

## О СООТНОШЕНИИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО И МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

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, 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

## ABOUT CORRELATION OF GENETICS AND MORPHOLOGICAL POLYMORPHISM IN POPULATIONS OF MAMMALS.

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

Обобщены результаты изучения внутривидового полиморфизма некоторых видов млекопитающих: американской норки *Neovison vison* Schreber 1777, европейской норки *Mustela lutreola* L. 1761, лесного хорька *Mustela putorius* L. 1758, лесной куницы *Martes martes* L. 1758, енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides* Gray 1834, евразийского бобра *Castor fiber* L. 1758. Обсуждается соответствие молекулярно-генетического, морфометрического и фенетического разнообразия и роль экологической ниши в формировании внутривидового разнообразия.

**Ключевые слова:** молекулярно-генетический, морфометрический, фенетический полиморфизм, экологическая ниша.

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

**Актуальность исследований, их значимость для региона.** Работ по сопряженному изучению полиморфизма природных популяций млекопитающих морфологическими и генетическими методами и поиска конгруэнтности между данными чрезвычайно мало. Вместе с тем, именно такой комплексный подход позволяет определить роль каждого из двух важнейших фундаментальных факторов (среды и генотипа) в формировании внутривидового полиморфизма. Другим немаловажным условием получения корректных данных о приоритетности факторов, формирующих фенотипическую структуру популяций, является сравнительный анализ данных для разных видов млекопитающих с известной микрофилогенетической историей и занимающих сходные и значительно различающиеся экологические ниши. Такие исследования стали возможными благодаря краниологическому материалу, собранному в ряде районов Тверской области. Расстояние между точками сбора черепов млекопитающих не превышает 250 км, что с большой долей вероятности позволяет говорить о внутривидовом масштабе исследований.

*Используемый научно-методический аппарат.* Выборки черепов ( $n=1853$ ) млекопитающих охарактеризованы на основе неметрических вариаций краниологических признаков и морфометрических характеристик. Количество и топография изученных признаков всех объектов исследования сопоставимы, что позволяет проводить корректный межвидовой анализ. В качестве меры фенетического полиморфизма использован показатель внутривидового разнообразия  $\mu$ . Изменчивость краниометрических признаков показана на основе коэффициента вариации  $S_v$ . Молекулярно-генетический анализ выполнен на основании изучения образцов кожи, мышц или костного материала, взятых от тех же животных, что и черепа. В качестве маркера молекулярно-генетической изменчивости использовали гипервариабельный участок (D-петля) митохондриальной ДНК с длинами фрагментов от 369 до 599 пн. Кроме того, были привлечены последовательности гомологичных фрагментов мтДНК, опубликованные в международной Базе данных Генбанк. Подробное описание материала, использованных признаков и методов изложено в опубликованных ранее статьях.

*Краткое описание проведенных исследований.* В настоящей статье приводятся результаты предварительного обобщения изучения внутривидового полиморфизма некоторых видов млекопитающих с различной новейшей и филогенетической историей популяций: американской норки *Neovison vison* Schreber 1777 [10], европейской норки *Mustela lutreola* L. 1761 [12], лесного хоря *Mustela putorius* L. 1758 [14], лесной куницы *Martes martes* L. 1758 [16], енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides* Gray 1834 [11], евроазиатского бобра *Castor fiber* L. 1758 [9,15].

*Результаты исследований, их новизна.* Можно ожидать, что в процессе филогенеза коэволюция генетического полиморфизма и структуры

фенофона должны приводить к оптимальному уровню внутривидового разнообразия или "адаптивной норме", сформированной и поддерживаемой балансирующим отбором [2]. На рисунках 1 и 2 видно, что у четырех видов хищных млекопитающих (*M.m.*, *N.v.*, *M.l.*, *N.p.*) более высокими значениями нуклеотидного разнообразия соответствуют более высокие значения фенетического и, в большинстве случаев, морфометрического разнообразия.

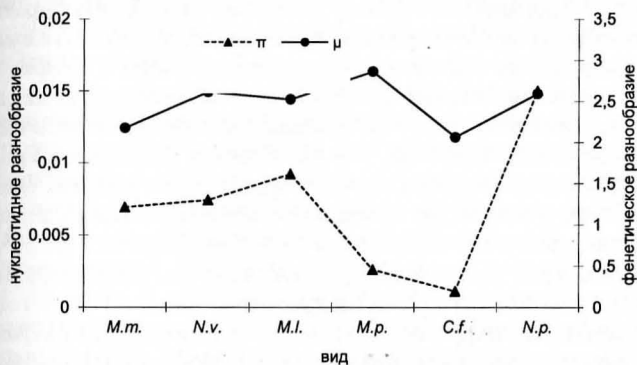


Рис. 1. Взаимосвязь нуклеотидного ( $\pi$ ) и фенетического ( $\mu$ ) разнообразия популяций хищных млекопитающих. *M.l.* – европейская норка, *M.p.* – лесной хорь, *M.m.* – лесная куница, *N.p.* – енотовидная собака

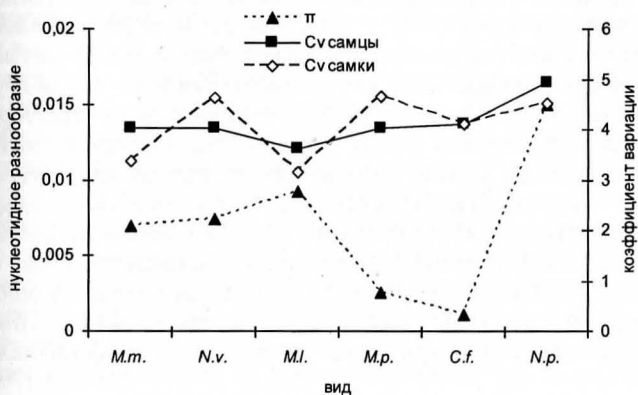


Рис. 2. Взаимосвязь нуклеотидного разнообразия и степени варьирования признаков

Подобное соответствие, вероятно, и следует признать результатом оптимальной коадаптации, когда каждому генотипу соответствует энерге-

тически оптимальный фенотип [4]. Из этой закономерности выпадают черный хорь и бобр, у которых высокие значения показателей, характеризующих фенетическое и морфометрическое разнообразие, реализовались на относительно низком, по сравнению с другими видами, уровне генетического полиморфизма.

Значение нуклеотидного разнообразия бобра, взятое нами из опубликованных данных [25], вполне объяснимо, поскольку вид не только разделил судьбу куньих во время последнего оледенения, но и был поставлен в результате бесконтрольного промысла на грань исчезновения в начале XX столетия. В противоположность ему в истории енотовидной собаки нет подобных драматических событий, способных нарушить ее филогенетически сложившейся уровень полиморфизма. Эти два вида как бы демонстрируют диапазон изменчивости нуклеотидного разнообразия от его максимального уровня, достигнутого в результате когерентных микроэволюционных процессов, до условно критического. При этом необходимо иметь в виду, что на графике представлено генетическое разнообразие особей енотовидной собаки, которые являются потомками интродуцированных в 30-х годах прошлого века животных. Очевидно, что изъятие для интродукции ограниченного числа животных из генетически высоко гетерогенной популяции не тождественно постепенному сокращению численности, инсуляризации и исчезновению группировок на протяжении исторически длительного времени. К обсуждению этого вопроса мы вернемся ниже.

Закономерно, что в ряду значений  $\pi$  куньи занимают промежуточное положение, но ситуация с хорем требует детального обсуждения. Низкий уровень генетической изменчивости у хоря Центральной России может объясняться относительно поздним вселением в эти места особей рассматриваемого вида и сравнительно небольшой, генетически однородной группой животных-основателей. Сказанное отчасти подтверждается характером распределения парных различий между последовательностями (mismatch distribution), максимальная частота которых приходится на одну нуклеотидную замену, что может свидетельствовать о сравнительно недавнем происхождении популяции [14]. Относительно низкие значения нуклеотидного разнообразия ( $\pi=0,0026\pm 0.0019$ ) и относительно высокие значения гаплотипического ( $H=0.74\pm 0.052$ ), выявленные у животных Тверской области, позволяют предположить, что данная популяция сформировалась в короткий промежуток времени от предковой формы с низкой эффективной численностью.

К этому можно добавить, что продвижение хоря на север продолжалось и в недавнем историческом прошлом. П. Данилов и И. Туманов [5], ссылаясь на ряд отечественных исследователей, указывали, что еще во второй половине XIX столетия хорь был весьма редок в северных уездах Петербургской губернии, а в Олонецкой встречался лишь в южных уездах. За сто последующих лет вид расширил северную границу своего ареала при-

мерно на 200 км и заселил южную половину Карелии. Экспансию хоря на север большинство исследователей связывают с комплексом факторов, включающих климатические и антропогенные [5], но большее значение придают хозяйственному освоению территории, подчеркивая синантропность вида. Проникновение хоря на территорию современной центральной и северо-западной частей Российской Федерации, очевидно, произошло раньше расселяющихся сюда людей, но высокой численности, необходимой для интенсивного мутационного процесса и адаптивной эволюции вид достиг гораздо позже и процесс восстановления генетического разнообразия еще не завершен.

Таким образом, особенности внутрипопуляционной генетической изменчивости лесного хоря Тверской области отражают процессы исторического прошлого и сложились под действием таких факторов как ледниковая изоляция и эффект основателя, в то время как морфологическое разнообразие – результат адаптиогенеза. Формируясь в соответствии с требованиями среды обитания, фенотип хоря адекватен занимаемой им экологической ниши и сопоставим с фенотипом экологически близких видов.

Важное значение экологическим факторам в формообразовательных процессах придавали многие российские ученые, считая, что они играют ведущую роль в эволюционных перестройках процессов развития [7,23,24]. В. Назаров [18], развивая мысль И. Шмальгаузена [24] о том, что изменения генотипа определяют эволюцию и ее направление, а наоборот, эволюция организма изменяет его генотип пишет: “Претерпевая те или иные изменения и осуществляя генетический поиск, генетический аппарат создает базу для надежного воспроизведения тех удачных поведенческих и физиологических реакций, которые осуществил организм в ответ на сдвиги во внутренней или внешней среде” (с. 419). Отсюда вытекает и другое важное положение, сформулированное цитируемым автором, “что главную функциональную основу наследственности составляет фенотип, что он устойчивее своего генотипа и что нормальный фенотип может осуществляться при большом разнообразии генотипов” (с. 405). Высокое морфо-генетическое разнообразие лесного хоря и бобра, не испытывавшее столь же значительных изменений в ходе ледниковой изоляции и сокращения численности, как генетический полиморфизм, может служить иллюстрацией этого. Фундаментальной основой устойчивости фенотипа является мономорфная часть генома, ответственная за признаки, отличающиеся высокой степенью консерватизма [1]. Это, однако, несколько противоречит положению, вытекающему из приведенной выше цитаты, поскольку устойчивость фенотипа все же обеспечивается консерватизмом генотипа.

Подобное несоответствие отчасти устраняется понятием о двух типах полиморфизма: жестком и гибким или фиксированном и не фиксированном (функциональном), обусловленным внешними факторами среды. Тем не менее, это полностью не снимает противоречие, оставляя, таким образом, место для дальнейшей дискуссии о причинно-следственных связях ге-

нотипа и фенотипа. На наш взгляд, здесь уместно следующее соображение: вне системных мутаций, происходящих крайне редко в мономорфной части генома, мутагенез и морфологическая изменчивость (адаптациогенез), вероятно, протекают не независимо, но осуществляются разными темпами, а их оптимизация является исторически длительным процессом коадаптации. К выводу о неравномерности темпов эволюции и об отсутствии взаимозначного соответствия между генетическими и морфологическими преобразованиями пришли исследователи при изучении микроэволюционных процессов у лося [19].

Относительное генетическое благополучие других экологически близких видов позволяет предположить, что в очагах переживания сохранялись субоптимальные условия, благодаря чему и морфологическая изменчивость хоря не выходила за рамки нормы реакции и носила модификационный характер, что и обеспечивало относительную стабильность фенонда. Адаптивная стратегия вида в условиях жесткой конкуренции с экологически близкими видами осуществлялась с помощью таких особенностей биологии как индивидуальная изменчивость, высокий уровень полового диморфизма [13], растянутые сроки гона, высокая плодовитость, эвритопность и четко выраженная синантропность, что со всей очевидностью являются видоспецифичными характеристиками лесного хоря и в современных условиях [14]. Однако низкий уровень генетического разнообразия хоря по сравнению с другими видами свидетельствует о глубокой и длительной демографической депрессии. Именно экологическая близость куньих, чьи генеральные экологические ниши в значительной степени накладываются друг на друга, делает трудно объяснимым факт, что именно хорь испытал наибольшее сокращение численности. Полагаем, что ответ на этот вопрос в значительной степени кроется в понятии “видоспецифичная субниша”, то есть той части общего экологического пространства, которое характерно только для данного вида в силу его биологических особенностей. Очевидно, что такой субнишей для европейской норки является полуводный, а для куницы древесный образ жизни. Для хоря специфической субнишей является антропогенная территория, роль которой в ретроспективном аспекте экологами явно недооценена. Не исключено, что наряду с известными грызунами хорь был одним из наиболее синантропных видов. В целом это подтверждает мысль, высказанную М. Холодовой, о том, что “степень воздействия палеоклиматических изменений на филогеографическую структуру и генетическое разнообразие в значительной степени зависит от биологических особенностей, экологических требований видов к состоянию ресурсов среды...” [22, стр. 913].

Примеры с хорем и бобрим могут свидетельствовать как о большем консерватизме морфологического разнообразия по сравнению с генетическим, так и об опережающих темпах его формирования. Запаздывание генетических процессов по сравнению с морфологическими изменениями было показано на примере изучаемой популяции европейской норки, чере-

па которой собирались в период резкого сокращения численности вида в регионе в целом и в данном очаге обитания в частности. При этом ее генетическое разнообразие не уступает таковому в других точках ареала и даже превосходит аналогичные показатели у животных западной и центральной Европы. Значения индексов нуклеотидного ( $\pi$ ) и гаплотипического (H) разнообразия у животных Тверской области составили  $0.0092 \pm 0.0055$  и  $0.95 \pm 0.054$  соответственно. Среди европейских популяций значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия варьируют с тенденцией увеличения от юго-западных к северо-восточным областям ареала. Так, при изучении 124 особей из западноевропейской популяции (Франция, Испания) был обнаружен единственный гаплотип, соответственно нуклеотидное разнообразие  $\pi$  при этом равнялось нулю. Значение этого показателя для популяции Юго-восточной Европы (Румыния) составило  $0.0012 \pm 0.0003$ , причем среди 34 изученных образцов было обнаружено четыре гаплотипа ( $H=0.47 \pm 0.088$ ). Нуклеотидное разнообразие популяции восточной части Европы (Россия и Белоруссия) составило  $0.012 \pm 0.0014$ , при этом в выборке из 18 образцов было выявлено 10 гаплотипов ( $H = 0.94 \pm 0.058$ ) [26]. Уровень генетического разнообразия европейских норок в Тверской области превосходит таковой в популяциях Западной и Юго-восточной Европы, однако уступает показателю, полученному для объединенной выборки из Центральной России и Белоруссии. При увеличении объема выборки за счет включения в анализ доступных в Генбанке последовательностей *M.1.* из Тверской области (AJ548805–AJ548807, AJ548812, AJ548814, AJ548817 [26]) генетическое разнообразие возрастает до  $\pi=0.0134 \pm 0.0074$  и  $H=0.98 \pm 0.027$ , становясь, таким образом, сопоставимым и даже несколько превосходя изменчивость, выявленную на более широком географическом пространстве (Тверская, Псковская области, Белоруссия).

Конечно, относительно низкое генетическое разнообразие европейской норки в разных районах ареала может объясняться тем, что изучение вида и в других местах проводилось на фоне демографического спада. Однако следует обратить внимание на то, что нуклеотидное разнообразие европейской норки превосходит данный показатель у экологически близких видов (лесного хоря и лесной куницы) со стабильной численностью. На фоне генетического гомеостазиса значения показателей, характеризующих внутривидовое генетическое разнообразие и дисперсию размерных признаков у европейской норки, показали согласованное снижение (рис. 1, 2), отражая эндогенные процессы в новейшей истории популяции. При этом сравнивались две выборки черепов, различающихся по периодам рождения животных. Первый период с 1983 по 1992 г. ( $n=35$ ) характеризуется стабильной и высокой численностью европейской норки, во втором - с 1994 по 2006 г. ( $n=31$ ) произошел резкий демографический спад и практически полное исчезновение популяции на изучаемой территории. При этом отмечены снижение степени генетического разнообразия, высокая динамика фенофона, повышение уровня флуктуирующей асимметрии, увеличение

частоты проявления олигодонтии, низкая изменчивость краниометрических признаков, что в совокупности может указывать на высокую смертность и повышенный, но не критический уровень инбредности [12].

Таким образом, при скорости демографического спада и практически полного исчезновения популяции на протяжении примерно десяти поколений, сопоставимого с катастрофическим воздействием на вид. Генофонд популяции не успевает утратить исторически сложившийся уровень генетического разнообразия. Следовательно, и большинство особей, составляющих популяцию, обладают высоким уровнем гетерозиготности, что имеет немаловажное значение при восстановительных мероприятиях, когда ограниченная группа животных используется в питомнике или для создания искусственной популяции, что подтверждается высоким генетическим разнообразием интродуцированных популяций енотовидной собаки и американской норки.

Ситуация с бобром не аналогична процессам, происходящим в изучаемой популяции европейской норки. В первом случае мы имеем дело с одномоментным изъятием животных из популяции, во втором – с быстро исчезающей популяцией. Однако в том и другом случаях события происходят столь быстро с филогенетической точки зрения, что генофонд популяций не успевает реагировать на них. Если в случае с европейской норкой мы можем говорить о генетической инертности популяции, то при реинтродукции бобра проявляется другое свойство, а именно способность ограниченного числа особей сохранять информацию об общепопуляционном морфологическом полиморфизме.

На определенное генетическое равновесие популяций указывал И. Шмальгаузен [24], характеризуя их динамику, и подчеркивая, что при изменении условий существования популяции переходят в другое стационарное состояние за счет мобилизации внутренних резервов изменчивости. О возможности использования мобилизационного резерва для поддержания генетической гетерогенности природных популяций в случае негативного воздействия факторов среды писал Н. Дубинин [6]. Вывод о генетической инертности популяции европейской норки согласуется и с одним из принципов эволюционной экологии, сформулированным А. Васильевым и В. Большаковым [4], который гласит, что “существуют разнообразные экологические механизмы, благодаря которым при любых изменениях численности поддерживается генетическая гетерогенность популяции” (с. 9). Однако этот принцип, вероятно, сформулирован авторами для естественной динамики численности, так называемых волн жизни [3] или популяционных волн [20]. История знает немало примеров негативных последствий снижения генетического разнообразия в изолированных природных популяциях, длительное время существующих с низкой численностью. М. Холодова [21], цитируя многих авторов, приводит данные о негативных последствиях инбредной депрессии в генетически обедненных изолированных популяциях млекопитающих, и ситуация с бобром дополняет эти при-



меры. История этих популяций отличается от демографических процессах в очагах обитания европейской норки, которые возникли в результате быстрой инсуляризации и такого же стремительного угасания. По нашему мнению, здесь правильнее говорить не о стабильности генофонда, а об его инертности, то есть запаздывании реакции в ответ на быстро меняющиеся эколого-демографические параметры.

Сравнительный анализ нуклеотидного, фенетического и морфометрического разнообразия у разных видов млекопитающих позволяет констатировать, что в абсолютном большинстве случаев высокий уровень генетического полиморфизма соответствует высокому уровню морфологической изменчивости. Подобное соответствие дает основание предположить, что в процессе филогенеза коэволюция генетического полиморфизма, как следствие микроэволюционных тенденций, и морфологического разнообразия, как результата адаптиогенеза, приводят к сбалансированному уровню внутривидового разнообразия, когда генотипу соответствует энергетически оптимальный фенотип. Отсутствие отмеченной закономерности у лесного хоря свидетельствует, что процесс коадаптации генофонда и структуры фенотипа исторически длительный процесс, а его оптимизация, возможно, характеризует популяционные системы как осуществившие адаптивную стратегию, то есть завершившие определенный этап адаптиогенеза зафиксированный в генетической памяти [18].

Фенофонд популяций характеризуется большей реактивностью на изменения эндогенных параметров и факторов среды и способностью к "самовоспроизведению" даже при критическом сокращении численности, значительно превосходя в этом динамические свойства генотипа. Меньшая амплитуда изменчивости и способность к быстрому восстановлению обеспечивают большую устойчивость фенотипа по сравнению с генотипом в историческом аспекте.

Факт, что при меньшем нуклеотидном и гаплотипическом разнообразии у хоря сформировался более высокий, чем у других экологически близких видов, уровень морфологической изменчивости, свидетельствует о важной роли экологической ниши в формировании фенофонда. Представление о том, что на одинаковой генетической основе может формироваться разный фенотип, давно стало классическим в генетике популяций. Результаты наших исследований позволяют добавить, что у экологически близких видов при разной степени генетического разнообразия может формироваться сходный уровень фенетического полиморфизма в соответствии с требованиями среды. Иными словами, эндогенные предпосылки играют второстепенную роль в формировании полиморфизма, а роль экзогенных факторов первична. К фундаментальному заключению, что главными популяционными тенденциями следует считать не микроэволюцию, а адаптиогенез, пришел В. Назаров [18] на основе глубокого анализа практически всей значимой литературы по теории эволюции. Принципиальное различия между этими процессами автор видит в том, что вектор

эволюции направлен не снизу-вверх, т.е. от изменений на молекулярном уровне через аккумуляции мелких мутаций к образованию новых форм, а сверху-вниз. Эта экосистемная теория эволюции [17] подразумевает, что эволюционная судьба видов как компонентов и функциональных единиц экосистемы определяется её состоянием, а виды реагируют на сигналы экосистемы, которой они принадлежат.

Последствия неогерентной эволюции экосистем, вызванных последним оледенением (с которого и начинается новейшая история большинства изучаемых популяций), у видов, испытавших наибольшие потери начального генетического пула, компенсируются интенсивным морфогенезом, позволяющим увеличить ширину экологической ниши и наиболее полно использовать ресурсы среды.

*Перспективы дальнейших исследований.* В ходе дальнейшего выполнения проекта планируется привлечение к анализу данных по другим представителям семейства псовых (лисица *Vulpes vulpes* L. 1758, волк *Canis lupus* L. 1758), что позволит уточнить выводы и расширить наши представления о роли экологической ниши в формировании полиморфизма природных популяций млекопитающих.

*Данные по апробации и основным публикациям результатов исследований.* Результаты проекта доложены на конференции: Структура вида у млекопитающих 21-23 октября 2015 г. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН), г. Москва, Ленинский проспект, 33.

Сделан доклад на тему «Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов на примере евроазиатского бобра, енотовидной собаки, американской норки». Материалы конференции будут опубликованы в виде сборника тезисов докладов.

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

1. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Морфологическое разнообразие размеров головного мозга в диких и domestikированных популяциях американских норок *Neovison vison* // Вестник охотоведения. 2014. Т. 11. №2. С. 216–220.
2. Кораблев М. П., Кораблев Н. П., Кораблев П. Н., Туманов И. Л. Роль экологической ниши в формировании морфологического разнообразия млекопитающих // Вестник охотоведения. 2014. Т.11. №2. С. 110–115.
3. Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Кораблев Н.П. Внутрипопуляционное разнообразие и внутрипопуляционная дифференциация (на примере пяти видов отряда Carnivora) // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2014. № 4. С. 114–122.
4. Кораблев Н.П., Вавилова О.В., Кораблев П.Н., Зиновьев А.В. Анализ морфофизиологического состояния автохтонных и интродуциро-

ванных популяций енотовидной собаки // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2014. № 4. С. 233-249.

5. Korablev N.P., Korablev M. P., Korablev P. N., Tumanov I. L. The Factors of Morphological Variation in Craniometrical Traits of the American Mink (*Neovison vison*) // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. V. 6. No. 1. P. 21–36.

6. Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Кораблев Н.П., Туманов И.Л. Внутрипопуляционный полиморфизм лесного хоря (*Mustela putorius*, Carnivora, Mustelidae) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. №5. С. 580–592.

7. Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Туманов И. Л. Эпигенетическая изменчивость американской норки *Neovison vison* восточной Европы: поиск факторов полиморфизма // Экология. 2016. №2. В печати.

8. Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Внутрипопуляционный полиморфизм лесной куницы (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. №1. В печати.

**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. Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. 1972. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Журнал общей биологии. Т. 33. №. 3. С. 281–300.

2. Алтухов Ю.П. 1989. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука. 328 с.

3. Бобков В.В. 1985. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука. 216 с.

4. Васильев А.Г., Большаков В.Н. 1994. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. № 3. С. 4–15.

5. Данилов П.И., Туманов И.Л. 1976. Куны Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука. 256 с.

6. Дубинин Н.П. 1986. Общая генетика. М.: Наука. 541 с.

7. Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Н.: Ленинград. 396 с.

8. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Рожнов В.В., Кораблев П.Н. 2011. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК популяции енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), интродуцированной в бассейне Верхней Волги // Генетика. Т. 47. № 10. С. 1378–1385.

9. Корablёв Н.П., Корablёв П.Н. 2012. Закономерности морфологической изменчивости реинтродуцированных популяций, на примере двух подвидов бобра *Castor fiber orientoeuropaeus* и *Castor fiber belorusicus* (CASTORIDAE, RODENTIA) // Журнал общей биологии. Том 73. № 3. С. 222-236.
10. Корablёв М.П., Корablёв Н.П., Корablёв П.Н. 2012а. Морфофенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 36–56.
11. Корablев Н.П., Корablев М.П., Корablев П.Н. 2012б. Краниометрическая изменчивость енотовидной собаки – *Nyctereutes procyonoides* Gray (*Carnivora, Canidae*) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. Т. 117. Вып. 1. С. 16–25.
12. Корablёв М. П., Корablёв П. Н., Корablёв Н. П., Туманов И. Л. 2013а. Характеристика полиморфизма исчезающей популяции европейской норки (*Mustela lutreola, Carnivora, Mustelidae*) в районе Центрально-Лесного заповедника // Зоологический журнал. Т. 92. № 10. С. 1259–1268.
13. Корablев М.П., Корablев Н.П., Корablев П.Н. 2013б. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии куньих *Mustelidae*, на примере четырёх видов: *Mustela lutreola, Neovison vison, Mustela putorius, Martes martes* // Изв. РАН. Серия биол. № 1. С. 70–78
14. Корablёв М. П., Корablёв П. Н., Корablёв Н. П., Туманов И. Л. 2015. Внутрипопуляционный полиморфизм лесного хоря *Mustela putorius* (*Carnivora, Mustelidae*) // Зоологический журнал. Т. 94. № 5. С. 580–592.
15. Корablёв Н.П., Савельев А.П., Пузаченко Ю.Г. 2015. Факторы полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евразийского бобра (*Castor fiber, Castoridae, Rodentia*) // Зоологический журнал. Т. 94. № 2. С. 1–18.
16. Корablёв М. П., Корablёв П. Н., Корablёв Н. П., Туманов И. Л. 2016. Внутрипопуляционный полиморфизм лесного куницы (*Martes martes Carnivora, Mustelidae*) Тверской области // Зоологический журнал. Т. 95. № 1. В печати.
17. Красилов В.В. 1973. Этапность эволюции и ее причины // Журнал общей биологии. Т. 34. № 2. С. 227–240.
18. Назаров В.И. 2007. Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. Изд. 2-е, испр. М.: Изд-во ЛКИ. 520 с.
19. Рожков Ю.И., Проняев А.В., Давыдов А.В., Холодова М.В., Ситко Т.П. 2009. Лось: популяционная биология и морфология. М.: Т-во научных изданий КМК. 520 с.
20. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 301 с.
21. Холодова М.В. 1998. Об участии заповедников в создании банка данных о генетическом разнообразии животных // Заповедное дело. На-

учно-методические записки комиссии по заповедному делу. Вып. 3. М. С. 79–83.

22. Холодова М.В. 2009. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление // Молекулярная биология. Т. 43. № 5. С. 910–917.

23. Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.

24. Шмальгаузен И.И. 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса.

25. Ducroz J-F., Stubbe M., Saveljev A.P., Heidecke D., Samjaa R., Ulevičius A., Stubbe A., Durka W. 2005. Genetic variation and population structure of the Eurasian Beaver Castor Fiber in Eastern Europe and Asia // Journal of Mammalogy. Vol. 86. № 6. P. 1059–1067.

26. Michaux J.R., Hardy O.J., Justy F., Fournier P., Kranz A., Cariba M., Davison A., Rosoux R, Libois R., 2005. Conservation genetics and population history of the threatened European mink *Mustela lutreola*, with an emphasis on the west European population // Mol. Ecol. Vol. 14. P. 2373–2388.

### Summary

On examples of Neovison vison, *Mustela lutreola*, *Mustela putorius*, *Martes martes*, *Nyctereutes procyonoides* and *Castor fiber* the concordance of molecular-genetics, morphological variation and the role of ecological niche in formation of interpopulation variability are discussed.