

УДК 574.3:575.2:576.3

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ДЛИТЕЛЬНОЙ СЕЛЕКЦИИ ЛИНИЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOGALE VISON SCHREBER, 1777*) ПО ПРИЗНАКАМ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ: ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВЫЕ АСПЕКТЫ

© 2024 г. А. Г. Васильев^{1, *}, М. В. Чибиряк¹, М. А. Некрасова²,
М. А. Степанова^{2, 3}, О. В. Трапезов^{2, 4, **}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

²Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН
пр. акад. Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090 Россия

³Новосибирский государственный аграрный университет
ул. Добролюбова, 160, Новосибирск, 630039 Россия

⁴Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 1, Новосибирск, 630090 Россия

*E-mail: vag@ipae.uran.ru

**E-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 10.02.2024 г.

После доработки 10.08.2024 г.

Принята в печать 23.11.2024 г.

Со времен Чарльза Дарвина изучение механизмов доместикации животных как модели быстрых эволюционных преобразований имеет общеприкладное значение. Методы геометрической морфометрии (ГМ) позволяют оценить морфогенетические изменения, происходящие при доместикации. На примере экспериментальных линий американской норки *Neogale vison*, селектированных на агрессивное и ручное поведение, с помощью методов ГМ между ними установлены существенные различия по центроидным размерам и форме нижней челюсти. В качестве контролей использовали клеточных неселектированных и диких норок канадской популяции. Селекция привела к увеличению центроидных размеров мандибул у агрессивных и их уменьшению у ручных норок. Наибольшие различия по форме мандибул с учетом зубного ряда проявились между линиями агрессивных и ручных норок, а половые различия выражены в меньшей мере. Дестабилизация развития мандибул, косвенно оцененная по величине объема внутригруппового морфопространства (V_m) вдоль первых трех канонических осей, оказалась наиболее выражена у самцов и самок линии ручных норок, что прямо согласуется с теорией дестабилизирующего отбора Д.К. Беляева. Наименьшие значения V_m у обоих полов линии агрессивных норок также отражают ограничение нормального развития. Таким образом, после 16–17 поколений селекции норок на агрессивное и ручное поведение обнаружены морфогенетические эффекты, выраженные в дивергенции формы их нижней челюсти, сопровождающиеся дестабилизацией развития и отражающие высокую скорость экспериментальной доместикации (по Д.К. Беляеву). Дифференциация линий агрессивных и ручных американских норок по форме мандибул превышает уровень половых различий и сопоставима со степенью морфологического расхождения между клеточными и дикими канадскими особями вида. Она сопровождается морфологическим хиатусом и формально близка к подвидовому рангу внутривидовых морфологических различий (речь не идет о “рукотворных” подвидах) по сравнению с морфологической дивергенцией американской норки от другого вида — колонка *Mustela sibirica*. Морфогенетические эффекты селекции американской норки по оборонительной реакции на человека демонстрируют высокий адаптационный и эволюционный потенциалы этого инвазивного вида.

DOI: 10.31857/S0044459624060016, EDN: TREKRX

Начиная с работ Дарвина (Darwin, 1868), изучение механизмов domestikации животных как модели быстрых эволюционных преобразований имеет общебиологическое значение. В первую очередь это обусловлено необходимостью моделирования и выявления процессов быстрой эволюции видов при снижении ценотического контроля из-за усиления антропогенного воздействия на естественные сообщества в сочетании с климатогенными изменениями и инвазиями чужеродных видов (Дгебуадзе, 2014). Домestikация видов в составе биоты некоторыми авторами рассматривается как один из аспектов прямого и косвенного антропогенного влияния на биоту (Kaiser et al., 2015).

Проблема domestikации животных и связанных с ней морфологических изменений привлекала внимание многих исследователей (Беляев, 1972; Belyaev, 1979; Трут, 1981; Беляев, Трут, 1989; Трапезов, 2012; Kaiser et al., 2015; Singh et al., 2017). В исследованиях научной школы Д.К. Беляева (Трапезов, 1987; Беляев, Трут, 1989; Харламова и др., 2000; Трут и др., 2021) обосновано влияние отбора по признакам оборонительного поведения на изменчивость ряда видов млекопитающих: серебристо-черная лисица *Vulpes vulpes fulvus* (Canidae: Carnivora), серая крыса *Rattus norvegicus* (Muridae: Rodentia) и американская норка *Neogale vison* Schreber, 1777 (Mustelidae: Carnivora).

Д.К. Беляев считал, что геном может действовать в стрессовых условиях как система, способная продуцировать изменчивость (Belyaev, 1979). Результаты экспериментальной domestikации привели Д.К. Беляева к идее *дестабилизирующего отбора* как антитезы отбора стабилизирующего (Belyaev, 1979). Существо его концепции заключалось в том, что движущий отбор, направленный на признаки, изменчивость которых в сильной степени сопряжена с изменчивостью функционального состояния регулятивных систем онтогенеза, обладает дестабилизирующей функцией.

При domestikации лисиц в результате селекции известны появление пегости в окраске, изменение формы хвоста и ушей, изменение вокализации, гормонального фона, а также размеров и пропорций черепа (Трут и др., 1991, 2021; Трапезов, 2012). “Домestikационный синдром” как комплекс морфологических признаков, типичных для domestikцированных животных, обсуждается со времен Дарвина (Darwin, 1868). В последнее время предполагается, что гормональные и морфогенетические изменения, возникающие при domestikации, связаны с ранним

формированием клеток нервного гребня (NCC — neural crest cell), при изначальном дефиците которых, вероятно, развивается “домestikационный синдром” (Wilkins et al., 2014), причем прекурсивно затрагивается развитие ряда тканей, включая пигментные клетки, а также надпочечник, зубы и кости лицевой части черепа.

Интродукция американской норки (*Neogale vison*) из разных районов Канады и США в Европу ради получения новых пушно-меховых ресурсов привела к формированию устойчивых локальных популяций этого чужеродного вида в новых условиях (Данилов, Туманов, 1976; Кораблев и др., 2018; Gálvez-López et al., 2022). При этом изменился состав автохтонных сообществ и резко сократилась численность популяций некоторых аборигенных видов. Американская норка, ставшая конкурентом европейской норки *Mustela lutreola* (Mustelidae: Carnivora), во многих местах вытеснила этот аборигенный автохтонный вид (Maran et al., 1998; Pödra et al., 2013; Кораблев и др., 2018).

Микроэволюционный потенциал американской норки и ее способность к быстрым селективным изменениям можно оценить на животных, содержащихся на зверофермах. Подходящей моделью для решения этой задачи могут служить линии *N. vison*, созданные на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН (г. Новосибирск) путем длительной селекции по признакам оборонительного поведения. В итоге проведенного отбора на агрессивное и ручное поведение у американской норки проявились изменения в окраске мехового покрова (Трапезов, 1987, 2012), напоминающие сходные явления у аналогичных линий серебристо-черных лисиц (Трут и др., 2021). На начальной стадии селекции для агрессивных и ручных норок были выявлены межлинейные изменения размеров осевого черепа и нижней челюсти (Харламова и др., 2000).

Межлинейные различия отражают главным образом результаты селекции по признакам оборонительного поведения норок, т.е., с одной стороны, формирование агрессивной линии, а с другой — линии с выраженными свойствами “доместицированных” особей. Известно, что у дикой американской норки достаточно велики половые различия (Gálvez-López et al., 2022). Поэтому планировалось оценить, каковы по сравнению с ними межлинейные различия, а также изменяется ли у клеточных линий селектированных животных степень полового диморфизма по сравнению с неселектированными.

Нерешенными остались также вопросы о том, в какой мере и в каком направлении изменился морфогенез экспериментальных групп американских норок после длительной селекции по признакам оборонительного поведения, и каков размах этих морфологических изменений по сравнению с различиями между клеточными и дикими формами, а также заведомо другими видами куньих.

Подчеркнем, что ответы на поставленные вопросы крайне важны в общебиологическом отношении, поскольку разные виды могут быть подвержены доместикизации в разной степени (Lord et al., 2020; Трут и др., 2021). В настоящее время еще недостаточно известно, каковы морфогенетические проявления этих изменений у американской норки (Gálvez-López et al., 2022). До сих пор не ясно, насколько общи эффекты, наблюдаемые при “доместикационном синдроме” (Wilkins et al., 2014) как для американской норки, так и ряда других доместичированных видов млекопитающих.

В последние десятилетия в биологии широко применяются методы геометрической морфометрии (ГМ) (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Singh et al., 2017), позволяющие отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов. ГМ допускает возможность морфогенетической интерпретации морфологических изменений конфигурации объектов (Zelditch et al., 2004; Sheets, Zelditch, 2013). Это позволяет применить методы ГМ для оценки морфогенетических изменений на примере нижней челюсти экспериментальных линий американских норок. Выбор нижней челюсти в качестве объекта исследования обусловлен тем, что селекция на агрессивное и ручное поведение неизбежно должна была ее затронуть, поскольку сила укуса, а следовательно, проявление агрессии во многом зависят от конфигурации мандибулы и ее зубного ряда (Gálvez-López, Cox, 2022). Селективный процесс часто приводит к морфогенетическим перестройкам, поэтому важно оценить, в какой степени стабилен процесс развития морфологических структур у экспериментальных линий норок по сравнению с неселектированными животными.

Цель работы — оценить соотношения межлинейных и половых различий при сравнении изменчивости размеров и формы нижней челюсти по итогам селекции американской норки на агрессивное и ручное поведение с линией

неселектированных (контрольных) особей, используя методы геометрической морфометрии. Основным интересом состоял в оценке направлений и размаха морфогенетических изменений, связанных с селекцией и доместикацией вида, а также в сопоставлении размаха изменений экспериментальных клеточных линий американской норки с величиной ее удаления в морфопространстве от дикой канадской популяции и заведомо другого вида (колонка) при оценке фенотипической пластичности и микроэволюционного потенциала вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужила краниологическая коллекция, полученная в ходе работ по селекции линий американской норки на агрессивное и ручное поведение на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН под руководством д.б.н. О.В. Трапезова, а также линия контрольных неселектированных животных (см. Трапезов, 1987, 2012). Селекция по признакам оборонительного поведения через 16–17 поколений привела в одном направлении к формированию линии агрессивных норок, а в противоположном — к линии ручных. Параллельно поддерживалась линия неселектированных клеточных особей. Общий коллекционный материал представлен 436 экз., но в данной работе использовали 180 экз. нижних челюстей особей клеточного разведения. Случайным образом из имеющейся большой музейной коллекции в каждой из трех линий были сформированы выборки, разделенные по полу и равные по числу наблюдений ($n = 30$).

В качестве контрольной группы, относительно которой можно судить о направлениях селективных преобразований морфогенеза американских норок, использовали клеточных неселектированных животных, содержащихся одновременно с экспериментальными линиями. Это позволяет выявить направления их фенотипических изменений и степень взаимной дифференциации в морфопространстве, т.е. иметь условные точки отсчета селективных изменений для агрессивных и ручных самцов и самок *N. vison*. Все особи клеточного содержания являются сеголетками, однородны в возрастном отношении (7 мес.) и получены в одном и том же сезоне (ноябрь). Известно, что в возрасте 7 мес. особи обоих полов у американской норки уже во многом приближаются по размерам и пропорциям к зрелым особям. Выборки клеточных

самцов и самок неселектированных сеголеток были сформированы параллельно в том же возрасте. Дополнительным контролем послужила выборка самцов диких американских норок, добытая в 1933 г. в провинции Альберта (Wood Buffalo Park, Conibear Lake) в Канаде (число изученных мандибул $n = 20$) в возрасте от 1+ до 3+. Коллекция была передана в музей ИЭРиЖ УрО РАН в конце 50-х годов XX века при обмене с Национальным музеем Канады. Этот материал позволяет оценить степень изменения размеров и формы мандибул у клеточных американских норок по сравнению с одной из диких популяций вида.

При оценке “эволюционной значимости” морфологических различий между линиями селектированных клеточных норок необходимо было соотнести их также с размахом заведомо межвидовых различий. Для сравнения с американской норкой использовали серии мандибул сходных по возрасту взрослых самцов другого вида — колонка *Mustela sibirica* (Mustelidae: Carnivora) ($n = 20$). Материал добыт охотниками на Среднем Урале и передан в музей ИЭРиЖ УрО РАН в 50–60-х годах прошлого века. Сравнение клеточных самцов трех линий с самцами диких американских норок из Канады и самцами другого вида при случайном выравнивании всех выборок по числу наблюдений ($n = 20$) дает возможность корректно оценить относительный размах внутривидовой дифференциации линий *N. vison* относительно дивергенции от *M. sibirica*.

Общий дизайн работы предполагал два этапа сравнений. На первом этапе на равных по числу наблюдений ($n = 30$) выборках самцов и самок трех линий (агрессивных, неселектированных и ручных) клеточных американских норок мы планировали соотнести межлинейные и половые различия, отдельно анализируя изменчивость центроидных размеров и формы мандибул. При этом предполагалось провести межгрупповые сравнения центроидных размеров раздельно для выборок самцов и самок, используя однофакторный дисперсионный анализ, а далее на объединенном материале на основе двухфакторного дисперсионного анализа оценить соотношение влияния факторов “линия” (strain — S), “пол” (gender — G) и их взаимодействия ($S \times G$). Для оценки различий в изменчивости формы мандибулы использовали дискриминантный и канонический анализы. Последовательно оценили влияние факторов “пол” (дискриминантный анализ), “линия” (канонический анализ) и их

сочетанное влияние на изменчивость формы мандибул (канонический анализ). Оценки неустойчивости морфогенеза получили на основе сравнения объемов внутригруппового морфопространства (V_m) (Vasil'ev, 2021) на случайно выравненных по числу наблюдений ($n = 30$) выборках самцов и самок трех линий клеточных норок.

Второй этап работ предполагалось провести исключительно на выборках самцов, выравненных по числу наблюдений ($n = 20$), что было обусловлено ограниченной доступностью музейных материалов из природных популяций. При этом планировали соотнести размах морфологических различий между самцами клеточных линий агрессивных, ручных и неселектированных норок со степенью их дифференциации от самцов дикой канадской популяции американской норки, а также от выборки самцов другого вида — колонка. На данном этапе также использовали данные о центроидных размерах (дисперсионный анализ) и форме мандибул (канонический и кластерный анализы).

Цифровые фотографии нижней челюсти американских норок и колонка с буккальной стороны выполнили с помощью фотоаппарата Canon EOS6000, установленного на штативе, при разрешении 1809×1179 пикселей. На фотографиях ветвей нижних челюстей (рис. 1) разместили 23 метки-ландмарки (landmarks — LM), а также 25 полуландмарок (semi-landmarks — SM), соответствующих трем кривым (curves), и две масштабирующие ландмарки на делениях измерительной линейки (ruler). В программе MorphoJ 1.7a (Klingenberg, 2011) провели генерализованный прокрустов анализ (GPA) с применением метода наименьших квадратов (Rohlf, Slice, 1990). Процедура GPA включала суперимпозицию конфигураций ландмарок: трансляцию, масштабирование и ротацию с последующим вычислением прокрустовых координат (Procrustes coordinates). Косвенную оценку размеров мандибул выполнили на основе вычисления их центроидного размера (centroid size — CS) как квадратного корня из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из ландмарок (Rohlf, Slice, 1990). Для приведения к одному масштабу в программе CoordGen6f пакета IMP (Zelditch et al., 2004) использовали ландмарки, размещенные на делениях линейки, для представления CS в миллиметрах. Оценку вероятной аллометрии мандибул норок согласно существующим рекомендациям (Zelditch et al., 2004) выполнили

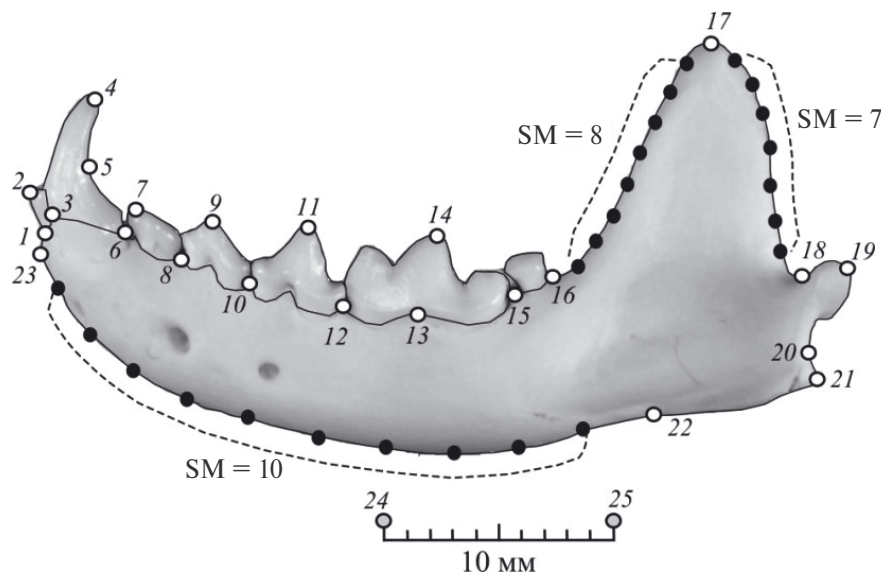


Рис. 1. Локализация меток-ландмарков – LM (1–23), полуландмарков – SM (черные кружки) и масштабирующих ландмарков (24–25) на фотографии нижней челюсти американской норки с буккальной стороны.

на основе регрессии первой главной компоненты (PC1) на значения натурального логарифма CS отдельно по каждой выборке самцов и самок в каждой линии. Межгрупповые различия конфигураций нижней челюсти и ее зубного ряда оценили на основе дискриминантного и канонического анализов прокрустовых координат.

Предварительно с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) оценили устойчивость расстановки оператором ландмарков и формирования кривых в виде полуландмарков, используя их повторное размещение. Показано, что между повторными расстановками как ландмарков, так и полуландмарков межгрупповые различия были статистически незначимы (для фактора повторной расстановки ландмарков $p = 0.5598$, для фактора повторного размещения полуландмарков вдоль кривых $p = 0.9995$, а при взаимодействии факторов – $p = 0.9972$). Полученный результат указывает на стабильность расстановки меток оператором и не требует использования усредненных значений координат ландмарков.

Поскольку два фактора изменчивости – “линия” (S) и “пол” (G) – могли оказывать параллельное влияние на ростовые процессы и во избежание влияния ошибки первого рода, мы применили двухфакторный дисперсионный анализ центроидных размеров (CS) мандибул между изученными линиями с учетом их половой принадлежности. Выраженность полового диморфизма

центроидного размера оценили по формуле: $SDM = |(x_F / x_M) - 1| \times 100$ (Россолимо, Павлинов, 1974), где x_F – среднее значение CS у самок, а x_M – у самцов.

По итогам канонического анализа вычисляли матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D), характеризующие степень дифференциации выборок. Для оценки степени половых различий при многомерном сравнении формы черепа использовали квадратируемые обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между выборками самцов и самок в каждой линии с оценкой их значимости. Дополнительно вычисляли матрицу Прокрустовых дистанций (Pd), по которой для каждой выборки рассчитывали средние меры уникальности – MMU (mean measure of uniqueness; Васильев, 2005). Оценку корреляции матриц D и Pd проводили на основе теста Мантеля (Mantel test). По матрице Pd на основе метода невзвешенного парного группирования выборок по средним значениям (UPGMA) выполнили кластерный анализ.

Для косвенной оценки уровня внутригрупповой нестабильности морфогенеза использовали показатель Vm – объем внутригруппового морфопространства (Vasil'ev, 2021), заключенного внутри выпуклой оболочки (convex hull; Blonder, 2018), построенной по множеству наружных краевых ординат конкретной группы. Данный метод дополняет хорошо известные методы оценки флуктуирующей асимметрии (FA)

как косвенной меры стабильности развития (Zakharov, 1992; Palmer, 1994). Расчет V_m проведен по значениям первых трех канонических переменных (CV1–CV3), вычисленных по прокрустовым координатам. Число наблюдений для выборок самцов и самок всех линий клеточных норок было предварительно выравнено после процедуры случайной выбраковки и в каждой из них составило $n = 30$. Поэтому показатель V_m позволяет получить сопоставимые между выборками характеристики рассеивания ординат особей в морфопространстве. Чем больше значение V_m и в большей мере наблюдается рассеивание их ординат в морфопространстве, указывающее на расширение веера морфогенетических траекторий (Vasil'ev, 2021), тем менее стабильно протекает развитие группы особей. В благоприятных условиях, т.е. при минимальном стрессе в процессе развития, величина V_m меньше, чем при неблагоприятных условиях.

Для вычисления объемов внутригруппового морфопространства (V_m) использовали надстройку (add-in) CalculateVolume (автор А.Г. Курсанов) для Microsoft Office Excel, написанную на основе встроенной MatLab функции convhull, позволяющей определить объем выпуклой оболочки конечного множества точек (3D convex hull). Вычислить V_m можно также на основе R-программы hypervolume (Blonder, 2019). Для оценки стандартной ошибки измерения V_m ($\pm SE$) применили технику ресэмплинга методом бутстрепа со случайным повторным замещением (bootstrap with replacement) объектов в выборках (Efron, Tibshirani, 1986) на основе 10 повторных циклов.

Однородность выборочных дисперсий определили с помощью теста Левена (Levene's test) для средних значений. При проведении традиционных дисперсионных анализов для проверки соответствия распределения переменных нормальному закону использовали W-тест Шапиро–Уилка (Shapiro–Wilk W-test). Для определения размера эффекта (effect size) применяли показатель η^2 Коэна (Cohen, 1992). При множественном сравнении выборок значимость различий оценили с помощью однофакторного и двухфакторного дисперсионных анализов (One-way and Two-way ANOVA), а также использовали непараметрический аналог ANOVA – H-тест Краскела–Уоллиса при сравнении объемов внутригрупповых морфопространств (V_m) выборок. Парные сравнения выполнили на основе апостериорного Q-теста Тьюки (post-hoc Tukey's Q-test), а при сравнении V_m – с помощью теста

Манна–Уитни (Mann–Whitney test). Для оценки соотношения вкладов факторов “линия”, “пол” и их взаимодействия в межгрупповую изменчивость вдоль канонических переменных применили метод непараметрического многомерного ANOVA (PERMANOVA). Расчеты выполнены на основе пакетов программ TPS (Rohlf, 2017a, b), PAST 4.12 (Hammer et al., 2001), MorphoJ 1.07a (Klingenberg, 2011) и IMP 6.0 (Zelditch et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Дифференциация клеточных американских норок после селекции: соотношение межлинейных и половых различий

1.1. Сравнение центроидных размеров нижней челюсти. Результаты сравнения величин центроидных размеров (CS) мандибул с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) между контрольными (неселектированными) и экспериментальными группами самцов и самок линий норок представлены на рис. 2. На основе однофакторного дисперсионного анализа значений CS самцов трех линий между ними установлены значимые различия ($F = 14.0$; d.f. = 2, 87; $p < 0.0001$; тест Левена – $p = 0.2795$; W-тест Шапиро–Уилка: 0.9819; $p = 0.2441$). При аналогичном сравнении CS между линиями самок также получены достоверные различия ($F = 25.3$; d.f. = 2, 87; $p < 0.0001$;

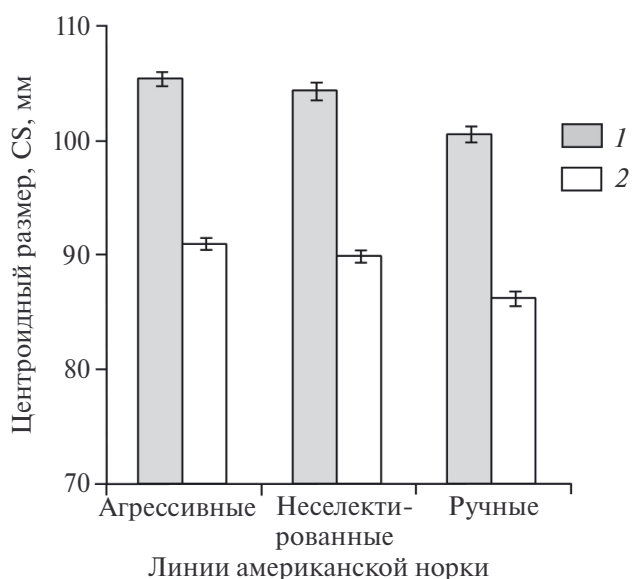


Рис. 2. Сравнение средних центроидных размеров CS (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$) между самцами (1) и самками (2) линий агрессивных, неселектированных и ручных клеточных американских норок.

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа центроидных размеров (CS) нижней челюсти самцов и самок линий агрессивных, ручных и неселектированных американских норок с учетом размера эффекта

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	<i>F</i>	Уровень значимости (<i>p</i>)	Размер эффекта (η^2)
Линия (S)	736.300	2	368.100	36.020	<0.0001	0.297
Пол (G)	9310.000	1	9310.000	911.100	<0.0001	0.841
S × G	0.016	2	0.008	0.001	0.9992	0.00001
Остаточная	1778.000	174	10.220			
Общая	11824.316	179				

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены значимые размеры эффекта.

тест Левена — $p = 0.5001$; W-тест Шапиро–Уилка: 0.9799 ; $p = 0.1786$). При парном сравнении значений CS между всеми вариантами выборок самцов и самок разных линий на базе апостериорного Q-теста Тьюки выявлены значимые различия, за исключением сравнений между парами агрессивных и неселектированных, как самцов — $Q = 1.593$ ($p = 0.5006$), так и самок — $Q = 2.23$ ($p = 0.2620$). Самки всех линий имели значимо меньший центроидный размер мандибул, чем самцы ($Q = 36.31$; $p < 0.0001$). Показатель полового диморфизма *SDM* для CS у агрессивных норок составил 13.65, у неселектированных — 13.82, а у ручных — 14.28.

В результате двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 1) установлено, что наибольшее влияние на изменчивость CS оказывает пол, причем доля дисперсии, обусловленной половым диморфизмом норок, составила 78.74% от общей дисперсии. Различия по CS между линиями были тоже значимы, а доля межгрупповой дисперсии составила 6.23%. Влияние взаимодействия факторов “линия” и “пол” ($S \times G$) оказалось пренебрежимо мало и незначимо (см. табл. 1). По принятой Коэном (Cohen, 1992) системе оценок, характеристики размера эффекта (effect size) между линиями превысили средний уровень ($\eta^2 = 0.297 > 0.15$), а половые соответствовали высокому уровню различий ($\eta^2 = 0.841 > 0.50$). Иными словами, различия центроидных размеров мандибул между линиями агрессивных, неселектированных и ручных животных выражены существенно меньше половых.

1.2. Сравнение формы нижней челюсти. Результаты оценки половых различий по форме нижней челюсти у клеточных американских норок, полученные с помощью линейного

дискриминантного анализа прокрустовых координат при сравнении групп самцов и самок (без учета их линейной принадлежности), представлены на рис. 3. В итоге дискриминантного анализа выявлены существенные половые различия по форме нижней челюсти (Лямбда Уилкса (Wilks's Λ) = 0.09393; $D = 6.3713$; T^2 Хотеллинга (Hotelling's T^2) = 1867.3; d.f._{1,2} = 95, 179; $F = 24.888$; $p < 0.0001$). Корректность классификации при

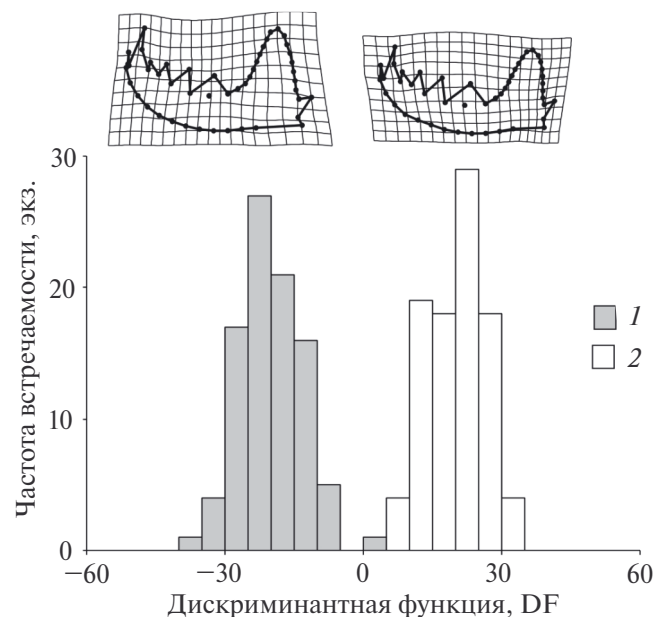


Рис. 3. Итоги линейного дискриминантного анализа (LDA) прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в выборках самцов (1) и самок (2) американской норки без учета принадлежности к линии. Контурные конфигурации мандибул (outlines), встроенные в сплайны деформационных решеток соответствуют гистограммам распределений сравниваемых выборок.

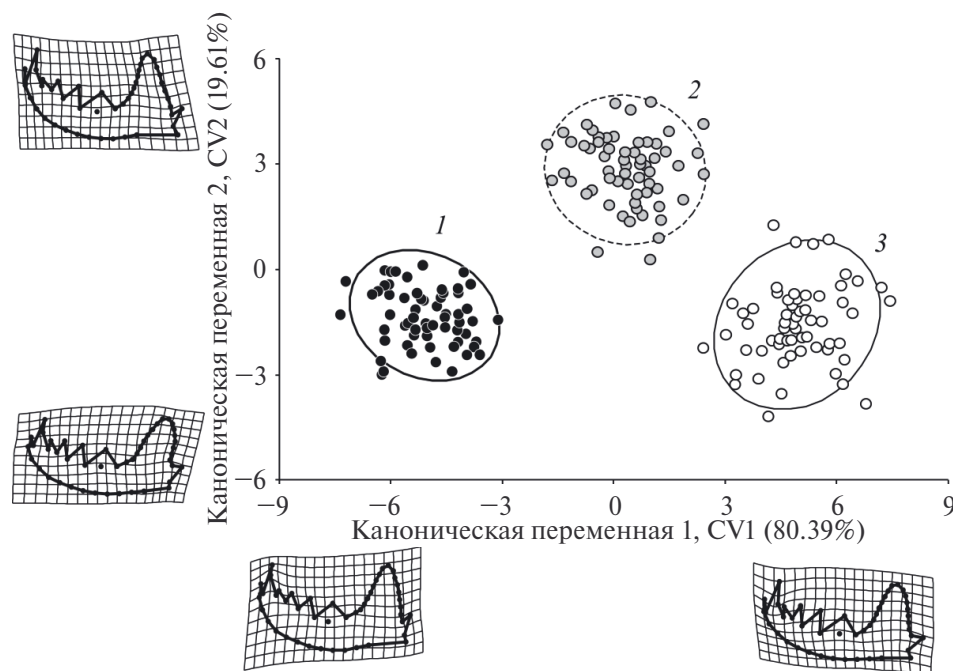


Рис. 4. Результаты канонического анализа (CVA) прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти линий агрессивных (1), неселектированных (2) и ручных (3) американских норок. Контурные конфигурации мандибул (outlines) соответствуют минимальным и максимальным значениям ординат вдоль канонических переменных на этом и последующих рисунках (коэффициент преувеличения (exaggeration coefficient) — 3.0).

дискриминации полов составила 99%, а после проведения процедуры кросс-валидационной (cross-validation) проверки на основе джекknife (jackknife) тестирования объектов она сохранилась высокой — 95.6%. На рис. 3 видно, что нижняя челюсть самцов имеет относительно более высокое тело, увеличенные клыки, смещенные в каудальном направлении угловой и сочленовный отростки и в краниальном направлении — венечный отросток. Мандибула самок отличается от таковой у самцов противоположными чертами строения и более грацильна.

Сравнение объединенных по полу выборок трех линий клеточных норок провели с помощью канонического анализа прокрустовых координат мандибул (рис. 4). Межгрупповая изменчивость вдоль обеих канонических переменных оказалась значимой ($p < 0.0001$). На рисунке видно, что эллипсоиды, объединяющие 95% внутригрупповой дисперсии линий норок, последовательно расположены вдоль первой канонической оси: слева — объединенная выборка агрессивных норок, в середине — неселектированных, а справа — ручных. Выборки практически не перекрываются, причем области рассеивания ординат агрессивных и ручных норок полностью разобщены в морфопространстве, т.е. между ними

наблюдается четкий морфологический hiatus. На рис. 4 видно, что форма мандибул и зубов агрессивных норок отличается от таковой у ручных относительно более высоким телом, удлиненным клыком и отклонившимся в дорзальном направлении сочленовным отростком. У ручных норок наблюдаются противоположные тенденции.

Результаты канонического анализа прокрустовых координат при оценке взаимной дифференциации формы нижней челюсти между самцами и самками разных линий клеточных норок в общем морфопространстве представлены в табл. 2. Межгрупповая изменчивость вдоль всех пяти канонических осей оказалась статистически значимой ($p < 0.0001$). В табл. 2 приведены соотношения значений центроидов выборок с учетом стандартных ошибок, а также величин межгрупповых дисперсий и оценок их значимости вдоль первых трех канонических переменных (CV1–CV3). Первые три канонические переменные характеризуют около 89.6% межгрупповой дисперсии, т.е. достаточно полно отражают основную изменчивость формы мандибул сравниваемых выборок. Результаты канонического анализа в виде взаимного размещения эллипсоидов выборок в общем морфопространстве представлены на рис. 5.

Таблица 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, отражающих изменчивость формы мандибул самцов и самок линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок вдоль первых трех канонических переменных

Линия, пол, статистические характеристики	Каноническая переменная		
	CV1	CV2	CV3
Центроиды выборок ($\pm SE$)			
АМ – агрессивные самцы	4.916 $\pm$ 0.163	2.480 $\pm$ 0.208	1.268 $\pm$ 0.166
АФ – агрессивные самки	5.274 $\pm$ 0.179	–2.424 $\pm$ 0.170	–3.545 $\pm$ 0.161
NМ – неселектированные самцы	–0.496 $\pm$ 0.179	4.410 $\pm$ 0.172	0.607 $\pm$ 0.168
NФ – неселектированные самки	0.091 $\pm$ 0.191	–4.326 $\pm$ 0.174	4.034 $\pm$ 0.209
ТМ – ручные самцы	–4.611 $\pm$ 0.210	2.789 $\pm$ 0.174	–0.704 $\pm$ 0.205
ТФ – ручные самки	–5.501 $\pm$ 0.158	–2.934 $\pm$ 0.184	–1.739 $\pm$ 0.168
Итоги канонического анализа			
Λ Уилкса (Wilks’s Λ)	0.0001	0.0012	0.0152
Собственные числа	18.8025	12.0971	6.0473
Доля дисперсии, %	45.58	29.32	14.66
Число степеней свободы (d.f.)	25	16	9
Критерий хи-квадрат (χ^2)	1712.05	1191.47	743.11
Уровень значимости	$p < 0.00001$	$p < 0.00001$	$p < 0.00001$

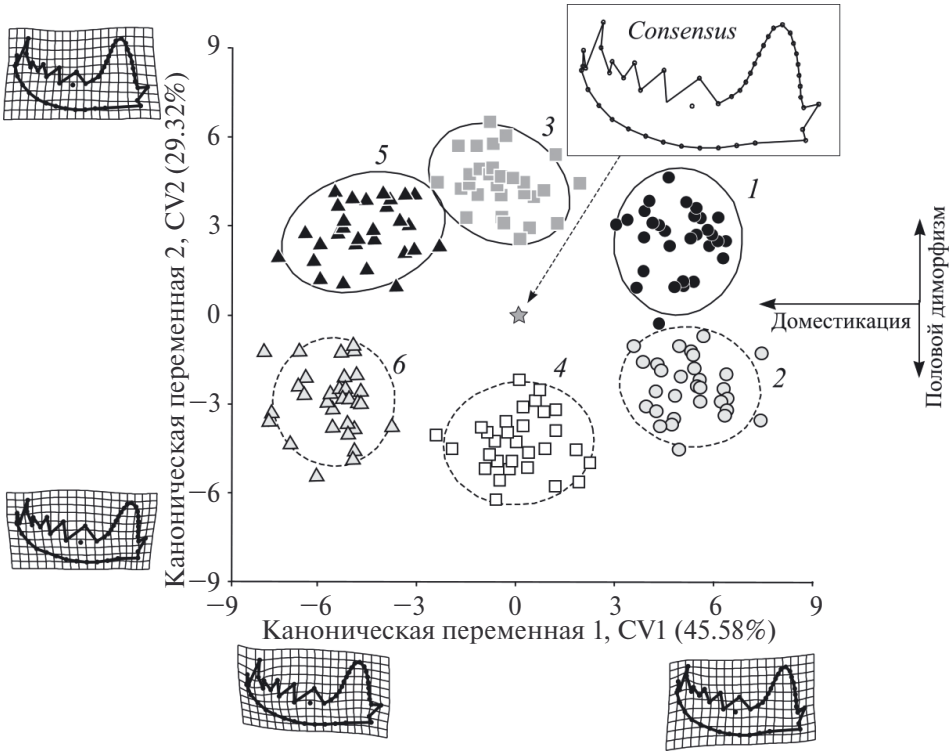


Рис. 5. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов (нечетные номера) и самок (четные номера) агрессивных (1, 2), неселектированных (3, 4) и ручных (5, 6) американских норок. Стрелки – направления межгрупповой изменчивости, соответствующие факторам “линия” и “пол”.

Таблица 3. Оценка значимости результатов непараметрического многомерного двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way PERMANOVA) канонических переменных (CV1–CV5), характеризующих различия в изменчивости формы мандибул самцов и самок линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	<i>F</i>	Уровень значимости (<i>p</i>)
Линия (S)	3892.30	2	1946.20	388.96	< 0.0001
Пол (G)	1922.20	1	1922.20	384.18	< 0.0001
Взаимодействие (S × G)	1116.70	2	558.34	111.59	< 0.0001
Остаточная (Residual)	870.60	174	5.00		
Общая (Total)	7801.80	179			

Таблица 4. Матрица обобщенных расстояний Махаланобиса (*D*) между выборками из линий агрессивных (самцов – AM, самок – AF), неселектированных (самцов – NM, самок – NF) и ручных (самцов – TM, самок – TF) американских норок (все дистанции статистически значимы – *p* < 0.0001)

Выборки норок	AM	AF	NM	NF	TM	TF
AM	0	7.847	7.989	10.021	10.474	12.484
AF	7.847	0	10.145	9.777	12.063	11.538
NM	7.989	10.145	0	9.856	6.432	9.844
NF	10.021	9.777	9.856	0	10.456	8.563
TM	10.474	12.063	6.432	10.456	0	7.010
TF	12.484	11.538	9.844	8.563	7.010	0

Вдоль первой канонической переменной (CV1), на которую пришлось около 45.6% межгрупповой дисперсии, проявились различия между линиями (см. табл. 2, рис. 5). Вторая каноническая ось (CV2), характеризующая 29.3% дисперсии, в основном отражает половые различия. Судя по знакам центроидов выборок (табл. 2), все центроиды агрессивных норок размещены в области положительных значений CV1, а у ручных – отрицательных. У всех групп самцов вдоль CV2 наблюдаются отрицательные величины центроидов, а у всех групп самок – положительные. Соответственно, все полигоны изменчивости групп самок расположены в верхнем ряду в области положительных значений CV2 (рис. 5). Вдоль третьей канонической переменной (CV3) проявились различия (около 14.7% дисперсии) между выборками самцов разных линий и одновременно выражена их нивелировка у соответствующих выборок самок.

Для общей оценки соотношения влияния данных факторов на проявление изменчивости формы нижней челюсти провели двухфакторный непараметрический многомерный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) всех пяти канонических переменных (CV1–CV5). Результаты анализа приведены в табл. 3. Из таблицы следует, что фактор “линия” (S) по совокупности

канонических переменных наиболее весомо влияет на изменчивость формы мандибул, а фактор “пол” (G) по величине воздействия ему уступает, о чем можно судить по соотношению долей, соответствующих факторам дисперсий (доля дисперсии, обусловленной фактором S – 49.89%, а фактором G – 24.64%). Интересно, что взаимодействие факторов (S × G) также значимо (доля его дисперсии – 14.31%), т.е. в данном направлении изменчивости половые различия по форме мандибул у представителей разных линий норок проявились по-разному.

В результате расчетов ни в одной из отдельно изученных выборок самцов и самок линий норок клеточного содержания значимой регрессионной зависимости между формой мандибулы (по PC1) и размерами центроида (CS) не обнаружили. Доли объясненной регрессии колебались при этом от 1.09 до 7.82%, а уровень их значимости – от *p* = 0.5754 до *p* = 0.1279, поэтому выявленные межгрупповые различия формы мандибул норок не обусловлены эффектами аллометрии.

На основе матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (табл. 4) оценены парные межгрупповые дистанции. Из таблицы следует, что при сравнении выборок как самцов, так и самок

наибольшие различия выявлены между линиями агрессивных и ручных норок, а неселектированные занимают между ними промежуточное положение. Половые различия по форме мандибулы у всех линий высоко значимы. Наибольшая степень полового диморфизма (табл. 4) обнаружена у неселектированных норок ($D^2 = 97.14$), наименьшая — у ручных ($D^2 = 49.14$), промежуточная по величине — у агрессивных ($D^2 = 61.58$).

1.3. Оценка объема внутригруппового морфопространства как показателя нестабильности развития. Результаты множественных межгрупповых сравнений объемов внутригрупповых морфопространств (Vm) вдоль первых трех канонических переменных, полученные отдельно для самцов и для самок трех линий клеточных американских норок на основе Н-теста Краскела—Уоллиса, представлены в табл. 5. В обоих случаях как у самцов, так и у самок выявлены значимые межгрупповые различия. У обоих полов минимальные средние значения Vm наблюдаются в линии агрессивных норок, а наибольшие — в линии ручных. Промежуточные средние значения Vm обнаружены в линии неселектированных клеточных норок. С помощью теста Манна—Уитни установлено, что как у самцов, так и у самок при множественном парном сравнении выборок все межлинейные различия по Vm статистически значимы (уровни значимости между выборками самцов: $p < 0.01349$ — $p < 0.00054$; между выборками самок: $p < 0.01598$ — $p < 0.00052$).

В итоге двухфакторного дисперсионного анализа значений Vm влияние фактора “линии” (S), “пола” (G) и их взаимодействия ($S \times G$) были также статистически значимыми ($p < 0.001$). Однако доля дисперсии, обусловленной влиянием фактора “линия”, составила 54.4%, т.е. оказалась существенно выше доли дисперсии за счет

влияния фактора “пол” — 14.2% и доли дисперсии, связанной с взаимодействием факторов — 7.1%.

2. Дифференциация клеточных и диких американских норок между собой и от другого вида — колонка (на примере самцов)

2.1. Центроидные размеры. При однофакторном дисперсионном анализе центроидных размеров мандибулы самцов трех линий клеточных особей, дикой канадской популяции и колонка выявлены значимые различия ($F = 117.1$; d.f. = 4, 95; $p < 0.00001$; тест Левена — $p = 0.1351$; W-тест Шапиро—Уилка: 0.9832; $p = 0.2339$). При множественном парном сравнении на основе Q-теста Тьюки установлено, что различия между всеми клеточными и дикой выборками американской норки обусловлены меньшими размерами нижней челюсти у линии ручных норок ($CS = 100.68 \pm 0.99$). В то же время самцы дикой канадской выборки близки по размерам мандибулы ($CS = 105.23 \pm 0.66$) к самцам линий агрессивных (105.25 ± 0.72) и неселектированных (103.89 ± 0.93) клеточных норок и статистически от них не отличаются (соответственно, $Q = 0.027$, $p = 0.9998$ и $Q = 1.609$, $p = 0.6678$). При этом данные выборки по размерам мандибул значимо (от $p = 0.0399$ до $p = 0.0014$) отличаются от более мелких самцов линии ручных норок. Размер нижней челюсти самцов колонка достоверно меньше по величине CS (85.58 ± 0.58) по сравнению со всеми сравниваемыми группами самцов американской норки ($p < 0.0001$).

2.2. Сравнение формы мандибул и иерархия отношений выборок по степени их морфологической дифференциации. Рассмотрим результаты сравнения по форме мандибулы самцов клеточных линий американской норки с выборками канадских диких самцов этого вида и самцов заведомо другого вида (колонка) с помощью

Таблица 5. Результаты сравнения объемов внутригрупповых морфопространств (Vm) на основе непараметрического Н-теста Краскела—Уоллиса раздельно для самцов и для самок клеточных линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок (приведены средние значения Vm с учетом стандартных ошибок $\pm SE$)

Линия клеточных норок	Самцы	Самки
Агрессивные	6.20 ± 0.51	9.27 ± 0.38
Неселектированные	8.49 ± 0.61	11.39 ± 0.23
Ручные	12.51 ± 0.54	12.52 ± 0.27
Н-тест Краскела—Уоллиса	22.01	22.08
Число степеней свободы (d.f.)	2	2
Уровень значимости (p)	< 0.0001	< 0.0001

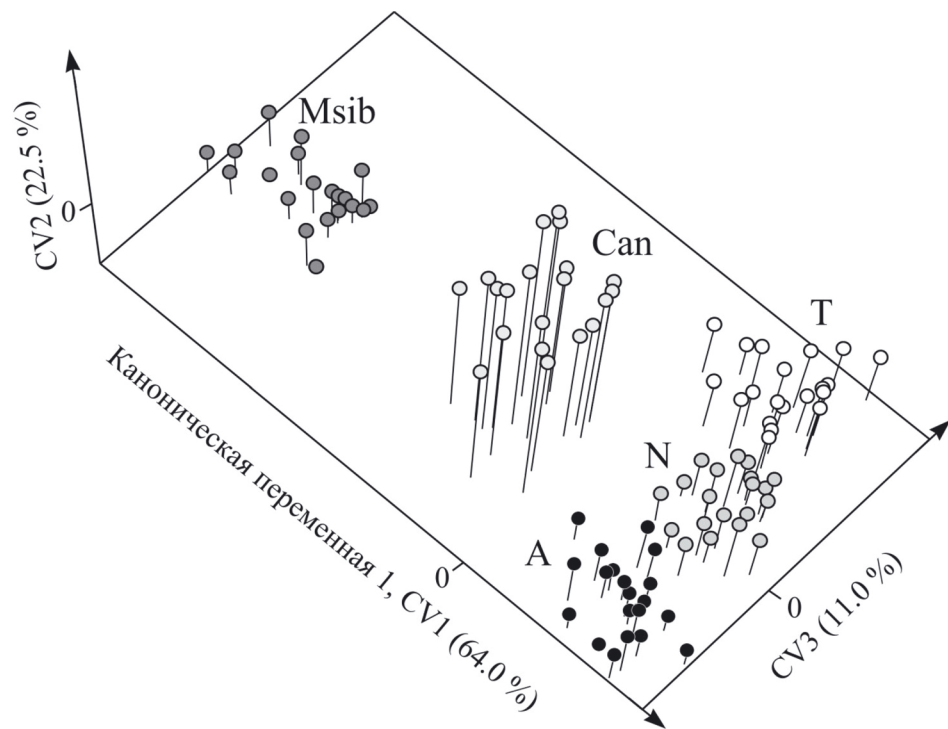


Рис. 6. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов клеточных линий агрессивных (A), неселектированных (N) и ручных (T) американских норок, дикой канадской популяции (Can) этого вида и другого вида — колонка (Msib).

канонического анализа (рис. 6). Из рисунка следует, что размах внутривидовых морфологических различий между клеточными самцами линий агрессивных и ручных американских норок достаточно велик. Он лишь немного меньше того уровня различий в морфопространстве, который проявился между всеми выборками самцов клеточных норок и самцами дикой канадской популяции этого вида. Степень дифференциации самцов колонка от выборок самцов клеточных и диких американских норок существенно превышает размах морфологических различий между последними (рис. 6).

Поскольку корреляция Мантеля между матрицами обобщенных расстояний Махаланобиса (D) и Прокрустовых дистанций (Pd) оказалась существенной ($R = 0.93$; $p = 0.017$), мы использовали в дальнейшем сравнении только матрицу Pd (табл. 6). Величина Pd между выборками агрессивных и ручных норок составила 0.0208, т.е. превысила значения Pd между агрессивными и неселектированными, а также ручными и неселектированными. Наименьшая Прокрустова дистанция выборки самцов диких канадских норок обнаружена с клеточными неселектированными самцами (0.0283), т.е. лишь немного

Таблица 6. Матрица Прокрустовых дистанций (Pd) по форме мандибул и мера средней уникальности (MMU) между выборками самцов агрессивных (A), неселектированных (N) и ручных (T) клеточных американских норок, диких самцов этого вида из Канады (Can) и другого вида — колонка (Msib) (все дистанции статистически значимы — $p < 0.001$)

Выборки	A	N	T	Can	Msib	MMU
A	0.000	0.0136	0.0208	0.0288	0.0557	0.0297
N	0.0136	0.000	0.0180	0.0283	0.0578	0.0294
T	0.0208	0.0180	0.000	0.0301	0.0492	0.0295
Can	0.0288	0.0283	0.0301	0.000	0.0507	0.0345
Msib	0.0557	0.0578	0.0492	0.0507	0.000	0.0534



Рис. 7. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы Прокрустовых дистанций (Pd) между выборками самцов клеточных линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок, дикой канадской популяции этого вида и другого вида — колонка. В узлах ветвления указаны значения статистической поддержки (%).

превысила дистанцию между наиболее дифференцированными линиями агрессивных и ручных норок.

Все выборки клеточных линий и дикой канадской популяции американской норки примерно в равной мере удалены от выборки другого вида — колонка. Мера средней уникальности (MMU) для выборки диких канадских норок 0.0345 близка к значению общей средней MMU , равной 0.0353, но меньше него, т.е. центроид этой выборки, располагаясь недалеко от центра общего морфопространства, смещен ближе к центроидам выборок клеточных норок своего вида (см. рис. 6). Показатель MMU , характеризующий уровень морфологического своеобразия (morphological disparity) другого вида — колонка, составил 0.0534.

На рис. 7. представлены результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы Прокрустовых дистанций (Pd). В структуре кластера выделились две клады, характеризующие выборки разных видов — американской норки и колонка. Клада американской норки разделилась на дифференцированную ветвь дикой канадской популяции и субкластер клеточных норок, в котором с относительно высокой статистической поддержкой обособленное положение заняла выборка ручных самцов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В рамках многолетнего и уникального по масштабам эксперимента, начатого под руководством Д.К. Беляева (Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989; Трапезов, 2012; Трут и др., 2021), который

был нацелен на воспроизведение процесса доместикизации у модельных видов млекопитающих, сделана попытка моделирования некоторых моментов эволюционного процесса и оценки связи отбора и изменчивости. Развитие Д.К. Беляевым представлений о роли поведения в механизмах одомашнивания диких животных явилось новой парадигмой в изучении процесса доместикизации и эволюции. Он полагал, что если под давление отбора попадает генетическая компонента, контролирующая поведение и тесно связанная с ключевыми регуляторными локусами, осуществляющими интеграцию развития как единого процесса, то такой отбор способен провоцировать возникновение фенотипических изменений не только в направлении своего действия, но и в других направлениях (Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989). Наибольшим может быть давление отбора на регуляторные системы организма и чаще проявляется в экстремальных стрессовых условиях. По его представлениям особый дестабилизирующий отбор приводит к увеличению изменчивости, дестабилизации исторически сложившихся паттернов морфогенеза, перестройке и становлению новых адаптивных признаков. Все эти аспекты наблюдались нами в данной работе при анализе изменчивости размеров и формы мандибул на примере экспериментальных линий американской норки.

Обсуждая результаты, полученные в нашем исследовании, следует отметить следующее. Центроидные размеры (CS) мандибул обоих полов у агрессивных клеточных норок в результате селекции возросли по сравнению с особями

контрольной линии неселектированных, а у ручных, напротив, уменьшились. Можно также заключить, что при общем уменьшении мандибул ручных норок у них проявилась тенденция к некоторому усилению полового диморфизма по ее центроидному размеру, а у агрессивных, напротив, — к уменьшению.

Ранее Сидорович с соавт. (Sidorovich et al., 1999) показали, что размеры черепа американских норок, полученных от пушно-меховых звероферм, были крупнее, чем у животных из природных популяций. Сходные выводы были ранее сделаны Линчем и Хайденом (Lynch, Hayden, 1995), изучавшими факторы генетического влияния на изменчивость формы черепа американской норки из диких популяций и фермерских звероводческих хозяйств. На нашем материале на первый взгляд не подтвердилось отмеченное другими авторами увеличение размеров клеточных норок по сравнению с дикими, а также установлено обратное явление — уменьшение CS, характерное для экспериментальной линии ручных. Установлено, что по центроидным размерам мандибул дикие норки не отличаются от агрессивных и неселектированных клеточных. Однако лишь ручные клеточные норки имели достоверно меньшие размеры CS по сравнению со всеми этими группами самцов.

Тем не менее наши результаты могут и не противоречить данным указанных авторов, поскольку имеют два возможных объяснения. В первую очередь можно предположить, что селекция на звероферме по признакам оборонительного поведения не была специально нацелена на общее увеличение размеров клеточных норок. Поэтому относительно большие размеры мандибул, сформировавшиеся в линии агрессивных норок, могут отражать лишь естественный процесс усиления коррелятивных связей размеров животных с их агрессивным поведением. В этом случае наши результаты не подтверждают приведенные выше данные других авторов. Другое объяснение видится более вероятным: относительно более молодые клеточные сеголетки (7 мес.) сравниваются с дикими канадскими норками несколько большего возраста (1–3+). Поэтому можно предположить, что при достижении клеточными норками такого же возраста, размеры их мандибул теоретически могли бы быть несколько больше, т.е. в этом случае могли подтвердиться выводы об относительно больших размерах клеточных норок по сравнению с дикими. Следовательно, наши данные пока не позволили решить эту задачу.

В недавних исследованиях (Gálvez-López et al., 2022; Gálvez-López, Cox, 2022) на основе методов геометрической морфометрии проведено сравнение центроидных размеров и формы черепа и нижней челюсти американской и европейской норок, включая животных из природных популяций. При этом были выявлены значимые половые различия по форме черепа и нижней челюсти у американской норки, что проявилось и в нашем сравнении по форме нижней челюсти. Обнаруженные нами половые различия по размерам нижней челюсти у клеточных норок, сохранившиеся в итоге селекции, подтверждают стабильность проявления полового диморфизма по центроидным размерам. Однако необходимо отметить, что соотношение межлинейных и половых различий по форме нижней челюсти в результате селекции изменилось в пользу межлинейных. Другими словами, размах различий по форме мандибулы между экспериментальными линиями агрессивных и ручных норок превысил размах половых различий между ними. Наибольшие межгрупповые различия в рассмотренном нами варианте канонического анализа самцов и самок клеточных линий пришлось на различия между линиями, а половые по своей выраженности ушли на второй план. Данный феномен весьма показателен, так как позволяет оценить величину морфогенетического эффекта селекции по признакам оборонительного поведения у норок при сопоставлении его с проявлением характерного для вида полового диморфизма.

Итоги селекции линий клеточных норок сопровождались изменением степени полового диморфизма. Если принять за условную исходную норму степень проявления полового диморфизма у неселектированных клеточных норок ($D^2 = 97.14$), то у обеих экспериментальных линий агрессивных и ручных особей он выражен слабее (см. табл. 4). При этом именно у линии ручных норок половой диморфизм был максимально выражен по центроидному размеру, но минимально проявился по форме нижней челюсти ($D^2 = 49.14$). В то же время в отдельно проанализированных выборках самцов и самок каждой клеточной линии аллометрические эффекты не были выражены, т.е. выявленные нами межгрупповые различия не обусловлены проявлением аллометрии мандибул.

Особый интерес представляет обнаруженная нами возможность надежно различить представителей клеточных линий по форме мандибулы,

которая также позволяет судить о величине морфогенетических последствий селекции по признакам поведения. Морфологический хиатус между полигонами изменчивости клеточных агрессивных и ручных норок проявился как у самцов, так и у самок. Поэтому можно заключить, что в результате селекции по признакам поведения произошло существенное изменение морфогенеза мандибул норок, причем доля межлинейной дисперсии превысила долю дисперсии половых различий. Полученные результаты имеют принципиальное значение, поскольку показывают, что в итоге противоположно направленной селекции по признакам оборонительного поведения степень морфологического расхождения агрессивных и ручных животных превысила размах половых различий, характерных для многих видов кунных (Abramov, Tumanov, 2003; Loy et al., 2004; Кораблев и др., 2013; Gálvez-López et al., 2022).

Судя по средним величинам объемов внутригрупповых морфопространств V_m у сравниваемых выборок самцов и самок трех линий клеточных норок и результатам множественных сравнений их значений, полученных при ресемплинге, можно утверждать, что как у самцов, так и у самок проявляется одна и та же закономерность. У представителей линии ручных норок средний показатель V_m наибольший, а у агрессивных — наименьший. Величина данного показателя косвенно позволяет судить о степени дестабилизации развития (Vasil'ev, 2021), поэтому для линии ручных норок можно заключить, что у нее проявляется дестабилизация развития мандибулы у обоих полов. Последнее прямо соответствует теории дестабилизирующего отбора Беляева (Belyaev, 1979). На первый взгляд, противоположная картина наблюдается у особей линии агрессивных норок, где проявилось низкое значение V_m у обоих полов. Однако и этот случай, скорее всего, следует также рассматривать как эффект специфической дестабилизации развития особей линии за счет того, что изменчивость в этой линии жестко ограничена узким диапазоном морфогенетических траекторий в морфопространстве. У самцов линии агрессивных норок этот феномен выражен значимо сильнее, чем у самок. У обоих полов неселектированных норок, в отличие от других линий, наблюдаются промежуточные значения V_m . В данном случае, так же как и в линии агрессивных норок, показатель V_m достоверно больше у самок. Можно предполагать, что у самок всех линий высокие значения V_m отражают большее влияние стресса

на процесс развития по сравнению с самцами. Исключением является группа самцов линии ручных норок, у которых объем V_m непропорционально выше по сравнению с самцами других линий, что также косвенно отражает дестабилизацию развития мандибул у этих представителей линии ручных норок.

В исследованиях Стивенса и Кеннеди (Stevens, Kennedy, 2006) и Н.П. Кораблева с соавт. (2018) установлено, что у пространственно удаленных группировок диких американских норок по ряду краниологических промеров проявляется географическая изменчивость. Поскольку это явление наблюдается в диких популяциях вида, можно сделать вывод о его высокой фенотипической пластичности и способности адаптивно изменять морфогенез в разных экологических условиях. В этой связи возникает вопрос о природе относительно быстрых морфогенетических изменений в результате противоположно направленной селекции американской норки по признакам оборонительного поведения. В качестве возможного объяснения можно предложить гипотезу о существовании в природных популяциях вида преадаптивных модификаций морфогенеза, сцепленных с особенностями поведения.

Пул возможных модификаций исходной гетерогенной линии вполне мог содержать ранее возникшие в истории вида потенциальные варианты морфогенеза и связанных с ним черт поведения, на основе которых осуществилась селекция клеточных линий. Изменение поведения в направлении снижения агрессивности может быть адаптивным для вида в годы с высокой плотностью популяции, благоприятные по трофической и иной ресурсной обеспеченности. Напротив, при низкой численности в годы бескормицы и/или неблагоприятные в погодно-климатическом отношении высокая агрессивность может повышать жизнеспособность особей за счет конкурентного преимущества. Поэтому подобные поведенческие черты, обусловленные изменением гормонального фона и особенностями протекания морфогенеза, могут исторически накапливаться в популяции в потенциально доступном модификационном пуле из года в год и быстро “извлекаться” как особые “морфы” в процессе развития при наступлении определенных экологических условий. Приведенный выше пример стабилизации объема внутригруппового морфопространства (V_m) в линии агрессивных норок может служить косвенным доказательством фенотипической

реализации и селективного усиления одной из таких модификаций. Проверка предложенной нами гипотезы, к сожалению, не проста и требует поведенческого тестирования отловленных в природе американских норок по признакам оборонительного поведения в годы высокой и низкой численности популяции.

Возможность различить по морфометрии черепа представителей диких и domesticiрованных (убежавших из звероферм) американских норок продемонстрировали ранее Тамлин с соавт. (Tamlin et al., 2009). Полученные этими авторами результаты указывают на высокую фенотипическую пластичность вида, способность его быстро адаптивно модифицироваться и “откликаться” на давление отбора в природных популяциях. Все это хорошо согласуется с нашими данными о селективном отклике экспериментальных линий клеточных норок за 16–17 поколений по форме мандибулы и зубного ряда. Полученные нами результаты также хорошо согласуются с итогами ранее проведенного многомерного сравнения промеров черепа на линиях клеточных американских норок на начальной стадии селекции (Харламова и др., 2000).

Все самцы линии клеточных норок оказались почти в равной мере удалены в морфопространстве от канадских диких. Это означает, что межгрупповая изменчивость (дифференциация) между клеточными норками в результате селекции по признакам оборонительного поведения имеет другое направление в морфопространстве, чем при расхождении клеточных и диких норок. Тем не менее размах дифференциации между агрессивными и ручными клеточными норками близок к величине их расхождения с дикими. Все это еще раз указывает на высокую фенотипическую пластичность вида и отражает относительно высокую эффективность селекции по поведению. Выявленное нами изменение формы мандибулы, а также нарушение конфигурации и расположения нижнего ряда зубов у клеточных ручных норок, по сравнению с неселектированными, можно связать с проявлением у них признаков “доместикационного синдрома” (Wilkins et al., 2014; Lord et al., 2020).

Анализ селективных процессов, протекающих при domestикации модельных видов, позволяет оценить потенциал их возможных быстрых микроэволюционных перестроек (Drake, Klingenberg, 2010). Морфологические различия в итоге экспериментальной domestикации американской норки достигли высокого уровня

внутривидовой дифференциации, который сопоставим со степенью дифференциации между дикими и клеточными норками за время содержания их на зверофермах. Последнее важно в общебиологическом отношении, поскольку в итоге селекции по поведению у такого вида, как американская норка, появляется возможность быстрых адаптивных фенотипических изменений микроэволюционного масштаба.

Согласно ранее существовавшему таксономическому критерию — “правилу 75%”, рекомендованному Э. Майром (1971), уровень подвидовых различий мог быть признан уже при 75% корректной дискриминации особей сравниваемых фенотипов (однородных в фенотипическом отношении выборок, имеющих общее происхождение). В настоящее время этот формальный критерий уже не применяется и может служить лишь неким количественным ориентиром при оценке уровня внутривидовых морфологических различий. Различия по форме мандибул между клеточными линиями агрессивных и ручных американских норок, между которыми проявился морфологический hiatus, обеспечивают возможность 100% дискриминации их особей, включая самцов и самок. Это прямо указывает на высокий уровень морфологической дифференциации сравниваемых экспериментальных линий, который формально выше, чем 75% Э. Майра. В нашем случае речь не идет о создании “рукотворных” подвидов, но можно заключить, что результаты разнонаправленной селекции американских норок по оборонительному поведению на звероферме привели к быстрому (за относительно малое число поколений) формированию устойчивых изменений морфологии нижней челюсти, формально приближающихся к внутривидовому уровню морфологических различий подвидового ранга.

Согласно Бадяеву (Badyaev, 2014), изменения морфогенеза, вызванные стресс-индуцированными эпигенетическими изменениями, способствуют быстрому формированию “функционально интегрированных адаптивных модификаций”. Известны примеры трансгенерационных эпигенетических эффектов и на поведение животных (Jensen, 2013). Это позволяет предполагать, что в основе механизма быстрых перестроек морфогенеза норок при их содержании на звероферме и в природных условиях могут лежать эпигенетические изменения. Их сохранение и массовое накопление может быть обусловлено трансгенерационным наследованием стресс-индуцированных изменений эпигенетических

профилей ДНК за счет ее метилирования или транспозиции мобильных элементов генома (Jablonka, Raz, 2009; Burggren, 2016; Donelan et al., 2020). Все это может приводить к быстрой фиксации изменений в морфогенезе и поведении. Проявление специфических реакций морфогенеза отражает как эпигенетические (Bošković, Rando, 2018), так и генетические изменения (Kukekova et al., 2018; Трут и др., 2021), возникшие в результате действия направленного отбора. Поэтому фактор регулярного стресса животных на звероферме при контакте с человеком мог активировать эпигенетические перестройки, связанные с морфогенетическими изменениями, которые способны сохраняться трансгенерационно (Donelan et al., 2020) в поколениях линий норок и фиксироваться в их геномах. Дальнейший молекулярно-генетический анализ эпигенетических профилей линий американской норки может прояснить эти вопросы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Длительная противоположно направленная селекция американских норок в искусственных условиях клеточного содержания по признакам оборонительного поведения, так же как и в других аналогичных случаях на примере серебристо-черных лисиц и лабораторных серых крыс, отбираемых на дружелюбное и агрессивное поведение, привела к относительно быстрым характерным изменениям морфогенеза.

Дестабилизирующий отбор (в понимании Д.К. Беляева) по оборонительной реакции американской норки на человека привел за 16–17 поколений селекции в линии ручных норок к усилению полового диморфизма по размерам, но его уменьшению по форме мандибул, перестройке морфогенеза нижней челюсти и строения зубов, а также к возрастанию морфогенетической изменчивости и дестабилизации развития самцов и самок (судя по изменчивости объемов внутригруппового морфопространства).

Достигнутые в результате селекции межлинейные различия оказались весьма велики как по центроидным размерам (укрупнение у агрессивных и уменьшение у ручных относительно контрольной линии неселектированных норок), так и по форме мандибул, несмотря на сравнительно небольшое число поколений отбора. Наблюдаемые нами быстрые морфологические изменения гипотетически можно также рассматривать как результат фиксации в процессе селекции заранее имеющих в видовом “веере” модификаций за счет

эпигенетической перестройки и дальнейшего трансгенерационного наследования возникающих эпигенетических изменений, детерминирующих морфотипы, на основе которых могли сформироваться линии норок.

В итоге селекции дифференциация линий клеточных агрессивных и ручных норок сопровождается полным морфологическим хиатусом, который превышает характерный для вида высокий уровень половых различий. При этом межгрупповая изменчивость формы нижней челюсти, характеризующая межлинейные и половые различия, проявилась в общем морфопространстве в несовпадающих разных направлениях.

Проведенное сравнение позволяет соотнести размах морфологических изменений, возникших после селекции и оцениваемых различиями между линией неселектированных (контрольных) и обеими линиями экспериментальных клеточных американских норок, с морфологическими различиями между клеточными и дикими, а также заведомо межвидовыми различиями. Степень морфогенетических изменений, проявившихся у американской норки в ответ на селекцию по признакам оборонительного поведения в целом существенно меньше, чем уровень ее дивергенции от колонка, но превышает половые различия и сопоставима со степенью внутривидовой дифференциации между клеточными и дикими особями. Поэтому можно сделать вывод о существенном изменении морфогенеза мандибул клеточных американских норок в условиях зверофермы. Таким образом, морфогенетические эффекты, возникшие в итоге селекции американской норки по признакам оборонительного поведения, демонстрируют высокий адаптационный и эволюционный потенциалы этого вида. Выявленная фенотипическая пластичность линий при селекции по признакам оборонительного поведения свидетельствует о возможности быстрой выработки адаптаций в локальных популяциях американской норки как инвазивного вида при освоении новых биотопов и расширении ареала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2) и Института цитологии и генетики СО РАН (№ FWNR-2022-0023).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования выполнены на музейном коллекционном материале, исходно полученном на экспериментальной звероферме при ФИЦ ИЦиГ СО РАН с соблюдением правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 г. № 2.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны к.б.н. Т.С. Ослиной, Д.С. Сайдагомедовой, Н.А. Лохневой и к.б.н. Ю.В. Городиловой за неоценимую помощь при подготовке материала к цифровому анализу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Д.К., 1972. Генетические аспекты domestikации животных // Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука. С. 39–45.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука. С. 155–169.
- Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л., 1976. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 256 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Росс. журн. биол. инвазий. № 1. С. 2–8.
- Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., 2013. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии куньих Mustelidae, на примере четырех видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 70–78.
- Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Кораблев М.П., 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М.: Т-во науч. изд. КМК. 452 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., 1974. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. № 6. С. 23–35.
- Транезов О.В., 1987. Селекционное преобразование оборонительной реакции на человека у американской норки // Генетика. Т. 23. № 6. С. 1120–1127.
- Транезов О.В., 2012. Новые окрасочные мутации у американской норки (*Mustela vison*), наблюдаемые в процессе ее экспериментальной domestikации. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. 34 с.
- Трут Л.Н., 1981. Генетика и фенотипика domestikационного поведения // Вопросы общей генетики / Под ред. Алтухова Ю.П. М.: Наука. С. 323–332.
- Трут Л.Н., Дзержинский Ф.Я., Никольский В.С., 1991. Компонентный анализ краниологических признаков серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.) и их изменений, возникающих при domestikации // Генетика. Т. 27. № 8. С. 1440–1449.
- Трут Л.Н., Харламова А.В., Пилипенко А.С., Гербек Ю.Э., 2021. Эксперимент по domestikации лисиц и эволюция собак с позиции современных молекулярно-генетических и археологических данных // Генетика. Т. 57. № 7. С. 767–785. <https://doi.org/10.31857/S0016675821070146>
- Харламова А.В., Фалеев В.И., Транезов О.В., 2000. Влияние селекции по поведению на краниологические признаки американской норки (*Mustela vison*) // Генетика. Т. 36. № 6. С. 823–828.
- Abramov A.V., Tumanov I.L., 2003. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* from NW part of Russia // Acta Theriol. V. 48. P. 239–246.
- Badyaev A.V., 2014. Epigenetic resolution of the ‘curse of complexity’ in adaptive evolution of complex traits // J. Physiol. V. 592. № 11. P. 2251–2260.
- Belyaev D.K., 1979. Destabilizing selection as a factor in domestikation // J. Hered. V. 70. № 5. P. 301–308.
- Blonder B., 2018. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology // Ecography. V. 41. P. 1441–1455.
- Blonder B., 2019. Hypervolume. R package version 1.0.1. <https://cran.r-project.org/package=hypervolume>
- Bošković A., Rando O.J., 2018. Transgenerational epigenetic inheritance // Ann. Rev. Genet. V. 52. P. 21–41.
- Burggren W., 2016. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: Re-evaluation and new perspectives // Biology. V. 5. № 24. P. 2–22.
- Cohen J., 1992. A power primer // Psychol. Bull. V. 112. № 1. P. 155–159.
- Darwin C., 1868. Variation of Plants and Animals under Domestikation. L.: J. Murray. 486 p.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M., et al., 2020. Transgenerational plasticity in human-altered environments // Trends Ecol. Evol. V. 35. № 2. P. 115–124.
- Drake A.G., Klingenberg C.P., 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // Am. Nat. V. 175. № 3. P. 289–301.

- Efron B., Tibshirani R., 1986. Bootstrap methods for standard errors. Confidence intervals and other measures of statistical accuracy // Stat. Sci. V. 1. P. 54–77.
- Gálvez-López E., Cox P.G., 2022. Mandible shape variation and feeding biomechanics in minks // Sci. Rep. V. 12. № 4997. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-08754-4>
- Gálvez-López E., Kilbourne B., Cox P.G., 2022. Cranial shape variation in mink: Separating two highly similar species // J. Anat. V. 240. № 2. P. 210–225.
<https://doi.org/10.1111/joa.13554>
- Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Jablonka E., Raz G., 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Rev. Biol. V. 84. P. 131–176.
- Jensen P., 2013. Transgenerational epigenetic effects on animal behaviour // Prog. Biophys. Mol. Biol. V. 113. P. 447–454.
- Kaiser S., Hennessy M.B., Sachser N., 2015. Domestication affects the structure, development and stability of biobehavioural profiles // Front. Zool. V. 12. Suppl. 1. Art. S19.
<http://www.frontiersinzoology.com/content/12/S1/S19>
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. V. 11. P. 353–357.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Kukekova A.V., Johnson J.L., Xiang X., et al., 2018. Red fox genome assembly identifies genomic regions associated with tame and aggressive behaviours // Nat. Ecol. Evol. V. 2. P. 1479–1491.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0611-6>
- Lord K.A., Larson G., Coppinger R.P., Karlsson E.K., 2020. The history of farm foxes undermines the animal domestication syndrome // Trends Ecol. Evol. V. 35. № 2. P. 125–135.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.011>
- Loy A., Spinosi O., Cardini R., 2004. Cranial morphology of *Martes foina* and *M. martes* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae): The role of size and shape in sexual dimorphism and interspecific differentiation // Italian J. Zool. V. 71. P. 27–35.
- Lynch J.M., Hayden T.J., 1995. Genetic influences on cranial form: variation among ranch and feral American mink *Mustela vison* (Mammalia: Mustelidae) // Biol. J. Linn. Soc. V. 55. P. 293–307.
- Maran T., Kruuk H., MacDonald D.W., et al., 1998. Diet of two species of mink in Estonia: Displacement of *Mustela lutreola* by *M. vison* // J. Zool. V. 245. P. 218–222.
- Palmer A.R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / Ed. Markow T.A. Dordrecht: Kluwer. P. 335–364.
- Põdra M., Gómez A., Palazón S., 2013. Do American mink kill European mink? Cautionary message for future recovery efforts // Eur. J. Wildlife Res. V. 59. P. 431–440.
- Rohlf F.J., 2017a. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., 2017b. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., Slice D., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Biol. V. 39. № 1. P. 40–59.
- Sheets H.D., Zelditch M.L., 2013. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // Hystrix. Italian J. Mammal. V. 24. № 1. P. 67–73.
- Sidorovich V.E., Kruuk H., MacDonald D.W., 1999. Body size, and interactions between European and American mink (*Mustela lutreola* and *M. vison*) in Eastern Europe // J. Zool. V. 248. P. 521–527.
- Singh N., Albert F.W., Plyusnina I., et al., 2017. Facial shape differences between rats selected for tame and aggressive behaviors // PLoS One. V. 12. № 4. Art. e0175043.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175043>
- Stevens R.T., Kennedy M.L., 2006. Geographic variation in body size of American mink (*Mustela vison*) // Mammalia. V. 70. № 1–2. P. 145–152.
- Tamlin A.L., Bowman J., Hackett D.F., 2009. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // Wildlife Biol. V. 15. № 3. P. 266–277.
- Vasil'ev A.G., 2021. The concept of morphoniche in evolutionary ecology // Russ. J. Ecol. V. 52. № 3. P. 173–187.
- Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T., 2014. The “domestication syndrome” in mammals: A unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics // Genetics. V. 197. № 3. P. 795–808.
<https://doi.org/10.1534/genetics.114.165423>
- Zakharov V.M., 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. V. 191. P. 7–30.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L., 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. N.-Y.: Elsevier Acad. Press. 437 p.

Morphogenetic effects of long-term selection of American mink (*Neogale vison* Schreber, 1777) strains on characters of defensive behavior: Intra- and interspecific aspects

**A. G. Vasil'ev^{a, *}, M. V. Chibiryak^a, M. A. Nekrasova^b,
M. A. Stepanova^{b, c}, O. V. Trapezov^{b, d, **}**

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS
8 March str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russia*

^b*Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, SB RAS
Avenue Akad. Lavrentieva, 10, Novosibirsk, 630090 Russia*

^c*Novosibirsk State Agrarian University
Dobrolyubova str., 160, Novosibirsk, 630039 Russia*

^d*Novosibirsk State University
Pirogova str., 1, Novosibirsk, 630090 Russia*

^{*}*E-mail: vag@ipae.uran.ru*

^{**}*E-mail: trapezov@bionet.nsc.ru*

Since the time of Charles Darwin, the study of the mechanisms of domestication of animals as a model of rapid evolutionary transformations has been of general biological importance. Methods of Geometric morphometrics (GM) make it possible to assess the morphogenetic changes that occur during domestication. Using the experimental strains of American mink *Neogale vison*, selected for aggressive and tame behavior, significant differences in the centroid size (CS) and shape of the mandible were established between them. Cage non-selected and wild Canadian minks were used as controls. Selection has led to an increase in the CS of mandibles in aggressive and their decrease in tame ones. The greatest differences in the shape of mandibles were manifested between the aggressive and tame strains. The destabilization of mandible development, indirectly estimated by the volume of within-group morphospace (V_m) along the first canonical axes, turned out to be most pronounced in males and females of the tame mink strain, which is directly consistent with the theory of destabilizing selection by D.K. Belyaev. After 16–17 generations of mink selection for aggressive and tame behavior, morphogenetic effects were found, expressed in the divergence of the shape of their mandible, accompanied by destabilization of development, and reflecting the high rate of experimental domestication. The differentiation of the aggressive and tame minks by the shape of the mandibles exceeds the level of sexual differences and is comparable to the degree of morphological divergence between caged and wild Canadian individuals. It is accompanied by morphological hiatus and is formally close to the subspecific rank of intraspecific morphological differences compared with the morphological divergence of the American mink from another species – the Siberian weasel *Mustela sibirica*. The morphogenetic effects of American mink selection by behavior demonstrate the high adaptive and evolutionary potentials of this invasive species.