формы объектов можно интерпретировать как возрастание внутригруппового морфологического разнообразия, то

есть веера траекторий морфогенеза [Hammer, 2009; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2016].

Следовательно, на первом этапе интродукции морфогенетическое разнообразие нижней челюсти было в обеих популяциях выше, чем на втором (см. табл. 7). Примечательно, что на втором этапе в обеих географически удалённых популяциях отношение R близко к 1, то есть рассеивание точек в пределах полигона изменчивости этих выборок стало носить случайный пуассоновский характер. Последнее означает, что на первом этапе интродукции резкое возрастание веера морфогенетических траекторий в обеих популяциях ондатры косвенно указывает на недостаточную регуляцию развития и, вероятно, недостаточную адаптированность животных к локальным условиям. Во всяком случае, судя по возрастанию морфоразнообразия и явлению сверхрассеивания ординат, зверьки обеих популяций испытывали при развитии стресс. Приведённые в таблице значения показателей внутрипопуляционного разнообразия формы нижней челюсти, указывают не только на снижение показателя морфоразнообразия (MNND), но и на случайный характер рассеивания ординат на

Средняя дистанция между ближайшими соседними ординатами, MNND

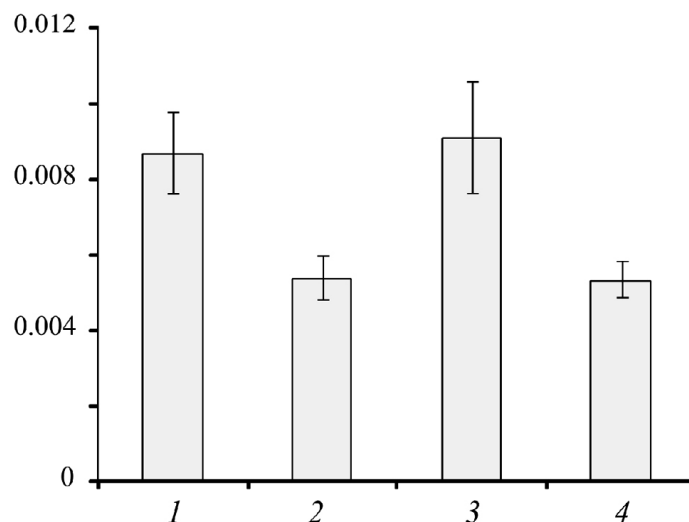


Рис. 4. Сравнение средних дистанций между ближайшими соседними ординатами с учётом их стандартных ошибок (MNND \pm SE), полученных внутри полигонов изменчивости северных (1, 2) и южных (3, 4) популяций ондатры на разных этапах её интродукции в Западной Сибири (первый этап – нечётные номера выборок, второй – чётные).

Таблица 7. Сравнение показателей, характеризующих паттерны внутривидового разнообразия формы нижней челюсти в аллопатрических и аллохронных выборках ондатры на разных этапах её интродукции в Западной Сибири

Показатель	Сравниваемые популяции			
	Северная, ямальская		Южная, курганская	
	1955 г.	1989 г.	1954 г.	1979–1980 гг.
Число особей, <i>n</i>	35	59	29	42
Наблюдаемая MNND	0.0087	0.0054	0.0091	0.0053
Ожидаемое значение (μ)	0.0065	0.0048	0.0068	0.0050
<i>R</i> -отношение	1.34	1.13	1.34	1.06
<i>Z</i> -критерий	3.35	1.66	3.08	0.85
Вероятность случайного распределения ординат, <i>p</i>	0.0008	0.0969	0.0021	0.3923

втором этапе интродукции. Поэтому на втором этапе адаптация к локальным условиям, вероятно, возникла, поскольку морфогенетические процессы при становлении нижней челюсти и на севере, и на юге оказываются в целом регулируруемыми, на что, собственно, указывает случайный характер рассеивания точек в определённом узком диапазоне наблюдаемых дистанций между ближайшими соседними точками в пределах полигона изменчивости. Поскольку в данном случае рассматривается изменчивость морфофункциональных индексов, речь идёт о стабилизации и, возможно, функциональной оптимизации конфигурации нижней челюсти ондатры и на севере, и на юге после полувекового процесса интродукции.

Заключение

Подводя итоги данного исследования, можно заключить, что при интродукции ондатры в Западной Сибири в её вновь сформированных форпостных популяциях на севере и юге произошли существенные морфогенетические и морфофункциональные изменения, связанные с изменением конфигураций нижнечелюстных ветвей. Поскольку хронографические изменения формы нижней челюсти почти одинаковы, они указывают на сходное направление адаптивных перестроек морфогенеза на севере и на юге. Исходно возникший размах морфологических различий между северной и южной популяциями сохранился, хотя сама форма нижней челюсти у их представителей изменилась. Изначально возникшие различия в размерах центроида к концу XX в.

нивелировались в северной и южной популяциях, что не позволяет трактовать различия формы мандибул на втором этапе интродукции как исключительно аллометрические эффекты. Очевидно, что изменения формы нижней челюсти обусловлены направленными морфогенетическими перестройками. Поэтому проявившиеся через полвека параллельные хронографические преобразования морфогенеза в обеих популяциях можно связать лишь с постепенным встраиванием ондатры в новые биоценозы и выполнением несколько иных трофических функций на севере и юге.

Таким образом, при снижении первоначально высокой численности вида вначале процесса интродукции, и дальнейшем встраивании его популяций в заведомо неодинаковые биотические сообщества на севере и юге региона, возникли сначала прямые модификационные изменения в пределах нормы реакции (различные для географически удалённых групп), которые сопровождалась возрастанием морфоразнообразия (веера морфогенетических траекторий). Затем произошло почти параллельное однонаправленное изменение морфогенеза нижней челюсти и значительно снизилось её морфоразнообразие. На севере и юге функциональные мандибулярные индексы изменились также параллельно. Последнее косвенно свидетельствует о ведущей роли селективных процессов, связанных со сходным ценотическим давлением в интразональных околоводных биотопах. При этом исходно возникшая на первом этапе интродукции морфологическая специфика северной и южной попу-

ляций сохранилась, хотя сама форма нижней челюсти у них изменилась. Следовательно, за полувековой период интродукции ондатры в аналогичных биотопах на юге и севере Западной Сибири произошли микроэволюционные события, связанные с возникновением существенных морфофункциональных и морфогенетических перестроек конфигурации нижней челюсти в пространстве и во времени. Полученные результаты указывают на высокий адаптивный потенциал вида и способность его к быстрым морфогенетическим и морфофункциональным преобразованиям, что, по-видимому, определяет успех интродукции ондатры в большинстве природных зон Евразии. В случаях неконтролируемой интродукции других инвазионных видов, по крайней мере, у некоторых из них, по аналогии с ондатрой, следует ожидать возникновения быстрых адаптивных перестроек морфогенеза в исторических, а не в геологических масштабах времени. Таким образом, выявленные отдалённые морфологические и морфофункциональные последствия интродукции, по-видимому, могут служить примером быстрой направленной микроэволюционной перестройки морфогенеза и морфофункциональных изменений инвазионных видов млекопитающих при внедрении в новые сообщества.

Благодарности

Авторы благодарят канд. биол. наук Ю.М. Малафеева и Зоологический музей ИЭРиЖ УрО РАН за любезно предоставленные для работы коллекционные материалы. Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ (№ 16-04-01831а) и Программы УрО РАН № 12 «Живая природа» (проект № 15-12-4-25).

Литература

Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // *Экология*. 1999. № 6. С. 433–441.

Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Евдокимов Н.Г., Синева Н.В. Оценка эффектов неизбежной элиминации в сообществе грызунов методами геометрической морфометрии // *Экология*. 2016. № 4. С. 290–299.

Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // *Российский журнал биологических инвазий*. 2011. Предисловие к № 1–3. С. 1–6.

Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // *Российский журнал биологических инвазий*. 2014. № 1. С. 2–8.

Огнёв С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. 715 с.

Ондатра: Морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. 542 с.

Павлов Д.С., Букварёва Е.Н. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // *Вестник РАН*. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986.

Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварёва Е.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. М.: ООО «Типография ЛЕВКО»; Институт устойчивого развития; Центр экологической политики России, 2009. 84 с.

Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Часть I. / Под ред. И.Д. Кириса. Киров: Волго-Вятское книжн. изд-во. Кировское отделение. 1973. 536 с.

Смирнов В.С., Шварц С.С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // *Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале*. Свердловск, 1959. С. 91–137. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18).

Чашухин В.А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2007. 133 с.

Чесноков Н.И. О закономерностях акклиматизации ондатры // *Экология*. 1976. № 6. С. 63–70.

Шварц С.С. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // *Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале*. Свердловск, 1959. С. 3–22. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18).

Anderson Ph.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. Vol. 14. P. 85–93.

Bertolino S. *Callosciurus squirrels*: worldwide introductions, ecological impacts and recommendations to prevent the establishment of new invasive populations // *Mammal Review*. 2013. Vol. 43. P. 22–33.

Facon B., Genton B.J., Shykoff J., et al. A general evolutionary framework for understanding bioinvasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2008. Vol. 21. № 3. P. 130–135.

Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers & Geosciences*. 2009. Vol. 35. P. 659–666.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. 9 p.

- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. 2011. Vol. 11. P. 353–357.
- Panarari-Antunes R.S., Prioli A.J., Prioli S.M.A.P., Gomes V.N., et al. Genetic divergence among invasive and native populations of *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) in Neotropical regions // *Journal of Fish Biology*. 2012. Vol. 80. P. 2434–2447.
- Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *Journal of Classification*. 1999. Vol. 16. P. 197–223.
- Rohlf F.J. tpsUtil. Version 1.64. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook (program). 2015. // (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Проверено 28.10.2015a.
- Rohlf F.J. tpsDig. Version 2.22. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook (program). 2015. // (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Проверено 28.10.2015b.
- Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zoology*. 1990. Vol. 39. № 1. P. 40–59.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., et al. The Population Biology of Invasive Species // *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2001. Vol. 32. P. 305–332.
- Sheets H.D., Zelditch M.L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013. Vol. 24. № 1. P. 67–73.
- Stray D.L. Eight questions about invasions and ecosystem functioning // *Ecology Letters*. 2012. Vol. 15. P. 1199–1210.
- Zelditch, M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. New York: Elsevier Academic Press., 2004. 437 p.
- Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D., et al. Developmental regulation of skull morphology II: ontogenetic dynamics of covariance // *Evolution and Development*, 2006. Vol. 8. № 1. P. 46–60.

AFTER-EFFECTS OF MUSKRAT INTRODUCTION IN WESTERN SIBERIA: MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL ASPECTS

Vasil'ev A.G.*, Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Sineva N.V.

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Department of the RAS
Yekaterinburg, 620144;
e-mail: * vag@ipae.uran.ru

The paper presents study results concerning morphogenetic and morphological and functional features of Canadian muskrats (*Ondatra zibethicus* L.) introduced in the Northern (Yamal Island) and Southern (Kurgan oblast) regions of Western Siberia in the middle of the last century. A set of allochronic samples from populations examined at different stages of introduction process was compared by the methods of geometric morphometrics. Directed alterations of mandible size and shape connected with its functional features as feeding organ were found. Rapid initial divergence between northern and southern muskrat populations followed by long-term parallel functional and morphological adjusting under biocenotic adaptation was detected. The rate of morphological transformations in the northern population group was found to be higher than that in the southern one. This may correlate with severe living environment in Yamal forest-tundra. Significant decrease of morphological disparity of mandible shape was revealed in both populations during the second half of the XXth century. Coincidence of mandible size in the two populations up to the end of the last century had excluded any allometric effects in discovered geographic and chronographic differences of mandible shape in muskrats. Therefore, micro-evolutionary transformations of morphogenesis in invasive species can be realized in historical age, or relatively rapidly. So, we should take it into account when forecasting local biocenotic crises. The model of the long-term after-effects of Muskrat introduction in the Western Siberia confirms a possibility of rapid adaptive morphogenetic, morphological and functional alterations in invasive species of mammals under introduction into new communities.

Key words: Muskrat, introduction, invasive species, variability, geometric morphometrics, morphogenesis, microevolution, Western Siberia.