

**РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ В ФОРМИРОВАНИИ  
МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ  
МЛЕКОПИТАЮЩИХ  
(НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ СЕМ. CANIDAE И MUSTELIDAE  
ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ)**

П.Н. Кораблёв<sup>1</sup>, Н.П. Кораблёв<sup>2</sup>, М.П. Кораблёв<sup>3,1</sup>, А.В. Зиновьев<sup>4</sup>,  
И.Л. Туманов<sup>5</sup>, Н.А. Седова<sup>6</sup>

<sup>1</sup> ФГБУ "Центрально-Лесной государственный заповедник", Тверская обл.

<sup>2</sup> ФГБОУ ВПО «Великолукская государственная сельскохозяйственная академия», Великие Луки

<sup>3</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва  
<sup>4</sup> Тверской государственный университет, Тверь

<sup>5</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, Санкт-Петербург

<sup>6</sup> ГБОУ Центр Образования «Санкт-Петербургский городской дворец творчества юных», Санкт-Петербург

**ROLE OF AN ECOLOGICAL NICHE IN FORMATION OF A MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF MAMMALS (ON THE EXAMPLE OF CANIDAE AND MUSTELIDAE OF THE TVER REGION)**

P.N. Korablev<sup>1</sup>, N.P. Korablev<sup>2</sup>, M.P. Korablev<sup>3,1</sup>, A.V. Zinoviev<sup>4</sup>, I.L. Tumanov<sup>5</sup>, N.A. Sedova<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Tver oblast

<sup>2</sup> Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki,

<sup>3</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow

<sup>4</sup> Tver State University, Tver

<sup>5</sup> Zhitkov All-Russia Research Institute of Game Management and Animal Breeding, Western Office, St. Petersburg

<sup>6</sup> Saint-Petersburg City Palace of Youth Creativity, St. Petersburg

**Аннотация.** Проект направлен на расширение знаний о взаимосвязи экологической ниши и морфологического разнообразия млекопитающих.

**Ключевые слова:** экологическая ниша, полиморфизм, псовые, куны.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Тверской области № 14-04-97510 p\_центр\_a.

*Актуальность исследований, их значимость для региона.* В рамках настоящего проекта авторы поставили следующую цель: на основании сравнительного изучения выборок черепов, собранных в разные периоды на ограниченной территории, дать характеристику полиморфизма и структуры комплекса видов на внутривидовом уровне, а для оценки масштаба полученных данных провести сравнение с аналогичными характеристиками, полученными стандартизированными методами для видов, обитающих на более обширной территории.

Исследование животных на основе репрезентативных коллекций, собранных при известных эколого-демографических параметрах популяций и использования стандартизированной методологической базы, послужит существенным вкладом в формирование фундаментальных представлений о закономерностях формирования морфологического разнообразия млекопитающих на микрогеографической шкале.

Задача проекта – исследование феномена морфологического разнообразия краниальных признаков в семействе куньих родов *Mustela*, *Neovison*, *Martes*, и псовых родов *Canis*, *Vulpes* и *Nyctereutes*, занимающих различные и сходные экологические ниши в пределах единого географического пространства, различных временных периодов с последующим обсуждением данного явления в контексте биологических, эколого-демографических особенностей видов и новейшей истории их популяций.

*Используемый научно-методический аппарат.* Объектом исследования служат репрезентативные промысловые выборки черепов, собранные авторами проекта в Тверской области (фонды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника) и коллекционные сборы кафедры зоологии Тверского государственного университета. Рассматривается влияние основных эколого-демографических характеристик популяций, их новейшей истории и характера антропогенного воздействия на виды. Исследуется влияние только тех факторов, объективную информацию о которых можно получить в масштабах региона.

Источником информации о новейшей истории популяций и основных эколого-демографических параметрах служат общедоступные публикации в научных журналах, монографии и многолетние наблюдения, проводящиеся на территории Центрально-Лесного заповедника в рамках программы «Летопись природы» и иных программ мониторинга, а также персональные наблюдения авторов. В региональном масштабе общие характеристики численности и состояния популяций исследуемых видов получены из ежегодных отчетов о состоянии популяций животных, относимых к объектам охоты (данные зимнего маршрутного учета, специальные виды учетов, экспертные оценки) подготавливаемые Комитетом природных ресурсов Тверской области.

Для получения информации о демографической и половой структуре популяций использованы промысловые выборки (коллекции) черепов животных, для которых определена возрастная структура и соотношение полов в общей выборке и дифференцированной по возрастным группам (первичное, вторичной, третичное соотношение полов).

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

а) **краниоскопические методы** включают описание вариаций проявлений дискретных признаков (фенов) на черепах и зубах животных [1; 11]. Неметрические вариации представлены одонтологическими и перфоративными признаками черепа. Каталог фенов опубликован нами ранее [2] и опробован в серии работ [3, 4, 6, 7].

б) **Краниометрические методы** оценивают морфологический облик животных отдельных популяций по размерным признакам, снятым с черепов. Используются схемы измерений, опробованные в работах по изучению изменчивости куньих и псовых [4; 6]. При формировании схемы промеров черепа предпочтение отдано признакам, наиболее полно характеризующим морфологическую изменчивость и имеющим четкие точки привязки для минимизации возможных ошибок. Билатерально симметричные структуры фиксировались на каждой стороне черепа.

Результаты измерений и феноописаний обрабатываются методами прикладной статистики, позволяющими выявлять наличие и характер внутривидовой изменчивости [9, 10]. Для интерпретации результатов измерений и описаний дискретной изменчивости видов применяется комбинация параметрических и непараметрических методов вариационной статистики в зависимости от характера материала, используемого в работе, а также конкретных прикладных задач. В частности, мерой, позволяющей сравнивать “ширину” экологических ниш, является коэффициент вариации [12; 13]. Изменчивость коэффициента вариации одного и того же вида в сторону больших или меньших значений может говорить о нестабильности экологических ниш и существовании адаптивных механизмов, активизирующихся в изменяющихся условиях среды [8].

Для размерных признаков черепа основные методы анализа: многомерное неметрическое шкалирование и ряд сопутствующих непараметрических тестов (ранговый коэффициент корреляции Спирмена, тест Краскела-Уоллиса), используемые в современных исследованиях морфологического разнообразия [10]. Расчеты выполнены в программах Statistica V 7.1. Многомерное непараметрическое шкалирование в программе для статистического анализа экологических данных PC-ORD V6.08 (2011).

Таким образом, методология и частные методы исследования отвечают самому современному уровню морфо-экологических работ в России и за рубежом.

*Краткое описание проведенных исследований.* Выполнено измерение и описание метрических и дискретных признаков черепов американской норки ( $n=220$ ), куницы ( $n=250$ ), хоря ( $n=250$ ), лисицы ( $n=200$ ), енотовидной собаки ( $n=205$ ), волка ( $n=155$ ) из фондов Центрально-Лесного заповедника и Тверского государственного университета.

Для каждого обследованного вида млекопитающих сформирована база данных описаний и измерений черепов в формате программ MS Excel и Statistica. Для куньих и енотовидной собаки выполнена статистическая обработка результатов измерений и феноописаний.

Начато формирование выборки временного ряда эколого-демографических показателей популяций, включающих в себя информацию о численности и промысловой нагрузке на популяции Куньих и Псовых, являющихся объектами проекта, за период с 1990 по 2010 годы. Данные получены в Министерстве природных ресурсов и экологии Тверской области.

Территории, по которым формируется временной ряд, включают: Торопецкий, Оленинский, Удомельский, Андреапольский Нелидовский, Пеновский административные районы Тверской области.

Осуществляется сбор и анализ информации, характеризующей эколого-демографические показатели популяций куных и псовых центрального и, частично, северо-западного федеральных округов. Экологическая информация необходима для выявления тенденций, определяющих движение численности животных в регионе исследований.

Продолжается сбор морфологического материала. Особое внимание уделено пополнению краниологической коллекции американской норки из Знаменского зверосовхоза (Торопецкий район Тверской области;  $n=106$ ). В дальнейшем эталонная выборка domesticiрованных американских норок будет использована для оценки влияния вектора непреднамеренной интродукции на дикие популяции вида.

В первый год реализации проекта основное внимание уделяется работе с остеологическими коллекциями, отработке методов статистического анализа и формирование выборки факторов окружающей среды, которые потенциально влияют на полиморфизм популяций. В течение отчетного периода осуществляли написание статей, тиражирование результатов работы в печатных изданиях и на конференциях.

*Результаты исследований, их новизна.* Основные результаты работы изложены в повидовом очерке.

**Лесной хорь** *Mustela putorius* L., 1758. Оценка внутривидового полиморфизма лесного хоря дана на основе изучения пяти выборок черепов, представляющих четыре локальных участка обитания, расстояние между которыми составляет от 60 до 240 км. Результаты изучения материала феногеническими (250 черепов), морфометрическими (148 черепов) методами позволяют охарактеризовать лесного хоря как морфологически высоко изменчивый вид. Показано, что у хоря сформировался более высокий уровень морфологического разнообразия, адекватный занимаемой им экологической нише. Адаптивная стратегия вида реализуется с помощью таких особенностей биологии как индивидуальная изменчивость, высокий уровень полового диморфизма, растянутые сроки гона, высокая плодовитость, эвритопность и четко выраженная синантропность. Индекс полового диморфизма черного хоря ( $I_{SD} = 20.35$ ) отражает степень различий между самцами и самками, которая оказалась наибольшей среди исследованных нами куных. Высокая степень полового диморфизма, как одно из проявлений популяционного полиморфизма, является адекватной реакцией вида на конкурентные отношения куных в данной географической точке и объясняет причину высоких различий по полу, свидетельствующих о значительной дивергенции экологических ниш самцов и самок.

**Лесная куница** *Martes martes* L., 1758. Оценка внутривидового полиморфизма лесной куницы дана на основе изучения пяти выборок черепов, три из которых собраны в разные периоды времени на одной террито-

рии. Расстояние между тремя локальными территориями сбора материала составляет от 60 до 240 км. Результаты изучения материала феноетическими (250 экз.) и морфометрическими (151 экз.) методами позволяют охарактеризовать лесную куницу как вид с низким уровнем полиморфизма. Значения феноетического ( $\mu = 1.48 \pm 0.056$ ,  $h = 0.14 \pm 0.033$ ) и морфологического ( $C_v = 3.37 \pm 0.41$ ) разнообразия, а так же полового диморфизма ( $I_{sd} = 9.4$ ) указывают на то, что куница, как типичный обитатель лесных экосистем, занимает специфическую и относительно узкую экологическую нишу и вступает в слабые конкурентные отношения с более мелкими видами куньих. Важное значение при этом имеет ее видоспецифичная субниша, каковой для куницы является древесный образ жизни. Не имея в этой субнише прямых конкурентов, что, естественно, справедливо лишь для района исследований, куница может использовать и ресурсы других видов.

**Американская норка** *Neovison vison* Baryshnikov and Abramov, 1997 (Schreber, 1777) С использованием размерных и дискретных 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 - domestцизированной, включающей норок содержащихся на звероводческой ферме.

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. Современный облик норок северо-востока Тверской области, берущих начало от интродуцированных животных, наиболее близок к дикому типу. Основу поселений американской норки на юго-западе Тверской области так же составили потомки животных, первично интродуцированных в Вышневолоцком районе.

Центрально-Лесной заповедник, находящийся на юго-западе Тверской области, и прилегающие к нему районы являются территорией, куда могут проникать американские норки с разным морфологическим обликом. С одной стороны, крупные норки юга Псковской и запада Новгородской областей и гибридные зверьки запада Тверской области должны способствовать увеличению размеров, обитающей здесь американской норки. С другой стороны, мигранты с северо-востока, чей фенотип складывался под влиянием вольно живущих животных, должны оказывать противоположное влияние. Обсуждаются вероятные последствия взаимодействия диких и клеточных норок, приводящие к формированию морфологических различий среди диких популяций. Наблюдаемые морфологические отличия природных популяций норки ниже, чем теоретически ожидаемые, учитывая масштаб влияния domestцизированных животных на дикие популяции. Среди причин относительной стабильности пропорций черепа указываются натурализация размеров фермерских норок в природе под влиянием условий окружающей среды, а также

возможная элиминация гибридов первого поколения в результате аутбредной депрессии. У американской норки обнаружен высокий уровень полового диморфизма ( $I_{SD} = 15.37$ ), уступающий только хорю. Это позволяет самцам и самкам охватывать более широкую экологическую нишу, выигрывая в конкурентной борьбе с аборигенными видами куньих.

**Енотовидная собака** *Nyctereutes procyonoides* Grey, 1834. Методами вариационной статистики исследована краниометрическая изменчивость четырех выборок черепов (всего 205 экз.) енотовидной собаки первых интродуцированных и современных популяций, взятых в Тверской и на границе с Вологодской областями на различных временных этапах освоения пространства. При выраженном половом диморфизме в размерах черепа, изменчивость самцов и самок отдельных выборок имеет принципиально сходный характер, но количественные проявления ее различны. В исследованных группах морфологический облик самок более структурирован, чем у самцов, что проявляется в большем значении коэффициента вариации, который составляет (среднее по всем признакам) 4,60% у самок и 4,27% у самцов. Морфологическая изменчивость широко расселившихся из мест первоначального выпуска животных не дискретна. Использование различных средств статистического анализа показывает взаимную интрогрессию размерных признаков между географически разобщенными современными выборками. В целом проведенный анализ не подтверждает упорядоченной географической изменчивости, поскольку все изменения в морфологическом облике происходят несогласованно с прямой географической дистанцией. Также морфометрическая изменчивость не находится в прямой связи с временной шкалой.

Тенденцией инвазионных популяций являются, увеличение общих размеров черепа во времени. Относительной дискретностью обладают животные, обитающие на границе с Вологодской областью, что, вероятно, вызвано частичной изоляцией Рыбинским водохранилищем, и может рассматриваться как проявление эффекта основателя.

Обнаруженная изменчивость на микрогеографической шкале вполне согласуется с биологическими особенностями вида. Енотовидная собака не является строго территориальным животным, проявляя склонность к «бродяжничеству». Анализ скорости расселения этого хищника от места выпуска показывает, что за год енотовидная собака преодолевала расстояние около 50 км. Морфологическая изменчивость интродуцированной енотовидной собаки связана как с историей расселения животных, сопровождавшейся повторяющимися «эффектами основателя», так и с вторичной изоляцией. При объединении отдельных поселений морфологические границы между ними оказались «размыты». Поэтому метапопуляция енотовидной собаки Европейской территории России на фоне стабильно высокой численности характеризуется значительной степенью панмиксии и структурированность отдельных популяционных групп выражена слабо. Индекс полового диморфизма, указывает на не значительные отличия самцов и самок енотовидной собаки (самцы крупнее, в среднем на 2-3%). Это свидетельствует в пользу слабой сегрега-

ции экологических ниш между полами. Фактически самцы и самки енотовидной собаки занимают единую экологическую нишу и не отличаются по поведению, питанию и предпочитаемым местообитаниям. В значительной степени это определяется способностью животных переживать наиболее трудный зимний период в спячке. К тому же они моногамны.

На основе частот встречаемости неметрических вариаций двух групп фенетических признаков (одонтологических и собственно краниологических) показано, что енотовидную собаку отличает высокая динамика фенофонда. Достоверные различия обнаружены между выборками черепов, собранными на одной территории с интервалом в один год. Высказывается предположение, что это может являться следствием высокой суммарной гибели животных, способствующей флуктуации частот фенотипов и формированию «случайной» структуры фенофонда без выраженной тенденции. Метод анализа фенофонда, на основе промысловых выборок черепов, может быть использован в качестве раннего индикатора чрезмерной промысловой нагрузки на эксплуатируемые популяции.

В итоге получены показатели, характеризующие структуру и степень полиморфизма исследованных групп животных, оценены филогенетические отношения некоторых видов по комплексу фенотипических и размерных признаков. Используются самые современные методы статистического анализа, отвечающие мировому уровню.

Очевидная научная новизна заключается в том, что впервые на примере административного региона собрана комплексная информация об эколого-демографических характеристиках и морфологической изменчивости массовых промысловых видов млекопитающих, некоторые из них играют ключевую роль в экосистемах Европейской части России или являются инвазивными видами. Это позволяет интерпретировать наблюдаемую изменчивость животных с учетом экологических факторов.

Работа послужит совершенствованию методов популяционной биологии, позволит провести одновременный сопряженный анализ размерной и дискретной изменчивости видов.

#### *Перспективы дальнейших исследований.*

В ходе дальнейшего выполнения проекта запланированы следующие виды работ.

1) Измерение и описание метрических и дискретных признаков черепов вновь поступивших в коллекции за предшествующий год.

2) Корректировка данных о возрастной и половой структуре популяций с учетом вновь поступившего материала.

3) Статистическая обработка материала.

4) Написание статей, тиражирование результатов работы в печатных изданиях и на конференциях.

5) Продолжение сбора материала для морфологического анализа.

6) Пополнение коллекционных фондов Центрально-Лесного заповедника и Тверского государственного университета.

Кроме того, коллекции черепов рассматриваются авторами как материал для проведения молекулярно-генетических исследований (Кораблев и др. 2011в, 2013).

*Данные по апробации и основным публикациям результатов исследований*

Результаты проекта доложены на конференциях:

1) VI Международный симпозиум «Динамика популяций охотничьих животных северной Европы/ Dynamics of game animals populations in Northern Europe» 31 марта – 4 апреля 2014 г. п. Киркколахти, Карелия Россия

Сделан доклад на тему «О проблеме взаимодействия диких и domesticированных американских норок в местах интродукции их популяций» и представлен постер «Факторы внутривидового полиморфизма у хищных млекопитающих».

Материалы конференции опубликованы в виде сборника тезисов докладов.

*Кораблев Н. П., Кораблев М. П., Кораблев П. Н., Туманов И. Л.* 2014. О проблеме взаимодействия диких и domesticированных американских норок в местах интродукции их популяций // Динамика популяций диких животных Северной Европы: Тезисы докладов VI Международного симпозиума (31 марта – 4 апреля 2014 г., п. Киркколахти, республика Карелия, Россия). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 132-133.

*N. P. Korablyov, M.P. Korablyov, P.N. Korablyov, I.L. Tumanov.* To the problem of the interaction between wild and domesticated american mink in the areas of their population introgression // Dynamics of game animals populations in Northern Europe/ Abstracts the VI<sup>th</sup> International Symposium. Kirkkolahti. Petrozavodsk. 2014. С. 40.

*Кораблев Н. П., Кораблев М. П., Кораблев П. Н., Туманов И. Л.* 2014. Формирование внутривидового полиморфизма у хищных млекопитающих // Там же. С. 134-135.

*N. P. Korablyov, M.P. Korablyov, P.N. Korablyov, I.L. Tumanov.* Factors affecting intrapopulation polymorphism in predatory mammals // Там же. С. 41.

2) Конференция «Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий», посвященной 20-летию государственного природного заповедника «Полистовский» 9–11 октября 2014 года.

Тема доклада: «История формирования и морфологические особенности популяции американской норки Полистово-Ловатской водно-болотной системы».

Материалы оформлены в виде сборника статей.

*Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л.* История формирования и морфологические особенности популяции американской норки Полистово-Ловатской водно-болотной системы // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий. Материалы научно-практической конференции, посвященной 20-летию ГПЗ «Полистов-

ский». 9–11 октября 2014 г. пос. Бежаницы Псковской обл. Великие Луки 2014. С. 76–81.

Также результаты работы доложены на коллоквиуме, проходившем в Тартуском университете на кафедре зоологии (Department of Zoology, Institute of Ecology and Earth Sciences University of Tartu, Estonia) по приглашению принимающей стороны 18.06.2014 года.

Основные результаты проекта направлены в печать и приняты к публикации в рецензируемых научных журналах:

Кораблёв М. П., Кораблёв Н. П., Кораблёв П. Н., Туманов И. Л. Роль экологической ниши в формировании морфологического разнообразия млекопитающих // Вестник охотоведения. 2014. №2.

Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Морфологическое разнообразие размеров головного мозга в диких и domestцированных популяциях американских норок *Neovison vison* // Вестник охотоведения. 2014. №2.

Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. Факторы морфологического разнообразия краниометрических признаков американской норки (*Neovison vison*) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. №1.

Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Кораблёв Н. П., Туманов И. Л. Внутривидовой полиморфизм лесного хоря *Mustela putorius* (Carnivora, Mustelidae) // Зоологический журнал.

**Электронный адрес ресурса, на котором представлены результаты проекта.** Информация о проекте в электронном формате содержится по адресу <https://kias.rfbr.ru>. Доступна руководителю и исполнителем проекта. Частично результаты работы представлены на сайте Центрально-Лесного заповедника по адресу <http://clgz.ru/> в разделе «научные исследования».

### Список литературы

1. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 2005. 640 с.
2. Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёва В.Н., Кораблёв М.П. 2005. 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” С. 185-231.
3. Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П. Оценка состояния популяций хищных млекопитающих в зоне влияния Калининской АЭС на основе анализа их фенотипа // Экология. 2011а. № 4. С. 272–279.
4. Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н. Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, енотовидная собака, американская норка // Изв. РАН. Сер. биол. 2011б. №2. С. 187–197.

5. *Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Рожнов В.В., Кораблев П.Н.* Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК популяции енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), интродуцированной в бассейне Верхней Волги // Генетика. 2011в. Т. 47. № 10. С. 1378-1385.
6. *Кораблёв М. П., Кораблёв Н. П., Кораблёв П. Н.* Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. 2012. №4. С. 36–56.
7. *Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Туманов И.Л.* Характеристика полиморфизма исчезающей популяции Европейской норки (*Mustela lutreola*, Carnivora, Mustelidae) в районе Центрально-Лесного заповедника // Зоол. журн. 2013. Т. 92. №8. С. 1259–1268.
8. *Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Высш. школа. 1963. 618 с.
9. *Пузаченко Ю. Г.* Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия. 2004. 416 с.
10. *Пузаченко А. Ю.* Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2013. 48 с.
11. *Яблоков А.В.*, 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк. 303 с.
12. *Meiri S., Dayan T., Simberloff D.* Variability and Sexual Size Dimorphism in Carnivores: Testing the Niche Variation Hypothesis // Ecology. 2005. V. 86. № 6. P. 1432–1440.
13. *Patterson B.D.* Grasshopper mandibles and the niche variation hypothesis // Evolution. 1983. V. 37. P. 375–388.

**ROLE OF AN ECOLOGICAL NICHE IN FORMATION OF A MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF MAMMALS (ON THE EXAMPLE OF CANIDAE AND MUSTELIDAE OF THE TVER REGION)**

**Summary**

The project is aimed at increasing knowledge about the relationship of the ecological niche and morphological diversity of mammals.