



УДК 599.742.4/591.152

КРАНИОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕЧНОЙ ВЫДРЫ (*LUTRA LUTRA*: CARNIVORA: MUSTELIDAE) В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Г.Ф. Барышников^{1*} и А.Ю. Пузаченко²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: ursus@zin.ru

²Институт географии Российской академии наук, Старомонетный пер. 29, 109017 Москва, Россия;
e-mail: puzak1@rambler.ru

РЕЗЮМЕ

Проведен анализ морфометрической изменчивости речной выдры (*Lutra lutra*) на основе изучения 350 черепов из географически удаленных мест ареала этого вида, в том числе из Китая, Японии и Индии. Наше исследование выявило слабую краниометрическую изменчивость *L. lutra*, которая возрастает в тропических областях, а также симметричное изменение размеров и пропорций черепа на востоке и западе Северной Евразии и смена широтного тренда изменчивости черепа примерно между 50–55° с.ш. Показана связь величины морфологического разнообразия с климатическими переменными. Кавказская выдра (*L. l. meridionalis*) показала большое сходство с выдрами из Европы (*L. l. lutra*). Напротив, японские выдры с о. Хонсю (*L. l. nippon*) оказались морфологически хорошо дифференцированными от континентальных популяций. Результаты выполненного анализа предполагают, что *L. simplicidens* из среднего плейстоцена Европы, по-видимому, является ископаемым подвидом речной выдры *L. lutra*. Сформулированы гипотезы о влиянии экологических условий на величину параметров морфологического разнообразия и уровень полового диморфизма *L. lutra*. Результаты нашего исследования предполагают более высокий уровень генетического разнообразия речной выдры на востоке Северной Евразии по сравнению с таковым в западной части ее видового ареала.

Ключевые слова: биоразнообразие, географическая изменчивость, многомерное шкалирование, Северная Евразия, *Lutra lutra*

CRANIOMETRICAL VARIABILITY OF THE EURASIAN OTTER (*LUTRA LUTRA*: CARNIVORA: MUSTELIDAE) FROM THE NORTHERN EURASIA

G.F. Baryshnikov^{1*} and A.Yu. Puzachenko²

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: ursus@zin.ru

²Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Staromonetnyy Lane, 109017 Moscow, Russia;
e-mail: puzak1@rambler.ru

ABSTRACT

The analysis of morphometric variability of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) was carried out based on 350 skulls from geographically distant localities throughout the distribution range of this species, including China, Japan, and India. Our study revealed minor craniometric variability in *L. lutra*, which increases in tropical regions, and also symmetrical change of size and proportions of the skulls in the eastern and western parts of the Northern Eurasia as

* Автор-корреспондент / Corresponding author

well as the change of the latitudinal trend in the skull variation approximately between 50 and 55° N. The correlation between the value of the morphological diversity and climatic variables is demonstrated. The Caucasian otter (*L. l. meridionalis*) shows significant similarity with otters from Europe (*L. l. lutra*). On the contrary, otters occurring in Honshu Island (*L. l. nippon*) are well differentiated morphologically from the continental populations. The results of our analysis suggest that *L. simplicidens* from the Middle Pleistocene of Europe probably represents a fossil subspecies of the Eurasian otter, *L. lutra*. The hypotheses are formulated about influence of ecological conditions on the value of the parameters of morphological diversity as well as on the intensity of sexual dimorphism in the *L. lutra*. The results of our study suggest the higher level of genetic diversity of the Eurasian otter in the eastern part of the Northern Eurasia in comparison with the western part of its distribution range.

Key words: biodiversity, geographical variability, multidimensional scaling, morphological diversity, Northern Eurasia, *Lutra lutra*

ВВЕДЕНИЕ

Речная выдра (*Lutra lutra* (L., 1758)) имеет широкое палеарктическое распространение, включая северо-запад Африки; вне пределов Палеарктики ее ареал доходит в Азии до южной оконечности материка и островов Суматра и Ява. На этом пространстве различают до 11 подвидов (Ellermann and Morrison-Scott 1951; Wozencraft 2005), причем их морфологическое своеобразие возрастает в южных областях (Россов 1941). Выдра из Японии была выделена в самостоятельный вид – *L. nippon* Imaizumi et Yoshiyuki, 1989 (Imaizumi and Yoshiyuki 1989).

Считается, что на севере ареала географическая изменчивость *L. lutra* выражена слабо, и для фауны бывшего СССР принимают три подвида, установленные по особенностям окраски волосяного покрова (Огнев 1931; Гептнер и др. 1967). Большую часть области распространения выдры занимает здесь номинативный подвид *L. l. lutra* L., 1758, у которого спинная сторона темно-коричневая и такого же цвета хвост. Закавказье населяет подвид *L. l. meridionalis* Ognev, 1931, имеющий более светлый волосяной покров и одноцветный хвост, как у номинативного подвида. Выдра из Средней Азии (*L. l. seistanica* Birula, 1912; = *L. l. oxiana* Birula, 1915) серовато-бурая, иногда с явственной рябью на спине; хвост у нее двухцветный: сверху одного цвета со спиной, снизу белесый.

Краниометрические признаки подвидов не исследованы. Голдман (Goldman 1936) по черепу с Камчатки описал новую выдру *L. stejnegeri* Goldman, 1936 и отметил, что она сходна с *L. lutra*, но меньше по размеру, чем экземпляры этого вида из Швеции. *Lutra stejnegeri* характеризуется более выпуклой мозговой коробкой и костным небом,

которое изогнуто сильнее около середины и его задний край без маленького шиловатого срединного выступа. Имеются также различия в зубной системе: верхний хищнический зуб P4 со слабо вогнутым цингулом на внешней стороне при взгляде снизу (он почти прямой у *L. lutra*); верхний моляр M1 более узкий, так что его ширина посередине меньше, чем ширина коронки P4 (у *L. lutra* M1 шире, чем P4); заднезубная лопасть M1 выступает слабее и слабо дифференцирована от цингулома; талонид нижнего хищнического зуба m1 менее режущий и менее приподнятый над цингулом. Однако этот таксон не был признан отечественными териологами (Гептнер и др., 1967). Строганов (1962, с. 187) прямо пишет, что «исследованные мною 22 черепа и две шкурки, собранные на Камчатке, не дают оснований для выделения камчатской выдры в качестве особой систематической единицы».

Настоящее исследование направлено на выявление географической изменчивости и таксономического разнообразия речной выдры на севере Евразии на основе анализа краниометрических признаков. Для сравнения в анализ были включены также несколько экземпляров японской выдры (*L. l. nippon*), выдр из субтропических и тропических регионов Азии (*L. l. chinensis* Gray, 1837 и *L. l. nair* F. Cuvier, 1823) и суматранской выдры (*L. sumatrana* Gray, 1865).

МАТЕРИАЛ

Были изучены остеологические коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, Россия (ЗИН), Зоологического музея Московского университета, Москва, Россия (ЗММУ), Института морской геологии и геофизики ДВНЦ РАН,

Южно-Сахалинск, Россия (ИМГЮС), Азовского музея-заповедника, Азов, Россия (АМЗ), Института зоологии НАН Армении, Ереван, Армения (ИЗА), Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Киев, Украина (НПМК), Зоологического музея Киевского национального университета, Киев, Украина (ЗМКУ), Muséum National d'Histoire Naturelle, Париж, Франция (MNHN), National Museum, Прага, Чехия (NMP), Institute of Vertebrate Biology, Брно, Чехия (IVBB), Naturhistorisches Museum, Вена, Австрия (NHMW), Institut für Paläontologie, Вена, Австрия (IPW), Naturhistoriska Riksmuseet, Стокгольм, Швеция (NRS), National Science Museum, Токио, Япония (NSMT), Museum of Hokkaido University, Саппоро, Япония (MHUS). Всего исследовано 351 череп (176 самцов и 175 самок), в том числе четыре черепа с о. Хоккайдо и типовые экземпляры из Таджикистана (голотип *Lutra lutra oxiana* Birula, 1915, ЗИН О.10029) и из Ирана (голотип *L. l. meridionalis* Огнев, 1931, ЗММУ 12901) (Рис. 1). Кроме того, были промерены также три черепа *L. nippon* с о. Хонсю (NSMT 5761, 17323 и голотип

nippon, NSMT 16201), один череп *L. l. chinensis* (MNHN 1962–1652), один череп *L. l. nair* (MNHN 1875–835) и три черепа *L. sumatrana* (NRS 583486, 580152, NSMT, без номера, определен как *Hydrictis maculicollis* (Lichtenstein, 1835)). Дополнительно проанализированы сборы шкур речной выдры из фондов ЗИН и ИЗА, в том числе лектотип *Lutra lutra seistanica* Birula, 1912 (ЗИН С.8363) и голотип *L. l. oxiana* (ЗИН С.10347), а также одна шкура *L. sumatrana* (ЗИН С.3232, Борнео).

Были измерены также нижние хищнические зубы m1 на нижних челюстях *Lutra simplicidens* Thenius, 1965 из двух среднеплейстоценовых местонахождений Европы: Хундсхайм (Hundsheim) в Австрии (голотип *L. simplicidens*; IPW 1889/6/2) и Чумбур-коса, южный берег Таганрогского залива, Россия (голотип *L. simplicidens tamanensis* Sotnikova et Titov, 2009; АМЗ/ОП-966, КП 27075/8) (Thenius 1965; Sotnikova and Titov 2009).

Для сравнительного анализа полового диморфизма и параметров морфологического разнообразия использовали данные по девяти видам Mustelidae: *Martes martes* (L., 1758) (Россолимо

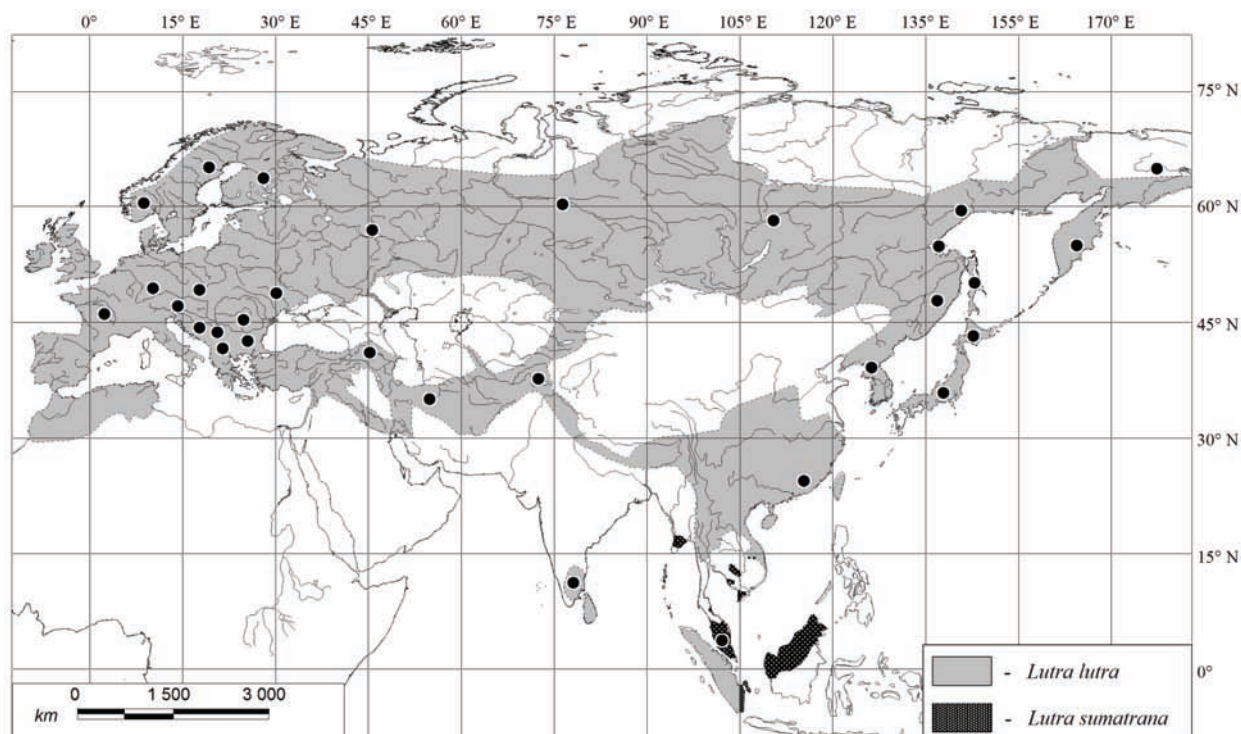


Рис. 1. Географическое положение исследованных выборок выдр *Lutra lutra* и *L. sumatrana*.

Fig. 1. Geographical position of the investigated samples of otters *Lutra lutra* and *L. sumatrana*.

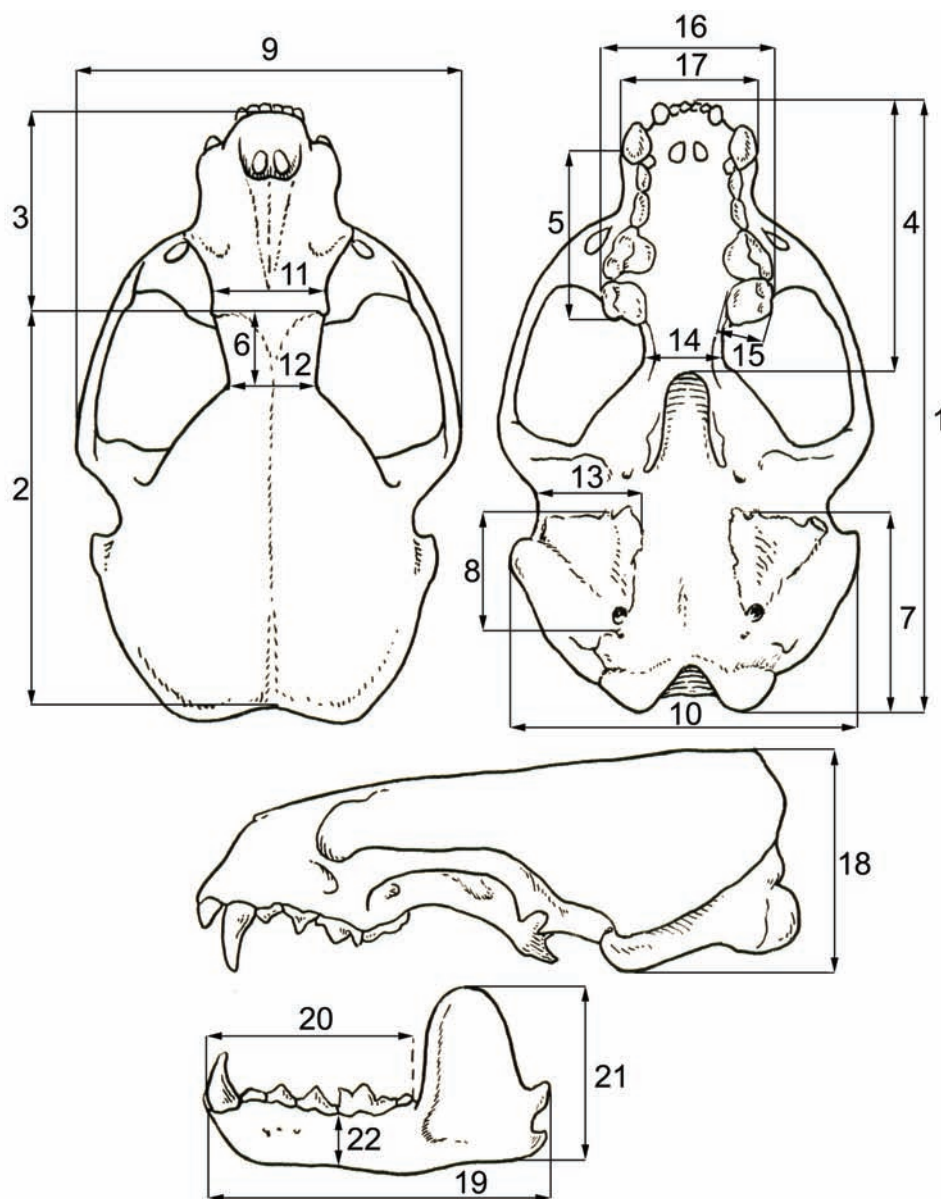


Рис. 2. Схема промеров черепа *Lutra lutra*. Обозначения: 1 – кондильобазальная длина, 2 – длина мозгового отдела, 3 – длина лицевой части, 4 – длина твердого нёба, 5 – длина верхнего зубного ряда C1–M1, 6 – длина от уровня надглазничных отростков до уровня наименьшего височного сжатия, 7 – длина от переднего края слухового пузыря до конца затылочного мышечка, 8 – длина слухового пузыря, 9 – скуловая ширина, 10 – мастоидная ширина, 11 – межглазничная ширина, 12 – ширина височного сжатия, 13 – ширина слухового пузыря, 14 – наименьшая ширина твердого нёба, 15 – «косая» ширина моляра M1, 16 – наибольшая ширина твердого нёба, 17 – ширина в клыках, 18 – высота черепа, 19 – наибольшая длина нижнечелюстной кости, 20 – длина нижнего зубного ряда c1–m2, 21 – высота в венечном отростке, 22 – высота нижнечелюстной кости перед m1.

Fig. 2. Scheme of skull measurements in *Lutra lutra*. Designations: 1 – condylobasal length, 2 – upper neurocranium length, 3 – facial length, 4 – palatal length, 5 – length of upper tooth row C1–M1, 6 – length from postorbital processes level to level of least breadth of skull, 7 – length from anterior border of the auditory bulla to posterior border of occipital condyles, 8 – length of the auditory bulla, 9 – zygomatic breadth, 10 – greatest mastoid breadth, 11 – breadth between the orbits, 12 – least breadth of skull, 13 – breadth of the auditory bulla, 14 – least palatal breadth, 15 – “oblique” width of molar M1, 16 – greatest palatal breadth, 17 – breadth at the canine alveoli, 18 – skull height, 19 – total mandibular length, 20 – length of lower tooth row c1–m2, 21 – height of the vertical ramus, 22 – height of the mandible behind premolar p4.

и Павлинов 1974; Павлинов 1977), *Meles meles* (L., 1758), *M. leucurus* Hodgson, 1847, *M. canescens* Blanford, 1875 (Baryshnikov et al. 2003; Abramov and Puzachenko 2005, 2006, 2007; Abramov et al. 2009) и *Mustela sibirica* Pallas, 1773, *M. putorius* L., 1758, *M. eversmannii* Lesson, 1827, *M. erminea* L., 1758 и *M. lutreola* L., 1761 (Abramov and Puzachenko 2009).

МЕТОДЫ

Измерялись черепа только взрослых животных, добытых в природе. Их возраст определялся по полному слиянию швов между основной клиновидной и основной затылочной костями, а также между верхнечелюстными и носовыми костями. Многие взрослые экземпляры, добытые капканами, имели поврежденные или сильно истертые зубные коронки, поэтому в анализ включены промеры щечных зубов полувзрослых выдр. Схема черепных и схема зубных измерений показаны на Рис. 1 и 2. Измерения производились механическим штангенциркулем фирмы "Mitutoyo" с точностью до 0.1 мм.

Представители разных таксонов речной выдры были неравномерно распределены среди наших выборок самцов и самок. Предварительный анализ на уровне полов показал, что географическая изменчивость самцов и самок реализуется по одинаковым правилам. Поэтому целесообразно включить в анализ изменчивости оба пола одновременно. Препятствием к этому является половой диморфизм, ответственный в среднем за 22–57% дисперсии промеров длины черепа и 33–58% дисперсии промеров его ширины. Для того чтобы объединить выборки полов, было необходимо удалить из измерений часть изменчивости, обусловленную половым диморфизмом. Эта операция была осуществлена двумя независимыми способами. Во-первых, путем вычитания из значений промеров каждого пола «среднего значения», что приводит к выравниванию масштабов значений полученных отклонений для самцов и самок. Это прием удобно реализовать в рамках дисперсионного анализа (ANOVA). В связи с использованием ANOVA отметим, что для 18 из 22 одноименных промеров статистически значимые различия дисперсий между полами не были выявлены. Для четырех промеров при формальной статистической значимости, наблюдались отно-

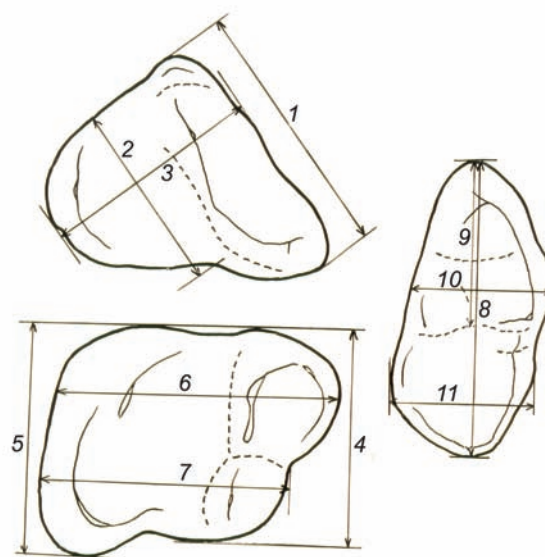


Рис. 3. Схема промеров щечных зубов *Lutra lutra* (по Willemsen 1992). Обозначения: P4: 1 – наибольшая длина, 2 – ширина внутренней доли, 3 – наибольшая ширина; M1: 4 – буккальная наибольшая длина, 5 – лингвальная наибольшая длина, 6 – передняя наибольшая ширина, 7 – задняя наибольшая ширина; m1: 8 – наибольшая длина, 9 – длина тригонида, 10 – ширина тригонида, 11 – ширина талонида.

Fig. 3. Cheek teeth measurements in *Lutra lutra* (after Willemsen 1992). Designations: P4: 1 – greatest length, 2 – width of inner part, 3 – greatest width; M1: 4 – buccal greatest length, 5 – lingual greatest length, 6 – anterior greatest length, 7 – posterior greatest length; m1: 8 – greatest length, 9 – length of trigonid, 10 – width of trigonid, 11 – width of talonid.

сительно небольшие величины критерия Фишера (от 4 до 8). Второй вариант заключается в независимой стандартизации значений промеров внутри каждого пола. В этом случае новые переменные также имеют одинаковый масштаб для обоих полов. Сравнение результатов применения обоих приемов выявило сильное предпочтение ANOVA по формальным критериям. В качестве недостатков второго способа отметим неполное масштабирование (сохранение различий значений между полами) по некоторым промерам и относительное увеличение у них вклада зависимой от пола компоненты дисперсии.

Данные обрабатывались методами одномерной и многомерной статистики (Айвазян и др. 1989; Пузаченко 2000, 2001; Куприянова и др. 2003; Абрамов и Пузаченко 2006; Пузаченко и Загребельный 2008; Барышников и Пузаченко 2009; Abramov et al. 2009; Baryshnikov and Puzachenko

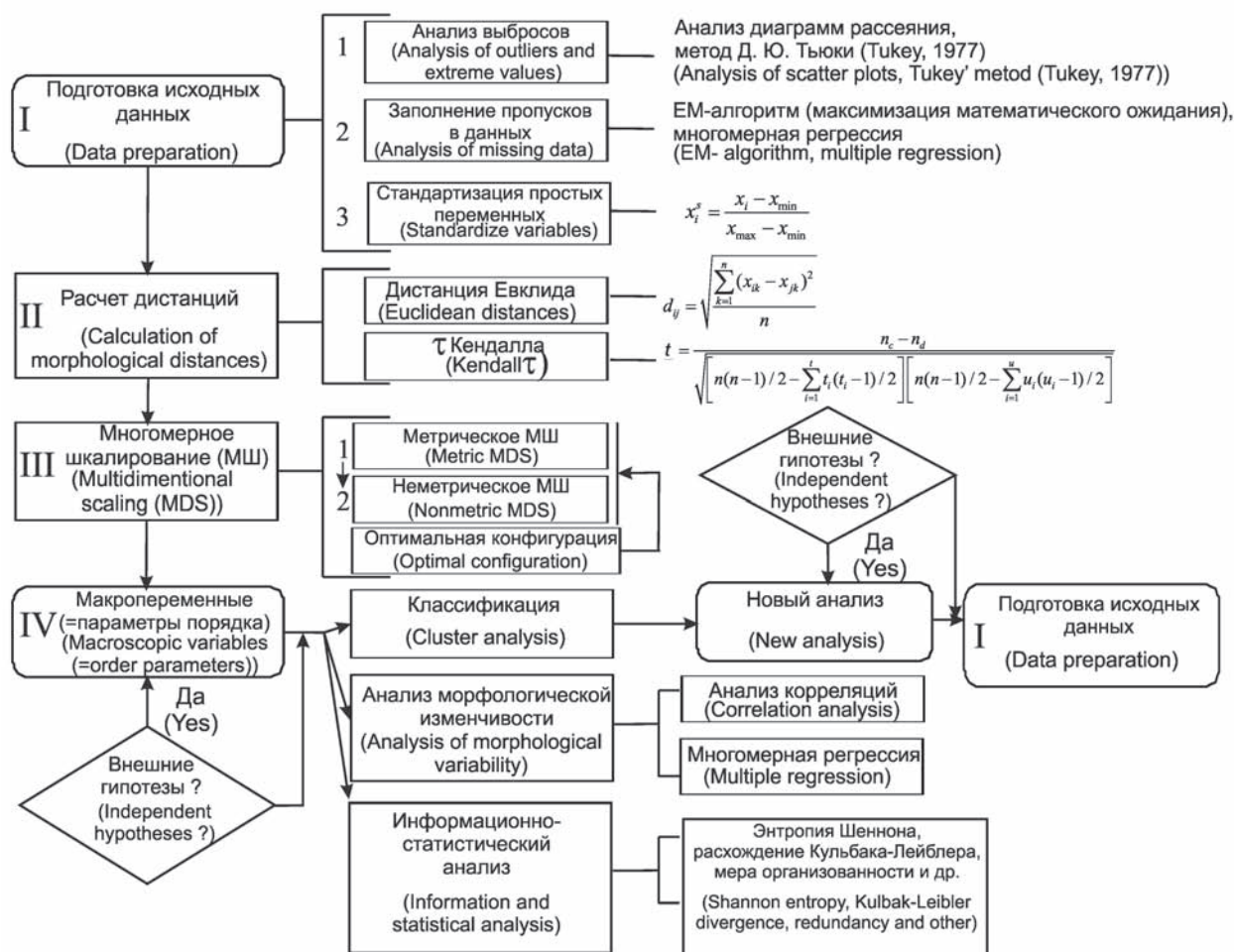


Рис. 4. Общая схема анализа морфометрических данных, принятая в настоящей работе.

Fig. 4. The general scheme of morphometric data analysis adopted in this paper.

2011). Обобщенная «блок-схема» анализа данных представлена на Рис. 4. В результате обработки методом неметрического многомерного шкалирования (МШ; Дэйвисон 1988) матрицы сходств или различий между экземплярами выборки строится многомерная модель морфологической изменчивости или «морфопространство» (Foote 1990; Павлинов 2010; Пузаченко, 2011). Координатами морфопространства являются ортогональные оси МШ, имеющие смысл обобщенных компонент изменчивости (макроскопических переменных) или «параметров порядка» (Хакен 1991; Климонтович 2002). Информационно-статистические характеристики параметров порядка совокупно

отражают результат управления изменчивостью на уровне морфосистемы, т.е. характеризуют работу гипотетического «морфологического регулятора», поддерживающего изменчивость в «допустимых» границах. Линейная комбинация параметров порядка описывает изменчивость исходных переменных – промеров черепа.

Сочетание многомерного разложения морфологической изменчивости с информационно-статистическим анализом дает возможность описания этого явления на более общем языке теории информации (Марков 1982). В данной работе в качестве макропараметров морфологического разнообразия мы использовали следующие

(см. Пузаченко 2011): число параметров порядка, энтропию Шеннона (Shannon 1948) и меру организованности или избыточности (Shannon 1948; Pielou 1966). В работе приняты следующие обозначения: ds , df – число параметров порядка в моделях изменчивости размеров и пропорций черепа, Hs , Hf – сумма энтропии параметров порядка, Hs_d , Hf_d – удельная энтропия (Hs/ds , Hf/df), MOs , MOf – мера организованности изменчивости размеров и пропорций черепа ($1-Hs/H_{max}$; $1-Hf/H_{max}$).

Мы также исследовали проявления полового диморфизма выдры. Для этого рассчитывался усредненный на число промеров показатель – средняя величина полового размерного диморфизма:

$$\overline{SSD} = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{(v_i^M - v_i^F)}{(v_i^M + v_i^F)} 100\%,$$

где m – число промеров, v_i – среднее значения промера, индексы M и F обозначают промеры самцов и самок, соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Череп. Мы исследовали изменчивость совокупной выборки самцов и самок *L. lutra*, в том числе особей *L. lutra nair*, по отношению к *L. sumatarana* в качестве «внешней группы».

Модель изменчивости размеров черепа включала четыре параметра порядка, а изменчивости пропорций – всего два. Классификация географических выборок с использованием этих переменных демонстрирует четкое противопоставление *L. sumatarana* и *L. lutra* (Рис. 5А). Обособление суматранской выдры связано с варьированием промеров ширины (12, 14, 15, 16), длины – (2, 4, 5, 20) и высоты (18) черепа. Внутри коллекции черепов речной выдры классификация отражает изменчивость, не проявляющую видимого порядка относительно географического положения выборок.

Второй вариант анализа проводился после исключения трех особей суматранской выдры. После этого число переменных модели изменчивости размеров черепа снизилась до трех, а в классификации географических выборок четко обособилась особь индийско-цейлонского подвиды *L. l. nair* (Рис. 5В). Насколько можно судить

по единичному экземпляру в наибольшей степени эта выдра выделяется по величине промеров 8, 11, 12 и 15.

После исключения из анализа *L. l. nair* размерности новых моделей изменчивости размеров и пропорций черепа остались неизменными (Табл. 1). Мы исследовали зависимость значений параметров порядка от географического положения выборок. Результат для параметров порядка модели изменчивости размеров черепа представлен на Рис. 6. Характерной чертой географической изменчивости черепа речной выдры является симметрия, выражающаяся в подобии ее проявления на западе и востоке видового ареала. Эта симметрия проявляется по всем трем независимым параметрам порядка. При этом в «средней» части ареала, примерно между 60° в.д. (Урал) и 120° в.д. (Восточная Сибирь), существенные пространственные тренды на нашем материале не выявлены. Изменчивость с севера на юг, вдоль широтного градиента, выражена в смене («разрыве») направления тренда между 50–55° с.ш. Примерно до 50-го градуса с.ш. размеры черепа уменьшаются, затем эта тенденция сменяется на противоположную, но примерно с 55–57° с.ш. опять происходит снижение размеров. Минимальные размеры черепа имеют представители самых северных популяций. В южной части ареала, до 35–40° с.ш., упорядоченная изменчивость вдоль широтного градиента практически отсутствует.

В изменчивости параметров порядка модели изменчивости пропорций черепа были обнаружены аналогичные пространственные закономерности.

Рассмотренная схема географической изменчивости выдры позволяет предположить ее обусловленность, прежде всего, параметрами окружающей среды, которые имеют сходный пространственный градиент как на западе (Европа), так и на востоке (восток Восточной Сибири, Дальний Восток России) видового ареала. В результате выдры, обитающие на крайнем востоке Евразии, по размерам и пропорциям черепа схожи с животными из популяций Центральной и Западной Европы, что отражено в классификациях (Рис. 5А, В), где зачастую в один кластер могут объединяться выборки выдры с запада и востока ареала.

Для исключения влияния на структуру классификации симметрии географической изменчивости, выборка была разделена на «западную» и «восточную» группы, границу между которыми,

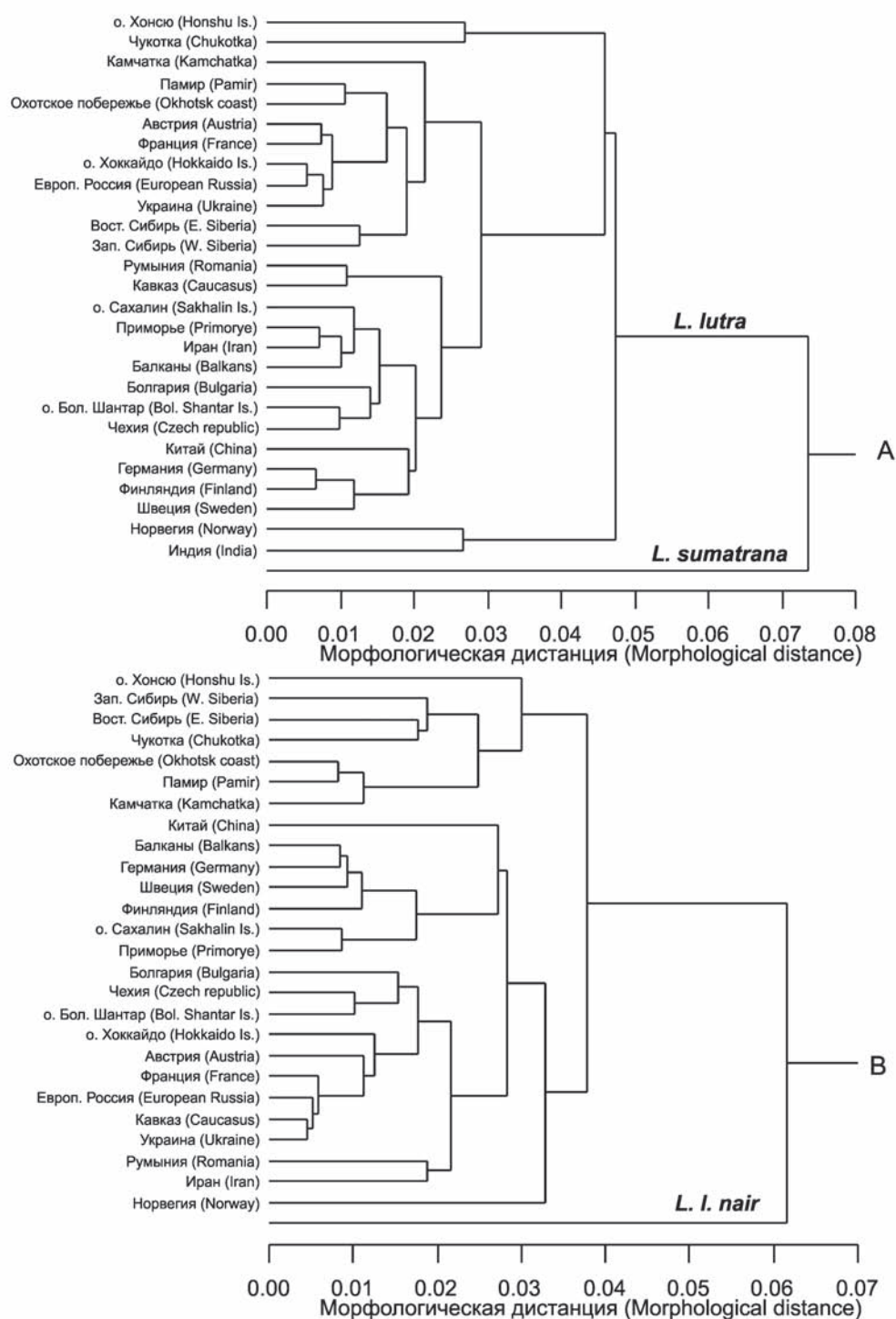


Рис. 5. UPGMA дендрограмма классификации географических выборок выдр по медианным значениям параметров порядка: А – выборка, включающая три черепа *Lutra sumatrana*; В – та же выборка, но без *L. sumatrana*.

Fig. 5. UPGMA dendrogram of geographic samples of otters based on median values of order parameters: А – the sample included three skulls of *Lutra sumatrana*; В – the same sample, but without *L. sumatrana*.

Таблица 1. Коэффициенты корреляции Спирмена промеров черепа *Lutra lutra* (без *L. l. nair*) и параметров порядка изменчивости размеров (E1–E3) и пропорций (K1–K2) с оценкой доли дисперсии, связанной с половым диморфизмом; r^2 – коэффициент детерминации модели линейной многомерной регрессии, характеризующей качество воспроизведения изменчивости промеров порядка E1–E3 и K1–K2.

Table 1. Spearman correlation coefficients for skull measurements of *Lutra lutra* (except *L. l. nair*) and order parameters of size (E1–E3) and shape (K1–K2) variability with an estimate of the proportion of variance associated with size sexual dimorphism; r^2 – coefficient of determination for linear multivariate regression models, which characterizes the quality of reproduction of the measurements by the order parameters E1–E3 and K1–K2.

Промеры (Measurement)	SSD _i *	Параметры порядка (Order parameters)					r^2
		E1	E2	E3	K1	K2	
1	3.2	0.96	0.06	-0.11	0.59	0.47	0.97
2	3.6	0.91	0.02	-0.11	0.59	0.43	0.92
3	3.6	0.87	0.18	0.02	0.40	0.49	0.89
4	3.8	0.93	0.08	-0.05	0.50	0.45	0.94
5	2.9	0.88	0.22	0.01	0.38	0.54	0.89
6	7.1	0.72	-0.12	-0.44	0.69	0.22	0.88
7	2.9	0.89	-0.06	-0.16	0.62	0.30	0.91
8	2.3	0.59	-0.16	-0.13	0.35	0.00	0.74
9	3.6	0.90	-0.12	-0.03	0.56	0.32	0.90
10	3.8	0.93	-0.07	-0.01	0.57	0.38	0.93
11	3.9	0.79	-0.22	0.17	0.46	0.23	0.86
12	0.0	0.01	-0.55	0.67	-0.15	-0.50	0.89
13	3.3	0.67	0.29	0.14	0.14	0.45	0.76
14	3.2	0.73	-0.30	0.11	0.48	0.12	0.83
15	3.1	0.46	0.66	0.36	-0.29	0.65	0.90
16	3.1	0.76	0.36	0.26	0.06	0.61	0.89
17	4.5	0.88	0.04	0.02	0.45	0.46	0.88
18	2.5	0.76	-0.04	0.19	0.37	0.29	0.79
19	3.7	0.96	0.07	-0.07	0.56	0.50	0.96
20	3.1	0.88	0.28	0.00	0.35	0.62	0.92
Промеры (Measurement)	SSD _i *	Параметры порядка (Order parameters)					r^2
		E1	E2	E3	K1	K2	
21	4.3	0.93	-0.01	-0.07	0.63	0.43	0.94
22	4.5	0.82	0.02	-0.02	0.45	0.41	0.81
Доля дисперсии, обусловленная половым диморфизмом (Variance component associated with sexual dimorphism)							
%		64.25	3.84	2.67	10.11	26.96	

Примечание: * – Значение показателя полового диморфизма для отдельного промера черепа (the values of the indicator of sexual dimorphism for the individual skull measurements).

в соответствие с данными Рис. 6, провели по 82–83° в.д. (бассейн Енисея). В дальнейшем изменчивость в обеих группах исследовалась независимо по принятой в этой работе схеме.

Внутри «западной» группы наиболее обособлены экземпляры с территории Ирана (подвид *L. lutra meridionalis*) и с территории Таджикистана (Памир, подвид *L. l. seistanica=oxiana*) (Рис. 7А).

Выборка черепов с территории Норвегии занимает обособленное положение относительно всех прочих оставшихся выборок в этой группе. Аналогично, выборка из Западной Сибири обособляется по второму фактору, противопоставляясь *L. l. meridionalis*. Формальные уровни бутстреп-поддержки невелики, за исключением ветвления на уровне подвида *seistanica*. Это указывает на

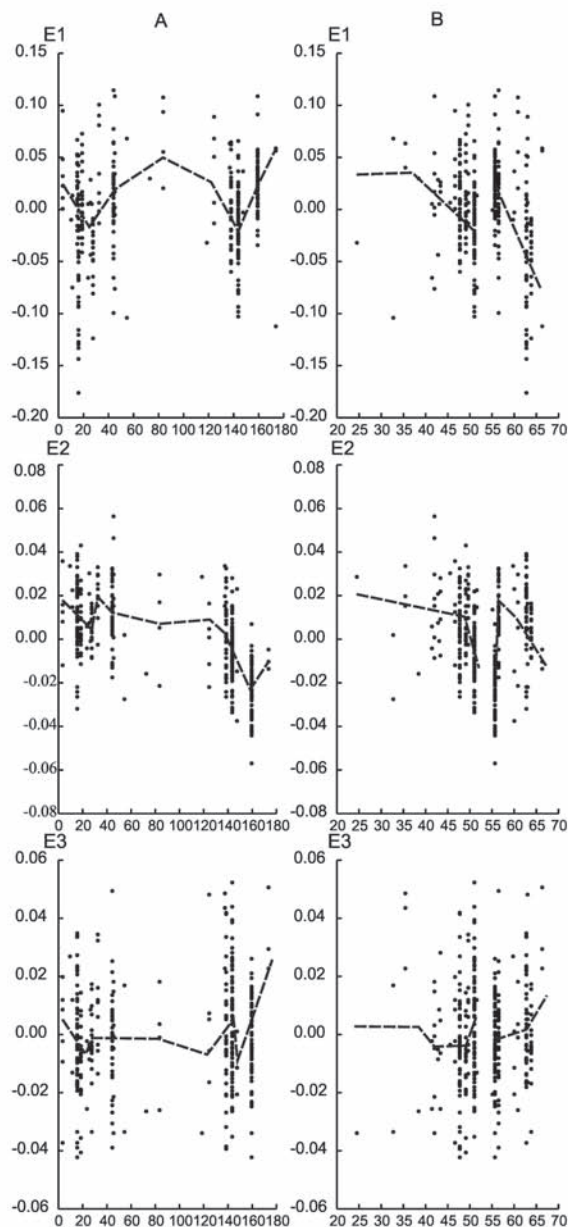


Рис. 6. Географическая изменчивость размеров черепа речной выдры (без *Lutra l. nair*). E1–E3 – параметры порядка модели размерной изменчивости: А – изменчивость вдоль географической долготы; В – изменчивость вдоль географической широты.

Fig. 6. Geographic variability of skulls in European otter (without *Lutra l. nair*). E1–E3 – order parameters in the model of the size variability: А – variability along the longitude; В – variability along the latitude.

низкий уровень географической изменчивости черепа выдры и ее непрерывный, а не дискретный характер. Два экземпляра *L. l. seistanica* выделяются на общем фоне по величине промеров 6, 12, 15 и 22. Единственный в нашей выборке представитель *L. l. meridionalis* выделяется по промерам 9, 15, 16. Наиболее крупным черепом обладают выдры, обитающие на территории Западной Сибири, а самым мелким – выдры из Норвегии.

В «восточной группе» изолированное положение занимает экземпляр с территории Китая (провинция Фуцзянь), отнесенный к подвиду *L. l. chinensis* (Рис. 7В). Он отделяется от остальных выборок при высоком уровне бутстреп-поддержки. Следующее ветвление дендрограммы при более низкой поддержке соответствует выдрам подвита *L. l. nippon*, обитавшим на о. Хонсю. Особь *L. l. chinensis* выделяется по промерам 9, 11, 12, 14, 17, 19. Выборка японской выдры определенно отличается от остальных «восточных» выдр по промерам 8, 13, 15, 17. Судя по величине морфологических дистанций, уровень дифференциации в «восточной группе» несколько выше, чем в «западной», однако, как и на западе ареала, изменчивость черепа здесь непрерывна и мозаична.

Зубы. После удаления дисперсии, обусловленной половым диморфизмом, модель изменчивости размеров зубов включала два параметра порядка, а изменчивость пропорций – три параметра. При этом первый параметр порядка был связан практически со всеми промерами. Это указывает на скоррелированность разных размерных характеристик зубов. Обнаруженная слабая корреляция между параметрами порядка пропорций зубов и промерами отражает практически полное отсутствие аллометрической изменчивости.

Схема дифференциации речной выдры по зубным параметрам позволяет четко выделить лишь китайский подвид *L. l. chinensis* (Рис. 8). Остальные «группы», включая подвиды *L. l. nippon* и *L. l. seistanica*, образуют на дендрограмме компактный кластер. В целом изменчивость зубов выдры оказалась существенно ниже, чем черепных промеров.

Сравнение с небольшой выборкой *L. simplicidens* (типовые экземпляры номинативного подвита *L. s. simplicidens* и подвита *L. s. tamanensis*) осуществлялось только по промерам нижнего хищнического зуба m1. Дискриминантный анализ показал значительные различия между *L. lutra* и *L. sumatrana*, но оба исследованных экземпляра

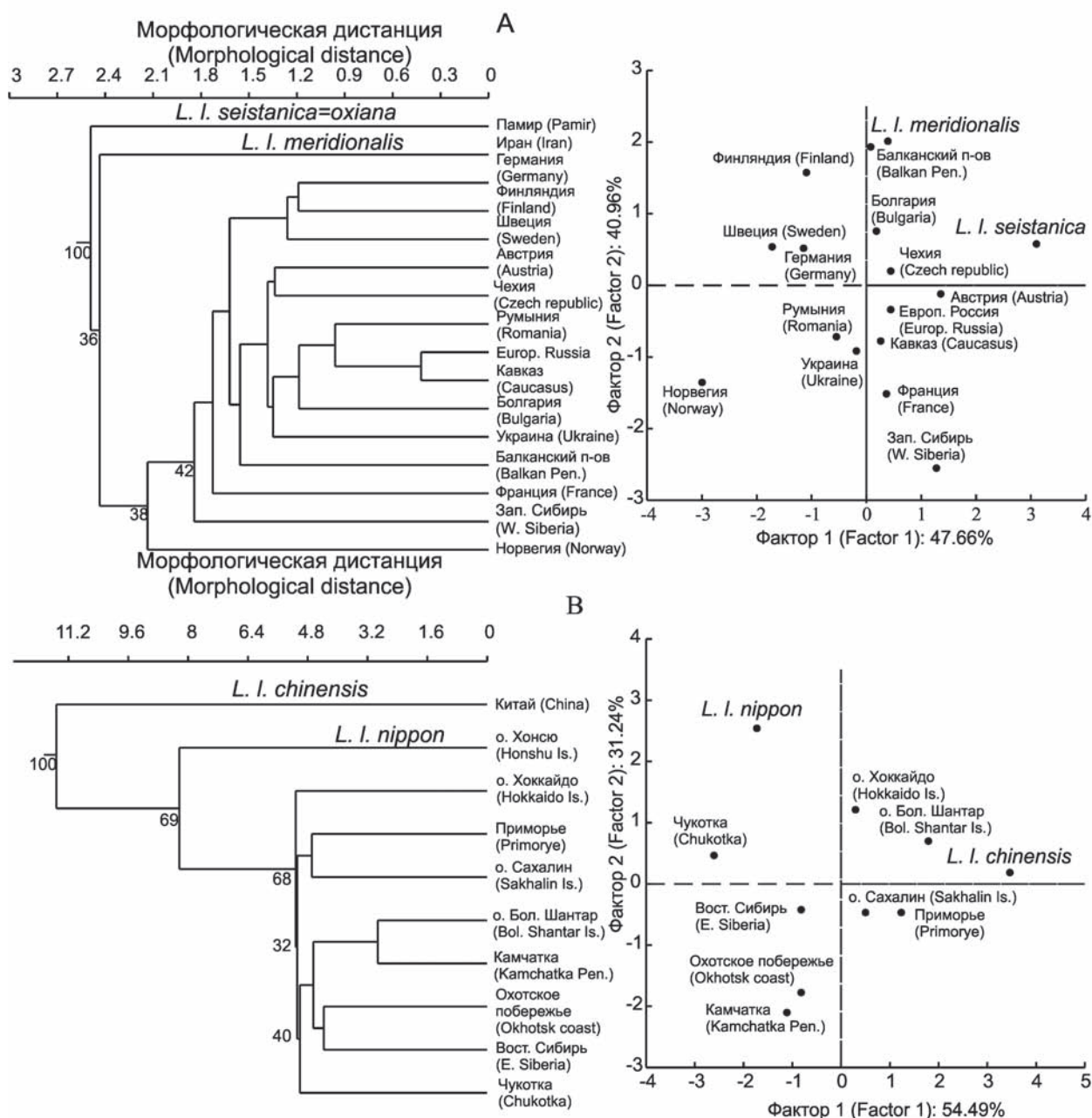


Рис. 7. Классификация (метод дальнего соседа, дистанция Евклида) «западной» (А) и «восточной» (В) групп географических выборок *Lutra lutra* на основе главных компонент (РСА), полученных из корреляционной матрицы средних значений параметров порядка моделей изменчивости размеров и пропорций черепа. Цифры на дендрограммах – величина бутстреп-поддержки в %. Фактор 1 и фактор 2 – первые главные компоненты. Приведена доля дисперсии, объясняемая этими факторами.

Fig. 7. The classification (single linkage method, Euclid distance) of the “Western” (A) and “Eastern” (B) geographical groups of samples of *Lutra lutra*, based on the results of principal component analysis (PCA) calculated from correlation matrix of the mean values of the order parameters of two models – sizes and shape variability of the skull. Numbers near the nodes – bootstrap supports in %. Factor 1 and Factor 2 – the first major principal components. Proportions of variance explained by these factors are shown.

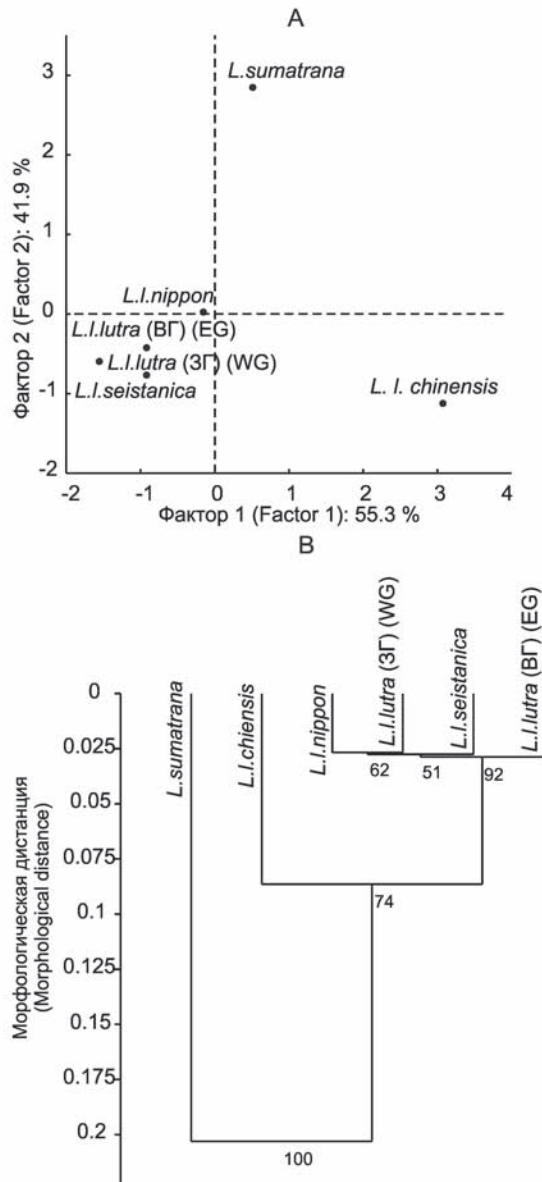


Рис. 8. Классификация форм *Lutra lutra* по размерам и пропорциям зубов (BG – восточная группа, ЗГ – западная группа, *L. sumatrana* – «внешняя группа»): А – относительное положение выборок в пространстве первых двух главных факторов (PCA) компонент моделей изменчивости размеров и пропорций зубов, В – дендрограмма (UPGMA, дистанция Евклида), построенная на основе медианных значений параметров порядка моделей изменчивости размеров и пропорций зубов. Цифры на дендрограмме – величина бутстреп-поддержки в %.

Fig. 8. The classification of *Lutra lutra* by size and shape of the molars (EG – east group, WG – west group, *L. sumatrana* – “out-group”): A – samples in two PC (PCA) space, B – UPGMA dendrogram (Euclid distance) based on median values of the order parameters of two models – sizes and shape variability of cheek teeth. Numbers near the nodes – bootstrap supports in %.

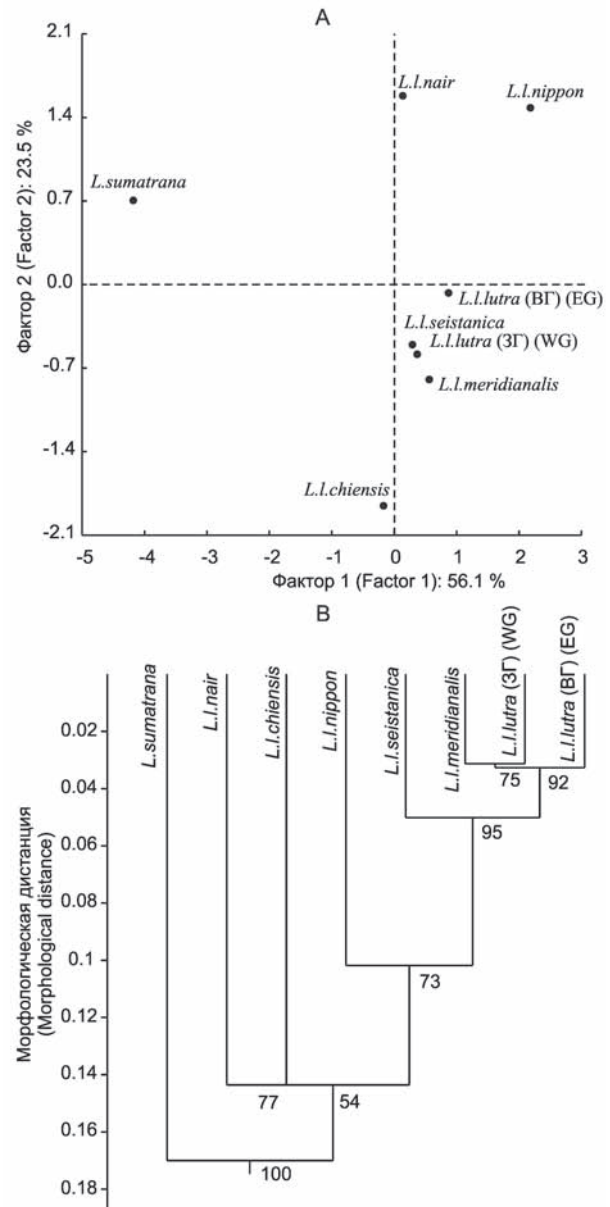


Рис. 9. Классификация форм *Lutra lutra* по размерам и пропорциям черепа (*L. sumatrana* – «внешняя группа»): А – относительное положение выборок в пространстве первых двух главных факторов (PCA) компонент моделей изменчивости размеров и пропорций черепа, В – дендрограмма (метод дальнего соседа, дистанция Евклида), построенная на основе медианных значений параметров порядка моделей изменчивости размеров и пропорций черепа. Цифры на дендрограмме – величина бутстреп-поддержки в %.
BG – восточная группа, ЗГ – западная группа.

Fig. 9. The classification of *Lutra lutra* by the size and shape of skull (*L. sumatrana* – “out-group”): A – samples in two PC (PCA) space, B – dendrogram (single linkage method, Euclid distance), based on median values of the order parameters of two models – sizes and shape variability of skull. Numbers near the nodes – bootstrap supports in %.
EG – east group, WG – west group.

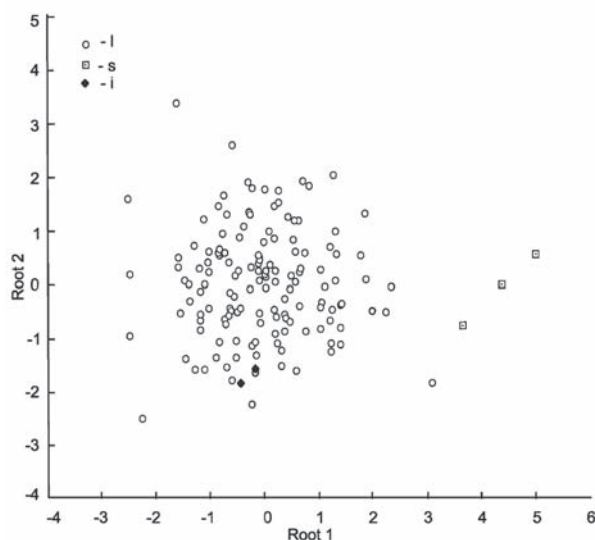


Рис. 10. Распределение зубных выборок самцов *Lutra lutra* (l), *L. sumatrana* (s) и *L. simplicidens* (i) в пространстве двух первых канонических дискриминантных осей по 4 промерам нижнего хищнического зуба m1.

Fig. 10. Male tooth samples of *Lutra lutra* (l), *L. sumatrana* (s) and *L. simplicidens* (i) in two first canonical axes space (discriminant analyses) by four measurements of lower carnassial teeth m1.

L. simplicidens распределились внутри выборки *L. lutra* (Рис. 10). Результаты анализа предполагают, что *L. simplicidens* из среднего плейстоцена Европы может быть лишь ископаемым подвидом речной выдры *L. lutra*.

Положение внутривидовых форм *Lutra lutra* относительно *L. sumatrana*. Выборки *L. lutra* образуют группу, противопоставленную *L. sumatra* относительно первого главного фактора морфологической дифференциации (Рис. 9). Дифференциация подвида *L. l. nair* проявляется по второму главному фактору, относительно которого он противопоставляется подвиду из Китая (*L. l. chinensis*).

Остальные выдры образуют более компактную группу, в которой обособленное положение занимает вымершая к настоящему времени японская выдра (*L. l. nippon*). При хорошем уровне бутстреп-поддержки дальнейшей по уровню

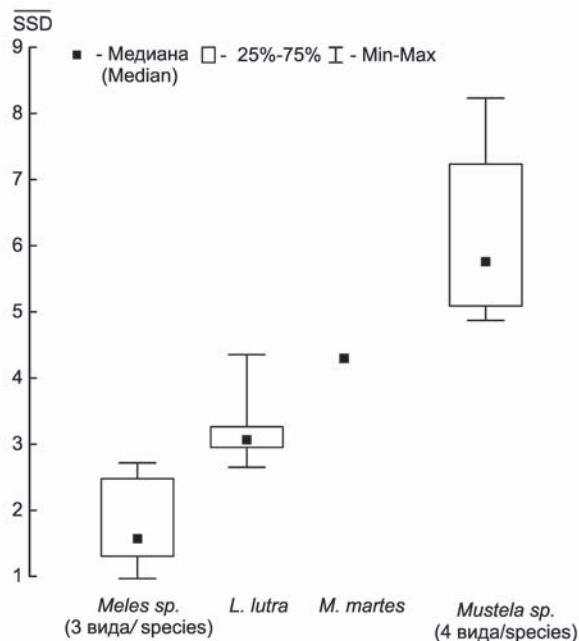


Рис. 11. Средняя величина полового диморфизма черепа *Lutra lutra* в семи географических выборках (SSD) в сравнении с другими видами Mustelidae. Английский текст дать в скобках; можно так – 3 вида/species.

Fig. 11. Mean size sexual dimorphism of the skull of *Lutra lutra* in seven geographical samples (SSD) in comparison with the other Mustelidae.

дифференциации является подвидовая форма, распространенная на Памире и прилегающих территориях – *L. l. seistanica*. Следующим ветвлением дендрограммы выборка разделяется на два кластера: выдры, распространенные к востоку от бассейна Енисея, и выдры, обитающие к западу от этой границы. Внутри последней группы обособляется переднеазиатская раса *L. l. meridionalis*.

Приведенные на Рис. 10 графики в целом отражают факт относительно слабой морфологической дифференциации речной выдры на основной части современного ареала на севере Евразии. Выделяемые таксоны подвидового ранга не равнозначны по своему статусу и, вероятно, возрасту, и отражают разные уровни внутривидовой морфологической дифференциации.

Половой диморфизм. Для оценки варьирования среднего значения полового диморфизма черепа речной выдры (SSD) этот параметр был независимо определен для выборок выдр, добытых на территории Австрии, Чехии и Словакии, Швеции, европейской части России, Приморья, Сахалина и

Таблица 2. Параметры морфологического разнообразия черепа *Lutra lutra* (самцы и самки вместе).**Table 2.** Parameters of morphological diversity of the skull in *Lutra lutra* (males and females together).

Выборка (Sample)	N	$\overline{SSD}$	Параметры морфологического разнообразия (Parameters of morphological diversity)							
			ds	Hs	Hs _d	MOs	df	Hf	Hf _d	MOf
<i>L. lutra</i>	354		3	7.1	2.37	0.25	2	4.9	2.44	0.23
Скандинавия (Scandinavia)	52	4.6	5	11.3	2.25	0.20	2	4.7	2.36	0.16
Европейская Россия (European Russia)	34	3.3	3	6.3	2.11	0.18	2	4.6	2.31	0.11
Центральная Европа (Central Europe)	46	4.4	2	4.5	2.24	0.20	6	14.3	2.38	0.15
Камчатка (Kamchatka)	64	3.2	6	13.6	2.27	0.19	4	9.7	2.43	0.14
о. Сахалин (Sakhalin Island)	52	2.8	5	11.0	2.19	0.22	3	6.0	2.01	0.28
Приморье (Primorye)	68	3.1	6	13.5	2.24	0.20	5	12.1	2.42	0.14
«Норма» ("Norm")			3	7.4	2.18	0.18	4	8.3	2.33	0.13

Примечание: N – объем выборки; единицы измерения для Hs и Hf – бит/экз., для Hs_d и Hf_d – бит./параметр порядка/экз.; возможный интервал значений для MOs, MOf – мин. = 0, макс. = 1; «норма» – наиболее вероятное значение параметра разнообразия, оцененное по 305 моделям, полученным для представителей пяти отрядов млекопитающих (13 семейств, 34 рода, 76 видов).

Note: N – sample number; unit of Hs and Hf – bit/specimen, unit of Hs_d and Hf_d – bit/order parameter/specimen; "norm" – most probable value of the morphological diversity parameters estimated by 305 models for five mammalian order specimens (13 families, 34 genera, 76 species).

Камчатки. Величина $\overline{SSD}$ изменялась от 2.8 (Приморье) до 4.7 (Чехия, Словакия). Средняя величина $\overline{SSD}$ у выдры лежит в границах изменчивости этого показателя у других исследованных нами видов Mustelidae (Рис. 11). $\overline{SSD}$ речной выдры выше, чем у барсуков рода *Meles* и существенно ниже, чем у представителей рода *Mustela*.

Несмотря на относительно низкую величину полового диморфизма черепа выдры, на фоне относительно низкой географической изменчивости, его вклад в варьирование размеров черепа оказывается весьма существен (Табл. 1). Наибольший уровень различий между самцами и самками наблюдается по расстоянию между уровнями надглазничных отростков и наибольшего височного сжатия. Существенны различия между полами по промерам 22, 21 и 17. Отсутствует половой диморфизм по промеру 12. Величина $\overline{SSD}$ положительно коррелирует с температурами ($r=0.76$) и количеством осадков ($r=0.68$) в январе, т.е. с

условиями наиболее сложного периода жизни выдры в рамках годового цикла.

Морфологического разнообразие. Модель изменчивости черепа *L. lutra* на уровне вида имеет три параметра порядка в случае изменчивости размеров и два – в случае пропорций черепа (Табл. 1). Изменчивость подавляющего числа промеров сильно скоррелирована и связана с первым параметром E1. Размерность модели обусловлена относительно независимой изменчивостью всего двух промеров ширины черепа (12 и 15). Кроме этой общей модели, мы построили еще шесть аналогичных моделей для выборок из разных частей ареала: Центральная Европа (Австрия, Чехия, Словакия и Германия), Скандинавия (Норвегия, Швеция, Финляндия), европейская часть России, Приморье, Сахалин, Камчатка. Информационно-статистические параметры, характеризующие морфологическое разнообразие черепа выдры приведены в Табл. 2.

Данные Табл. 2 позволяют сформулировать следующие гипотезы. Выдры, обитающие на востоке северной Азии, по сравнению с выдрами, обитающими на территории Европы, характеризуются: 1) менее выраженным половым диморфизмом SSD 3.1, против 4.4), 2) более высоким разнообразием размеров черепа и высокой размерностью моделей изменчивости, 3) существенно более высоким разнообразием пропорций черепа.

Выше, в рамках исследования географической изменчивости размеров и пропорций черепа, было продемонстрировано определенное сходство в проявлениях этого феномена на востоке и западе Евразии. Мы протестировали гипотезу о влиянии климатических условий на величину параметров морфологического разнообразия черепа выдр. В качестве климатических переменных были взяты средние температуры января, июля и годовая сумма осадков. Оценку переменных проводили по климатической карте (Макунина 1985). «Грубость» значений климатических переменных соответствует «грубости» морфологических данных, агрегированных для значительных по площади территорий в географические выборки.

Наиболее устойчивая связь была обнаружена между параметрами разнообразия Hs и MOs с температурами июля и суммой осадков (Рис. 12). В условиях жаркого лета величина показателя разнообразия (энтропии) снижается. В противоположном направлении изменяется мера организованности изменчивости. Обилие осадков оказывает противоположное воздействие. Обнаруженные тренды демонстрируют одинаковую направленность на западе и востоке Северной Евразии. Этот результат подтверждает нашу гипотезу о существенной экологической обусловленности изменчивости размеров и пропорций черепа речной выдры.

На Рис. 13 для сравнения с речной выдрой приведены средние значения параметров морфологического разнообразия трех видов барсуков *Meles*, пяти видов рода хорьков и ласок (*Mustela*) и песца из континентальной части Евразии (*Vulpes* (= *Alopex*) l. *lagopus* (L., 1758)). Последний вид взят в качестве «внешней группы».

Вследствие большого числа независимых параметров порядка величина Hs выдры заметно превышает не только «норму» (Табл. 2) для этого параметра у млекопитающих (Пузаченко 2011), но и средние величины параметра для всех срав-

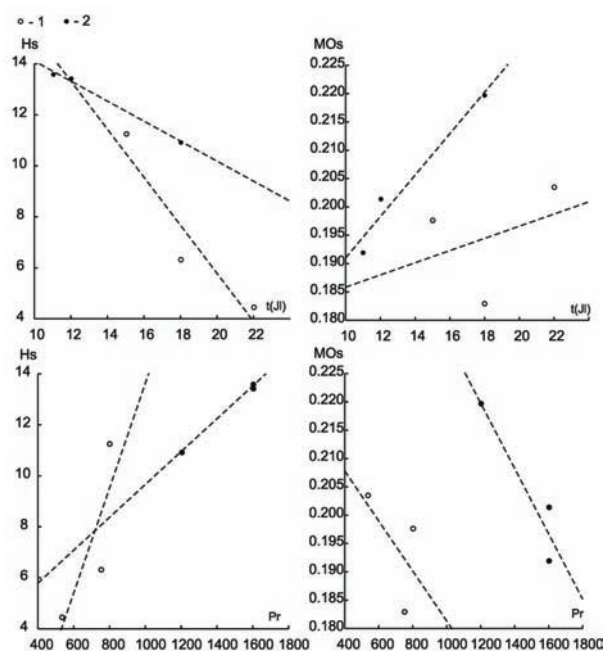


Рис. 12. Изменчивость параметров морфологического разнообразия (Hs, MOs) в зависимости от температуры в июле и годовой суммы осадков на западе (1) и востоке (2) ареала *Lutra lutra* в Северной Евразии

Fig. 12. The variability of the parameters of morphological diversity (Hs, MOs) of the skull depending from the temperature in July and annual precipitation in the west (1) and east (2) of the *Lutra lutra* range in the Northern Eurasia.

ниваемых таксонов. Минимальное разнообразие размеров черепа выявлено у барсуков рода *Meles*. Среднее значение показателя разнообразия изменчивости пропорций (Hf) черепа выдры практически соответствует «норме». Минимальное значение параметра Hf обнаружено у континентальных евразийских песцов. Нормированная на число параметров порядка энтропия (H_{s_d} , H_{f_d}) у выдры соответствуют «норме» или несколько выше ее.

На фоне других представителей семейства наибольшее своеобразие морфологической изменчивости выдры проявляется в отношении организованности изменчивости пропорций черепа (MO_f). Значение MO_f у выдры существенно превышает как «норму», так и величину этого параметра у видов рода *Meles* Brisson, 1762 и *Mustela* Linnaeus, 1758. При этом величина MOs выдры (организованность изменчивости размеров черепа) будучи высокой, не отличается от значений параметра у *Meles* и *Mustela*. Таким образом, при

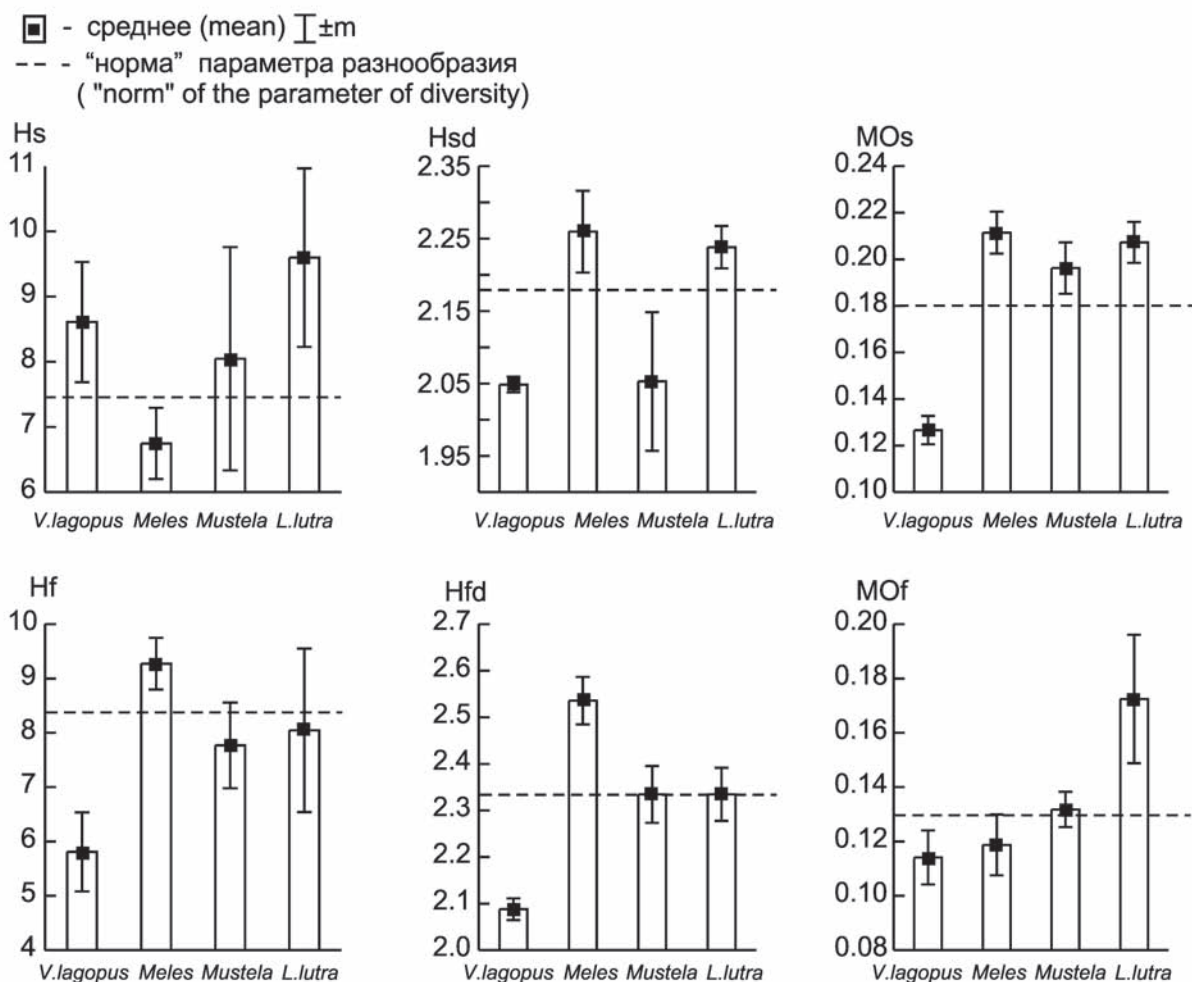


Рис. 13. Параметры морфологического разнообразия черепа *Lutra lutra* (см. Табл. 2), представителей Mustelidae (*Meles* – 3 вида, 5 подвидов; *Mustela* – 4 вида) и песца (*Vulpes lagopus*, Canidae).

Fig. 13. The parameters of the morphological diversity of the skull in *Lutra lutra* (see Table. 2), other Mustelidae (*Meles* – 3 species and 5 subspecies; *Mustela* – 4 species) and polar fox (*Vulpes lagopus*, Canidae).

относительно высоком уровне ограничений на варьирование размеров черепа (что свойственно и другим Mustelidae) у выдры обнаруживается также и очень высокий уровень ограничений на изменчивость пропорций черепа.

Высокая организованность изменчивости размеров черепа речной выдры не противоречит относительно высокому значению параметра Hs, величина которого определяется в основном числом независимых компонент этой изменчивости – параметров порядка. Выше (Табл. 2) было показано, что число параметров порядка в «западных» выборках (от 2 до 5) ниже, чем в «восточных»

(5–6). Размерность моделей изменчивости была связана с независимым от общих размеров черепа варьирование промеров, число которых заметно различалось у «западных» и «восточных» выборок: «Европейская часть России» и «Центральная Европа» – длина слухового пузыря, ширина височного сжатия; «Скандинавия» – длина слухового пузыря, ширина височного сжатия, расстояние между уровнями надглазничных отростков и наибольшего височного сжатия; «Приморье» – ширина височного сжатия, расстояние между уровнями надглазничных отростков и наибольшего височного сжатия, «косая» ширина моляра

M1, наибольшая ширина твердого нёба, ширина в клыках, наименьшая ширина твердого нёба; «Сахалин» – ширина височного сжатия, расстояние между уровнями надглазничных отростков и наибольшего височного сжатия, «косая» ширина моляра M1, высота черепа; «Камчатка» – расстояние между уровнями надглазничных отростков и наибольшего височного сжатия, длина и ширина слухового пузыря, межглазничная ширина, ширина височного сжатия, наименьшая ширина твердого нёба, «косая» ширина моляра M1, высота черепа и высота нижнечелюстной кости перед m1. Таким образом, более высокое морфологическое разнообразие черепа на востоке ареала по сравнению с западной частью, определяется частичной или полной «автономизацией» (от варьирования общих размеров черепа) изменчивости M1, твердого нёба, высоты черепа, а в одном случае – высоты нижнечелюстной кости.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Представленные результаты в целом подтверждают сложившиеся в литературе представления о внутривидовой структуре речной выдры (*Lutra lutra*). Несмотря на обширный палеарктический ареал, географическая изменчивость, как размеров, так и пропорций черепа этого вида выражена относительно слабо, особенно на севере ареала. Речная выдра Камчатки, в частности, не показала значительных морфометрических отличий. На юге ареала (Южная и Юго-восточная Азия) морфологическое разнообразие, вероятно, выше, что отражается и в формировании более дифференцированных географических рас, претендующих на статус подвидов. Кроме этого, так или иначе, выделяются островные популяции, среди которых японские выдры о. Хонсю (*L. l. nippon*) оказываются наиболее морфологически дифференцированными от континентальных популяций. Анализ митохондриальной ДНК указывает на их генетическую обособленность (Suzuki et al. 1996). В связи с этим отметим, что по нашим данным наименьшая морфологическая дистанция отделяет *L. l. nippon* от популяции с о. Хоккайдо. К настоящему времени выдры, населявшие Японские острова, считаются вымершими (Sasaki 2009).

Среди особенностей изменчивости черепа, обнаруженных в данной работе, следует особо отметить: 1) «симметрию» направлений варьирования

размеров и пропорций черепа к востоку и западу от бассейна Енисея; 2) прерывистость («разрыв») широтного тренда изменчивости черепа примерно между 50–55° с.ш. В первом случае можно предполагать явление экологической изменчивости, сходным образом проявившейся на противоположных оконечностях евразийского континента в процессе освоения видом этих частей рецентного ареала в конце позднего плейстоцена и в голоцене. Заметим, что западная и восточная группа различаются по частоте распределения в них морфотипов щечных зубов (Гимранов и Косинцев 2012). Эти различия могут быть связаны с расселением вида из разных рефугиумов Европы и Сибири, в которых в позднем плейстоцене сохранялись популяции с разным набором морфотипов. В качестве объясняющей гипотезы второго феномена можно высказать предположение о том, что прерывистость широтного градиента в настоящее время может быть индикатором расположения северной границы ареала распространения речной выдры в прошлом, а именно в ледниковый максимум позднего плейстоцена.

Согласно результатам данного исследования выдры среднего плейстоцена из центральной и юго-восточной Европы по размерам нижнего хищнического зуба не отличались от современных выдр *L. lutra*. Это косвенно свидетельствует о низкой изменчивости зубных параметров речной выдры не только в пространстве, но и во времени.

В литературе описаны некоторые случаи пространственно-временной изменчивости черепа современных выдр (Pertoldi and Loeschcke 2000; Yom-Tov et al. 2006, 2010). В Скандинавии норвежские выдры демонстрируют рост размеров черепа (прежде всего, ширины) вдоль широтного градиента, в соответствии с правилом Бергмана. Череп более мелких выдр с территории Швеции, напротив, уменьшается в направлении с юга на север. Кроме этого было обнаружено (Yom-Tov et al. 2006, 2010), что во второй половине XX века у всех исследованных популяций скандинавских выдр произошло увеличение размеров черепа. Авторы предположили, что это увеличение размеров обусловлено действием внешних факторов (включая улучшение экологических условий) таких как рост температуры окружающей среды и связанное с этим увеличение доступности пищевых ресурсов (удлинение безледного периода). В нашем исследовании был описан основной паттерн гео-

графической изменчивости черепа речной выдры на территории Евразии, который, вероятно, во многом может быть объяснен варьированием экологических условий. Чувствительность изменчивости черепа у данного вида к внешним условиям отразилась в определенной связи морфологического разнообразия и климатических переменных, как на западе, так и на востоке Евразии. В целом имеющиеся данные указывают на то, что выдра является удобным объектом исследования влияния внешних условий («управляющих переменных»; Хакен 1991) на морфологические параметры в масштабе «экологического времени». При этом оказывается важным, что на севере Евразии вид не образует подвидовых форм и характеризуется низким уровнем генетического разнообразия (по крайней мере, на территории Европы).

Величина полового диморфизма черепа речной выдры относительно невелика для Mustelidae, варьирует в достаточно широких пределах и подвержена географической изменчивости. Ранее географическая изменчивость полового диморфизма у речной выдры была показана в работе (Lynch et al. 1996) для западноевропейских островных и континентальных популяций. По уровню полового диморфизма речная выдра оказалась ближе всего к барсукам, что соответствует более ранним исследованиям (Wiig 1986). Вииг (Wiig 1986) полагает, что основные различия между полами у речной выдры связаны с пропорциями нижней челюсти и областью крепления шейной мускулатуры. Отметим, что по некоторым данным (Pertoldi and Loeschcke 2000), величина полового диморфизма у европейских популяций зависит от изменчивости размеров самцов и, вероятно, может меняться во времени (вековые изменения). В связи с этим мы формулируем гипотезу о дифференцированной чувствительности морфологии полов к изменению экологических условий. Согласно результатам данного исследования величина полового диморфизма в черепе выдры может быть связана с суровостью зимнего периода. Если наша гипотеза верна, то морфологическая изменчивость самцов должна демонстрировать более сильную связь с параметрами окружающей среды.

Наши данные по изменчивости черепа речной выдры показали сходство между экземплярами из северных территорий и типовым экземпляром *L. l. meridionalis* и не выявили различий между речными выдрами Европы и Кавказа (Северный

Кавказ, Грузия, Армения). Различия в окраске между последними выражены слабо, преимущественно в некотором ее осветлении у кавказских зверей. Поэтому наши данные позволяют отнести речную выдру с Северного и Южного Кавказа к номинативному подвиду *L. l. lutra*. Таксономический статус таксона *L. l. meridionalis*, описанного из окрестностей Тегерана (Огнев 1931), остается неясным, но его, скорее всего, следует считать младшим синонимом номинативного подвида.

Среднеазиатская выдра (*L. l. seistanica*), напротив, хорошо отличается от номинативного подвида и по пропорциям черепа, и по окраске волосяного покрова. Западная граница распространения подвида простирается до Палестины (Pohle 1919; Harrison 1968). Это подтверждает и экземпляр ЗИН С.3249 с истоков р. Иордан, который, в противоположность утверждению Огнева (1931, с. 529), имеет светлую окраску и слабо двухцветный хвост: сверху он окрашен как спина, снизу белесый.

Подтвержденный в этой работе относительно низкий уровень географической изменчивости речной выдры на севере ареала, вероятно, может быть соотнесен с низкой генетической изменчивостью. Исследования генетической изменчивости и филогеографии выдры находятся на начальной стадии. Однако уже известно, что популяции выдр из Южной, Западной, Средней, Восточной и Северной Европы характеризуются очень низким уровнем генетического разнообразия по самым вариабельным для млекопитающих участкам митохондриальной ДНК и отсутствием филогеографического паттерна (Cassens et al. 2000; Ferrando et al. 2006). На этом основании была высказана гипотеза о едином позднеплейстоценовом европейском рефугиуме, из которого происходило последующее (видимо, очень быстрое) восстановление европейского ареала выдры. Примечательно почти полное отсутствие ископаемых остатков *Lutra lutra* позднеплейстоценового возраста в Европе за пределами Средиземноморья (Willemssen 1992). В Азии позднеплейстоценовые находки выдры известны из Японии (местонахождение Кюшу (Kyushu); Sasaki 2009). Здесь, по-видимому, было несколько рефугиумов, откуда звери начали расселяться в послеледниковое время. Основываясь на результатах исследования морфологической изменчивости, мы в данной работе формулируем гипотезу о том, что в восточной и южно-азиатской

частях ареала речной выдры может быть обнаружен более высокий уровень генетического разнообразия, чем в западных частях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Остеологические коллекции предоставили и помогли в работе с ними Г.И. Баранова (ЗИН), С.В. Крускоп и И.Я. Павлинов (ЗММУ), Г.А. Воронов (ИМГЮС), В.В. Титов (АМЗ), Н. Манасерян (ИЗА), Т.В. Крахмальская, Д.В. Иванов и Е.М. Писанец (НПМК), А.Е. Зыков (ЗМКУ), Р. Кирш (R. Kirsch; MNHN), П. Бенда, Я. Вагнер и С. Чермак (P. Benda, J. Wagner and S. Chermak; NMP), Я. Хамп (J. Chamr; IVBB), Б. Херциг и А. Библ (B. Herzig and A. Bibl; NHMW), проф. Г. Рабедер и М. Пачер (Prof. G. Rabeder and M. Pacher; IPW), Л. Дален и Д. Калтхоф (L. Dalén and D. Kalthoff; NRS), Х. Эндо и Н. Коно (H. Endo and N. Kohno; NSMT), проф. Р. Масуда и Х. Ишикава (Prof. R. Masuda and H. Ichikawa; MNUS). Всем перечисленным лицам авторы выражают свою искреннюю признательность. С.В. Барышникова (ЗИН) ассистировала при измерениях черепов. Это исследование было поддержано коллекционным грантом Министерства образования и науки Российской Федерации и грантом Российского фонда фундаментальных исследований (№ 10-05-00111-а).

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов А.В. и Пузаченко А.Ю. 2006. Географическая изменчивость черепа и систематика палеарктических барсуков (Mustelidae, *Meles*). *Зоологический журнал*, 85(5): 641–655.
- Абрамов А.В. и Пузаченко А.Ю. 2007. О вероятной гибридизации между *Meles meles* и *Meles leucurus* (Carnivora, Mustelidae) на границе видовых ареалов в Западном Тянь-Шане. Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции. Нальчик, 13–18 августа 2007 г. Товарищество научных изданий КМК, Москва: 4–7.
- Абрамов А.В. и Пузаченко А.Ю. 2007. Систематика и изменчивость барсуков рода *Meles* (Mammalia, Carnivora). Отчетная научная сессия ЗИН РАН по итогам работ 2006 г. Тезисы докладов (11–13 апреля 2007, Санкт-Петербург): 6–7.
- Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С. и Мешалкин Л.Д. 1989. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. Финансы и статистика, Москва, 607 с.
- Барышников Г.Ф. и Пузаченко А.Ю. 2009. Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, Carnivora) с Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил. *Труды Зоологического института РАН*, 313(2): 119–142.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф. и Банников А.Г. 1967. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2, ч. 1. Морские коровы и хищные. Высшая школа, Москва, 1004 с.
- Гимранов Д.О. и Косинцев П.А. 2012. Географическое распределение морфотипов зубов речной выдры (Carnivora, Mustelidae, *Lutra lutra* L., 1758) в Северной Евразии. *Доклады Академии наук*, 443(1): 130–131.
- Дэйвисон М. 1988. Многомерное шкалирование: Методы наглядного представления данных. Пер. с англ. В.С. Каменского. Финансы и статистика, Москва, 254 с.
- Климонтович Ю.Л. 2002. Введение в физику открытых систем. Янус-К, Москва, 284 с.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю. и Агаджанян А.К. 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora). *Зоологический журнал*, 82(7): 839–851.
- Макунина А.А. 1985. Физическая география СССР. Издательство Московского университета, Москва, 296 с.
- Марков Ю.Г. 1982. Функциональный подход в современном научном познании. Наука, Новосибирск, 255 с.
- Огнев С.И. 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. Главнаука, Москва–Ленинград, 776 с.
- Павлинов И.Я. 1977. Возрастные изменения черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia: Mustelidae) в позднем постнатальном периоде развития. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 82(5): 33–50.
- Павлинов И. Я. 2010. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики. *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, 49: 343–388.
- Пузаченко А.Ю. 2000. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры морфологической изменчивости. Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сборник статей. Москва: 137–140.
- Пузаченко А.Ю. 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов. *Зоологический журнал*, 80(3): 1–15.
- Пузаченко А.Ю. 2011. Информационные переменные морфометрического разнообразия млекопитающих. Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы международного совещания (IX Съезд Териологического общества при РАН). Товарищество научных изданий КМК, Москва: 384.
- Пузаченко А.Ю. и Загребельный С.В. 2008. Изменчивость черепа песцов *Alopex lagopus* L. (Carnivora, Canidae) Евразии. *Зоологический журнал*, 87(9): 1106–1123.

- Россолимо О.Л. и Павлинов И.Я. 1974.** Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы (*Martes martes* L.: Mammalia, Mustelidae). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, **79**(6): 23–35.
- Строганов С.У. 1962.** Звери Сибири. Хищные. Издательство АН СССР, Москва, 459 с.
- Хакен Г. 1991.** Синергетика. Мир, Москва, 404 с.
- Abramov A.V. and Puzachenko A.Yu. 2005.** Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae). *Zoologischer Anzeiger*, **244**: 11–29.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Yu. and Wiig Ø. 2009.** Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **157**: 433–450.
- Abramov A.V. and Puzachenko A.Yu. 2009.** Spatial variation of sexual dimorphism in the Siberian weasel *Mustela sibirica* (Mustelidae, Carnivora). *Russian Journal of Theriology*, **8** (1): 17–28.
- Barysnikov G.F. and Puzachenko A. Yu. 2011.** Craniometrical variability of cave bears (Carnivora, Ursidae). *Quaternary International*, **245**: 350–368.
- Barysnikov G.F., Puzachenko A.Yu. and Abramov A.V. 2003 (2002).** New analysis of variability of cheek teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*). *Russian Journal of Theriology*, **1**(2): 133–149.
- Cassens I., Tiedemann R., Suchentrunk F. and Hartl G.B. 2000.** Mitochondrial DNA Variation in the European Otter (*Lutra lutra*) and the Use of Spatial Autocorrelation Analysis in Conservation. *The Journal of Heredity*, **91**(1): 31–35.
- Ellerman J.R. and Morrison-Scott T.C.S. 1951.** Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. British Museum (Natural History), London. 810 p.
- Ferrando A., Ponsa M., Marmi J. and Domingo-Roura X. 2004.** Eurasian otters, *Lutra lutra*, have a dominant tDNA haplotype from the Iberian Peninsula to Scandinavia. *The Journal of Heredity*, **95**(5): 430–435.
- Foote M. 1990.** Nearest-neighbor analysis of trilobite morphospace. *Systematic Zoology*, **39**(4): 371–382.
- Goldman E.A. 1936.** A new otter from Kamchatka. *Journal of Mammalogy*, **17**: 164.
- Harrison D.L. 1968.** The Mammals of Arabia. Vol. 2. Ernest Benn Limited, London, 380 p.
- Lynch J.M., Conroy J.W.H., Kitchener A.C., Jefferies D.J. and Hayden T.J. 1996.** Variation in cranial form and sexual dimorphism among five European populations of the otter *Lutra lutra*. *Journal of Zoology*, **238**(1): 81–96.
- Pertoldi J. and Loeschcke V. 2000.** Craniometrical variability and developmental stability. Two useful tools for assessing the population viability of Eurasian otter (*Lutra lutra*) populations in Europe. *Biological Journal of Linnean Society*, **70**: 309–323.
- Pocock R.I. 1941.** The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Mammalia. Vol. 2. Taylor and Francis, London, 503 p.
- Pielou E.C. 1966.** The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, **3**: 131–144.
- Pohle H. 1919.** Die Unterfamilie des Lutrinae. *Archiv für Naturgeschichte*, **85A**: 1–247.
- Sasaki H. 2009.** *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758). In: D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M.A. Iwasa and T. Saiton (Eds.). The Wild Mammals of Japan. Kyoto, Shoukadoh: 254–255.
- Shannon C.E. 1948.** A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, **27**: 379–423, 623–656.
- Sotnikova M. and Titov V. 2009.** Carnivora of the Tamaian faunal unit (the Azov Sea area). *Quaternary International*, **201**: 43–52.
- Suzuki T., Yuasa H. and Machida Y. 1996.** Phylogenetic position of the Japanese river otter *Lutra nippon* inferred from the nucleotide sequence of 224 bp of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Zoological Sciences*, **13**: 621–626.
- Thenius E. 1965.** Die Carnivoren-Reste aus dem Altpleistozän von Voigtstedt bei Sangerhausen in Thüringen. *Paläontologische Abhandlungen*, **A2**(2/3): 537–564.
- Wiig Ø. 1986.** Sexual dimorphism in the skull of minks *Mustela vison*, badgers *Meles meles* and otters *Lutra lutra*. *Biological Journal of Linnean Society*, **87**: 163–179.
- Willemsen G.F. 1992.** A revision of the Pliocene and Quaternary Lutrinae from Europe. *Scripta geologica*, **101**: 1–115.
- Wozencraft W.C. 2005.** Order Carnivora. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder (Eds.). Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Ed. 3. The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 523–628.
- Yom-Tov Y., Heggberget T.M., Wiig Ø and Yom-Tov S. 2006.** Body size changes among otters, *Lutra lutra*, in Norway: the possible effects of food availability and global warming. *Oecologia*, **150**(1): 155–60.
- Yom-Tov Y., Roos A., Mortensen P., Wiig Ø., Yom-Tov S. and Heggberget T.M. 2010.** Recent changes in body size of the Eurasian otter *Lutra lutra* in Sweden. *AMBIO*, **39**: 496–503.

Представлена 14 июня 2012; принята 30 августа 2012.