

МОРФО-ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISON*) КАСПИЙСКО-БАЛТИЙСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА

© 2012 Кораблёв М.П.^{1,3}, Кораблёв Н.П.², Кораблёв П.Н.³

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

² Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, Великие Луки

³ Центральнo-Лесной государственный природный биосферный заповедник

Поступила в редакцию 16.03.2012

С использованием количественных и качественных признаков исследована морфологическая изменчивость 367 черепов американской норки из Тверской, Псковской, Новгородской областей, представляющих территорию Каспийско-Балтийского водораздела. Из шести исследованных выборок, пять принадлежат диким популяциям, а одна представлена черепами клеточных норок. Показано, что на относительно небольшой площади, порядка 250 на 350 км существуют достоверные различия в морфологическом облике природных группировок американской норки. Они определяются различным происхождением и степенью участия беглых клеточных зверьков в формировании их фенотипа. Обсуждаются вероятные последствия взаимодействия вольно живущих и клеточных норок, приводящие к формированию морфологических различий среди диких популяций. Наблюдаемые морфологические отличия природных популяций норки ниже, чем теоретически ожидаемые, учитывая масштаб влияния domestцированных животных на дикие популяции. Среди причин относительной стабильности пропорций черепа указываются натурализация размеров клеточных норок в природе под влиянием условий окружающей среды, а также возможная элиминация гибридов первого поколения в результате аутбредной депрессии.

Ключевые слова: интродукция, *Neovison vison*, морфологическая изменчивость, гибридизация, аутбредная депрессия.

Введение

Американская норка, завезенная в Россию в 1930-х гг., последние десятилетия активно расширяет ареал [Данилов, 2009; Туманов, 2009; Чашухин, 2009; Хляп и др., 2011]. За короткую историю существования некоторых группировок в них сменилось 15–20 поколений зверьков. Эти поселения норок предоставляют редкую возможность проследить начальные стадии формирования прапопуляций – внутривидовых группировок, обладающих определенной степенью морфогенетического своеобразия [Яблоков, 1987; Алтухов и др., 1997].

Особый интерес к этому вопросу определяется и тем, что происхождение

вновь возникших поселений может быть различным. В Тверской области американская норка впервые появилась в 1948 г. в результате выпуска 60 зверьков (42 самки, 18 самцов) в Вышневолоцком районе [Павлов, Корсакова и др., 1973]. В соседних с Тверской областях выпуски американской норки не проводились, и ее появление объясняется не столько расселением интродуцированных животных и их потомков, сколько бегством клеточных зверьков из зверосовхозов. Особенно значительные масштабы это явление приняло на северо-западе России [Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2009]. Известно, что все норки, завезенные в Россию, закуплены на германских

норковых фермах в 1928–1932 гг. [Павлов, Корсакова, и др., 1973; Егоров, 1983; Бобров и др., 2008; Данилов, 2009], то есть имеют одно происхождение. Вместе с тем, фенотип выпущенных в дикую природу норок складывался под влиянием естественного отбора, в то время как клеточные норки под влиянием искусственного отбора на величину тела, плодовитость и окраску меха стали значительно отличаться от своих диких сородичей.

П.И. Данилов и И.Л. Туманов [1976] в период интенсивного расселения американской норки в северо-западных областях европейской части России высказали предположение, что размеры животных, живущих в природе, в скором времени могут увеличиться за счет скрещивания с беглецами из звероводческих хозяйств.

Можно предположить, что первоначально на территории Тверской области сформировалось несколько группировок американской норки. Одна в Вышневолоцком и прилегающих к нему районах в результате преднамеренной интродукции в 1948 г., другие – в результате побегов зверей из зверохозяйств. На территорию Центрально-Лесного заповедника, расположенного в Нелидовском и Андреапольском районах Тверской области, американская норка проникла позже, чем в другие районы области.

Исследования морфологической изменчивости американской норки на территории Тверской области были начаты нами ранее [Кораблёв и др., 2011] и в настоящее время продолжены за счет привлечения новых выборок черепов из соседних регионов.

Таким образом, цель настоящего исследования – изучение морфологии американской норки территории Каспийско-Балтийского водораздела на основе сравнительного анализа выборок черепов, собранных в районах с различной историей их заселения.

Сравнительный анализ фенотипа американской норки из разных

географических точек позволяет оценить степень влияния клеточных зверьков на природные группировки, что продиктовано масштабами явления, как в пределах исторического ареала [Tamlin et al., 2009], так и в местах интродукции [Чашухин, 2009; Zalewski et al., 2011].

Материал и методика

Исследованы 367 черепов американской норки из коллекционных фондов Центрально-Лесного заповедника. Период сбора материала, в основном, ограничен 2002–2008 гг. Черепа были сформированы в выборки, представляющие участки Удомельского, Торопецкого, Нелидовского, Оленинского районов Тверской области, а также клеточных domestцированных зверьков из зверохозяйства «Знаменское» Торопецкого района. Отдельную выборку составили 25 черепов норок, добытых в Локнянском районе Псковской области и в Холмском районе Новгородской области. Эти соприкасающиеся друг с другом территории представляют собой единый водно-болотный массив, составляющий основу Полистовского и Рдейского государственных заповедников. Предварительный анализ черепов, собранных на территориях заповедников, показал практически полное сходство морфометрических признаков (результаты однофакторного дисперсионного анализа – Критерий Фишера $F=0.002-2.501$; уровень значимости различий $p \leq 0.05$), что и позволило объединить их в одну выборку.

Группировка Удомельского района начала формироваться, вероятно, в начале-середине 1950-х гг., когда выпущенные в 1948 г. в Вышневолоцком районе норки размножились и стали осваивать новые территории. В северной части Торопецкого района, где собирался материал, американская норка появилась в конце 1970-х – начале 1980-х годов и через десять лет уже доминировала в добыче охотников.

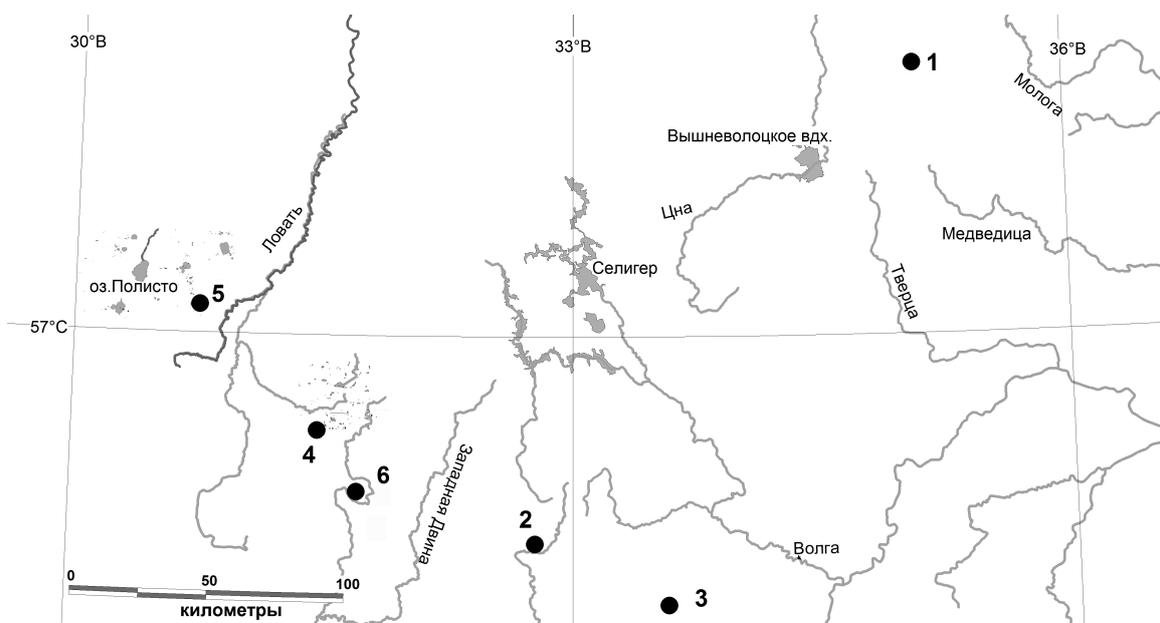


Рис. 1. Схема района исследований.

Цифрами показаны выборки, представляющие районы: 1 – Удомельский, 2 – Нелидовский, 3 – Оленинский, 4 – Торопецкий, и 5 – Полистовский и Рдейский заповедники (Псковская и Новгородская области), 6 – Зверосовхоз «Знаменский».

Немаловажную роль в формировании местной группировки сыграл зверосовхоз, расположенный на территории района. В Нелидовском и Оленинском районах американская норка появилась в 1980-х гг. и к концу 1990-х полностью доминировала над аборигенной европейской норкой. Таким образом, выборка черепов из Удомельского района характеризует норок, фенооблик которых складывался под влиянием преимущественно естественного отбора на протяжении примерно сорока поколений. При этом возможность влияния клеточных норок не исключается. Остальные выборки характеризуют поселения норок, в разное время заселивших юго-западные районы Тверской области.

Расстояние между участками сбора материала в Торопецком и Нелидовском районах составляет 80–90 км, Нелидовском и Оленинском – 60 км, Торопецком и Оленинском – 120 км, а между этими тремя районами и Удомельским – 230–250 км (рис. 1). Между Удомельским районом и Полистовско-Рдейской выборкой – 290 км, 150 и 190 км между последней

выборкой и Нелидовским и Оленинским районами соответственно.

Морфометрические особенности черепа охарактеризованы на основании 13 промеров, 8 из которых представляют билатерально симметричные признаки, все измерения произведены с точностью до 0.01 мм [Кораблёв и др., 2011]. Используемая схема включала следующие промеры: 1 – кондилобазальная длина черепа; 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 – длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (*proc. condiloides*) и угловым (*proc. angularis*) отростками; 5 – наибольшая высота черепа в области барабанных камер; 6 – ширина черепа над клыками; 7 – скуловая ширина; 8 – мастоидная ширина – расстояние между латеральными краями сосцевидных отростков; 9 – ширина заглазничного сужения; 10 – расстояние между латеральными краями заглазничных отростков;

11 – наибольшая высота венечного отростка; 12 – ширина верхнего клыка у основания; 13 – коронарная длина M_1 .

Предпочтение отдано признакам с наиболее четкими точками привязки. Это позволило свести к минимуму техническую ошибку при измерении черепов и с меньшей погрешностью сравнивать наши данные с материалами других авторов. Для билатерально симметричных промеров использовано среднее значение между левой и правой сторонами, что бы исключить влияние направленной асимметрии черепа.

Для описания фенетической изменчивости применялись 48 неметрических вариаций (фенов) 14 признаков. Из них, 9 признаков описывают изменчивость строения корней предкоренных и коренных зубов, в частности наличие и количество дополнительных корешков между основными корнями (одонтологические признаки), остальные характеризуют изменчивость краниологических признаков. Каталог используемых признаков опубликован ранее [Кораблёв, Кораблёв и др., 2005]. Для характеристики фенофона группировок использованы показатели, предложенные Л.А. Животовским [1979, 1982]: показатель сходства (r), показатель внутривидового разнообразия (μ) и доля редких фенов (h), значения которых рассчитывались для каждой группы признаков и для их совокупности. Стабильность онтогенеза, как интегрированный показатель состояния популяций, охарактеризована на основании уровня флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков [Захаров, 1987].

Измерено 204 черепа, в том числе: из Удомельского района 31 (9 самок и 22 самца), Нелидовского 30 (16 и 14), Оленинского 34 (19 и 15), Торопецкого 32 (17 и 15), из зверохозяйства 52 (10 и 42), из Псковской области 25 (12 самок, 13 самцов). В анализ включены черепа животных старше одного года. Возраст определен по степени развития черепа (сагиттальный гребень, заглазничные отростки), облитерации носового шва,

величине *os penis* [Habermehl, 1986; Клевезаль, 2007].

Морфометрические признаки самцов и самок рассматривались отдельно, поскольку американской норки присущ хорошо выраженный половой диморфизм в размерах черепа [Wiig, 1982; Егоров, 1983; Stevens, Kennedy, 2005 и др.].

Для общей характеристики размерных пропорций черепа использованы средние, максимальные и минимальные значения признаков, коэффициент вариации и дисперсия. Результаты измерений обработаны методами прикладной статистики, включающими дисперсионный, дискриминантный, канонический дискриминантный, кластерный анализы. Дендрограмма иерархической классификации популяций построена на основе квадратов дистанций Махаланобиса с использованием метрики Евклида, алгоритм построения – метод ближайшего связывания [Пузаченко, 2004]. Все расчеты выполнены в программах MS Excel и Statistica.

Полученные результаты

Фенетическая изменчивость

В таблицах приводятся обобщенные популяционные показатели для всех признаков по каждой выборке черепов, высчитанные на основе частот вариаций признаков. Таблица 1 представляет матрицу значений показателя сходства (r) и уровней значимости различий.

Выборки, представляющие диких норок, характеризуются значительной степенью сходства между собой и клеточными по фенам собственно краниологических признаков и высоко достоверно отличаются по комплексу вариаций одонтологических признаков от зверьков из зверохозяйства. Поскольку морфологические отличия клеточных норок, подвергающихся постоянной селекции, от диких очевидны, эти данные могут служить своеобразным критерием диагностической ценности двух групп признаков.

Таблица 1. Характеристика сходства выборок по группам фенетических признаков (верхняя строчка – *r*, средняя – *I*, нижняя – *P*)

Выборка*	1	2	3	4	5	6
	Одонтологические признаки					
1		0.988 28.8 0.01	0.990 24.5 0.05	0.989 26.3 0.05	0.985 8.3 нет	0.974 66.0 0.001
2	0.982 21.6 0.05		0.979 35.6 0.001	0.986 25.1 0.01	0.977 3.7 нет	0.971 55.0 0.001
3	0.986 18.1 нет	0.988 10.9 нет		0.985 26.2 0.05	0.980 3.2 нет	0.974 48.7 0.001
4	0.995 6.7 нет	0.974 24.2 0.01	0.987 13.0 нет		0.986 2.2 нет	0.972 51.3 0.001
5	0.913 8.3 нет	0.900 16.0 0.05	0.904 15.9 0.05	0.920 13.3 нет		0.968 5.0
6	0.992 10.8 нет	0.978 21.5 0.05	0.980 20.3 нет	0.983 17.4 нет	0.904 16.6 0.05	
	Краниологические признаки					

* Выборки: 1 – Удомельский район, 2 – Нелидовский район, 3 – Оленинский район, 4 – Торопецкий район, 5 – Полистовский и Рдейский заповедники, 6 – Зверосовхоз.

В таком случае мы вынуждены признать, что диагностическая ценность собственно краниологических признаков оказалась недостаточной для выявления внутривидовых различий на данной географической шкале. Следовательно, различия между норками Нелидовского и Торопецкого районов по краниологическим признакам могут носить случайный характер, а отличия норок Оленинского района от Удомельских и Нелидовских по одонтологическим признакам со значительной долей вероятности отражают степень их дифференциации.

Примечательно, что значения показателей, характеризующих степень и структуру разнообразия выборок (табл. 2, 3), а также уровень флуктуирующей асимметрии (табл. 4), с учетом пределов ошибки оказались сходными не только между группировками вольно живущих норок, но и в сравнении их с клеточными. Исключением являются значения

доли редких фенотипов, которые достоверно отличались между норками Удомельского, Нелидовского районов и Полистовского – Рдейского заповедников.

Морфометрическая изменчивость

Размерные признаки, в отличие от дискретных фенетических, показали более убедительные различия как между зверосовхозными и дикими норками, так и среди группировок последних (табл. 5). Большие размеры клеточных норок не вызывают сомнения и подтверждаются на высоком уровне значимости для всех признаков обеих полов (однофакторный дисперсионный анализ $F=2.533-98.488$; $p \leq 0.03$). В парных сравнениях зверосовхозных норок с дикими группировками отличия признаков также подтверждались во всех случаях с высоким уровнем достоверности (LSD test, $p \leq 0.001$). Среди используемых

Таблица 2. Характеристика степени внутривидового разнообразия ($\mu \pm S\mu$)

Группа признаков	Выборка (район)					
	1	2	3	4	5	6
Одонтологические	1.78±0.063	1.69±0.054	1.74±0.063	1.81±0.068	1.75±0.209	1.97±0.074
Краниологические	2.42±0.068	2.83±0.104	2.69±0.092	2.48±0.064	2.09±0.224	2.64±0.078
Все	2.01±0.066	2.10±0.079	2.08±0.078	2.05±0.066	1.88±0.215	2.21±0.076

Таблица 3. Характеристика структуры внутривидового разнообразия (доля редких фенотипов, $h \pm Sh$)

Группа признаков	Выборка (район)					
	1	2	3	4	5	6
Одонтологические	0.33±0.024	0.28±0.023	0.32±0.025	0.37±0.024	0.24±0.068	0.34±0.025
Краниологические	0.19±0.023	0.26±0.027	0.25±0.026	0.18±0.021	0.22±0.068	0.22±0.023
Все	0.28±0.024	0.27±0.028	0.29±0.027	0.30±0.023	0.38±0.069	0.30±0.024

Таблица 4. Характеристика стабильности онтогенеза (средняя частота асимметричного проявления на признак, %)

Группа признаков	Выборка (район)					
	1	2	3	4	5	6
Одонтологические	11.4±0.78	7.8±0.54	10.1±0.63	9.2±0.54	7.6±1.46	12.6±0.95
Краниологические	29.7±0.57	33.7±0.46	37.4±0.63	29.9±0.66	22.5±1.97	35.4±0.65
Все	17.9±0.96	17.0±0.71	19.8±0.90	16.6±0.85	12.9±1.97	20.7±1.16

Таблица 5. Средние значения промеров (мм) черепов самцов (верхняя строка ячейки) и самок (нижняя строка)

№ признака	Выборка, число черепов					
	1 22♂ 9♀	2 14♂ 16♀	3 15♂ 19♀	4 15♂ 17♀	5 13♂ 12♀	6 42♂ 10♀
1	67.33±0.36 59.03±0.91	68.30±0.59 59.88±0.38	67.61±0.49 59.72±0.36	68.38±0.43 59.87±0.40	69.60±0.37 61.81±0.60	73.78±0.36 71.99±0.55
2	61.63±0.33 54.16±0.75	62.64±0.52 54.89±0.40	61.73±0.48 54.69±0.34	62.73±0.38 54.83±0.38	63.76±0.34 56.61±0.54	67.72±0.31 66.12±0.49
3	45.55±0.26 40.08±0.24	46.34±0.36 40.85±0.25	45.89±0.37 40.73±0.27	46.22±0.34 40.62±0.29	47.13±0.32 42.01±0.40	50.14±0.24 49.01±0.36
4	38.21±0.21 32.41±0.20	39.03±0.35 33.59±0.30	38.34±0.39 33.30±0.23	38.99±0.26 33.25±0.29	39.88±0.17 34.74±0.37	43.35±0.21 42.06±0.38
5	23.51±0.20 21.13±0.25	23.89±0.20 21.63±0.58	23.65±0.19 21.29±0.16	23.41±0.17 20.82±0.15	23.60±0.20 21.70±0.43	26.37±0.16 25.85±0.19
6	14.82±0.12 12.28±0.17	15.00±0.20 12.38±0.10	14.70±0.14 12.48±0.14	14.70±0.12 12.24±0.10	15.32±0.12 13.26±0.16	16.49±0.10 16.00±0.15
7	39.01±0.25 33.39±0.29	39.58±0.39 34.10±0.33	38.64±0.33 33.72±0.27	39.06±0.32 33.17±0.20	40.03±0.42 35.35±0.42	45.40±0.26 43.98±0.42
8	34.26±0.25 29.39±0.34	34.73±0.43 29.78±0.24	34.78±0.39 29.80±0.23	34.45±0.30 29.42±0.22	35.17±0.28 30.87±0.39	39.81±0.25 38.64±0.37
9	12.26±0.24 11.73±0.20	12.77±0.17 11.84±0.17	12.81±0.25 11.82±0.16	12.57±0.24 11.97±0.17	13.39±0.23 12.14±0.25	12.80±0.12 12.70±0.10
10	17.51±0.19 15.19±0.25	17.64±0.29 14.78±0.19	17.40±0.24 15.16±0.20	17.53±0.24 14.70±0.22	17.75±0.24 15.62±0.28	19.75±0.14 19.22±0.19
11	19.25±0.15 15.88±0.11	19.43±0.25 16.29±0.17	19.31±0.23 16.66±0.58	19.00±0.21 15.84±0.15	19.85±0.16 16.97±0.28	21.36±0.15 20.68±0.22
12	3.62±0.04 2.98±0.06	3.70±0.06 2.91±0.06	3.70±0.06 2.99±0.05	3.57±0.04 2.94±0.04	3.91±0.08 3.36±0.07	4.32±0.04 4.17±0.05
13	7.79±0.11 6.74±0.26	8.02±0.11 7.12±0.12	8.00±0.10 7.13±0.06	7.95±0.09 7.06±0.11	8.24±0.10 7.43±0.07	8.76±0.05 8.63±0.06

Таблица 6. Характеристика различий выборок американской норки по тринадцати метрическим признакам (номера признаков, по которым выявлены достоверные различия на основе LSD test $p \leq 0.05$)

Выборка	1	2	3	4	5
	Самцы				
1		4	–	2, 4	1, 2, 3, 4, 6, 9, 12
2	4		–	–	12
3	–	–		–	1, 2, 3, 4, 6, 12
4	–	5, 7	–		4, 6, 9, 12
5	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 12, 13	
	Самки				

* прочерк означает отсутствие различий

признаков, ширина заглазничного сужения у самцов зверосовхозных и диких норок находилась на пороге статистической значимости различий, у самок этот признак различался недостоверно.

Поскольку отличия вольно живущих и клеточных норок не вызывают сомнения, сосредоточимся на сравнительном анализе пяти выборок природных группировок. Результаты дисперсионного анализа (табл. 6) убедительно свидетельствуют, что животные Тверской области значительно отличаются от норок, обитающих на территориях Полистовского и Рдейского заповедников.

Установление различий между дикими группировками на основе однофакторного дисперсионного анализа черепов самцов всех выборок выявило достоверные отличия по восьми признакам: кондиллобазальная длина черепа ($F=3.602$; $p=0.010$), барабанная камера – резцовая кость ($F=4.269$; $p=0.004$), барабанная камера – подглазничное отверстие ($F=3.202$; $p=0.018$), длина нижней челюсти ($F=5.917$; $p=0.000$), ширина над клыками ($F=3.072$; $p=0.022$), заглазничное сужение ($F=2.732$; $p=0.036$), ширина клыка ($F=5.831$; $p=0.000$), коронарная длина моляра ($F=2.564$; $p=0.047$).

В отличие от самцов, межгрупповая изменчивость черепов самок выражена сильнее. Достоверные отличия найдены по десяти размерным признакам черепа ($F=2.784-11.452$; $p \leq 0.050$). Не достоверно различаются: межглазничная ширина, ширина заглазничных отростков, высота нижней челюсти по венечным отросткам.

Отличия тверских норок определяются их меньшими размерами, причем в абсолютном выражении таких признаков оказалось 12. Только по признаку 5 (высота черепа) самцы Нелидовского и Оленинского районов незначительно превосходят Полистовско-Рдейских норок, что нивелируется пределами статистической ошибки. У самок из Тверской области от 61.5% до 69.0% (в среднем для всех выборок 62.4%) признаков имеют достоверно ($p < 0.05$) меньшие размеры, чем у псковско-новгородских животных. У самцов таких признаков заметно меньше – от 7.7% до 61.5% (в среднем 36.6%). Визуализация данных с помощью коробчатых графиков (рис. 2, 3) наглядно демонстрирует более крупные размеры самцов и самок Полистовско-Рдейских норок и неоднородность морфотипов тверских зверьков. Различия между выборками тверских норок чаще всего перекрываются

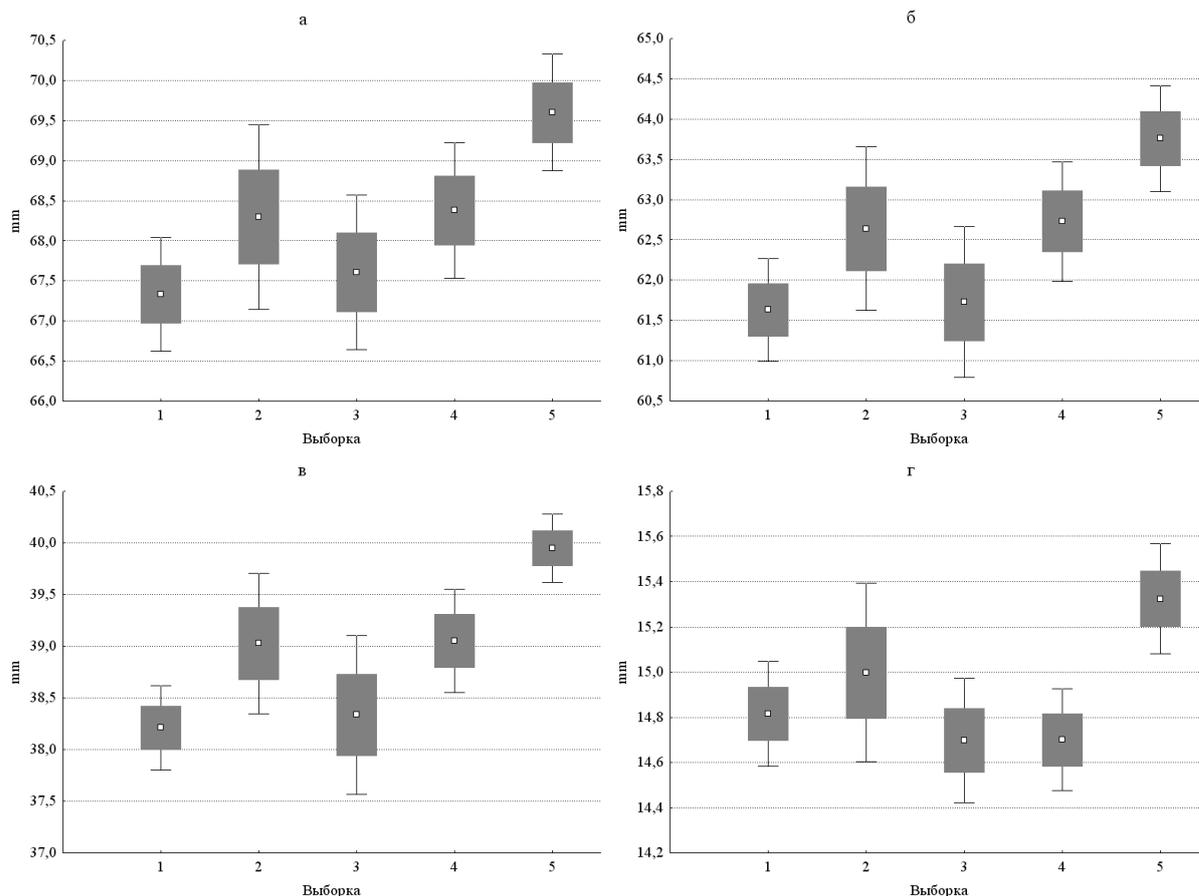


Рис. 2. Различия выборок самцов американской норки по наиболее изменчивым метрическим признакам. На графиках: светлый квадрат – среднее значение признака, серый квадрат – ошибка среднего значения, лимиты – дисперсия.

а – кондилобазальная длина черепа; б – длина от барабанной камеры до резцовой кости; в – длина нижней челюсти; г – ширина над клыками.

пределами статистической ошибки, но в некоторых случаях прослеживается вполне определенная тенденция. Так, все промеры, связанные с длиной черепа и его фрагментов, у самцов и самок норок Удомельского района меньше, чем у животных других районов. Причем, это характерно как для суперпризнаков [Животовский, 1988], интегрирующих значения субпризнаков (кондилобазальная длина и составляющие ее признаки 2 и 3), так и для признаков, не связанных между собой подобной зависимостью (кондилобазальная длина и длина нижней челюсти). Заслуживает внимания и то, что значение такого консервативного признака как коронарная длина M_1 у удомельских норок тоже меньше, чем в других выборках. Из признаков, характери-

зующих ширину разных отделов черепа, у удомельских норок меньше, чем во всех других выборках, значения имеют признаки 8 (мастоидная ширина) и 9 (заглазничное сужение).

Обсуждаемые метрические признаки значительно трансгрессируют и не имеют самостоятельной диагностической ценности, но вместе, проявляясь в виде тенденции, заслуживают внимания и позволяют определенно характеризовать американскую норку из Удомельского района как самую маленькую по размерам черепа.

Стандартным дискриминантным анализом была выявлена значимость признаков в разделении диких группировок американской норки. Основные результаты дискриминантного анализа для самцов и самок представлены в таблицах 7 и 8 соответственно.

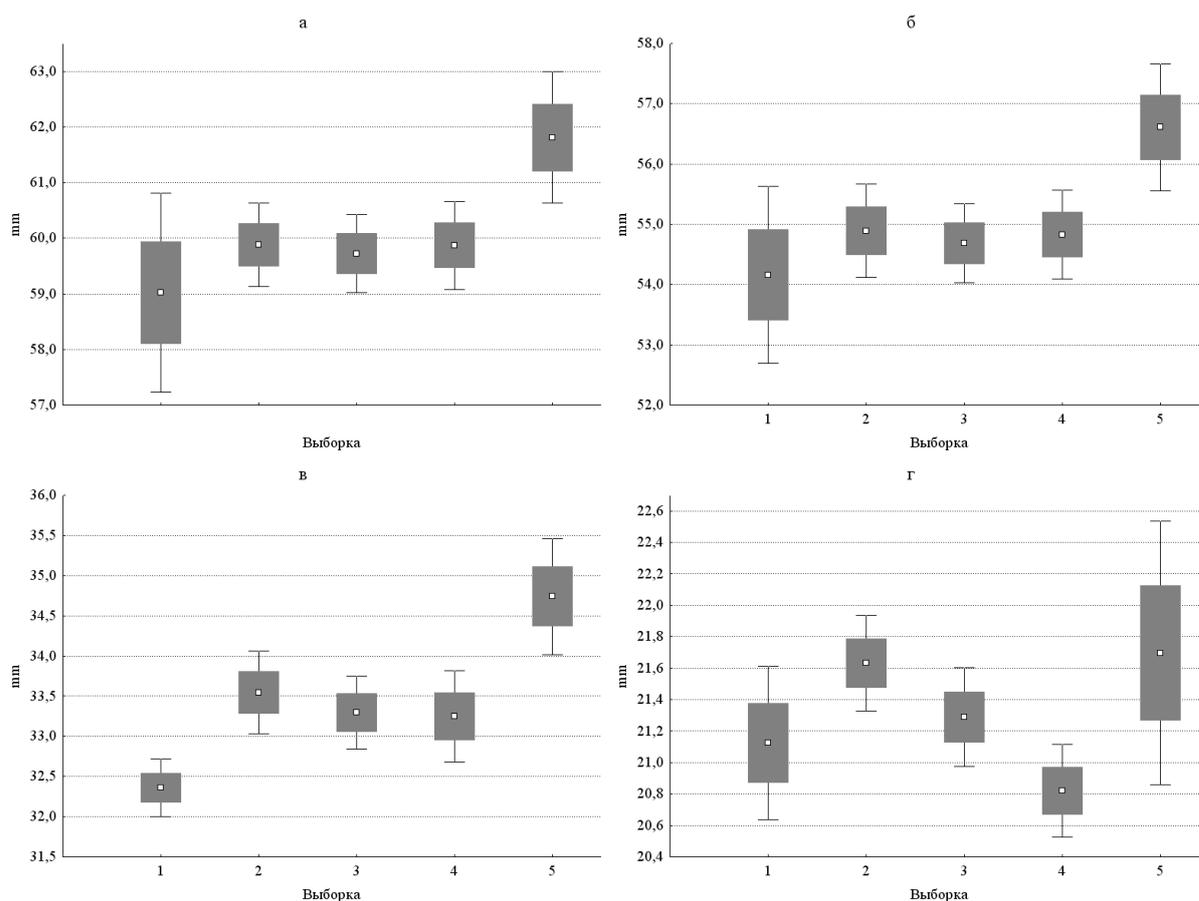


Рис. 3. Различия выборок самок американской норки по наиболее изменчивым метрическим признакам.

а – кондилобазальная длина черепа; б – длина от барабанной камеры до резцовой кости; в – длина нижней челюсти; г – высота черепа.

Критерий Вилкоксона-ламбда дает приблизительно сходные оценки признаков по качеству разделения популяций. В целом его значения указывают на удовлетворительное распознавание выборок. Однако, учитывая значительные корреляции измеряемых переменных, частный Вилкоксона-ламбда, указывает на невысокое качество распознавания. Среди используемых признаков дискриминантный анализ выделяет наиболее изменчивыми у самцов следующие: скуловая ширина, мастоидная ширина, расстояние между латеральными краями заглазничных отростков, наибольшая высота венечного отростка. В то же время уровень значимости всех признаков ниже порогового значения, что не позволяет использовать их для надежной идентификации популяционной принадлежности животных.

Результаты дискриминантного анализа самок из диких популяций американской норки приведены в таблице 8.

Изменчивость самок более выражена, чем у самцов, что проявляется на показателях результирующих критериев дискриминантного анализа. Три признака оказались достоверно значимы в разделении популяций: расстояние от барабанной камеры до резцовой кости, расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия и высота черепа. У самцов значимыми признаками в разделении популяций оказались преимущественно пропорции ширины черепа, а у самок пропорции длины.

Качественная оценка различий популяций по процентному отношению корректно классифицированных особей в априори заданные группы (номера соответствуют популяциям) представлена для обоих полов в таблице 9.

Таблица 7. Общая оценка качества дискриминантного анализа для пяти выборок американской норки (самцы)

Признак	Вилкоксон ламбда	Частный Вилкоксон ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости <i>p</i>
1	0.115	0.865	0.704	0.599
2	0.121	0.819	0.997	0.435
3	0.117	0.847	0.813	0.533
4	0.120	0.824	0.958	0.454
5	0.117	0.846	0.819	0.530
6	0.111	0.892	0.543	0.706
7	0.139	0.710	1.836	0.166
8	0.129	0.770	1.344	0.292
9	0.117	0.850	0.796	0.543
10	0.135	0.735	1.625	0.211
11	0.123	0.807	1.074	0.398
12	0.114	0.869	0.681	0.614
13	0.117	0.849	0.800	0.541

Таблица 8. Общая оценка качества дискриминантного анализа для пяти выборок американской норки (самки)

Признак	Вилкоксон ламбда	Частный Вилкоксон ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости
1	0.168	0.791	1.985	0.122
2	0.191	0.695	3.297	0.024
3	0.105	0.565	4.623	0.007
4	0.158	0.839	1.441	0.245
5	0.095	0.622	3.640	0.019
6	0.146	0.909	0.749	0.567
7	0.146	0.910	0.741	0.572
8	0.143	0.930	0.566	0.689
9	0.144	0.919	0.664	0.622
10	0.151	0.875	1.067	0.390
11	0.144	0.923	0.626	0.648
12	0.163	0.811	1.749	0.165
13	0.163	0.813	1.723	0.171

* Полужирным шрифтом выделены значимые признаки.

Таблица 9. Оценка качества классификации (метрика Евклида) по частоте корректного распознавания

Выборка	Процент корректной классификации	
	Самцы	Самки
1	60.00	100.00
2	50.00	50.00
3	77.78	76.92
4	70.00	88.89
5	80.00	87.50
Всего	68.57	77.50

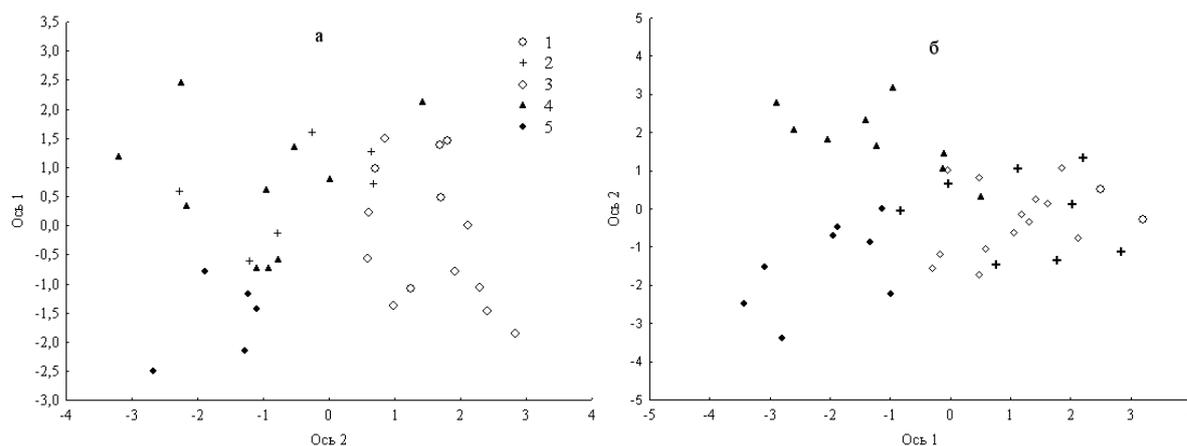


Рис. 4. Положение выборок в пространстве первых двух канонических дискриминантных функций, а – самцы; б – самки. Номерные обозначения соответствуют выборкам.

Результаты классификации выборок на основе используемых промеров для самцов и самок различаются как по среднему качеству, так и по приоритетности распознавания выборок. Самки примерно на 8% классифицируются лучше, чем самцы. У самцов наилучшим образом распознаются выборки Полистовского и Рдейского заповедников (80%), Оленинского (78%) и Торопецкого районов (70%).

У самок со стопроцентным качеством распознаются норки Удомельского района, далее следуют торопецкие (88.89%) и полистовско-рдейские (87.5%). Самцы и самки Нелидовского района в половине случаев определяются неверно. Согласно классификационной матрице 50% особей нелидовской выборки были ошибочно отнесены к оленинской и торопецкой группировкам, что вполне логично, учитывая их географическое положение.

Положение особей в пространстве дискриминантных функций представлено на рисунке 4. У самцов с первой осью канонического анализа главным образом связаны признаки: кондиллобазальная длина, расстояние от барабанной камеры до резцовой кости, длина нижней челюсти. Со второй осью связаны признаки: межглазничная ширина, ширина клыка, коронарная длина M_1 . У самок с первой осью

анализа в наибольшей степени связаны кондиллобазальная длина черепа, расстояние от барабанной камеры до резцовой кости и подглазничного отверстия, длина нижней челюсти, ширина роострума. Вторая ось в основном описывает изменчивость высоты черепа, ширины роострума, скуловых дуг и мастоидных отростков, а также высоты нижней челюсти.

В системе осей канонического анализа лучшим качеством разделения характеризуются популяции Полистовского – Рдейского заповедников. Животные обеих полов этой популяции более крупные при сравнении с норками Тверской области. Также хорошо классифицируются норки Торопецкого района, которых, следуя положению в координатном пространстве, отличает более вытянутый в длину, но относительно узкий череп. Размеры черепов животных остальных группировок в большой мере перекрываются и не проявляют четко выраженных локальных совокупностей.

Для дискретного отображения популяционных групп и их иерархии использован кластерный анализ (рис. 5). В соответствии со значением дистанции образования кластеров нарушение монотонности присоединения наблюдается на уровне 30–35, что говорит о реальности трех кластеров у самцов, соответствующих: Полистовскому –

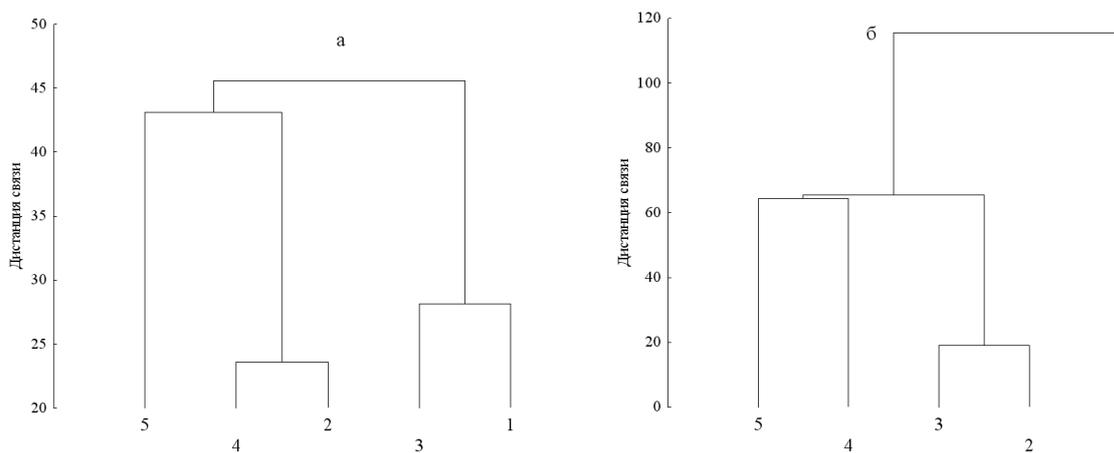


Рис. 5. Дендрограмма иерархической классификации выборок американской норки (метод построения – одиночное присоединение, метрика – дистанция Евклида), а – самцы; б – самки. Номерные обозначения соответствуют выборкам.

Рдейскому заповедникам, Торопецкому – Нелидовскому и Оленинскому – Удомельскому районам. У самок нарушение в монотонности дистанции присоединения кластеров наблюдается на уровне 60. Подтверждается на дендрограмме существование четырех кластеров: Полистовский – Рдейский заповедники, Торопецкий, Оленинский, Нелидовский районы и Удомельский район.

Межгрупповая изменчивость самок отличается от самцов. В порядке уменьшения размеров черепа группировки выстраиваются следующим образом: самые крупные самки обитают в Южных районах Псковской области, несколько меньшие размеры у норок Торопецкого, Нелидовского, Оленинского районов. Самые мелкие самки Тверской области обитают в Удомельском районе.

Фенетический анализ и измерение черепов шести выборок американской норки убедительно свидетельствуют, что норки клеточного содержания существенно отличаются от вольно живущих, как частотой проявления неметрических вариаций одонтологических признаков, так и более крупными размерами. Наибольшие промеры черепа (кондилобазальная длина и скуловая ширина), интегрирующие в себе другие составляющие их характеристики,

у самцов клеточных норок больше средних показателей вольно живущих на 7.4% и 6.6% соответственно, у самок различия выражены еще сильнее – 16.6% и 22.8%.

Результаты дисперсионного и дискриминантного анализов самок диких группировок, позволяют говорить о высоко достоверных отличиях более крупных американских норок Полистовского – Рдейского заповедников от сравнительно мелких животных, обитающих на территории Тверской области. При кластеризации полистовско-рдейские самцы образуют отдельную группу, а самки проявили сходство с географически ближайшей группировкой Торопецкого района. Выборки черепов тверских норок обладают меньшими, но вполне улавливаемыми различиями. Дискриминантный анализ со стопроцентным качеством идентифицирует самок Удомельского района, а иерархическая классификация выделяет их в самостоятельный кластер.

Обсуждение результатов

Логичным объяснением различий в размерах американской норки на изучаемой территории является ее новейшая история, связанная с различным происхождением. Как упоминалось выше, природные группировки норок могут возникать

двумя путями: в результате преднамеренных выпусков и побегов domestцированных норок из звероводческих хозяйств. Очевидна возможность скрещивания выпущенных в природу и беглых зверьков. Влияние беглых клеточных зверьков на морфологическое и генетическое разнообразие диких норок отмечалось рядом исследователей [Сегаль, 1975; Данилов, Туманов, 1976; Бобров и др., 2008, Tamlin et al., 2009, Zalewski et al., 2011]. Масштабы этого явления, вероятно, существенны. По расчетам П.И. Данилова [2009] в Карелии за 30 лет, с 1950 по 1980-е гг. в природу попало не менее 10 тыс. клеточных норок. Как показывают наши данные (табл. 5) и результаты сравнительного анализа размеров черепа клеточных и вольно живущих норок, проведенные другими исследователями [Данилов, Туманов, 1976; Егоров, 1983, Tamlin et al., 2009, Кораблёв и др., 2011], дикие норки значительно уступают по своим размерам зверькам из зверохозяйств. Причем, абсолютно все промеры черепа норок из зверохозяйства Торопецкого района Тверской области (наши данные) заметно превосходят таковые у клеточных норок, измеренных Ю.Е. Егоровым несколько десятилетий назад. Например, кондилобазальная длина черепа самцов Тверских клеточных норок составляет в среднем 73.8 ± 0.36 мм, а у клеточных норок Татарии – 69.3 ± 0.24 , скуловая ширина – 45.4 ± 0.26 и 39.1 ± 0.17 соответственно, то есть увеличение в длину составило 6.1%, а в ширину – 13.9%. Увеличения коснулись и такого консервативного признака как ширина заглазничного сужения, а также одонтологических признаков (ширина клыка и коронарная ширина M_1). Это подтверждает мысль, которую высказал А.Н. Сегаль [1975], о том, что искусственный отбор на величину тела в клеточном норководстве будет приводить все к большему укрупнению разводимых зверьков.

На существенные отличия клеточных норок от диких указывается в

работе канадских зоологов [Tamlin et al., 2009]. В частности ими предложены кондилобазальная длина черепа и ширина межглазничного сужения как наиболее надежные диагностические признаки клеточных животных. Полученные ими значения кондилобазальной длины и заглазничного сужения для диких североамериканских норок составили в среднем у самцов 64.3 мм (lim 59.4–69.9) и 12.5 мм (lim 11.2–14.1), у самок – 58.1 мм (lim 54.7–65.6) и 11.9 (lim 10.1–12.8) соответственно. Таким образом, кондилобазальная длина черепа диких норок в пределах естественного ареала, несколько меньше, чем у диких интродуцированных, в то время как межглазничная ширина имеет сходные размеры. Аналогичные параметры domestцированных норок в Канаде составили у самцов 73.9 мм (lim 67.0–78.4) и 11.7 (lim 9.3–13.8), у самок – 65.2 мм (lim 59.0–69.8) и 11.4 (lim 9.3–12.9) соответственно. У самцов кондилобазальная длина очень близка к аналогичному показателю у клеточных норок Тверской области, в то время как domestцированные самки Тверской области крупнее. На материале, используемом в нашей работе, мы не обнаружили достоверных различий между domestцированными и дикими норками по ширине межглазничного промежутка. Канадские норки были цвета буйволовой кожи, черные, коричневые, пастельные. На звероферме «Знаменское» содержатся норки дикого окраса, крестового и голубого.

Размеры черепов животных Псковской и Новгородской областей, собранных в 2003–2005 гг., оказались наиболее крупными из всех известных диких норок. Размерные параметры американской норки, собранной в Северо-Западном регионе России И.Л. Тумановым около сорока лет назад были следующими (мм): кондилобазальная длина черепа взрослых самцов – 66.6 ± 0.10 , скуловая ширина – 38.2 ± 0.21 , кондилобазальная длина черепа самок – 59.0 ± 0.46 , скуловая ширина 33.4 ± 0.31 .

Таблица 10. Диапазон (min–max) изменчивости двух метрических признаков американской норки (мм)

Выборка	Кондилобазальная длина		Скуловая ширина	
	самцы	самки	самцы	самки
Северо-Запад*	62.20–75.00	55.20–64.20	36.00–41.80	30.90–35.00
Удомельская	63.55–69.50	56.45–60.55	36.60–40.50	32.55–34.60
Нелидовская	63.05–70.86	57.70–61.70	37.82–43.31	32.60–36.05
Оленинская	63.22–69.65	56.91–62.40	36.39–40.95	31.84–35.56
Торопецкая	64.60–71.15	57.40–62.25	36.15–41.00	32.10–34.60
Псков-Новгород	67.63–71.60	60.07–66.41	37.58–42.02	33.97–37.76
Клеточная	69.62–78.08	62.61–69.72	41.25–49.13	36.29–40.20

* Данилов, Туманов [1976].

Таким образом, средние размеры черепа современных самцов оказались больше на 4.3% в длину и на 5.3% в ширину, у самок увеличение составило 4.5% и 5.5%. Обращает на себя внимание широкий диапазон значений признаков норок северо-запада, который приводит цитируемый автор (табл. 10). Максимальное значение кондилобазальной длины черепа, зафиксированное нами, было у самца из Псковской области и составило 71.6 мм, что значительно уступает данным по северо-западу. Интересно и то, что в Тверской области черепов с минимальными значениями кондилобазальной длины, характерными для норок северо-запада, практически не оказалось. Только у одного самца из Нелидовского района кондилобазальная длина составила 63.05 мм, а у самок минимальное значение этого промера составило 56.45 мм.

Все это может свидетельствовать о том, что природная группировка норок северо-западного региона формировалась как за счет преднамеренных интродуцентов, выпуски которых осуществлялись в Карелии, так и за счет беглых клеточных зверьков. В период, когда И.Л. Туманов собирал материал, американской норки в Псковской и Новгородской областях не было, а часть Ленинградской области уже была ею заселена. При этом в Ленинградской

области и в южной части Карелии функционировало 23 звероводческих хозяйства, а во всем Северо-Западном регионе их насчитывалось 40. Для сравнения укажем, что в это время в Тверской области было пять хозяйств по разведению норки. Как известно, в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях американская норка не была специально интродуцирована в дикую природу, и именно беглые зверьки способствовали успешному и быстрому расселению американской норки в Северо-Западном регионе [Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2009]. Есть все основания считать, что животные, чьи черепа были добыты в Псковской области, являются потомками гибридных норок, пришедших с севера, а их размеры указывают на значительное участие клеточных зверьков в формировании морфологического облика.

Самые маленькие черепа оказались у зверьков Удомельского района и можно предположить, что они наиболее близки к размерам диких норок. Не случайно размеры их черепов по большому числу признаков отличаются от других выборок, что особенно показательно для самок. При этом на расстоянии примерно 100 км от места сбора Удомельских черепов находится звероферма по разведению норок, а в недалеком прошлом их было две

[Калининская область..., 1983]. Возможно, это свидетельствует о том, что беглые зверьки распространяются не равномерно, а существуют предпочтительные направления, обусловленные эколого-географическими и антропогенными (пресс охоты) факторами. Это предположение косвенно подтверждается и тем фактом, что норки Псковской и Новгородской областей значительно превосходят размерами животных Торопецкого и Нелидовского районов и достоверно отличаются от них по всем краниометрическим признакам. При этом звероводческое хозяйство Торопецкого района находится примерно в 120 км от Полистовского и Рдейского заповедников и в 80 км от Нелидовского района. В Вышневолоцком районе Тверской области в 1948 г. было выпущено 60 норок. В последующие годы в тверскую областную заготовку поступали шкурки американской норки из Вышневолоцкого и Осташковского районов [Павлов и др., 1973], что свидетельствует о расселении интродуцентов в южном направлении, то есть в сторону Нелидовского района. Все это позволяет с большой долей вероятности утверждать, что основу поселений американской норки на юго-западе Тверской области составили потомки животных, интродуцированных в Вышневолоцком районе, которые испытали слабое влияние клеточных норок, сбегавших из немногочисленных зверохозяйств.

Последнее предположение строится не только на факте присутствия зверохозяйства в Торопецком районе. Черепа норок из Оленинского района сданы одним охотником В.А. Ситкиным, охотничий участок которого находится близко от Смоленской области. Им неоднократно добывались зверьки необычной светло-песочной окраски. Нам удалось выяснить, что американских норок такой окраски разводят в зверосовхозе, расположенном в Гагаринском районе Смоленской области, который находится примерно в

100–120 км от участка сбора материала. В мае 2009 г. в пределах охранной зоны Центрально-Лесного заповедника встречена и сфотографирована норка белого цвета. Нелидовский район занимает центральное положение между участками сбора материала на юго-западе Тверской области. Тот факт, что дискриминантный канонический анализ ошибочно относит 50% нелидовских норок к торопецким или оленинским, указывает на возможность проникновения американской норки на территорию Центрально-Лесного заповедника, как с запада, так и с востока.

Сравнивая результаты измерения своего материала с данными других авторов, И.Л. Туманов [Данилов, Туманов, 1976] пришел к выводу, что черепа норок северо-запада крупнее алтайских и башкирских, уступают лишь немного татарским. Размеры норок, добытых в районе Полистовского и Рдейского заповедников, превышают размеры не только диких, но и domestцированных татарских зверьков [Егоров, 1983]. Приведенные данные прекрасно иллюстрируют предположение, высказанное цитируемыми выше авторами, о возможном постепенном увеличении размеров вольно живущих норок. Вместе с тем, относительно маленькие размеры животных в Тверской области свидетельствуют, что этот процесс не носит тотальный характер. При этом расстояние между участками сбора краниологического материала в Псковской области и Нелидовском районе Тверской области менее двухсот километров. Различие в размерах черепов норок на столь малой географической дистанции может быть вызвано различным происхождением внутривидовых группировок.

Интересно отметить, что к зверькам Удомельского района по своим промерам очень близки американские норки северо-востока России, где этих норок выпускали в 1950-х гг. [Дубинин, 1999]. Материалом для интродукции послужили дикие норки, отловленные в

Хабаровском крае, и переселенцы не испытывали влияния беглых клеточных норок. Кондилобазальная длина черепов самцов в разных популяциях этой территории колебалась от 65.45 до 67.50, у самок этот промер составил 58.70–59.20, что практически соответствует диким норкам в естественных границах ареала [Tamlin et al., 2009].

Не вполне понятно, почему увеличение размеров клеточных норок, как результат непрерывного и многолетнего искусственного отбора, не привело к еще более значительному и широкому увеличению размеров вольно живущих животных, несмотря на непрекращающееся их скрещивание. Теоретически механизмы поддержания различий географически близких группировок можно объяснить двумя причинами.

Во-первых, можно предположить, что отбор по фенотипу, способствующий почти двукратному увеличению размеров клеточных норок по сравнению с вольно живущими, не сопровождался существенной генетической перестройкой организма, а происходил в пределах нормы реакции генотипа и поддерживался искусственными благоприятными условиями содержания. Не будучи генетически жестко детерминированными, эти признаки не являются устойчивыми и в природной среде, элиминируются естественным отбором и нейтрализуются поглотительным скрещиванием на условно дикий тип норок. Этой точки зрения придерживаются и Тамлин с соавторами [Tamlin et al., 2009], подчеркивая, что уменьшение размеров может быть связано с более скудным питанием в природе по сравнению со зверофермами.

Возможность генетического сходства при хорошо выраженных фенотипических различиях показана при сравнительном молекулярно-генетическом анализе митохондриальной ДНК лесной куницы (*Martes martes*) и соболя (*Martes zibellina*) в зоне симпатрии

на северном Урале. Оказалось, что постоянная, но не массовая межвидовая гибридизация, сопровождающаяся взаимной интрогрессией мтДНК привела к тому, что генетические дистанции между выборками куниц, соболей и кидасов стали пренебрежительно малы при сохранении межвидовых фенотипических различий [Пищулина, Мещерский и др., 2009]. Однако польскими исследователями показаны высокие и достоверные различия митохондриальной ДНК domesticированных и диких американских норок [Zalewski et al., 2011]. Известно также, что фермерские норки, завезенные в 1920-х гг. в Европу, получены в результате гибридизации различных подвидов с территории естественного ареала [Dunstone, 1993], что определяет их высокое генетическое разнообразие.

Во-вторых, различные формы отбора и условия обитания диких и domesticированных норок должны были привести к разным результатам генетической коадаптации, то есть созданию генетических структур, оптимальным образом взаимодействующих друг с другом, благодаря селекции или естественному отбору [Майр, 1974; Кайданов, 1996]. В пользу этого свидетельствует уровень флуктуирующей асимметрии (табл. 4), величина дисперсии и коэффициента вариации (табл. 11) диких и domesticированных норок, которые оказались практически идентичными, что указывает на стабильность их генофонда.

Имеются убедительные данные, что при скрещивании форм существенно различающихся генетически, адаптированных к разным условиям, происходит нарушение коадаптации, приводящее к дестабилизации развития и повышению уровня флуктуирующей асимметрии [Захаров, 1987]. В современной популяционной биологии это явление известно под термином аутбредная депрессия (outbreeding depression). Оно описано для многих таксономических

Таблица 11. Средние значения изменчивости метрических признаков черепов американской норки

Выборка	Самцы		Самки	
	σ	C.v.	σ	C.v.
1	0.90±0.15	3.69±0.62	0.68±0.19	3.26±0.77
2	1.08±0.21	4.12±0.81	0.80±0.14	3.84±0.68
3	1.08±0.20	4.14±0.75	0.80±0.14	3.67±0.63
4	0.92±0.17	3.64±0.66	0.80±0.15	3.65±0.67
5	0.80±0.17	3.30±0.70	1.05±0.23	4.45±0.98
6	1.26±0.15	4.08±0.47	1.10±0.23	4.49±0.93

групп растений и животных, наиболее выражено в первом поколении гибридов и может в существенной мере зависеть от условий окружающей среды [Lynch, 1991; Edmands, 2007]. По мнению Л.З. Кайданова [1996] в инверсиях из одних и тех же популяций состав аллелей подобран так, чтобы при их взаимодействии проявлялся эффект гетерозиса. При гибридизации диких и клеточных норок происходит взаимодействие генотипов совершенно разных популяций и гибриды первого поколения с большой долей вероятности испытывают геномный и физиологический стресс [Назаров, 2007; Edmands, 2007], приводящий к нарушению гомеостаза развития и снижению жизнеспособности. Такие животные с дисгармоничным сочетанием генов в условиях жесткого естественного отбора будут элиминироваться в первую очередь до тех пор, пока не будет достигнуто новое равновесие [Майр, 1974]. Возможно, именно поэтому в материале И.Л. Туманова встречаются особи с большим диапазоном значений промеров черепов. Должно было смениться несколько десятков поколений норок, чтобы произошло некоторое усреднение двух разных фенотипов, следствием чего, явилось сужение диапазона изменчивости метрических признаков и стабилизация процесса онтогенеза. Причем, это стало возможным вследствие массового бегства клеточных

зверьков в природу, благодаря наличию многочисленных звероферм на северо-западе. Признаки нарушения гомеостаза развития можно было ожидать в первую очередь в районах, где гибридизация диких и клеточных норок наиболее вероятна, то есть в Торопецком и Оленинском районах. Отсутствие подобного эффекта указывает на возможность жесткой элиминации гибридов первого поколения или свидетельствует о том, что масштабы гибридизации в данных районах невелики.

Учитывая отсутствие других изолирующих механизмов, можно предположить, что процесс укрупнения размеров природных американских норок может продолжаться медленными темпами, пока сохраняется возможность бегства клеточных норок из зверохозяйств. Снижение пресса охоты из-за падения спроса на пушнину и уменьшения числа охотников является благоприятным фактором для перемещения норок и возможности гибридизации.

Заключение

Проведенный анализ изменчивости черепов американской норки, населяющей территорию Каспийско-Балтийского водораздела, позволил выявить ряд закономерностей в формировании морфологической подразделенности этого вида.

Доместицированные норки отличаются от диких более крупными размерами черепа, что особенно ярко проявляется на уровне суперпризнаков, описывающих общие размерные пропорции. Дискретные одонтологические признаки также позволяют надежно отличать диких норок от животных, содержащихся в зверохозяйстве.

Дикие группировки норок проявили различный уровень морфологической изменчивости, они отличаются в парных сравнениях разным количеством (от одного до девяти) размерных признаков. Различия между самцами из разных группировок выражены по восьми признакам, в то время как самки более изменчивы и различаются на уровне десяти признаков. В абсолютном выражении размерные пропорции черепа диких норок значительно трансgressируют между различными географическими группами. Однако прослеживается тренд, позволяющий выявить самых крупных зверьков, обитающих на юге Псковской и западе Новгородской областей, и самых мелких норок, населяющих северо-восток Тверской области.

Объяснением наблюдаемой изменчивости может быть история заселения американской норкой изучаемого географического пространства. Морфологический облик зверьков на северо-востоке области формировался главным образом на основе интродуцированных диких норок и испытывал слабое влияние беглецов из немногочисленных зверохозяйств. Именно в этой части области обитают современные норки, наиболее близкие к дикому морфологическому типу. На юго-западе Тверской, а также западе Новгородской и юге Псковской областей дикие норки испытывают влияние domesticiрованных животных, сбегавших со звероводческих ферм. На западе Тверской области в районе водораздела Волги и Западной Двины наблюдается интродукция норок дикого типа и норок, испытывающих влияние

клеточных животных. Вместе с тем влияние domesticiрованных норок на диких не сопровождается значительным увеличением размеров последних. Возможными причинами этого могут быть как уменьшение размеров гибридов в процессе натурализации, так и элиминация гибридных животных из-за аутбредной депрессии. Дальнейший сбор и изучение краниологического материала позволит ответить на вопрос, какие тенденции будут преобладать на данной территории.

Благодарности

Авторы благодарны Н.А. Завьялову за предоставленную для работы коллекцию черепов американской норки с территории Рдейского государственного заповедника. Работа частично поддержана фондом Джона Д. и Кэтрин Т. МакАртуров (грант № 02_73130_000_GSS) и Калининской АЭС.

Литература

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука, 1976. 256 с.
- Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КАРнц РАН, 2009. 308 с.
- Дубинин Е.А. Сравнительная краниология американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) Северо-Востока России // VI съезд териологического общества. Тезисы докладов. М., 1999. С. 78.
- Егоров Ю.Е. Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 172 с.

- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40. №4. С. 587–602.
- Животовский Л.А. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
- Животовский Л. А. Об использовании количественных признаков в фенетике популяций // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 185–190.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Калининская область. Туристическая карта для охотников и рыболовов. М.: ГУГК, 1983.
- Кайданов Л.З. Генетика популяций. М.: Высшая школа, 1996. 320 с.
- Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёва В.Н., Кораблёв М.П. Методические рекомендации по изучению фенотипа популяций хищных млекопитающих // Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М.: ЭкоТерра, 2005. С. 185–231.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, енотовидная собака, американская норка // Изв. РАН. Сер. Биол. 2011. №2. С. 187–197.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. Учебное пособие. Изд. 2-е, испр. М.: Изд-во ЛКИ, 2007. 520 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. I. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1973. 536 с.
- Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Симакин Л.В., Рожнов В.В. Результаты молекулярно-генетического анализа мтДНК лесной куницы, соболя и кидаса Северного Урала // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. С. 74.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Изд. центр «Академия», 2004. 416 с.
- Сегаль А.Н. Очерк экологии и физиологии американской норки. Новосибирск: Наука, 1975. 261 с.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 3. С. 79–88.
- Чашухин В.А. Норка американская. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. 103 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
- Dunstone N. The mink. T & A D Poyser Natural History, London, 1993. 232 p.
- Edmands S. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management // Molecular Ecology. 2007. V. 16. P. 463–475.
- Habermehl K. H. Altersbestimmung bei Wild-und Pelztieren. Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey, 1986. 223 S.

- Lynch M. The Genetic Interpretation of Inbreeding Depression and Outbreeding Depression // *Evolution*. 1991. V. 45. № 3. P. 622–629.
- Stevens R.T., Kennedy M.L. Spatial Patterns of Sexual Dimorphism in Minks (*Mustela vison*) // *American Midland Naturalist*. 2005. V. 154. № 1. P. 207–216.
- Tamlin A. L., Bowman J., Hackett D. F. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // *Wildl. Biol.* 2009. V. 15. № 3. P. 266–277.
- Wiig O. Sexual Dimorphism in the Skull of the Feral American Mink (*Mustela vison* Schreber) // *Zoologica Scripta*. 1982. V. 11. № 4. P. 315–316.
- Zalewski A, Michalska-Parda A, Ratkiewicz M., Kozakiewicz M, Bartoszewicz M., Brzezina M. High mitochondrial DNA diversity of an introduced alien carnivore: comparison of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // *Diversity and Distributions. A Journal of Conservation Biogeography*. 2011. V. 17. № 4. P. 757–768.

MORPHO-PHENETICAL ANALYSIS OF AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON*) POPULATIONS FROM CASPIAN-BALTIC WATERSHED

© 2012 Korablev M.P.^{1,3}, Korablev N.P.², Korablev P.N.³

¹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, the Russian Academy of Sciences, Moscow

² Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki, Pskov Oblast

³ Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Nelidovo Region, Tver Oblast

A morphological variability of 367 American mink skulls from Tver, Pskov and Novgorod regions (Caspian-Baltic watershed) were investigated using metric and non-metric traits. Among six investigated samples five ones represent feral populations and one sample represents ranch minks.

It is shown that within relatively small area (about 250×350 km) there are significant morphological differences between feral populations of minks. Differences in phenotype are determined by different history of the populations and by affection of escaped ranch animals.

The modern habit of minks from north-east of Tver Region is closely related to feral type due to origination from introduced animals. The source of American mink settlements in south-west part of investigated area is descendants of the first introducents from Vyshnij Volochek district. The Central-Forest Reserve and adjacent territories in western part of Tver Region are mixing zone where animals with different habit may meet. On the one hand large minks from Pskov and Novgorod regions as well as hybrid animals from the western part of Tver Region may increase general sizes of local animals, and on the other hand, the minks with feral phenotype from north-east part of Tver Region may affect the others. The possible consequences of interactions between domestic and feral populations which may influence on phenotype are discussed. Morphological differences observed between feral populations are lower than theoretically expected taking considerable influence of domestic animals. Possible reasons of discovered morphological stability of feral populations of American mink are seemed to be naturalization of the sizes of ranch escapees under pressure of environmental conditions and elimination of the first generation of hybrids between feral and domestic minks due to outbreed depression.

Key words: introduction, *Neovison vison*, morphological variability, hybridization, outbreed depression.