

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOGALE VISON*) В ЕВРАЗИИ

© 2024 Степанова В.В.*, Мамаев Н.В. **, Сидоров М.М. ***, Охлопков И.М. ****

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск 677890

e-mail: *valstep@yandex.ru, **mamaev_88@bk.ru, ***sidorov_michail86@mail.ru, ****imokhlopkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.01.2024. После доработки 27.12.2024. Принята к публикации 31.01.2025

В статье дан сравнительный анализ морфометрии американской норки в Евразии, проведены корреляционный и регрессионный анализы основных параметров размерной изменчивости вида (длина тела и хвоста, вес, кондилобазальная длина и скуловая ширина черепа) с макроклиматическими предикторами. По результатам анализа можно проследить устойчивую тенденцию флуктуирующей географической изменчивости морфологических признаков американской норки Евразии: уменьшение размеров с запада на восток. По результатам корреляционного анализа масса тела американской норки Евразии значимо коррелирует со среднегодовой температурой воздуха и влажностью, а также с максимальной высотой снежного покрова. Проявляется хронографическая изменчивость американской норки, обитающей в экстремальных условиях Якутии: в течение 40–50 лет длина хвоста и кондилобазальная длина черепа у обоих полов увеличились.

Ключевые слова: американская норка, морфометрия, краниометрия, температура среды, влажность, количество осадков, снежный покров, изменчивость, хронография.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-118-134

Введение

Мероприятия по искусственному расселению американской норки (*Neogale vison* Schreber, 1777) в совокупности с ее побегими со звероферм в начале-середине прошлого века в различных странах Евразии привели к тому, что в большинстве регионов вид не только прижился, но и широко расселился. В настоящее время по истечении века с начала интродукции вид стал обычным в различных регионах Евразии от Британских островов до о. Хоккайдо, и среди отрицательных последствий его вселения — вытеснение европейской норки [Чашухин, 2009; Самые опасные..., 2018]. В России американская норка распространена широко по околородным биотопам лесных зон от западных до восточных границ, кроме северных регионов и безлесных южных [Хляп и др., 2023].

В прошлом веке изучением интродуцированной американской норки вплотную занимались многие российские исследователи [Попов, 1949; Терновский, 1958; Павлинин, 1962; Беньковский, 1971; Данилов, Туманов, 1976; Чернявский, 1984]. В последние десятилетия морфологии и экологии дикой аме-

риканской норки в России посвящено не так много работ [Дубинин, 1996; Чашухин, 2009; Кораблёв и др., 2012, 2014; Седалищев, Однокурцев, 2012; Аргунов, 2018; Шадрин и др., 2021]. Из зарубежных исследователей американской норки следует отметить работы канадских и британских ученых по морфологии американской норки [Tamlin et al., 2009; Macdonald, Harrington, Yamaguchi, Thom, Bagniewska, 2015], а также работы белорусских и польских авторов [Kruska, Sidorovich, 2003; Taraska et al., 2015], результаты которых использованы в данной статье.

Принимая во внимание большую протяженность ареала американской норки в Евразии в долготном направлении, а также увеличение континентальности климата, снижение среднегодовой температуры и влажности воздуха в Евразии с запада в северо-восточном направлении, мы попытались связать морфологическую изменчивость американской норки с макроклиматическими факторами.

Цель работы — выявить изменчивость морфометрических показателей американской норки Евразии и определить факторы, влияющие на изменчивость.

Материал и методика

Для изучения морфологических признаков американской норки в течение трех лет (2017–2019 гг.) получено от охотников и обработано 116 тушек (69 самцов и 47 самок), а также 85 черепов (54 самцов и 31 самок) взрослых норок. Образцы собраны в долине р. Алдан (правый приток р. Лена, 58–59° с. ш., 126–128° в. д.) и р. Амга (левый приток р. Алдан, 59–60° с. ш., 126–128° в. д.). Для измерения размеров норок отобраны 3 характеристики: длина тела, длина хвоста и масса тела. Самцы и самки рассмотрены отдельно. Для сравнения выбраны промеры тел американских норок из Западной Европы (Великобритания), Восточной Европы (Эстония, Беларусь Ленинградская область, Башкортостан, Татарстан), Азии (Алтай, Якутия, Сахалин) и Северной Америки (Канада) (рис. 1).

Для краниометрии отбирали черепа норок только с закрытыми швами, поскольку это указывает на прекращение роста черепа [Wiig, 1986], без шероховатостей, с развитым сагиттальным гребнем [Саловаров и др., 1997]. При измерениях использовали электронный штангенциркуль с точностью до 0.01 мм. Каждый параметр измеряли три раза и для последующего анализа использовали среднее значение. Исходя из имеющихся материалов, для характеристики географической изменчивости использованы 4 краниологических признака: кондилобазальная длина (CBL), скуловая ширина (ZB), заглазничная ширина (POC) и наибольшая каудальная высота черепа (CSH). Самцы и самки рассмотрены отдельно в силу выраженного размерного полового диморфизма.

Краниометрические показатели американской норки для сравнительного анализа были взяты нами из публикаций, касающихся различных регионов России, а также Польши и Канады: Польша, провинция Померания [Taraska et al., 2015], Ленинградская область [Данилов, Туманов, 1976], Тверская область, Удомельский район [Кораблёв и др., 2012, 2014], Татарстан [Попов, 1949], Башкирия [Павлинин, 1962], Алтайский край [Терновский, 1958], Южная Якутия [Седалищев, Однокурцев, 2012; наши данные], Магаданская область, бассейн р. Омолон [Чернявский,

1984], Чукотка, бассейн р. Анадырь [Чернявский, 1984], о. Сахалин [Беньковский, 1971] (см. рис. 1), Канада, Северное и Центральное Онтарио [Tamlin et al., 2009]. Промеры американских норок из Канады даны для сравнения с представителями вида в нативной части ареала.

Из норок, добытых в пяти различных районах Тверской области [Кораблёв и др., 2012], нами для сравнения выбрана группировка из Удомельского района. По предположению авторов, норки с этого района наиболее близки по размерам к диким норкам в отличие от других промеренных, у которых могут присутствовать гены клеточных норок.

Если рассматривать имеющиеся данные по краниометрии во временном аспекте, то нужно принять во внимание, что данные из Польши, Тверской области и Якутии (наши данные) — это промеры современных норок. Остальные рассмотренные промеры касаются черепов 40–70-летней давности (1950–1980 гг.), в том числе данные по Якутии [Седалищев, Однокурцев, 2012]. Канадский исследователь также указывает, что промеренные черепа принадлежали норкам, отловленным в 1961–1970-х годах в Северном и Центральном Онтарио [Tamlin, 2009].

Для выявления зависимости размера норок от климатических факторов среды обитания выбрали среднегодовую температуру воздуха, среднегодовую влажность воздуха, годовое количество осадков, максимальную высоту снежного покрова. Это во многом перекрывается с предикторными биоклиматическими переменными, которые оказались важными для создания моделей ареала американской норки в Евразии: Bio_01 (средняя годовая температура, °C), Bio_2 (средняя суточная амплитуда температуры °C), Bio_05 (максимальная температура самого теплого месяца года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, мм) и Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, мм) [Хляп и др., 2023]. За среднюю величину предикторов приняты усредненные данные с 1971 по 2023 г. (табл. 1). В работе использованы макроклиматические переменные из сайта pogoda.klimat.ru по ближайшим к выборкам метеостанциям. При регрессионном анализе краниометрических

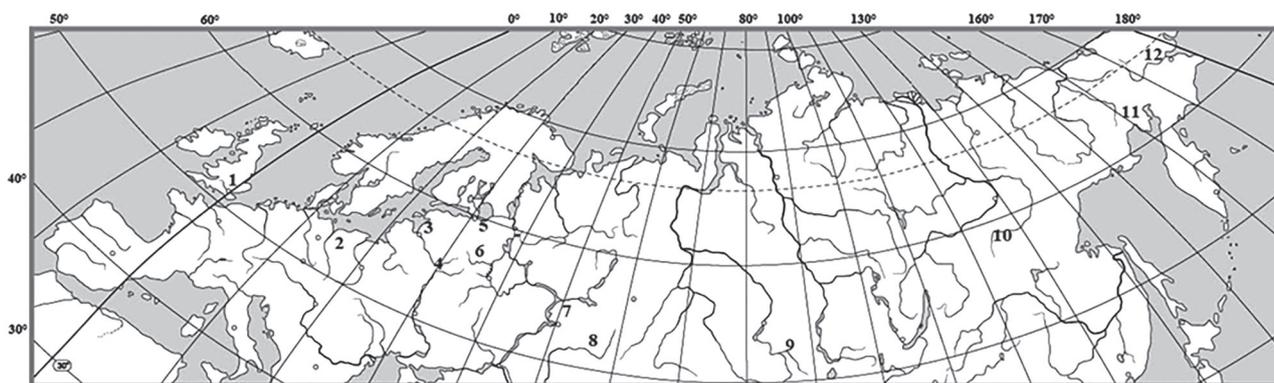


Рис. 1. Размещение в Евразии сравниваемых выборок американских норок: 1 — Великобритания; 2 — Польша; 3 — Эстония; 4 — Белоруссия; 5 — Ленинградская область; 6 — Тверская область; 7 — Татарстан; 8 — Башкортостан; 9 — Алтай; 10 — Южная Якутия; 11 — Магаданская область; 12 — Чукотка.

Таблица 1. Средние показатели климатических факторов по районам выборок

Регион	Локация	Среднегодовая температура воздуха, С°	Среднегодовая влажность воздуха, %	Годовое количество осадков, мм	Максимальная высота снежного покрова, см
Для морфометрии					
Великобритания, р. Темза	51.67°–52°N 0°–2°W	11.3	76.9	329	5.4
Эстония, о. Хийумаа	58°–59°N 22°–23°E	6	81	852	27,5
Белоруссия, Белорусское поозерье	55°–56°N 27°–30°E	6.5	79.6	684.5	29.9
Ленинградская область, оз. Ладога	60°–62°N 31°–33°E	5.2	78.4	630.8	38.4
Татарстан	54.67°–55.8°N 49°–51°E	4.7	74.1	544.9	59.8
Башкортостан	52°–54°N 55°–58°E	3.8	73.9	568.2	59.5
Алтай	48°–52°N 84°–90°E	3.5	72.9	429.4	75.1
Южная Якутия	57°–59°N 124°–136°E	–5.2	72.7	733.3	87.5
Для краниометрии					
Польша, Восточная Померания	53°–55°N 16°–18°E	9.1	77.3	764	-
Ленинградская область, оз. Ладога	60°–62°N 31°–33°E	5.2	78.4	631	-
Тверская область, Удомельский район	57°–58°N 34°–36°E	5.8	78.5	395	-
Татарстан	54.67°–55.8°N 49°–51°E	4.7	74.2	545	-
Башкортастан	52°–56°N 54°–58°E	3.8	73.9	568	-
Алтай	48°–52°N 84°–90°E	3.5	72.9	429	-
Южная Якутия, р. Алдан	57°–60°N 124°–136 E	–5.2	72.7	733	-

Магадан, р. Омолон	64°–68°N 158°–161°E	–11.3	71.2	272	-
Чукотка, р. Анадырь	64°–66°N 170°–174°E	–20.1	80.1	370	-

признаков высота снежного покрова не учитывалась ввиду отсутствия данных из некоторых регионов.

Для анализа корреляции между промерами норок/черепов и макроклиматическими предикторами выбраны 4 основных показателя: длина и масса тела, кондилобазальная длина черепа (CBL) и скуловая ширина черепа (ZB). В данном случае взяты старые промеры норок Южной Якутии [Седалищев, Однокурцев, 2012], так как большинство сравниваемых промеров проведены более полувека назад. Промеры норок с о. Сахалин не были использованы для сравнения, так как, по словам автора [Беньковский, 1971], эти звери имели большие размеры в результате смешения диких норок с клеточными, сбывавшимися из хозяйств.

Вся статистическая обработка выполнена в программе Microsoft Excel. Диаграммы построены в программе Microsoft Excel по точечной диаграмме, чтобы можно было построить линейную аппроксимацию (упрощение исходных данных путем сглаживания и выстраивания их в общую тенденцию) и показать линию тренда.

Результаты

Экстерьерные признаки. Результаты морфометрии американских норок представлены в табл. 2. Анализируя таблицу, можно отметить, что наибольшая длина тела самцов и самок наблюдается на западе континента — у американской норки из Эстонии. Наименьшая длина тела отмечена у самцов из Башкирии и у самок из Ленинградской области. Наибольшая длина хвоста выявлена у самцов и самок норок Татарстана. Наименьший показатель этого признака принадлежит самцам и самкам норок из Южной Якутии (по старым промерам) [Седалищев, Однокурцев, 2012]. Следует отметить, что хвост современных норок Южной Якутии, по нашим данным, гораздо длиннее и уступает только татарским норкам. По массе тела самцы и

самки американских норок намного крупнее на западе (Великобритания, Эстония, Белоруссия), даже больше канадских. Почти вдвое меньше масса норок на востоке ареала в Южной Якутии. Масса тела норок уменьшается с запада на восток.

Корреляционный и регрессионный анализы длины тела. Зависимость длины тела американских норок от большинства макроклиматических предикторов для самцов и самок показала низкие коэффициенты корреляции (r_{xy}) и детерминации (R^2) (табл. 3), кроме влажности воздуха.

Интерпретация коэффициентов корреляции Пирсона по шкале Чеддока позволила установить следующие показатели тесноты связи между переменными среды и длиной тела норок:

- со среднегодовой температурой воздуха умеренную положительную связь у обоих полов $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.41$; $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.39$;

- со среднегодовой влажностью воздуха высокую положительную связь у самцов $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.72$ и заметную связь у самок $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.68$;

- с годовым количеством осадков умеренную положительную взаимосвязь у обоих полов $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.38$; $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.43$;

- со средней максимальной высотой снежного покрова заметную отрицательную связь у обоих полов $\hat{\sigma}r_{xy} = -0.63$; $\hat{\sigma}r_{xy} = -0.55$.

Оценка значимости коэффициента корреляции, проведенная по t-критерию, при критическом значении $t_k = 2.364$ ($\alpha=0.05$) признается несущественной во всех случаях, кроме связи длины тела самцов с влажностью воздуха ($\hat{\sigma}r_{xy} = 0.72$ и $\hat{\sigma}r_{xy} = 0.68$), при котором $t_r = 2.75$.

Индекс детерминации во всех случаях низкий, кроме связи длины тела самца с влажностью воздуха, где он имеет среднее значение $\hat{\sigma}R^2 = 0.52$.

Множественный регрессионный анализ зависимости длины тела американских норок от четырех предикторов в совокупности по-

Таблица 2. Морфометрические показатели американской норки

Регион	Длина тела mean, SD, SE, min–max (mm), n		Длина хвоста mean, SD, SE, min–max (mm), n		Масса тела mean, SD, SE, min–max (g), n	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Великобритания, р. Темза [Macdonald, Harrington, Yamaguchi, Thom, Bagniewska, 2015]	429 SD = 26.6 370–500 n = 51	360 SD = 16.0 327–393 n = 39	–	–	1383 SD = 238.9 900–1900 n = 56	722 SD = 97 480–938 n = 37
Эстония, о. Хийумаа [Macdonald, Harrington, Yamaguchi, Thom, Bagniewska, 2015]	451 SD = 23.6 403–486 n = 9	381.6 SD = 15.9 355–406 n = 14	–	–	1200 SD = 159 940–1400 n = 8	739 SD = 116.7 14
Белоруссия, Белорусское поозерье [Mass: Kruska, Sidorov- ovich, 2003; length: Sidorovich et al., 1999]	430 SD = 25.9 n = 42	370 SD = 12.2 n = 23	–	–	1276 900–2000 n = 50	715 440–930 n = 51
Ленинградская область, оз. Ла- дога [Данилов, Туманов, 1976]	404.0 SE = 12 332–603 n = 29	339.7 SE = 7.1 285–560 n = 11	182 SE = 3.5 140–212 n = 29	155.4 SE = 2.6 145–170 n = 11	1008.5 SE = 49.2 720–1793 n = 29	604.6 SE = 26.6 456–735 n = 11
Татарстан [Попов, 1949; наша статобработка]	424.5 SD = 17.3 SE = 3.87 390–460 n = 20	357.3 SD = 14.23 SE = 3.95 340–385 n = 13	197.15 SD = 12.43 SE = 2.78 175–215 n = 20	171.77 SD = 11.02 SE = 3.05 160–190 n = 13	975.25 SD = 138.6 SE = 30.99 630–1185 n = 20	550.77 SD = 115.57 SE = 32.05 410–780 n = 13
Башкортостан [Павлинин, 1962]	393 355–440 n = 16	348 320–393 n = 5	176 145–202 n = 16	152 142–170 n = 5	–	–
Алтай [Терновский, 1958]	395 340–450 n = 16	345 310–375 n = 9	184 156–205 n = 16	159 148–173 n = 9	–	–
Южная Якутия, р. Алдан [Седалищев, Однокурцев, 2012]	409 SE = 0.30 392–434 n = 18	348 SE = 0.40 334–372 n = 12	173 SE = 0.31 153–197 n = 18	149 SE = 0.46 125–172 n = 12	–	–
Южная Якутия [наши данные, 2018–2021]	403.61 SD = 16.36 SE = 2.03 370–440 n = 66	358.73 SD = 39.14 SE = 6.04 320–517 n = 42	193.93 SD = 16.6 SE = 2.16 147–225 n = 66	163.63 SD = 14.75 SE = 2.39 125–186 n = 38	687.9 SD = 166.1 SE = 35.4 450–1100 n = 22	404.52 SD = 137.42 SE = 38.11 140–620 n = 13
о. Сахалин [Беньковский, 1971]	430 390–480 n = 25	370 360–380 n = 16	191 170–202 n = 25	166 160–184 n = 16	–	–
Канада [Kruska, Sidorovich, 2003]	–	–	–	–	1126 595–1410 n = 41	624 430–858 n = 47

казал коэффициент детерминации $\hat{R}^2 = 0.65$; $\hat{R}^2 = 0.66$, что указывает на то, что 65–66% дисперсии длины тела норок можно объяснить климатическими показателями. В этой таблице множественный R равен $\hat{R}^2 = 0.8$, $\hat{R}^2 = 0.81$, что указывает на довольно сильную зависимость между предикторами и длиной тела норок.

Регрессионные модели массы тела в зависимости от переменных среды. Зависимость массы тела американских норок от среднегодовой температуры воздуха, среднегодовой влажности воздуха и максимальной высоты снежного покрова отражена на рис. 2.

Таблица 3. Зависимость длины тела американских норок от макроклиматических предикторов

Предикторы	Самцы		Самки	
	r_{xy}	R^2	r_{xy}	R^2
Среднегодовая температура воздуха	0.41	0.17	0.39	0.15
Среднегодовая влажность воздуха	0.72	0.52	0.68	0.46
Годовое количество осадков	0.38	0.15	0.43	0.18
Максимальная высота снежного покрова	-0.63	0.40	-0.55	0.30

Интерпретация коэффициентов корреляции Пирсона по шкале Чеддока позволила установить следующие показатели тесноты связи между переменными среды и массой тела норок:

— со среднегодовой температурой воздуха высокую положительную взаимосвязь $\sigma r_{xy} = 0.94$, $\phi r_{xy} = 0.88$, при этом коэффициент детерминации также высокий $\sigma R^2 = 0.87$; $\phi R^2 = 0.78$;

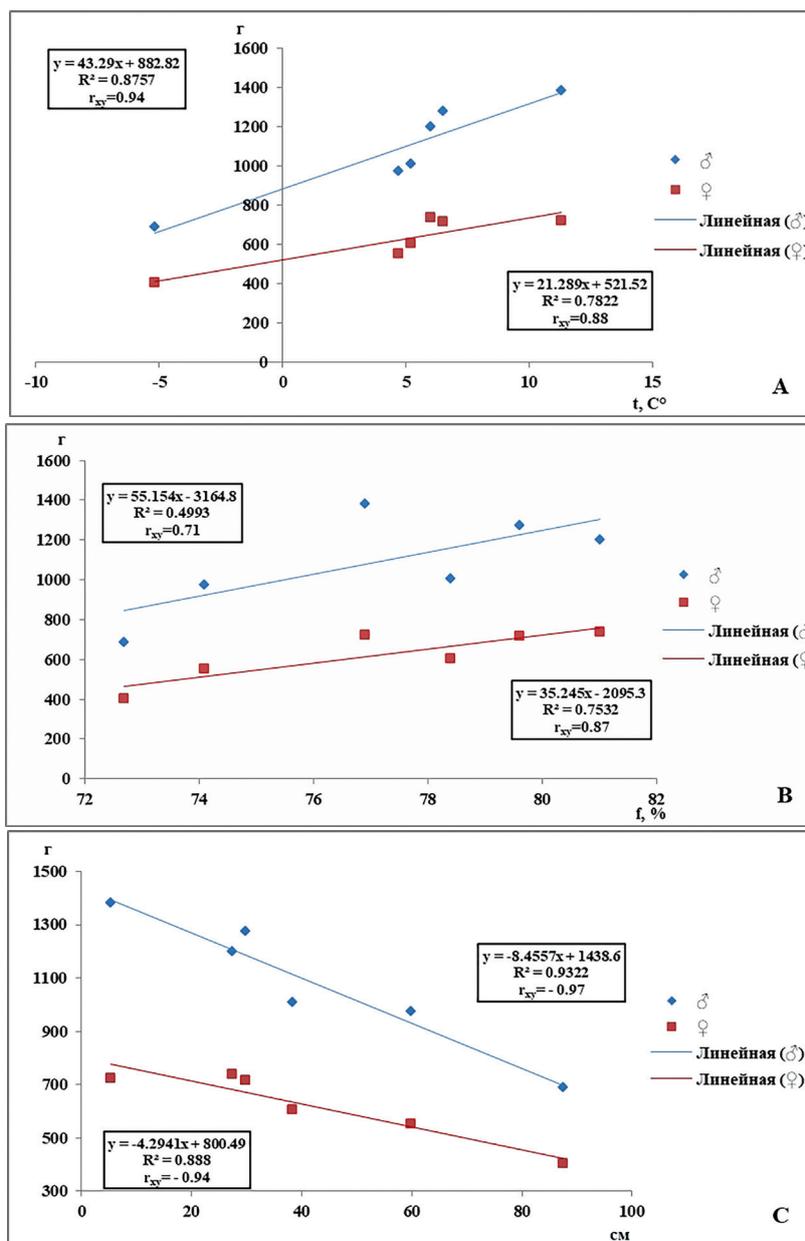


Рис. 2. Клинальная изменчивость массы тела самцов и самок американской норки в зависимости от среднегодовой температуры воздуха (А), среднегодовой влажности воздуха (В) и максимальной высоты снежного покрова (С). Прямая линия — линия тренда, рядом с линией — уравнение линии тренда (y), коэффициент детерминации (R^2) и коэффициент корреляции Пирсона (r_{xy}).

– со среднегодовой влажностью воздуха высокую положительную связь $\sigma r_{xy} = 0.71$, $\rho r_{xy} = 0.87$, при этом коэффициент детерминации средних и выше среднего $\sigma R^2 = 0.50$; $\rho R^2 = 0.75$;

– с высотой снежного покрова отрицательную сильную взаимосвязь $\sigma \rho r_{xy} = -0.97$, $\sigma \rho r_{xy} = -0.94$, при этом коэффициент детерминации также высок $\sigma R^2 = 0.93$; $\rho R^2 = 0.89$.

Оценка значимости коэффициента корреляции, осуществленная по t-критерию, при критическом значении $t_k = 2,364$ ($\alpha=0.05$) признается существенным во всех случаях, кроме связи массы тела самцов с влажностью воздуха, где $t_r = 2.008$.

Линии тренда на рис. 2 показывают тенденцию снижения массы тела при снижении среднегодовой температуры воздуха и влажности, а также при увеличении высоты снежного покрова с запада на восток.

Зависимость массы тела норок от годового количества осадков и у самцов, и у самок показала низкие коэффициенты корреляции и детерминации ($\sigma r_{xy} = -0.38$; $\rho r_{xy} = -0.13$; $\sigma R^2 = 0.15$; $\rho R^2 = 0.02$) и поэтому не отображена на рисунке.

Множественный регрессионный анализ зависимости массы тела американских норок от четырех предикторов в совокупности показал коэффициент детерминации $\sigma R^2 = 0.95$; $\rho R^2 = 0.98$, то есть 95–98% дисперсии массы тела норок можно объяснить климатическими факторами. В таблице множественный R равен $\sigma 0.97$, $\rho 0.99$, что показывает очень сильную линейную зависимость между предикторами и массой тела норок.

Краниометрические признаки. Результаты краниометрии американских норок представлены в табл. 4. Наибольшая кондиллобазальная длина черепа норок зафиксирована в Польше. Наименьшая кондиллобазальная длина черепа самцов норок зарегистрирована в Южной Якутии, самок — на Чукотке. Следует отметить, что в Канаде этот показатель также наименьший.

Скуловая ширина черепа с наибольшим показателем также отмечена в Польше. Наименьшие показатели данного признака имеют самцы норок из Алтая и самки из Чукотки.

Наибольшая посторбитальная ширина черепа выявлена у самцов польских норок и у

самок из Южной Якутии. Самая маленькая заглазничная ширина отмечается у самцов и самок американских норок из Тверской области.

Высота черепа норок оказалась выше на западе — в Польше. А самая низкая высота черепа у самцов из Ленинградской области и у самок из Чукотки.

Корреляционный и регрессионный анализы кондиллобазальной длины черепа. По промерам кондиллобазальной длины черепа норок есть общая тенденция к незначительному уменьшению показателя с запада на восток (см. табл. 4).

Интерпретация коэффициентов корреляции Пирсона по шкале Чеддока позволила установить следующие показатели тесноты связи между переменными среды и кондиллобазальной длиной черепа норок:

– со среднегодовой температурой воздуха у самцов заметную $\sigma r_{xy} = 0.55$, у самок высокую $\rho r_{xy} = 0.72$;

– со среднегодовой влажностью воздуха у самцов умеренную $\sigma r_{xy} = 0.32$, у самок слабую $\rho r_{xy} = -0.21$;

– с годовым количеством осадков у обоих полов умеренную $\sigma r_{xy} = 0.35$, $\rho r_{xy} = 0.50$.

Индекс детерминации во всех случаях низкий, кроме связи кондиллобазальной длины черепа самок с температурой воздуха, где он имеет среднее значение ($\sigma R^2 = 0.52$).

Оценка значимости коэффициента корреляции, осуществленная по t-критерию, при критическом значении $t_k = 2.306$ ($\alpha=0.05$) признается несущественной во всех случаях, кроме связи кондиллобазальной длины черепа самок с температурой воздуха, при которой $t_r = 2.75$.

Результаты множественного регрессионного анализа зависимости кондиллобазальной длины черепа американских норок от трех предикторов в совокупности показали, что коэффициент детерминации равны $\sigma R^2 = 0.41$; $\rho R^2 = 0.60$, то есть 41–60% дисперсии кондиллобазальной длины черепа норок можно объяснить климатическими факторами. Множественный R равен $\sigma 0.64$, $\rho 0.77$, что показывает заметную линейную зависимость между предикторами и кондиллобазальной длиной черепа норок.

Таблица 4. Краниометрия американской норки

Регион	CBL mean, SD, SE, min– max (mm)		ZB mean, SD, SE, min– max (mm)		POC mean, SD, SE, min– max (mm)		CSH mean, SD, SE, min– max (mm)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Польша, Восточная Померания [Taraska et al., 2015] n(♂) = 20, n(♀) = 12	769.02	61.94	40.25	34.85	13.20	11.80	24.10	21.57
Ленинградская область, оз. Ладога [Данилов, Туманов, 1976] n(♂) = 41, n(♀) = 16	66.6 SE = 0.10 62.2–75.0	59.0 SE = 0.46 55.2–64.2	38.2 SE = 0.21 36.0–41.8	33.4 SE = 0.31 30.9–35.2	12.8 SE = 0.17 10.5–14.4	11.9 SE = 0.17 10.8–13.0	23.2 SE = 0.2 20.2–25.0	21.0 SE = 0.24 19.4–22.9
Тверская область, Удомельский район [Кораблёв и др., 2012] n(♂) = 22, n(♀) = 9	67.33 SE = 0.36 63.55–69.50	59.03 SE = 0.91 56.45–60.55	39.01 SE = 0.25 36.6–40.5	33.39 SE = 0.29 32.55–34.60	12.26 SE = 0.24	11.73 SE = 0.20	23.51 SE = 0.20	21.13 SE = 0.25
Татарстан [Попов, 1949] n(♂) = 20, n(♀) = 19	68.6 SD = 1.93 SE = 0.43 65–71.5	60.81 SD = 1.48 SE = 0.34 57.9–63.2	39.07 SD = 1.92 SE = 0.44 36.3–42.4	33.99 SD = 1.07 SE = 0.25 32–36.8	12.96 SD = 0.89 SE = 0.2 11.9–15.4	11.95 SD = 0.98 SE = 0.25 10–14.1	23.96 SD = 0.78 SE = 0.17 22.1–25.3	21.36 SD = 0.71 SE = 0.16 20.4–22.5
Башкортостан [Павлинин, 1962] n(♂) = 16, n(♀) = 5	66.4 SE = 0.34 64.2–71.4	59.0 SE = 0.25 57.1–61.1	37.8 SE = 0.42 34.9–42.8	33.0 SE = 0.29 31.2–35.3	–	–	–	–
Алтай [Терновский, 1958] n(♂) = 16, n(♀) = 9	66,4 62.1–72.6	59,3 57.0–61.6	37,1 35.0–41.4	32,8 31.2–34.4	–	–	–	–
Южная Якутия, р. Алдан [Седалищев, Однокурцев, 2012] n(♂) = 18, n(♀) = 12	65.8 SE = 0.45 62.9–68.3	58.8 SE = 0.48 56.3–61.8	38.9 SE = 0.51 34.9–42.6	33.6 SE = 0.59 30.6–36.8	–	–	23.7 SE = 0.22 21.9–25.1	21.5 SE = 0.32 19.6–22.8
Южная Якутия, р. Алдан [наши данные, 2018–2021] n(♂) = 53, n(♀) = 30	67.15 SD = 2.75 SE = 0.40 61.2–73.3	59.79 SD = 1.76 SE = 0.33 56.2–63.9	38.64 SD = 2.35 SE = 0.34 32.3–44.9	33.29 SD = 1.39 SE = 0.26 31.2–36.0	12.42 SD = 0.82 SE = 0.12 10.0–14.1	12.15 SD = 1.93 SE = 0.36 9.4–21.1	23.59 SD = 2.13 SE = 0,31 12.4–29.2	21.28 SD = 0.86 SE = 0.16 19.2–22.9
Магадан, р. Омолон [Чернявский, 1984] n(♂) = 14, n(♀) = 10	66.0 SE = 0.48 63.2–68.0	59.2 SE = 0.61 57.1–62.2	37.7 SE = 0.39 35.2–40.0	32.9 SE = 0.59 30.1–36.2	–	–	23.6 SE = 0.21 22.3–24.8	21.4 SE = 0.35 19.9–23.5
Чукотка, р. Анадырь [Чернявский, 1984] n(♂) = 17, n(♀) = 15	66.5 SE = 0.54 62.3–68.1	57.0 SE = 0.37 55.0–59.6	38.1 SE = 0.32 35.8–40.0	31.6 SE = 0.29 30.0–33.6	–	–	23.6 SE = 0.2 22.1–25.3	19.9 SE = 0.14 19.1–21.5
Канада, Северная и Центральная Онтарио [Tamlin et al., 2009] n(♂) = 65, n(♀) = 35	64.3 SD = 2.45 59.4–69.9	58.1 SD = 2.16 54.7–65.6	–	–	12.5 SD = 0.70 11.2–14.1	11.9 SD = 0.69 10.1–12.8	–	–

Корреляционный и регрессионный анализы скуловой ширины черепа. По промерам скуловой ширины черепа норок также есть общая тенденция к незначительному уменьшению показателя с запада на восток, которая в данном случае ярче выражена у самок (см. табл. 4).

Интерпретация коэффициентов корреляции Пирсона по шкале Чеддока позволила установить следующие показатели тесноты связи между переменными среды и скуловой шириной черепа норок:

– со среднегодовой температурой воздуха у самцов умеренную $\hat{r}_{xy} = 0.39$, у самок высокую $\hat{r}_{xy} = 0.79$;

– со среднегодовой влажностью воздуха у самцов умеренную $\hat{r}_{xy} = 0.30$, у самок она отсутствует $\hat{r}_{xy} = -0.08$;

– с годовым количеством осадков у самцов и у самок заметную $\hat{r}_{xy} = 0.57$; $\hat{r}_{xy} = 0.61$.

Коэффициенты детерминации во всех случаях низкие: $R < 0.3$.

Оценка значимости коэффициента корреляции, осуществленная по t -критерию, при критическом значении $t_k = 2.306$ ($\alpha=0.05$) признается несущественной во всех случаях, кроме связи скуловой ширины черепа самок с температурой воздуха, при которой $t_r = 3.4$.

Множественный регрессионный анализ зависимости скуловой ширины черепа американских норок от трех предикторов в совокупности показал коэффициент детерминации $\hat{R}^2 = 0.47$; $\hat{R}^2 = 0.71$ указывает на то, что 47–71% дисперсии скуловой ширины черепа норок можно объяснить климатическими переменными. Множественный R равен $\hat{R} = 0.68$, $\hat{R} = 0.84$, что указывает на довольно сильную линейную зависимость между предикторами и скуловой шириной черепа норок.

Обсуждение

Из результатов проведенных исследований вытекает, что на изменения размерных показателей американской норки влияют как пространственные, так и временные факторы одновременно.

В Евразии с запада на восток постепенно увеличивается континентальность климата, при этом происходит снижение среднегодовой температуры, влажности воздуха и уве-

личение количества осадков, а также максимальной высоты снежного покрова, что отражено в табл. 1.

Следует отметить, что макроклиматические факторы — ключевой фактор в изменчивости морфологических признаков животных, в том числе американской норки, и не только в прямой взаимосвязи, но и в косвенной. Одним из основных факторов, влияющих на размер животных, в настоящее время считают доступность и обилие кормовых ресурсов [McNab, 2010; Meiri, Yom-Tov, Geffen, 2007; Yom-Tov, Geffen, 2011], которые также тесно связаны с климатическими условиями.

Сезон охоты на норку приходится на осенне-зимний период во всех местах ее исследований. Исходя из этого, скорее всего, взвешивание норок происходило в этот период года, а отсюда масса тела характеризует предзимнее состояние популяций американской норки. По массе тела самцы и самки норки намного крупнее на западе (Великобритания, Эстония, Белоруссия). Почти вдвое меньше масса норок на востоке континента — в Южной Якутии. По итогу исследований отмечена тенденция постепенного снижения массы тела норок с запада на восток Евразии. Результаты корреляционного и регрессионного анализа четырех морфометрических показателей норок показывают, что масса тела наиболее значимо коррелирует со всеми выбранными макроклиматическими факторами, 95–98% дисперсии массы тела норок можно объяснить климатическими факторами. При этом влажность воздуха является важным предиктором массы тела для обоих полов относительно других предикторов. При 60% относительной влажности воздуха наряду с высокой температурой воздуха отмечается напряжение процесса метаболизма у клеточных американских норок, при 80% относительной влажности отмечается снижение общей устойчивости их организма [Газизов, Ахметов, 1991]. Клеточные американские норки при воздействии температур выше 29 °C и высокой относительной влажности становились беспокойными, но не испытывали такого дискомфорта при температурах, близких к 0 °C [Farrell, Wood, 1968]. Тем не менее, принимая во внимание малую выборку

усредненных показателей по массе тела норок ($n = 6$), этот факт требует дополнительных исследований и подтверждений. Отсутствие данных по массе тела норок из Евразии на промежутке долготы от 60° до 120° в. д. не дает полноты картины.

Остальные промеры норок редко значимо коррелируют с выбранными предикторами, к таким относятся: длина тела самцов со среднегодовой влажностью воздуха, кондилобазальная длина и скуловая ширина черепа самок со среднегодовой температурой воздуха.

Множественный регрессионный анализ зависимости кондилобазальной длины и скуловой ширины черепа американских норок от трех предикторов показал, что около 40–71% дисперсии кондилобазальной длины и скуловой ширины черепа норок можно объяснить климатическими факторами. При этом годовое количество осадков является важным предиктором кондилобазальной длины черепа норок для обоих полов относительно других предикторов. Среднегодовая температура воздуха является важным предиктором скуловой ширины черепа для самцов относительно других предикторов, а для самок значима среднегодовая влажность воздуха. Однако, по экспериментальным данным В.З. Газизова и И.З. Ахметова [1991], самки клеточных норок лучше переносят температурно-влажностные нагрузки, чем самцы.

Сравнительный анализ показал флуктуирующее уменьшение всех указанных выше размеров тела и черепа американских норок с запада на восток. В этом же направлении уменьшается температура воздуха. Такая прямая взаимосвязь параметров противоречит правилу Бергмана. Противоречие правилу Бергмана наблюдается и у других видов [Корытин, Госьков, 2024; Clauss, Dittmann et al., 2013; Meiri, Dayan, 2003; Meiri, Dayan, Simberloff, 2004; Virgo's, Kowalczyk, Trua, 2011]. Считается, что морфологические изменения по правилам Бергмана и Аллена могут быть утрачены или даже обратимыми при относительно низких и чрезвычайно высоких температурах окружающей среды [Tabh, Nord, 2023]. К тому же американская норка была интродуцирована в Евразии в относительно недавнем прошлом, и говорить о при-

менении правила Бергмана к ней, возможно, слишком рано. По правилу Бергмана морфологические изменения интродуцированных видов происходят в течение продолжительного времени. Также следует принять во внимание, что правило Бергмана в основном рассматривается в широтном направлении, а не в долготном, как в нашем случае.

В то же время не стоит упускать из виду тот факт, что в европейских странах и западных регионах России во второй половине прошлого века было развито клеточное норководство. Частые побеги из звероферм норок, которые прошли селекционный отбор на укрупнение, вполне могли способствовать последующему укрупнению диких норок в той части его ареала.

Можно предположить, что за период времени после интродукции норок в Евразии произошли внутривидовые морфологические изменения, приведшие к укрупнению норок. Измерения тела и черепа якутских норок, отловленных в 1970–1980-х годах [Седалищев, Однокурцев, 2012], не сходятся с нашими промерами норок, отловленных в 2017–2019 годах (см. табл. 1, 2). Аналогичное увеличение размеров тела или черепа в течение XX в. характерно для ласки *Mustela nivalis* [Yom-Tov et al., 2010b], горностаия *Mustela erminea* [Yom-Tov et al., 2010b; Meiri et al., 2009], американской куницы *Martes americana* [Yom-Tov et al., 2008], выдры *Lutra lutra* [Yom-Tov et al., 2010a], европейского барсука *Meles meles* [Yom-Tov et al., 2003], волка *Canis lupus* [Раменский и др., 1983; Раменский и др., 1985], обыкновенной лисицы *Vulpes vulpes* [Yom-Tov et al., 2003; Yom-Tov et al., 2012; Yom-Tov et al., 2013] [цит. по: Korytin, 2018]. По мнению Н.П. Кораблёва [2016], эффект расселения видов вызывает стресс в интродуцируемых популяциях, который проявляется на уровне тенденции увеличения флуктуирующей асимметрии морфологических признаков черепов. Возможно, это формируется в процессе натурализации вида в зоне расселения за большой промежуток времени.

По нашим промерам, хвост современной американской норки Якутии длиннее на 10.8% (σ) и 8.9% (ϕ) хвоста норки, обитавшей в этом регионе 1970–1980-х годах. Воз-

можно, адаптация к экстремальным условиям в этом участке ареала привела к удлинению хвоста американской норки. Хвост современных норок Южной Якутии, по нашим данным, гораздо длиннее промеров хвостов норок из других мест обитаний и уступает только норкам из Татарстана. Но в этом случае стоит отметить, что промеры из других регионов 50–70-летней давности. Вполне возможно, что и в других регионах в настоящее время могли произойти изменения в экстерьерных параметрах норок.

Причиной изменчивости каудального отдела тела норок могут быть как терморегуляционные мотивы, так и локомоторные. Через хвост у полуводных млекопитающих происходит терморегуляция. При переохлаждении организма кровеносные сосуды в хвосте закрываются, тем самым сохраняется тепло, и обратный процесс наблюдается при перегреве организма [Калугин, Федорова, 2013]. Также хвост млекопитающих служит покрытием или подстилкой при отдыхе в холодное время, что весьма актуально в северных условиях.

Возможно, удлинение данного локомоторного органа связано с продолжительным пребыванием вида в водной среде и от его пищевой ориентации.

В европейской части континента, по данным разных авторов, амфибии составляют значительную часть питания американских норок, особенно в зимне-весенний период года (27.8–57.8%) [Братчиков, 2010; Данилов, Туманов, 1976; Пикулик, Сидорович, 1991; Савонин, Филипьев, 2014; Савонин, Шляхтин, Филипьев, 2015; Сидорович, 1995; Сокольский, 1998; Туманов, Смелов, 1980; Sidorovich, Polozov, Zalewski, 2010]. Плотность населения земноводных, как пойкилотермных животных, напрямую зависит от общей теплообеспеченности территории и поэтому уменьшается к северу [Равкин, Вартапетов и др., 2003]. В европейской части видовое разнообразие амфибий шире, и плотность населения земноводных составляет в Белоруссии примерно от 50–500 до 3000 экз. [Асипчик, Чернецкая, 2019; Пикулик, Сидорович, 1991] на 1 га и в Среднем Поволжье от 120 до 3600 особей на 1 га [Файзулин, 2022].

В Якутии их разнообразие и плотность населения намного ниже: дальневосточная лягушка — 5–8 экз. на 1 га, остромордая лягушка — 11–19 экз. на 1 га, сибирская лягушка — 50–400 экз. на 1 га [Седалищев, Бекенёва, 2004]. При этом два первых вида являются здесь редкими и занесены в Красную книгу Республики Саха (Якутия), как уязвимые виды [Красная книга Республики Саха (Якутия), 2019]. В горных участках региона, где обитает американская норка, плотность населения земноводных еще ниже. Остромордая лягушка в Якутии зимует, в основном зарываясь на дне глубоких озер с мощным слоем придонных органо-илистных отложений (до 1 м и более) [Белимов, Седалищев, 1979]. Данный факт затрудняет добычу его норкой. Сибирская лягушка зимует в непроточных мелких пойменных водоемах, где недостаток кислорода и которые в Якутии при сильных холодах могут промерзнуть до дна [Ларионов, 1974], при этом сибирские лягушки приспособились находиться в условиях глубокой гипоксии [Берман, Булахова, Балан, 2017] и перезимовывать, зарываясь в ил на дне озера [Соломонова, Седалищев, Однокурцев, 2011]. Норки в таких водоемах зимой не селятся.

В некоторых участках ареала американской норки (например, северо-запад России, Южный Урал) основной кормовой объект — мелкие млекопитающие (32.3–64.9%) [Братчиков, 2010; Данилов, Туманов, 1976; Киселева, 2014; Киселева, 2016; Kiseleva, 2012]. В Якутии добыча данного кормового объекта в снежное время года затруднительна ввиду глубокого снежного покрова (60–80 см), который лежит здесь с октября до конца апреля. Норки плохо приспособлены к передвижению по глубокому снегу. Весовая нагрузка на единицу площади опоры у них значительно больше, чем у наземных хищников их семейства [Данилов, Туманов, 1976; Сидорович, 1995]. Относительно холодные значения температуры воздуха в Якутии в зимний период (до 50 °С) заставляют норку не вылезать из-под льда, где показатель температуры выше. При понижении температуры воздуха ниже –25 °С следы деятельности норок не отмечаются [Попов, 1949; Владимиров, 1940]. Такие кормовые объекты норки, как водяная полевка и ондатра,

обитают только в северной периферии ареала американской норки в Якутии (Центральная Якутия), в горных участках р. Алдан (Южная Якутия), где сосредоточены основные местообитания американской норки, они отсутствуют или встречаются изредка.

Таким образом, основной кормовой объект американской норки в Якутии — рыба (91.5%) [Седалищев, Однокурцев, 2012]. В рассмотренных нами полных желудках норок ($n = 7$) рыба составила 57.1%, полевки — 28.6% и растительность — 14.3%. В нашем случае учесть обилие кормовых ресурсов норки довольно сложно, принимая во внимание, что и рыбные ресурсы, и обилие мелких млекопитающих очень изменчивы по годам. Тем не менее следует отметить, что биомасса рыбных ресурсов уменьшается при снижении температуры воды и при сокращении продолжительности теплого периода года. В суровых зимних условиях Якутии многие рыбы зимуют в ямах на дне водоемов, где температура воды гораздо выше и достаточно кислорода. В период сильных холодов, который в Якутии растягивается на четыре месяца, метаболизм у многих рыб замедляется, и рыбы становятся менее активными. Эти факты создают благоприятные условия для добычи рыбы норкой.

Стоит подчеркнуть, что в зимний период года основу питания американских норок Тартарстана, имеющих самый длинный хвост из всех исследованных норок, составляет рыба (45,5%) [Попов, 1949].

В Якутии американская норка обитает в горных речках с сильным течением (2–8 м/с), которые в весеннее половодье сильно разливаются и в зимнее время образуют полыньи. Вполне вероятно, что и борьба с сильным течением может повлечь значительное усиление хвоста.

Как видим, из-за отсутствия альтернативы кормовая ориентация американской норки в Якутии в основном нацелена на добычу рыбы, причем в реках с сильным течением. Вполне возможно, это обстоятельство впоследствии способствовало появлению морфологической адаптации в виде удлинения хвоста, так как хвост играет роль руля при маневрировании в толще воды, тем самым ускоряя плава-

ние. Исходя из этих причин, правило Аллена в данном случае может не соблюдаться.

Кондилобазальная длина черепа современной американской норки Якутии больше на 2% (♂) и 1.5% (♀) таковой норки, обитавших в Якутии 50 лет назад. Такие временные изменения признаков черепа отмечены также у выдры (*Lutra lutra*) в Швеции: увеличение скуловой ширины черепа и массы тела составило 3.5% и 32.2% соответственно между 1962 и 2008 гг. [Yom-Tov et al., 2010]. Необходимо отметить, что для лисицы и волка во второй половине XX в. во многих популяциях Евразии, включая европейскую территорию России (вплоть до Урала) и Дальний Восток, исследователи отмечали тенденцию увеличения размеров, в первую очередь длины черепа [Юдин, 1986; Кoryтин, Госьков 2016; Yom-Tov, Yom-Tov, 2012; Goskov, Korytin, 2016, цит. по: Кораблёв, 2018]. Увеличение средних значений краниометрических признаков лисиц выявлено на Среднем Урале [Goskov, Korytin, 2016]. Также было подтверждено статистически, что за три десятилетия на территории Тверской области хронографическая изменчивость лисицы (*Vulpes vulpes*) достоверно присутствует [Кораблёв и др., 2018]. По данным отдельных авторов, хронографическая изменчивость размеров преобладала над географической [Goskov, Korytin, 2016].

По В.А. Лобкову [2023] увеличенные размеры черепа лисицы и волка наблюдаются на фазах выхода из депрессии численности и начала ее роста, хронографические изменения размеров черепа крапчатого суслика и лисицы коррелируют с изменениями показателей размножения и численности. По его мнению, вероятной причиной хронографических изменений является соматический гетерозис, обусловленный в естественных условиях обитания чередованием преобладающих типов спаривания (аутбридинг и инбридинг).

Следует принимать во внимание климатические изменения, произошедшие в течение существования американской норки в России, и последствия этих изменений. По мнению Н.С. Кoryтина [2018] увеличение размеров черепа тесно связано с увеличением среднегодовой температуры, то есть с глобальным потеплением.

В Южной Якутии изменение среднегодовой температуры за период 1960–2010 гг. составило 1.0° [Кириллина, 2013], за период 1966–2020 гг. — около 2.4° [Ананичева и др., 2021]. Особенно четко потепление климата прослеживается после 1980-х годов [Пучнин, Якутин, 2008; данные станции: Джикимда https://data.giss.nasa.gov/cgi-bin/gistemp/stddata_show_v4.cgi?id=RSM00030089&ds=14&dt=1]. Потепление климата осуществилось за счет роста зимних температур. На территории Южной Якутии также отмечается повышение количества выпадающих атмосферных осадков [Кириллина, 2013]. Эти факты привели к относительному удлинению осени и весны, усилению весенних паводков, позднему ледоставу и раннему вскрытию рек в Якутии, что также немаловажный фактор для полуводного животного.

Ареал американской норки в Якутии после интродукции в течение полувека расширился в северо-восточном направлении примерно на 150 000 кв. км. Кроме того, после интродукции американской норки в Якутии последующие 35 лет шло постепенное увеличение численности. В середине 1970-х годов насчитывалось примерно 900 особей. Через 10 лет в середине 1980-х годов ее численность увеличилась в 2,8 раза и насчитывала около 2500 особей. Еще через 10 лет в 1990-е годы ресурсы норки увеличились до 4000 особей. К 2000 году численность норки достигла около 5600 особей [Степанова и др., 2023].

Далее численность вида стабилизировалась и держится на этом уровне с некоторыми колебаниями по годам, исключая 2005 и 2018 гг., когда наблюдалось резкое увеличение количества встреченных следов норки в два раза. Это не может быть погрешностью учетных работ, так как увеличение количества учтенных следов норки в эти годы было зарегистрировано во всех районах, где обитает норка.

Резкое увеличение численности американской норки в Якутии, как это произошло у интродуцированной ондатры, не наблюдалось. Главными лимитирующими факторами для резкого увеличения численности американской норки и усиленного расширения его ареала на север в Центральную Якутию явля-

ются: 1) недостаточное количество благоприятных мест для зимовки; 2) широкое развитие налелей; 3) высокие летние паводки в период рождения детенышей и лактации.

Гипотетически можно предположить, что потепление климата привело к улучшению условий продуцентов, которые по пищевой цепочке улучшили кормовую базу американской норки и создали условия для ее укрупнения. По Н.П. Кораблёву [2020] следует учитывать силу влияния географического (пространственного) фактора и хронографической изменчивости в совокупности, так как они определяют пространственно-временную внутриволюционную динамику морфологического разнообразия.

Выводы

Проведенные исследования выявили устойчивую тенденцию географической изменчивости морфометрических и краниометрических признаков американской норки в Евразии. С запада на восток уменьшались длина и масса тела, кондиллобазальная длина и скуловая ширина черепа.

Пространственная изменчивость американской норки Евразии, возможно, определена прямым и косвенным влиянием макроклиматических факторов, влиянием их на первичную продуктивность, а также популяционными процессами, сопровождающими расширение ареала интродуцента.

По результатам корреляционного анализа масса тела американской норки Евразии значимо коррелирует со среднегодовыми значениями температуры и влажности воздуха, а также с максимальной высотой снежного покрова.

Корреляция длины тела, кондиллобазальной длины и скуловой ширины черепа американских норок с макроклиматическими предикторами почти во всех случаях мало значима, кроме длины тела самцов со среднегодовой влажностью воздуха, кондиллобазальной длины и скуловой ширины черепа самок со среднегодовой температурой воздуха. В корреляции наименее значимо из всех предикторов — годовое количество осадков.

Во временном аспекте в течение 40–50 лет у американских норок, обитающих в экс-

тремальных зимних температурных условиях Якутии, отмечается удлинение хвоста и увеличение кондилобазальной длины черепа у обоих полов. Хронографическая изменчивость морфологических размеров американской норки, скорее всего, основана на макроклиматических изменениях и кормодобывающих адаптациях. В данном случае наблюдается увеличение выступающих частей тела американских норок, обитающих в условиях Якутии.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по проекту «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий» (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР №121020500194-9).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Ананичева М.Д., Литвиненко Т.В., Филиппова В.В. Изменение климата в Республике Саха (Якутия) и его влияние на население: инструментальные измерения и наблюдения местных жителей // Географическая среда и живые системы. 2021. № 3. С. 6–21. DOI: 10.18384/2712-7621-2021-3-6-21

Аргунов А.В. Чужеродные виды териофауны Якутии // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 20–38. DOI: 10.1134/S2075111718040033

Асипчик М.Н., Чернецкая А.Г. Биотопическое распределение земноводных на территории Республики Беларусь // Сахаровские чтения 2019 года: экологические проблемы XXI века: материалы 19-й Международной научной конференции, 23–24 мая 2019 г., г. Минск, Республика Беларусь: в 3 ч. / МГЭИ им. А. Д. Сахарова БГУ. Минск: ИВЦ Минфина, 2019. Ч. 2. С. 141–143.

Белимов Г. Т., Седалищев В. Т. К биологии остромордой лягушки, обитающей в Якутии // Экология. 1979. № 5. С. 92–95.

Беньковский Л.М. К характеристике американской норки (*Mustela vison* Schr.) о. Сахалина // Вестник зоологии. 1971. № 2. С. 31–37.

Берман Д.И., Булахова Н.А., Балан И.В. Самая сибирская лягушка // Природа. 2017. № 8. С. 3–14.

Братчиков Д.Н. Биология и экология европейской и американской норки // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. 2010. № 2. С. 6–10.

Владимиров К.А. Американская норка в Иркутской области. Иркутск: Иркутское областное издательство, 1940. 50 с.

Газизов В.З., Ахметов И.З. Эндокринный статус млекопитающих при физиологических и экстремальных нагрузках. Киров: ВНИИОЗ, 1991. - 172 с.

Госьков А.М., Корягин Н.С. Изменение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX в. на Среднем Урале и прилегающей территории // Экология. 2016. № 6. С. 468–471. DOI: 10.7868/S0367059716060068

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

Дубинин Е.А. Американская норка (*Mustela vison* Scireber, 1777) севера Дальнего Востока России (акклиматизация, экология и промысловое значение): автореферат дис. ... кандидата биологических наук. Магадан, 1996. 22 с.

Калугин Ю.А., Федорова О.И. Морфофизиологические особенности наземных и окловодных пушных зверей // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. 2013. Т. 214, № 2. С. 203–207.

Кириллина К.С. Современные тенденции изменения климата Республики Саха (Якутия) // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. 2013. № 30. С. 69–77.

Киселева Н.В. Изменчивость рациона американской норки *Neovison vison* на водоемах Ильменского заповедника // Экология. 2014. № 4. С. 317–320. DOI: 10.7868/S0367059714040064

Киселева Н.В. Структура и динамика трофического спектра американской норки (*Neovison vison*) на Южном Урале // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 65–71. DOI: 10.15372/SEJ20160107

Кораблёв Н.П. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов на примере евроазиатского бобра, енотовидной собаки, американской норки: автореф. дис. ... на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. 2016. 40 с.

Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Дикарёв С. В. Внутрипопуляционный полиморфизм симпатричных псовых (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*): краниометрические данные // Принципы экологии. 2020. № 2. С. 17–39. DOI: 10.15393/j1.art.2020.10482

Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Морфо-генетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 36–56. DOI: 10.1134/S2075111713010050

- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв А.П., Кораблёв П.Н., Зиновьев А.В., Жагарайте В.А., Туманов И.Л. Факторы полиморфизма краниометрических признаков лисицы обыкновенной в центре Европейской части России // Зоологический журнал. 2018. Т. 97, № 9. С. 1175–1188. DOI: 10.1134/S0044513418090064
- 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. 2014. № 4. С. 30–54. DOI: 10.1134/S20751171501004X
- Кораблёв Н.П., Савельев А.П., Пузаченко Ю.Г. Факторы полиморфизма в автохтонных и реинтродуцированных популяциях евразийского бобра (*Castor fiber*, *Castoridae*, *Rodentia*) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 2. С. 241–258. DOI: 10.7868/S0044513414120095
- Корытин Н.С. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX века // Экология. 2018. № 1. С. 60–65. DOI: 10.7868/S0367059718010079
- Корытин Н.С., Госьков А.М. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы во второй половине XX века // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 191.
- Корытин Н.С., Госьков А.М. Изменчивость размеров черепа обыкновенной лисицы вдоль Уральского меридиана: правило Бергмана или правило оптимума? // Экология. 2024. № 1. С. 56–64. DOI: 10.31857/S367059724010069
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / отв. ред. Н.Н. Винокуров. М.: Наука, 2019. 270 с.
- Ларионов П.Д. Размножение сибирской лягушки (*Rana cruenta*) в окрестностях Якутска // Зоологический журнал. 1974. Т. LIII, вып. 5. С. 804–806.
- Лобков В.А. О закономерностях и причине хронографической изменчивости морфологических признаков у некоторых видов млекопитающих: отряды *Rodentia* и *Carnivora* // Зоологический журнал. 2023. Т. 102, № 10. С. 1172–1188. DOI: 10.31857/S0044513423100069
- Павлинин В.Н. Материалы по изменчивости американской норки на Урале // Тр. ин-та биол. УФ АН СССР. Вып. 2: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, 1962. С. 97–119.
- Пикулик М.М., Сидорович В.Е. Оценка структурно-функциональных отношений популяций полуводных хищников и амфибий Белоруссии // Экология. 1991. № 6. С. 28–36.
- Попов В.А. Материалы по экологии норки (*Mustela vison* Br.) и результаты акклиматизации ее в Татарской АССР // Труды Казанского филиала Академии наук СССР. Серия: Биологические и сельскохозяйственные науки. Вып. 2. Казань: Издательство Казанского филиала Академии наук СССР, 1949. 143 с.
- Пучнин А.Н., Якутин М.В. Изменение климата Центральной Якутии в XX веке и эволюция аласных экосистем // Гео-Сибирь. 2008. Т. 3, № 2. С. 119–124.
- Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Покровская И.В., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Блинов В.Н., Жуков В.С., Добротворский А.К., Блинова Т.К., Стариков В.П., Ануфриев В.М., Торопов К.В., Соловьев С.А., Тертицкий Г.М., Шор Е.Л. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 2003. № 5. С. 603–610.
- Раменский С.Е., Гурский И.Г., Павлов М.П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983. С. 92–102.
- Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г. и др. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX в. // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 261–266.
- Савонин А.А., Филипьев А.О. Сезонная динамика питания американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на территории Волгоградского водохранилища // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23, № 2. С. 201–208.
- Савонин А.А., Шляхтин Г.В., Филипьев А.О. Сезонная динамика питания американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) в прибрежной зоне р. Большой Иргиз // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2015. Т. 15, № 3. С. 95–102. DOI: 10.18500/1816-9775-2015-15-3-95-102
- Саловаров В.О., Ивонин Ю. В., Водопьянов Б. Г., Кузнецов Д. В. Методика определения возраста американской норки по развитию костей черепа // Вестник ИГСА. 1997. № 4. С. 17–19.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Седалищев В.Т., Бекенёва Г.Н. К экологии амфибий и рептилий юго-западной Якутии // Самарская Лука: Бюллетень. 2004. № 15. С. 330–338.
- Седалищев В.Т., Однокурцев В.А. К экологии американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) Южной Якутии // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 302–310.
- Сидорович В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи. Минск: Ураджай, 1995. 191 с.
- Сокольский С.М. *Mustela (Lutreola) vison*, американская норка // Фауна европейского Северо-востока России. Млекопитающие. Китообразные. Хищные. Парнопадные. Т. II. Ч. 2. СПб.: Наука, 1998. С. 167–169.
- Соломонова Т.Н., Седалищев В.Т., Однокурцев В.А. Сибирская лягушка (*Rana amurensis* Bulenger, 1886) в Якутии // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. XVIII, № 1. С. 93–98.
- Степанова В.В., Мамаев Н.В., Сидоров М.М., Охлопков И.М. Американская норка (*Neovison vison*) в Якутии: морфология, распространение, численность // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3. С. 184–195. DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-184-195 [Stepanova V.V., Mamaev N.V., Sidorov M.M., Okhlopkov I.M. American Mink (*Neovison vison*) in

- Yakutia: Morphology, Distribution, Abundance. Russian Journal of Biological Invasions. 2023. Vol. 14, No. 4. P. 634–644.]. DOI: 10.1134/S207511172304015X
- Терновский Д.В. Биология и акклиматизация американской норки (*Lutreola vison Briscon*) на Алтае. Новосибирск: Новосиб. книж. изд-во, 1958. 138 с.
- Туманов И.Л., Смелов В.А. Кормовые связи куньих на северо-западе РСФСР // Зоологический журнал. 1980. Т. 59, вып. 10. С. 1536–1544.
- Файзулин А.И. Земноводные Среднего Поволжья: фауна и экология. 2-е изд. испр. и доп. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2022. 196 с.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А., Петросян В.Г. Самые опасные инвазионные околотоводные млекопитающие России: ансамблевые модели пространственного распространения // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16, № 2. С. 238–271. DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-238-271 [Khlyap L.A., Warshavsky A.A., Dergunova N.N., Osipov F.A., Petrosyan V.G. The Most Dangerous Invasive Near-Water Mammals in Russia: Ensemble Models of Spatial Distribution // Russian Journal of Biological Invasions. 2023. Vol. 14. No. 3. P. 457–483]. <https://doi.org/10.1134/S2075111723030104>
- Чашухин В.А. Норка американская. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 103 с.
- Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего Северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 388 с.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Охлопков И.М. Интродукция млекопитающих в Якутии: анализ результативности, перспектив и негативных последствий // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 4. С. 134–156. DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-134-156
- Юдин В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 284 с.
- Clauss M., Dittmann M.T., Müller D.W.H., Meloro C., Codron D. Bergmann's rule in mammals: a cross-species interspecific pattern // Oikos. 2013. Vol. 122 (10). P. 1465–1472.
- Goskov A.M., Korytin N.S. Changes of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) during the second half of the 20th century in the Middle Urals and Neighboring regions // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47 (6). P. 568–571. DOI: 10.1134/S1067413616060060
- Farrell D.J., Wood A.J. The nutrition of the female mink (*Mustela vison*). I. The metabolic rate of the mink. 1968. Vol. 46, No 1. P. 47–52.
- Kiseleva N.V. Trophic and spatial relationships of the pine marten (*Martes martes*) and American mink (*Neovison vison*) on mountain rivers of the Southern Urals // Biology Bulletin. 2012. Vol. 39. P. 634–639. DOI: 10.1134/S1062359012070059
- Korytin N.S. Increase in skull size of red fox (*Vulpes vulpes*) in the second half of the XX century in Northeastern Europe // Russian Journal of Ecology. 2018. Vol. 49, No 1. P. 75–79. DOI: 10.1134/S1067413618010095
- Kruska C.T., Sidorovich V.E. Comparative allometric skull morphometrics in mink (*Mustela vison Schreber, 1777*) of Canadian and Belarus origins taxonomic status // Mamm. Boil. 2003. V. 68(5). P. 257–276. DOI: 10.1078/1616-5047-00095
- Macdonald D., Harrington L.A., Yamaguchi N., Thom M.D.F., Bagniewska J.M. Biology, ecology and reproduction of the American mink *Neovison vison* on lowland farmland // Wildlife conservation on farmland. Vol. 2: Conflict in the countryside. 2015. P. 126–147. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198745501.003.0006
- McNab K. B. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule // Oecologia. 2010. V. 164(1). P. 13–23. DOI: 10.1007/s00442-010-1621-5
- Meiri S., Dayan T. On the validity of Bergmann's rule // Journal of Biogeography. 2003. V. 30. P. 331–351. DOI: 10.1046/j.1365-2699.2003.00837.x
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Carnofores, biases and Bergmann's rule // Biol. J. Linn. Soc. 2004. V. 81. P. 579–588. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2004.00310.x
- Meiri S., Guy D., Dayan T. et al. Global change and carnivore body size: data are stasis // Glob. Ecol. Biogeogr. 2009. Vol. 18, No 2. P. 240–247. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2008.00437.x
- Meiri Sh., Yom-Tov Y., Geffen E. What determines conformity to Bergmann's rule? // Global Ecology and Biogeography. 2007. V. 16 (6). P. 788–794. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00330.x
- Sidorovich V.E., Kruuk H., Macdonald D.W. Body size, and interactions between European and American mink (*Mustela lutreola* and *M. vison*) in Eastern Europe. Journal of Zoology. 1999. 248(4). 521–527. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1999.tb01051.x
- Sidorovich V.E., Polozov A.G., Zalewski A. Food niche variation of European and American mink during the American mink invasion in north-eastern Belarus // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. P. 2207–2217. DOI: 10.1007/s10530-009-9631-0
- Tabh J.K.R., Nord A. Temperature-dependent Developmental Plasticity and Its Effects on Allen's and Bergmann's Rules in Endotherms // Integrative and Comparative Biology. 2023. Vol. 0. P. 1–14. DOI: 10.1093/icb/icad026
- Tamlin A. L., Bowman J., Hackett D. F. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // Wildl. Biol. 2009. Vol. 15, No 3. P. 266–277. DOI: 10.2981/08-004
- Taraska M., Sulik M., Lasota B. Comparison of the craniometric parameters of wild and farm American mink (*Mustela vison*) // Folia Morphologica. 2015. Vol. 75, No 2. P. 251–256. DOI: 10.5603/FM.a2015.0092
- Virgos E., Kowalczyk R., Trua A. et al. Body size clines in the European badger and the abundant centre hypothesis // Journal of Biogeography. 2011. V. 38. P. 1546–1556. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02512.x
- Wiig Ø. Sexual dimorphism in the skull of minks *Mustela vison*, badgers *Meles meles* and otters *Lutra lutra* // Biological Journal of Linnean Society. 1986. No 87. P.163–179.
- Yom-Tov Y., Geffen E. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: Probable causes and pitfalls // Biol. Rev. 2011. Vol. 86 (2). P. 531–541. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x

- Yom-Tov Y., Roos A., Mortensen P., Wiig Ø., Yom-Tov S. and Heggberget T.M. Recent changes in body size of the Eurasian otter *Lutra lutra* in Sweden // *AMBIO*. 2010a. No 39. P. 496–503. DOI: 10.1007/s13280-010-0074-8
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Angerbjorn A. Body size of the weasel *Mustela nivalis* and the stoat *M. erminea* in Sweden // *Mamm. Biol. – Zeitschrift für Säugetierkd.* 2010b. Vol. 75, No 5. P. 420–426. DOI: 10.1016/j.mambio.2009.06.003
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagøe H. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the twentieth century: An effect of improved diet? // *Evol. Ecol. Res.* 2003. Vol. 5, No 7. P. 1037–1048. DOI: 10.1134/S1067413618010095
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zool. Anz.* 2012. Vol. 251, No 4. P. 331–334. DOI: 10.1016/j.jcz.2011.12.003
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Jarrell G. Recent increase in body size of the American marten *Martes americana* in Alaska // *Biological J. of the Linnean society.* 2008. Vol. 93, No 4. P. 701–707. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2007.00950.x
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Zachos F.E. Temporal and geographical variation in skull size of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the Eurasian badger (*Meles meles*) in Austria // *Biol. J. Linn. Soc.* 2013. Vol. 108, No 3. P. 579–585. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2012.02028.x

MORPHOMETRIC VARIABILITY OF THE AMERICAN MINK (*NEOGALE VISON*) IN EURASIA

© 2023 Stepanova V.V.*, Mamaev N.V. **, Sidorov M.M. ***, Okhlopkov I.M. ****

Institute of Biological Problems of the Cryolithozone of SB of the RAS, Yakutsk 677890
e-mail: *valstep@yandex.ru, **mamaev_88@bk.ru, ***sidorov_michail86@mail.ru, ****imokhlopkov@yandex.ru

The article presents a comparative analysis of morphometric parameters of the American mink in Eurasia; correlation and regression analyses of the main morphological parameters allowing us to judge about the peculiarities of dimensional variability of the species (body length, weight, condylobasal length of the skull, zygomatic width of the skull) with macroclimatic predictors were carried out. According to the results of the analysis, we can see a stable trend of fluctuating geographical variability of morphological traits of the American mink of Eurasia from the west to the east towards a decrease in the main metric parameters of the mink. According to the results of correlation analysis, the body mass of the Eurasian American mink is significantly correlated with the average annual air temperature and humidity, as well as with the maximum height of snow cover. The chronographic variability of American mink inhabiting extreme conditions of Yakutia for 40-50 years with the tendency of increasing tail length and condylobasal skull length in both sexes is revealed.

Key words: American mink, morphometry, craniometry, environmental temperature, humidity, precipitation, snow cover, variability, chronography.