УДК 599.742.4
DOI: 10.26456/vtbio398

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЕНЕТИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ КУНИЦЫ ЛЕСНОЙ (ПРИРОДНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ), НОРКИ АМЕРИКАНСКОЙ И СОБОЛЯ (ПРОМЫШЛЕННЫЕ ПОПУЛЯЦИИ)

А.А. Емельянова[1], Н.Е. Николаева[1], В.А. Максимова[2], Е.А. Виноградова[1]

[1]Тверской государственный университет, Тверь
[2]Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины, Санкт-Петербург

Проведен анализ выборок черепов трех видов куньих: *M. martes, M. zibellina, N. vison* (по 32 черепа) с применением фенетического подхода. Выборка *M. martes* представляет популяцию, обитающую на территории Тверской области, серии *M. zibellina* и *N. vison* – животных клеточного разведения. При сопоставлении серий использовались 159 вариаций 46 признаков. Изучались отличия фенокомплексов по степени реализации фенофонда, критерию Животовского, показателям μ и h, уровню асимметрии. Среди исследованных совокупностей куньих наиболее полиморфна серия американской норки, представленная тремя цветовыми формами – стандарт, сапфир, серебристо-голубая. Наименее полиморфна из изученных выборка лесной куницы. Для выборки соболя, представляющей промышленную популяцию породы «Салтыковская-1», характерна промежуточная степень полиморфизма по всем показателям внутрипопуляционного разнообразия, и наибольший уровень сходства фенокомплекса с лесной куницей. Минимальный уровень сходства популяций получен при сопоставлении серий соболя и американской норки.

Ключевые слова: *фенетика, флуктуирующая асимметрия, куньи, Martes martes, Martes zibellina, Neovison vison, популяции, промышленные популяции.*

Введение. Фенетический подход к изучению изменчивости признаков, обособившийся в популяционно-морфологических исследованиях в 70-е годы XX века в самостоятельную науку – фенетику, не потерял своей актуальности, несмотря на развивающееся быстрыми темпами молекулярно-генетические направление в систематике (Яблоков, Ларина, 1985; Яблоков, 1987). Более того, особую ценность приобретают представляющиеся возможности комплексного изучения видов, проливающие свет в том числе на значимость разных методов при изучении внутривидовой

© Емельянова А.А., Николаева Н.Е., Максимова В.А., Виноградова Е.А., 2025

дифференциации и микроэволюционных процессов, что имеет значение для решения эволюционно-таксономических задач и фундаментальных вопросов филогенеза.

Удачным примером применения комплексного подхода являются исследования популяций таких видов куньих, как: куница лесная (*Martes martes*), хорь лесной (*Mustela putorius*), норка американская (*Neovison vison*), норка европейская (*Mustela lutreola*), в которых сочетаются изучение внутрипопуляционной структуры и межвидовых отношений с использованием классических морфологических, эпигенетических и молекулярно-генетических методов (Дикарев и др., 2023; Кораблев и др., 2011, 2012, 2013, 2015, 2016; Кораблев и др., 2018; Кораблев и др., 2020). Кроме того, генетика некоторых видов куньих достаточно хорошо изучена в связи с широким использованием в пушном звероводстве и ведению селекционных программ (Ильина, Кузнецов, 1965; Каштанов, Казакова, 1995; Войтенко, Трапезов, 2001; Ильина и др., 2007; Трапезов и др., 2007; Трапезов, Трапезова, 2009; Узенбаева и др., 2009; Каштанов и др., 2010; Свищева, Каштанов, 2010; Маркович и др., 2014; Zhang, et al., 2023 и мн. др.).

Генетические исследования доместицированных куньих используются для моделирования отдельных моментов эволюционно-генетических процессов, процессов доместикации диких животных, моделирования некоторых генетических заболеваний (Трапезов, Трапезова, 2009). При этом продолжительность периода промышленной доместикации отличается для разных видов. Клеточное разведение соболя (*Martes zibellina*) началось сравнительно недавно – с 1919 г. Основной породный тип – черный соболь («Пушкинский соболь», ныне – «Русский соболь»), был получен в 1969 г.; другой породный тип – «Салтыковский», – официально зарегистрирован в 1998 г. Позже в зверосовхозе «Салтыковский» были созданы и утверждены породы «Салтыковская-1» и «Салтыковская Серебристая» – в 2007 г. в 2021 г. соответственно (Государственный реестр селекционных достижений…, 2023; Сомова, 2022). В целом в зверосовхозах разводят соболей дикого типа (разных оттенков коричневого цвета), т.е. такой же основной окраски, как и у зверей в природе, поэтому фенотипически животные клеточного разведения мало чем отличаются от своих диких предков (Бекетов, Каштанов, 2002).

Началом цветного норководства принято считать 1931 г., когда в помете, полученном от самки клеточного разведения и дикого самца, содержащихся на одной из звероферм в штате Висконсин (Арпин, владелец Whittingham), была обнаружена самочка необычной платиновой окраски. Вскоре подобная окрасочная мутация

неоднократно регистрировалась и на других звероферм, находящихся на территории данного штата, как возникающая впервые. В 1942 г. данной окраске, когда она стала коммерческой, было присвоено официальное название *серебристо-голубая платиновая (Silver-Blue Platinum).* В дальнейшем все особи-носители новых мутантных форм окрасок тщательно сберегались и изучались на экспериментальной звероферме Висконсинского университета. Годом начала селекционной работы с цветными норками в СССР считается 1962 г., когда была создана экспериментальная звероферма Института цитологии и генетики СО АН СССР. Список окрасочных форм, воспроизводимых за исторический период на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН, включает 40 фенотипов (Трапезов, Трапезова, 2009).

В связи с вышеизложенным представляет интерес изучение фенетических особенностей видов куньих, которые могут служить примерами разных форм отбора и разных типов генотип-средового взаимодействия.

Материал и методы. В исследовании использовались выборки черепов трех видов куньих – лесная куница (желтодушка), соболь и американская норка, – которые формировались одинакового объема – по 32 черепа. Куница лесная представлена коллекционным материалом кафедры зоологии и физиологии Тверского государственного университета. Все животные добыты охотниками в разных районах Тверской области с 1995 г. по 2022 г.: Рамешковском муниципальном округе, Бежецком м.о., Вышневолоцком м.о., Максатихинским м.о. Черепа норки американской и соболя были получены из ООО Зверохозяйство «Знаменское» – забой 2022 года. В зверохозяйстве разводят норок стандартной темно-коричневой окраски – принятое международное название окрасочной формы – *Black standard*, сапфир (*Aleutiansilver*) и серебристо-голубой окраски (*Platinum, Silverblue*), соболя породы «Салтыковская 1». Исследуемая серия норки американской представляла собой смесь всех разводимых в хозяйстве цветовых форм, серия соболя состояла из зверьков указанной породы.

При анализе краниологического материала за основу был взят каталог неметрических признаков М.П. Кораблева, Н.П. Кораблева, П.Н. Кораблева (2020). Для сопоставления серий куньих использовались 159 вариаций 46 признаков, из которых: 137 фенов – перфорационные, 9 – шовные, 13 – зубные. Поскольку исследования обширного материала на примере американской норки, европейской норки и лесного хоря подтвердили отсутствие половозрастной составляющей в частотах проявления вариаций краниологических признаков, мы посчитали возможным использовать выборки без

предварительной проверки на наличие данных форм изменчивости (Кораблев и др., 2020).

Вариации (фены) учитывались на правой и левой половине черепов. Для математического подтверждения различий серий применялись статистические показатели, специально разработанные для целей фенетики популяций: показатель сходства популяций (критерий Животовского *(r),* позволяющий оценить степень сходства фенофондов (фенокомплексов) популяций; для оценки степени разнообразия фенофондов применялся показатель – среднее число вариаций признака (μ); для оценки структуры разнообразия фенофонда – показатель *h* (Животовский, 1982).

Поскольку выборки черепов куньих представляли разные типы популяций: куница лесная – природная популяция, американская норка и соболь – промышленные популяции, самостоятельный интерес представляло сопоставление таковых по величине флуктуирующей асимметрии, как показателя состояния популяций и окружающей среды (Захаров, 2001; Захаров и др., 2001). Интегральный показатель стабильности развития характеризует степень асимметричности морфологических структур. Для счетных признаков величина асимметрии у каждой особи определяется по различию числа структур слева и справа. Интегральным показателем стабильности развития для комплекса счетных признаков является средняя частота асимметричного проявления на признак. Этот показатель рассчитывается как среднее арифметическое числа асимметричных признаков у каждой особи, отнесенное к числу используемых признаков. В этом случае не учитывается величина различия между сторонами, а лишь сам факт асимметрии (Захаров и др., 2000). Оценка достоверности различий серий по частотам встречаемости вариаций краниологических признаков проводилась методом χ^2 ($p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$; $p \leq 0,001$) (Плохинский, 1970); при этом суммировалась встречаемость фенов левой и правой сторон черепа, объем выборки соответственно увеличивался.

Результаты и обсуждение. Анализ фенофондов краниологических признаков показал максимальную степень его реализации в выборке американской норки (*N. vison*) – 120 фенов из 159 – доля составила 75,4%, у соболя (*M. zibellina*) было отмечено 113 фенов (доля – 71,1%), у лесной куницы (*M. martes*) – 109 фенов (68,5%). При этом фенокомплексы *M. zibellina* и куницы *M. martes* обнаруживали определенное сходство между собой по составу фенов, и отличие от *N. vison*. Так, у соболя и желтодушки отсутствовали фены *PHAv, FFIr, FFIe, FFId, FOSd, FOSul, PDTm, NMAt* и ряд вариаций по типу отсутствие отверстий на костях черепа. У американской норки

эти фены отмечались, причем в разном статусе: как обычные вариации – *FFIe*, *FOSd*, *FOSul*, фен *отсутствие отверстий, открывающихся в затылочное отверстие с внутренней стороны мыщелка*; как фены крупного масштаба, присущие большей части особей – *PFSn*, *FFCn*, *PDTm*, фен *отсутствие отверстий позади затылочного отростка в мыщелочной ямке*; остальные из упомянутых вариаций встречались в виде редких фенов. Одновременно у американской норки в отличие от соболя и лесной куницы не были зарегистрированы такие фены, как: *FPAd*, *FPPu*, *SFPl*, *SFPc*, *FPOi*, *NMPd*, *PDTc*, *SNCa*, *SNCt* – среди упомянутых особенно примечательны фенов *PDTc* и *SNCt*, свойственные большинству животных в выборках соболя и лесной куницы. Кроме того, хотелось бы отметить фены *MFSmi* и *FFCu*, обнаруженные у 31 зверька в сериях *M. zibellina и M. martes*, при том в серии *N. vison* они были найдены у 1-2 зверьков (рис. 1).

Таблица 1

Оценка уровня сходства серий куньих (куница лесная, соболь, норка американская) по встречаемости фенов

Признаки	норка/соболь	соболь/куница	норка/куница
Достоверных различий на 98 фенов (%)	74	54	56
Критерий Животовского (r)	0,756±0,058	0,919±0,019	0,821±0,039

Таблица 2

Средние величины показателей внутрипопуляционного разнообразия: среднее число вариаций признаков (μ) и доля редких фенов (h) для левой и правой сторон черепов трех видов куньих*

Показатель		Норка американская	Соболь	Куница лесная
	Правая сторона	2,026±0,116	1,911±0,095	1,884±0,112
	Левая сторона	1,998±0,113	1,943±0,095	1,881±0,121
	Правая сторона	0,236±0,022	0,252±0,021	0,264±0,019
	Левая сторона	0,241±0,020	0,248±0,021	0,273±0,021

Примечание: *– по Максимова, Емельянова, 2023а с исправлениями и дополнениями

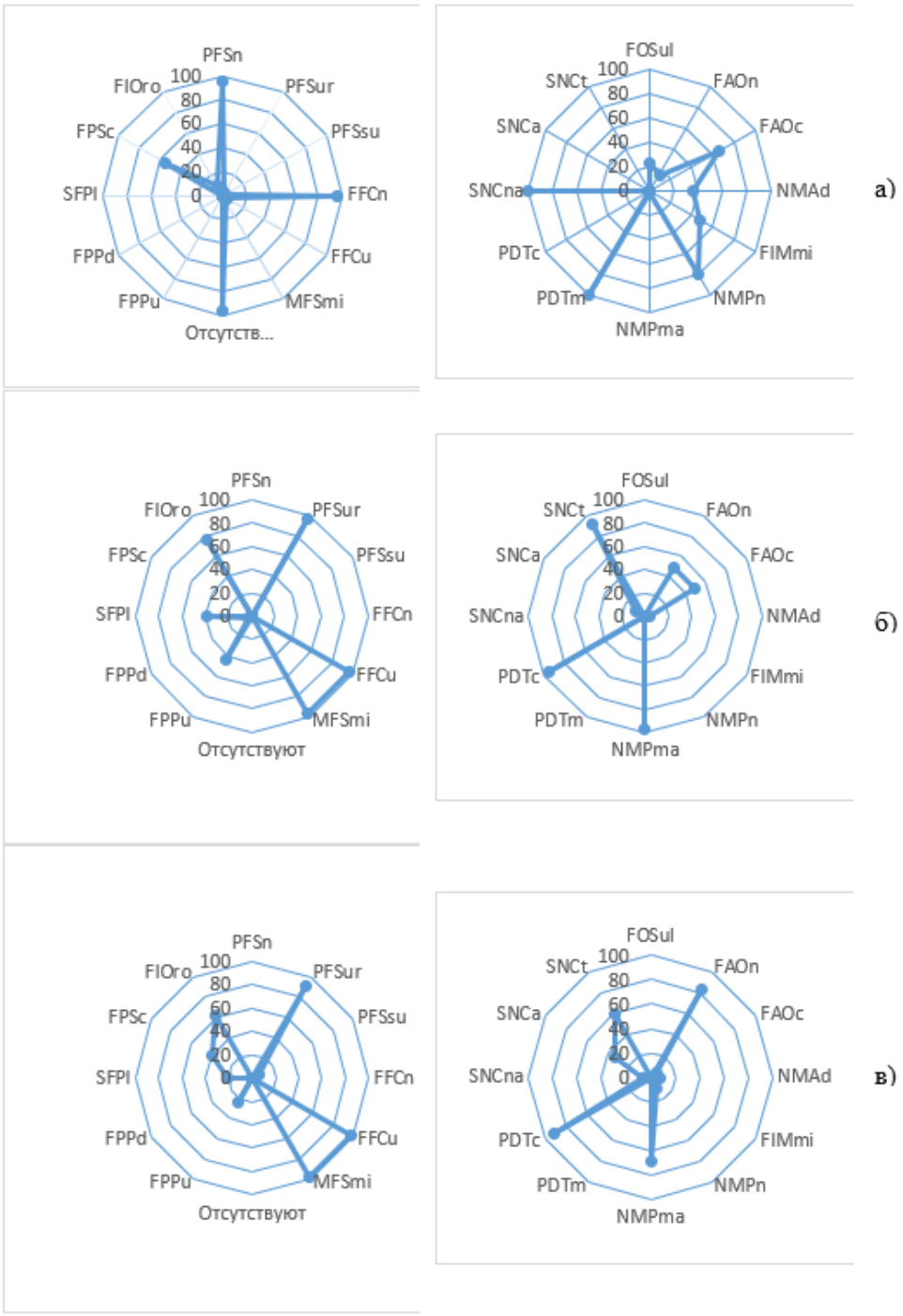

Рис. 1. Особенности фенокомплексов американской норки (а), соболя (б) и лесной куницы (в) на примере некоторых фенов черепа (вариации признаков даны по Кораблев и др., 2020)

Для исследования особенностей структуры фенетических комплексов применялся анализ распределения частот вариаций признаков. При попарном сопоставлении серий куньих были обнаружены 98 фенов, различия по частоте встречаемости которых достигали уровня достоверности в тех или иных сочетаниях. Наиболее сходны фенокомплексы *M. zibellina и M. martes*: для этих серий отмечена наименьшая доля достоверно отличающихся частот фенов – 54%. Несколько больше уровень различий между фенокомплексами *N. vison* и *M. martes* – 56%; максимальный уровень различий отмечен для *N. vison* и *M. zibellina* – 74%. Эти данные согласуются с таковыми, полученными при оценке степени сходства фенофондов с помощью критерия Животовского: максимальная величина показателя свойственна паре *M. zibellina – M. martes* – 0,919, чуть более различны *N. vison – M. martes* – 0,821, наименее сходны *N. vison* и *M. zibellina* – 0,756 (Максимова, Емельянова, 2023а) (табл. 1).

При изучении значений величин показателей внутрипопуляционного разнообразия, полученных для симметричных черепных структур, были обнаружены одинаковые тенденции для левой и правой сторон, что позволяет рассматривать специфику фенофондов на примере одной из сторон черепа – правой (табл. 2).

Показатель μ характеризует степень разнообразия групп особей и представляет собой среднее число морф в рассматриваемом множестве признаков. Показатель *h* оценивает структуру разнообразия групп особей. Его относительно высокие значения свидетельствуют о большой доле редко встречающихся фенотипов в исследуемой совокупности, а низкие значения – о выравненности совокупности по частотам фенотипов (Корзун и др., 2012). Наибольшее среднее число вариаций признаков (μ) было получено для выборки норки американской – 2,026, немного меньше величина μ – для соболя – 1,911, наименьшая величина признака отмечалась для куницы лесной – 1,884. Наибольшая доля редких фенов была зафиксирована для выборки куницы лесной – 0,264, для серии соболя величина *h* составила – 0,252, наименьшая доля редких фенов зафиксирована у норки американской – 0,236 (табл. 2). Учитывая значения ошибок средних арифметических показателей внутрипопуляционного разнообразия, при попарном сопоставлении рассматриваемых выборок можно констатировать отсутствие достоверных различий между рассматриваемыми видами, что не отменяет зафиксированные тенденции.

Для пояснения результатов, полученных при исследовании фенокомплексов куньих, следует обратиться к литературным сведениям по генетике изучаемых видов, поскольку известно, что фены отражают генотипическую конституцию особи, а частота их

встречаемости – генетические особенности группы особей (Яблоков, 1980; Яблоков, 1987; Яблоков, Ларина, 1985).

Лесная куница – высокомобильный вид, способный за сутки преодолевать большие расстояния – до 17 км, с чем в свою очередь тесно связана величина таких эволюционно важных показателей, как радиусы индивидуальной и репродуктивной активности (Новиков, 1956; Яблоков, 1987). Большие размеры индивидуальных участков желтодушки – от 3000 до 5000 га, а также отсутствие в регионе значимых географических барьеров в виде прерывания на значительном протяжении избираемых видом биотопов – облесенных территорий и лесолуговых экотонов, позволяют полагать, что обитающие на территории Тверской области куницы относятся к одной популяции в эволюционном смысле (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Новиков, 1956; Михеев, 2009; Владимирова, 2012, 2013). В литературных источниках отмечается в целом низкий уровень внутривидовой генетической изменчивости лесной куницы, что отражается малым уровнем внутрипопуляционного фенетического разнообразия по сравнению с другими видами куньих (Кораблев и др., 2020).

Наши данные вполне согласуются с литературными сведениями и подтверждают невысокий уровень полиморфизма серии *M. martes*, отражаемый показателем μ. Сравнительно большие значения h возможно обусловлены более высокой степенью гетерозиготности природной популяции лесной куницы по сравнению с промышленными популяциями соболя и американской норки.

Соболь и лесная куница – близкородственные виды, нередко образующие помеси в зоне совместного обитания, что отражается генетическим своеобразием восточных популяций *M. martes* (Пищулина и др., 2009; Рожнов и др., 2010 и др.). Это согласуется с полученным нами при сопоставлении серий соболя и лесной куницы высоким уровнем сходства фенокомплексов (r), обусловленным близостью фенетического состава и малой долей фенов, достоверно различающихся частотой встречаемости.

Клеточная популяция соболя исходно была укомплектована животными, изъятыми из 9 природных популяций (Куличков, Портнова, 1967; Снытко, 1972). Исследования по изменчивости микросателлитных локусов у соболя, разводимого в зверохозяйстве «Пушкинский» Московской области обнаружили, что количество аллелей и значения коэффициента ожидаемой гетерозиготности по большинству локусов у соболя совпадают или очень близки сравниваемым видам – в выборках американской норки (*Mustela vison*) из Аляски и американской куницы (*Martes americana*) из северо-западных территорий Канады (Fleming et al., 1999; Каштанов, Рубцова,

Лазебный, 2010). При анализе изменчивости D-петли мтДНК была установлена общность материнского генома и незначительные различия двух доместицированных популяций соболя: «Русский соболь» и «АО Салтыковский», подтверждаемая в том числе анализом по высокополиморфным микросателлитным маркерам (Каштанов и др., 2011; Каштанов и др., 2018а). В ходе дальнейших исследований отмечалась пониженная генетическая изменчивость доместицированного соболя по сравнению с животными природных популяций Якутии и Амурского бассейна (Каштанов и др., 2016). Сравнительно недавние исследования последствий доместикации соболя показали, что современная промышленная популяция соболя з/х «Салтыковский» представляет собой консолидированную группу, генетически отличающуюся от всех исходных географических популяций. Начальные этапы доместикации и последующий отбор по ряду количественных признаков сопровождались снижением генетического разнообразия, фиксацией некоторых аллелей и проявлением эффекта основателя (Сомова, 2022). Последнее в полной мере относится к рассматриваемой нами выборке соболя породы «Салтыковская-1».

В нашем исследовании для соболя был получен средний уровень показателей фенетического разнообразия и наибольший уровень отличий фенокомплекса от такового доместицированной американской норки. Из обитающих на территории Тверской области куньих генетически наиболее близок к американской норке лесной хорь (*Mustela putorius*) (Туманов, 2009). Среди рассматриваемых нами видов наибольшее фенетическое сходство отмечалось между «американкой» и желтодушкой. Величина критерия Животовского, полученная в ходе нашего исследования при сопоставлении фенокомплексов *N. vison* и *M. martes* чуть меньше, нежели таковая, полученная при сравнении выборок соболя и лесной куницы. Минимальный уровень фенетического сходства получен при сопоставлении серий *N. vison* и *M. zibellina*.

У американских норок стандартную окраску определяет 21 ген, в том числе 14 доминантных и 7 рецессивных (Ильина, Кузнецов, 1965). Черный стандартный фенотип (*Black standard*) обозначается генетическим символом (+/+). Мутантные окрасочные формы серебристо-голубые норки (*Silverblue*) относятся к монорециссивным (p/p), сапфир (*Aleutiansilver*) – к дирецессивным (*a*/*a p*/*p*) (Трапезов, Трапезова, 2009). Рассматривая взаимосвязь генотипа с особенностями фенотипа, исследователи отмечали влияние мутации *a*/*a* на изменение структуры лейкоцитов, увеличение процента пропустовавших самок генотипа *a*/*a p*/*p* по сравнению с норкой *Black standard* (Беляев, Евсиков, 1967; Узенбаева и др., 2009). Эти и другие многочисленные

исследования указывают на широкий спектр плейотропного действия мутаций, затрагивающих окраску меха не только американской норки, но и других видов, использующихся в промышленной селекции (Беляев, Евсиков, 1967; Беляев, Железнова, 1968; Войтенко, Трапезов, 2001; Ильина и др., 2007; Трапезов и др., 2007 и др.).

Высоко наследственно обусловленный полиморфизм окраски неизбежно связан с генетическим своеобразием отдельных окрасочных форм, что, в частности, подтверждено выявлением разных генетических дистанций по пяти полиморфным системам крови трех цветовых групп хорьков клеточного разведения (Маркович и др., 2014). Исходя из выше изложенного, изучаемую нами выборку *N. vison*, с одной стороны, следует признать более-менее разнообразной по набору генов и, как следствие – фенов, так как это смесь трех окрасочных форм, с другой стороны – более-менее однородной по аллельному набору в виду присутствия эффекта гомозиготизации аллелофонда, сопутствующего ведению породных линий.

Полученные нами в ходе анализа фенетических особенностей серии американской норки свидетельства о максимальной степени реализации фенофонда, максимальном среди рассматриваемых популяций трех видов куньих среднем числе морф (μ) и выравненности совокупности по частотам фенотипов (h), могут объясняться указанной спецификой выборки.

Оценка уровня флуктуирующей асимметрии разных групп признаков показала разную чувствительность таковых к воздействиям факторов среды. Наиболее часто отклонения от билатеральной симметрии регистрировались для перфорационных и шовных признаков. В выборках американской норки и соболя наибольшая доля встречаемости случаев асимметрии характерна для шовных признаков– 0,229 и 0,197 соответственно, для перфорационных признаков отмечены меньшие значения уровня асимметрии– 0,190 и 0,162 (табл. 3, рис. 2).

У лесной куницы асимметрия преимущественно затрагивала перфорационные признаки (0,167), встречаемость случаев асимметрии для шовных признаков составила 0,104. Оценка достоверности различий показателей асимметрии для разных групп признаков обнаружила отсутствие значимых различий по данному показателю между шовными и перфорационными признаками: значение χ^2 не достигло 3,84 ($p \leq 0,05$) ни в одном из рассматриваемых случаев (табл. 3, рис. 2).

Зубные признаки показали наименьшую склонность к проявлению асимметрии среди рассматриваемых групп признаков: встречаемость случаев асимметрии для лесной куницы составила 0,094, для соболя – 0,085, для американской норки – 0,047.

Зафиксированы значимые отличия величины данного показателя от встречаемости случаев асимметрии перфорационных признаков для всех рассматриваемых нами серий куньих. Кроме того, для соболя и американской норки отмечены достоверные различия встречаемости случаев асимметрии шовных и зубных признаков (табл. 3, рис. 2).

Таблица 3

Встречаемость случаев асимметрии разных групп дискретных признаков у представителей куньих (лесная куница, соболь, американская норка)

Вид	Признаки	Случаев асимметрии	Встречаемость случаев асимметрии	Оценка достоверности различий встречаемости случаев асимметрии разных групп признаков	
				χ^2 ($p \leq 0,05$)	сопоставляемые признаки
куница	перфорационные	209	0,167	2,18	перфорационные / шовные
	шовные	10	0,104	0,06	шовные / зубные
	зубные	12	0,094	3,9	зубные / перфорационные
соболь	перфорационные	202	0,162	2,18	перфорационные / шовные
	шовные	19	0,197	5,13	шовные / зубные
	зубные	11	0,085	4,3	зубные / перфорационные
норка	перфорационные	238	0,190	0,68	перфорационные / шовные
	шовные	22	0,229	14,56	шовные / зубные
	зубные	6	0,047	13,54	зубные / перфорационные

Примечание: заливкой обозначены различия, достигающие уровня достоверности ($p \leq 0,05$).

В литературных источниках на примере нескольких видов куньих, в частности – лесной куницы и американской норки, – показан пониженный уровень изменчивости одонтологических признаков, отражающийся в том числе низким уровнем флуктуирующей асимметрии; указывается на превалирование генетического компонента при формировании зубных признаков (Кораблев и др., 2020). Таким образом, результаты наших исследований согласуются с данными других авторов.

При оценке межвидовых различий по величине флуктуирующей асимметрии разных групп дискретных признаков можно заметить сравнительно низкий уровень асимметричности черепов лесной куницы, средний уровень – у соболя и максимальный – у европейской норки. Однако, статистическими методами подтверждается лишь отличие американской норки от лесной куницы по шовным признакам (табл. 4; рис. 2).

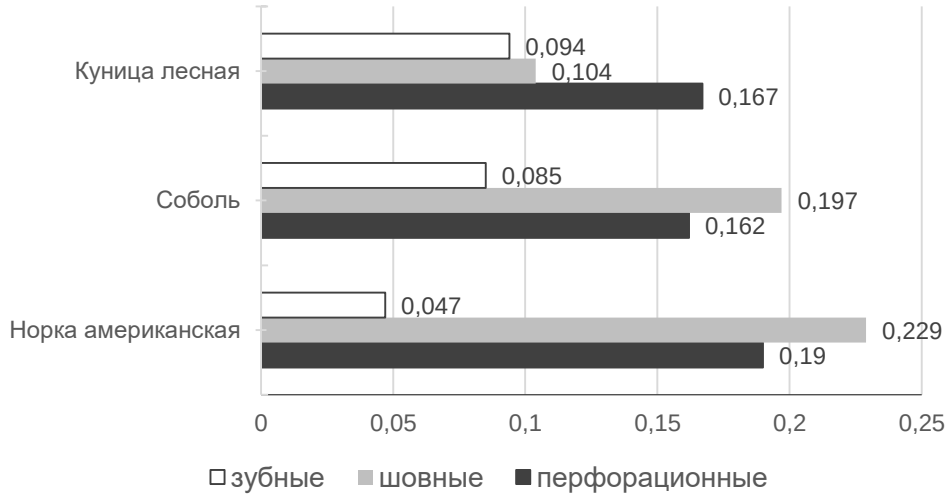

Рис. 2. Встречаемость случаев асимметрии разных групп дискретных признаков у представителей куньих (куница лесная, соболь, норка американская) (доли единицы)

Таблица 4

Оценка достоверности различий серий куньих (куница лесная, соболь, норка американская) по встречаемости случаев асимметрии разных групп дискретных признаков методом χ^2 ($p \leq 0,05$)

Признаки	норка/соболь	соболь/куница	норка/куница
перфорационные	2,94	0,11	1,88
шовные	0,22	2,78	4,47
зубные	1,46	0,04	1,99

Таблица 5

Значения показателей асимметрии по совокупности дискретных признаков для серий куньих (куница лесная, соболь, норка американская)

	N	M±m	Lim	σ
куница	32	0,156±0,011	0,050 –0,281	0,063
соболь	32	0,169±0,011	0,089 –0,300	0,061
норка	32	0,197±0,011	0,069 –0,372	0,065

Расчет интегрального показателя стабильности развития для комплекса признаков указывает на повышение уровня флуктуирующей асимметрии у доместицированных форм куньих: значения показателя асимметрии для норки американской – 0,197, для соболя – 0,168, для куницы лесной – 0,156 (Максимова, Емельянова, 2023б). Здесь уровня достоверности достигает отличие выборки американской норки от прочих рассматриваемых выборок (табл. 5). Данные свидетельствуют о нарушении стабильности развития у животных клеточного разведения, что может быть обусловлено гомозиготизацией аллелофондов чистых линий в присутствии жесткого направленного отбора по ряду селектируемых признаков, снижением давления естественного отбора и дестабилизацией по отдельным жизненно важным функциям, и в целом стрессовым состоянием зверей.

Заключение. Изучение фенетических особенностей трех видов куньих, представленных выборками из природных и промышленных популяций, показало своеобразие фенофондов, отражающих степень филогенетического родства и меру сбалансированности генотипической и модификационной составляющих фенотипической изменчивости. Среди исследованных совокупностей куньих наиболее полиморфна серия американской норки, представляющая промышленную популяцию, для которой зарегистрированы: максимальная степень реализации фенофонда, максимальное среднее число вариаций признаков, минимальная доля редких фенов, максимальный уровень флуктуирующей асимметрии. Указанные особенности могут объясняться генетической разнородностью норок, представленных тремя цветовыми формами – *Black standard, Silverblue, Aleutiansilver*, и дестабилизирующим отбором, действующим на доместицированные популяции, и разрушающим выработанные в процессе эволюции устойчивые корреляционные взаимосвязи (Беляев, 1982). Наименее полиморфной из изученных оказалась выборка лесной куницы, представляющая природную популяцию, обитающую на территории Тверской области. Данная серия характеризуется

минимальной степенью реализации фенофонда, наименьшей величиной показателя внутрипопуляционного разнообразия, и минимальным уровнем флуктуирующей асимметрии по сравнению с сопоставляемыми промышленными популяциями американской норки и соболя. Это может свидетельствовать о сбалансированности генотип-средового взаимодействия под влиянием стабилизирующего отбора. Для выборки соболя, представляющей промышленную популяцию породы «Салтыковская-1», характерна промежуточная степень полиморфизма по всем показателям внутрипопуляционного разнообразия, и наибольший уровень сходства фенокомплекса с таковым родственного вида – лесной куницей. Минимальный уровень сходства популяций получен при сопоставлении серий соболя и американской норки, представляющих промышленные популяции, исходно различающиеся степенью генетического разнообразия.

Список литературы

Бекетов С.В., Каштанов С.Н. 2002. Русский соболь – 70 лет селекции // Природа. № 5. С. 52–58.

Беляев Д.К. 1982. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации // Генетика и благосостояние человека. М.: Наука. С. 53-66

Беляев Д.К., Евсиков В.И. 1967. Генетика плодовитости животных. Сообщение I. Влияние мутаций окраски меха на плодовитость норок // Генетика. № 2. С. 21–33.

Беляев Д.К., Железова А.И. 1968. Генетика плодовитости животных. II. Некоторые физиологические особенности размножения мутантных норок // Генетика. Т. 4. № 1. С. 45–58.

Владимирова Э.Д. 2012. Особенности использования местообитаний млекопитающими-родентофагами в Рождественской пойме реки Волги // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». Вып. 4. С. 52–63.

Владимирова Э.Д. 2013. Роль деревьев в экологии лесной куницы (*Martes martes* L.) // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». Вып. 4. С. 78–89.

Войтенко Н.Н., Трапезов О.В. 2001. Влияние четырех мутаций (*C*R, *S*, S^{H}, *h*) генов окраски норки на моноаминоксидазу мозга // Генетика. Т. 37. № 4. С. 1–5.

Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. 2023. Т.2. «Породы животных» (официальное издание). – М.: ФГБНУ «Росинформагротех». 208 с.

Дикарев С.В., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. 2022. Морфометрия скелета конечностей дикой и доместицированной американской норки (*Neovision vision*): гендерные особенности и характеристика асимметрии / С.В.

Дикарев, Н.П. Кораблев, П.Н. Кораблев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(65). С. 100-113

Животовский Л.А. 1982. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38-44.

Захаров В.М. 2001. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. №3. С. 177-191.

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. 2000. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методологическое руководство для заповедников. М.: Центр экологической политики России. 66 с.

Захаров В.М., Чубинишвили А.Т. 2001. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. М. Центр экологической политики России. 148 с.

Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. 1965. Генетические основы разведения цветных норок. М.: Россельхозиздат, Колос. 94 с.

Ильина Т.Н., Илюха В.А., Калинина С.Н. и др. 2007. Влияние генотипа на сезонные изменения антиоксидантной системы и изоферментного спектра лактатдегидрогеназы американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Информ. вестник ВОГиС. Т. 11. № 1. С. 145–154.

Каштанов С.Н., Казакова Т.И. 1995. Генетическая изменчивость соболя (*Martes zibellina* L.) по генам белков крови // Генетика. Т. 31. С. 234–238.

Каштанов С.Н., Лазебный О.Е. 2011. Генофонд популяций соболя дикого и разводимого в условиях фермы // Кролиководство и звероводство. № 5. С. 15–19

Каштанов С.Н., Рубцова Г.А., Лазебный О.Е. 2010. Исследование генетической структуры промышленной популяции соболя (*Martes zibellina*, Linnaeus, 1758) по микросателлитным маркерам // Вестник ВОГиС. Т. 14. № 3. С. 426–431. 37.

Каштанов С.Н., Сомова М.М., Николаева Э.А. 2018. Особенности формирования генетической структуры соболя (*Martes zibellina* L.) в доместицированной среде // Кролиководство и звероводство. № 3. С. 11–14.

Каштанов С.Н., Сулимова Г.Е., Шевырков В.Л., Свищёва Г.Р. 2016. Селекция соболя России: этапы промышленной доместикации и генетическая изменчивость // Генетика. Т. 52. № 9. С. 1001–1011.

Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. 2012. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журн. биол. инвазий. № 4. С. 36-56.

Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Кораблев Н.П., Туманов И.Л. 2013. Характеристика полиморфизма исчезающей популяции европейской норки (*Mustela lutreola*, Carnivora, Mustelidae) в районе Центрально-Лесного заповедника // Зоол. Журн. Т. 9. № 8. С. 1259–1268.

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

Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. 2016. Внутрипопуляционный полиморфизм лесной куницы *Martes martes* (Carnivora, Mustelidae) Тверской области // Зоологический журнал. Т. 95. № 1. С. 80–93.

Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н. 2020. Популяционная биология куньих (лесная куница, лесной хорь, американская норка, европейская норка) – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 217 с.

Кораблев М.П., Рожнов В.В., Кораблев П.Н. 2011. Генетическое разнообразие трех видов куньих (*Mustela putorius, Mustela lutreola, Martes martes*), обитающих в центральной части Европейской России: полиморфизм контрольного региона мтДНК // Териофауна России и сопредельных территорий: Междунар. совещ. IX Съезд Териолог. о-ва при РАН. М.: КМК. С. 242.

Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Кораблев М.П. 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка // М.: Товарищество научных изданий КМК. 402 с.

Корзун В.М., Попков А.Ф., Чипанин Е.В. 2012. Популяционно-фенетическая дифференциация монгольской пищухи (*Ochotona pallasi*) в юго-восточном Алтае [Электронный ресурс] // Байкальский зоологический журнал . – Электрон. журн. – № 1 (9). С. 107 – 114. Режим доступа: https://www.elibrary.ru/download/elibrary_20424276_35128152.pdf (дата обращения 14.01.2025).

Куличков Б.А., Портнова Н.Т. 1967. Русский соболь М.: Колос. 29 с.

Максимова В.А., Емельянова А.А. 2023а. Оценка особенностей фенофондов доместифицированных (соболь, норка американская) и диких (куница лесная) форм куньих с использованием показателей фенетического разнообразия // Материалы XII международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны», посвященной 215-летию СПбГУВМ / редкол.: Л.Ю. Карпенко, А.А. Бахта, А.И. Козицына [и др.]; МСХ РФ, СПбГУВМ, ПАНИ. – Санкт-Петербург : Изд-во ИП Перевощикова Юлия Владимировна. – С. 233–235.

Максимова В.А., Емельянова А.А. 2023б. Оценка стабильности развития доместифицированных и диких форм куньих на примере трех видов (соболь, норка американская, куница лесная) // Материалы XXI научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2023 года: сб. ст. – Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 120.

Маркович Л.Г., Харламов К.В., Ельсукова И.А., Легкобит А.П., Федосеева Г.А., & Куликова Н.И. 2014. Применение ряда методов молекулярной биологии в селекции клеточных пушных зверей // Сборник научных трудов Краснодарского научного центра по зоотехнии и ветеринарии. 3 (1). С. 91–95.

Михеев А.В. 2009. Информационное поле лесной куницы *Martes martes* (Linnaeus, 1758) в снежный период года в условиях степных лесов Украины / Поволжский экологический журнал. № 3 . С. 228–237.

Новиков Г. А. 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР / гл. ред. Е. Н. Павловский. – М., Л.: Издательство АН СССР. 295 с.

Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Симакин Л.В., Рожнов В.В. 2009. Результаты молекулярно-генетического анализа мтДНК лесной куницы, соболя и кидаса Северного Урала // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. М.: Тов-во научн. изданий КМК. С. 74.

Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 367 с.

Рожнов В.В., Мещерский И.Г., Пищулина С.Л., Симакин Л.В. 2010. Генетический анализ популяций соболя (*Martes zibellina*) и лесной куницы (*Martes martes*) в районах совместного обитания на Северном Урале // Генетика. Т. 46. № 4. С. 553-557.

Свищева Г.П., Каштанов С.Н. 2010. Репродуктивная стратегия соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758): анализ наследуемости размеров приплода в промышленных популяциях // Вестник ВОГиС. Том 14. № 3. С. 444–450.

Сомова М.М. 2022. Генетическая структура популяций соболя (*Martes zibellina*) южного края ареала. Анализ последствий доместикации вида: Дис. ... канд. биол. наук : специальность 1.5.7 Генетика / биологических наук : 03.00.08 / ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук. – Москва. 200 с.

Снытко Э.Г. 1972. План племенной работы с породой «черный соболь» Пос. Родники. 71 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 277 с.

Трапезов О.В., Трапезова Л.И., Сергеев Е.Г. 2007. Влияние мутаций, затрагивающих окраску меха, на поведенческий полиморфизм в промышленных популяциях американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) и соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Генетика. Т. 37. № 4. С. 516–523.

Трапезов О.В., Трапезова Л.И. 2009. Воспроизводящаяся коллекция окрасочных генотипов американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН // Вестник ВОГиС. Том 13, № 3. С. 554–570.

Узенбаева Л.Б., Голубева А.Г., Илюха В.А., Тютюнник Н.Н. 2009. Влияние мутаций, затрагивающих окраску меха, на структуру лейкоцитов крови у американской норки *Mustela vison* Schreber, 1777) // Информ. вестник ВОГиС. Т. 13. № 3. С. 571–577.

Яблоков А.В. 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 136 с.

Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк. 302 с.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. С. 160.

Fleming M.A., Ostrander E.A., Cook J.A. 1999. Microsatel- lite markers for American mink (*Mustela vison*) and ermine (*Mustela erminea*) // Mol. Ecol. V. 8. P. 1351–1362.

Zhang, T.; Li, H.; Larsen, P.F.; Ba, H.; Shi, H.; Zhang, H.; Liu, Z. 2023. The Genetic Diversity of Mink (*Neovison vison*) Populations in China. *Animals. 13*, 1497. https:// doi.org/10.3390/ani13091497

COMPARATIVE ANALYSIS OF PHENETIC FEATURES IN THE PINE MARTEN (*MARTES MARTES*; NATURAL POPULATION), AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON*), AND SABLE (*MARTES ZIBELLINA*; COMMERCIAL POPULATIONS)

A.A. Emelyanova[1], N.E. Nikolaeva[1], V.A. Maksimova[2], E.A. Vinogradova[1]

[1]Tver State University, Tver

[2]Saint-Petersburg State University of Veterinary Medicine, Saint-Petersburg

A phenetic analysis was performed on skull samples (32 specimens per species) of three mustelid species: the pine marten (*Martes martes*), sable (*Martes zibellina*), and American mink (*Neovison vison*). The *M. martes* sample originated from a natural population in Tver Oblast, Russia, while *M. zibellina* and *N. vison* specimens were derived from captive-bred commercial populations. Comparative evaluation utilized 159 variants of 46 morphological traits. Phenocomplex differences were assessed based on phenotypic potential realization, Zhivotovsky's criterion, parameters μ (mutation rate) and h (heterozygosity), and fluctuating asymmetry levels. The American mink series, comprising three color morphs (standard, sapphire, and silver-blue), exhibited the highest polymorphism. In contrast, the pine marten sample showed the lowest polymorphism. The sable population ('Saltykovskaya-1' commercial breed) displayed intermediate polymorphism across intrapopulation diversity metrics and the highest phenocomplex similarity to the pine marten. Minimal phenetic similarity was observed between the sable and American mink series.

Keywords: *phenetics, fluctuating asymmetry, mustelids, Martes martes, Martes zibellina, Neovison vison, populations, commercial populations*.

Об авторах:

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Emelyanova.AA@tversu.ru.

НИКОЛАЕВА Наталья Евгеньевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Nikolaeva.NE@tversu.ru.

МАКСИМОВА Валерия Андреевна – студентка 2 курса направления 36.04.01 Ветеринарно-санитарная экспертиза, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский университет ветеринарной медицины», 196084, Санкт-Петербург, ул. Черниговская, д. 5, e-mail: Maksomova.VA@tversu.ru.

ВИНОГРАДОВА Елизавета Артуровна – студентка 2 курса направления 06.04.01 Биология (Медико-биологические науки), ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Vinogradovsa.EA@tversu.ru.

Емельянова А.А. Сравнительная характеристика фенетических особенностей куницы лесной (природная популяция), норки американской и соболя (промышленные популяции) / А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, В.А. Максимова, Е.А. Виноградова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 1(77). С. 59-77.

Дата поступления рукописи в редакцию: 14.01.25
Дата подписания рукописи в печать: 25.03.25