

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2006, том 85, № 5, С. 641-655

УДК 599.742.4

**ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА И СИСТЕМАТИКА
ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ БАРСУКОВ (MUSTELIDAE, *MELES*)**

А.В. Абрамов¹, А.Ю. Пузаченко²

*¹Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034,
aav@aa2510.spb.edu*

*²Институт географии РАН, Москва 109017,
puzak@newmail.ru*

Поступила в редакцию 17.12.2003 г.

После исправления 1.02.2005 г.

Область распространения рода *Meles* (Carnivora, Mustelidae) охватывает умеренный пояс Евразии — от Британских до Японских о-вов (кроме о-ва Хоккайдо). Считается, что географическая изменчивость палеарктических барсуков значительна; было описано более 40 форм разного таксономического ранга (см. обзор: Абрамов, 2001).

Систематика барсуков довольно запутанна, а представления о видовом составе рода неоднозначны. Одни исследователи выделяют 2-3 самостоятельных, морфологически обособленных вида (Кашенко, 1902; Сатунин, 1905, 1914; Огнев, 1931; Барышников, Потапова, 1990; Stubbe et al., 1998; Абрамов, 2001; Аристов, Барышников, 2001; Abramov, 2002, 2003), в то время как другие авторы объединяют все формы в единый политипический вид (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Петров, 1953; Гептнер и др., 1967; Long, Killingley, 1983; Wozencraft, 1993). В последнее время опубликован ряд исследований, доказывающих видовую самостоятельность европейского и азиатского барсуков (Барышников, Потапова, 1990; Абрамов, Барышников, 1995; Baryshnikov et al., 2003). В то же время было показано, что нет веских оснований для объединения японских и континентальных азиатских барсуков в один вид *Meles anakuta* (sensu Барышников, Потапова, 1990; Аристов, Барышников, 2001). Различия между европейскими, азиатским и японским барсуками по размерам черепа (Lynch, 1994; Абрамов, 2001), типу окраски лицевой маски (Abramov, 2003), строению бакулюма (Abramov, 2002),

особенностям проявления полового диморфизма краниологических признаков (Abramov, Puzachenko, 2005) значительны, что позволяет рассматривать эти формы как отдельные виды. Сравнительный анализ цитохрома *b* митохондриальной ДНК выявил существенные различия между японскими, европейскими (Ленинградская область) и азиатскими (Забайкалье) барсуками (Kurose et al., 2001). Дополнительным аргументом в пользу видовой самостоятельности трех форм барсуков служит наличие у них видоспецифических эктопаразитов – блох группы «*melis-flabellum*» из рода *Paraceras* (Abramov, Medvedev, 2003). Согласно правилу приоритета азиатские (континентальные) барсуки должны именоваться *Meles leucurus* (Hodgson 1847), а название *Meles anakuma* Temminck 1844 следует относить только к японским барсукам.

Внутривидовая изменчивость барсуков рода *Meles* после опубликования исследований Петрова (1953) и Гептнера (Гептнер и др., 1967) практически не изучалась. Все последующие исследователи с незначительными изменениями использовали подвидовую систему, предложенную Гептнером (Барышников, 1981; Long, Killingley, 1983; Lüps, Wandeler, 1993; Аристов, Барышников, 2001). Специальные исследования по систематике этой группы в полном ее объеме за последние десятилетия фактически не проводились. На этом основании можно считать актуальным исследование дифференциации рода *Meles* по краниометрическим признакам с привлечением современных аналитических методов.

Материалы и методы

Изучены коллекции Зоологического института РАН, С.-Петербург, Россия; Зоологического музея Московского государственного университета, Москва, Россия; Института систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск, Россия; Всероссийского НИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. Б.М. Житкова РАСХН, Киров, Россия; Краниологической лаборатории Центрально-Лесного государственного заповедника, Нелидово, Россия; Института зоологии и почвоведения НАН Киргизстана, Бишкек, Киргизстан; Института зоологии и генофонда животных НАН Казахстана, Алма-Ата, Казахстан; Института зоологии НАН Узбекистана, Ташкент, Узбекистан; Kitakyushu Museum and Institute of Natural History, Kitakyushu, Japan; Museum, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, Japan; National Science Museum, Tokyo, Japan.

Всего исследованы 468 черепов взрослых особей, в том числе 247 экз. *M. meles*, 206 экз. *M. leucurus* и 15 экз. *M. anakima* (табл. 1). На черепе с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм измеряли 30 промеров: 1 – кондилобазальная длина черепа, 2 – длина мозгового отдела черепа, 3 – длина лицевой части черепа, 4 – наименьшая ширина костного нёба, 5 – длина костного нёба, 6 – длина верхнего зубного ряда, 7 – длина Pm^4 , 8 – кондило-барабанная длина, 9 – длина слухового барабана, 10 – скуловая ширина, 11 – мастоидная ширина черепа, 12 – заглазничная ширина черепа, 13 – межглазничная ширина черепа, 14 – ширина роострума, 15 – наибольшая

ширина костного нёба (ширина черепа на уровне M^1), 16 – ширина слухового барабана, 17 – ширина M^1 , 18 – высота черепа, 19 – длина нижней челюсти, 20 – ангулярная длина нижней челюсти, 21 – длина нижнего зубного ряда, 22 – длина M_1 , 23 – высота венечного отростка нижней челюсти, 24 – длина M^1 , 25 – длина верхнего клыка, 26 – ширина верхнего клыка, 27 – длина M_2 , 28 – ширина M_1 , 29 – длина талонида M_2 , 30 – длина Pm_2 . Для всех исследованных экземпляров были определены географические координаты места сбора.

Многомерный анализ проводили на выборке неповрежденных черепов с полным набором переменных (388 экз.). Общая последовательность анализа данных подробно описана в наших работах, посвященных изменчивости черепа у обыкновенного слепыша и обыкновенной бурозубки (Пузаченко, 2001; Куприянова и др., 2003). Выборки самцов и самок рассматривалась как однородные, т.е. не разбивались на таксономические и географические подвыборки. Основные этапы решения задачи описания изменчивости черепа барсуков включали: 1) стандартизацию переменных и получение матриц морфологических дистанций между всеми парами объектов (особей) на базе евклидовой дистанции и ранговой корреляции Кендалла¹; 2) оценку минимальной размерности (Куприянова и др., 2003) для модели неметрического многомерного шкалирования (МШ, Shepard, 1962; Kruskal, 1964), в которой начальная конфигурация – результат применения

¹ Элементы (r_{ij}) корреляционной матрицы преобразовывались в дистанции по формуле:
$$D_{ij} = \sqrt{1 - r_{ij}}$$

алгоритма метрического многомерного шкалирования; 3) расчет формальных попарно линейно нескоррелированных переменных, содержащих основную информацию об изменчивости; 4) биологическую интерпретацию новых переменных с использованием корреляционного анализа (ранговая корреляция Спирмена, r_s); 5) иерархическую классификацию (метод UPGMA) с использованием переменных, полученных на этапе 2, включая тестирование гипотезы о «стохастической природе» изменчивости (Олдендерфер, Блэшфилд, 1989; Пузаченко, 2001); 6) уточнение классификации при помощи дискриминантного анализа в случае необходимости, например, когда имеются так называемые «висячие» кластеры из одного или немногих экземпляров; 7) представление результатов классификации особей в географическом пространстве; 8) сопоставление методом перекрестных таблиц полученных классификаций с различными «априорными» схемами деления особей на группы.

Любая морфологическая изменчивость может включать в себя две составляющие: изменчивость размеров и изменчивость формы. В случае, когда изменение размеров сопровождается закономерным изменением формы, говорят об аллометрической изменчивости. В частном случае, если форма остается постоянной, то речь идет об изометрической изменчивости. Возможен также вариант, когда форма и размер варьируют независимо друг от друга.

Размерная изменчивость оценивалась на основании евклидовых дистанций. Дистанция Евклида – это «расстояние» между особями в многомерном пространстве признаков (промеров черепа), и ее варьирование воспроизводит изменчивость размеров. В работе соответствующие оси МШ обозначаются как E1, E2 и т.д.

Величина коэффициента ранговой корреляции Кендалла между особями не зависит от их размеров, но отражает согласованность изменчивости отдельных промеров, т.е. изменчивость формы. Поясним это на формальном примере. Пусть имеются k промеров ($V_{1...k}$) черепа двух особей. Для каждой особи эти промеры всегда можно ранжировать по величине от большего к меньшему (например, для первой особи - $V_1^1, V_3^1, V_6^1 \dots V_k^1$ и для второй особи - $V_1^2, V_6^2, V_3^2 \dots V_k^2$). Если для обеих особей эти последовательности одинаковы, то это означает подобие отношений (пропорции) их промеров. Поэтому независимо от абсолютных размеров обе особи будут иметь одну и ту же форму черепа. В противном случае они будут различаться по форме черепа и тем больше, чем больше несоответствий в ранжированной последовательности их промеров. Коэффициент Кендалла дает количественную оценку указанных несоответствий и, следовательно, отражает изменчивость формы. В данной работе оси МШ, воспроизводящие изменчивость формы черепа, обозначаются как K1, K2 и т.д.

Оценка минимальной («оптимальной») размерности модели многомерного шкалирования базировалась на предположении, что при прочих равных условиях (способ вычисления «стресса»², нормировка исходных данных, число осей МШ) для выборки со стохастической изменчивостью переменных с нормальным распределением значение «стресса» является максимальным (Пузаченко, 2001). Это позволяет использовать данную оценку «стресса» ($stress_s$) в качестве нормы для соответствующих величин этой меры, полученных на реальных выборках (подробнее см. Куприянова и др., 2003).

² «Стресс» – статистика, вычисляемая как нормированная разница между наблюдаемыми и рассчитанными дистанциями между особями. В данной работе мы использовали так называемый «стресс 1» (Kruskal, 1964).

Результаты

На рис. 1 проиллюстрирован метод оценки минимальной размерности для модели многомерного шкалирования на примере выборки самцов. В данном случае для описания изменчивости размерных характеристик черепа оказывается «достаточно» первых двух осей МШ. Для оценки качества модели после неметрической стадии шкалирования использовали квадрат коэффициента корреляции между исходными и расчетными в пространстве осей МШ дистанциями между особями (табл. 2).

Биологическая интерпретация осей МШ связана с тем, изменчивость каких промеров они описывают (воспроизводят) (табл. 3). У самцов первая из двух осей (E1), коррелирует ($|r_s| > 0.5$) с большинством промеров (1, 3, 5, 6, 10, 13-15, 19-23, 25) и описывает размерную изменчивость черепа в целом. Изменчивость ширины нёба, мастоидной ширины черепа, ширины барабана, заглазничной ширины, длин M_2 и талонида M_2 существенно независима от изменчивости общих размеров черепа ($|r_s| < 0.5$). Ось E2 описывает часть изменчивости размеров зубов, ширины основания черепа и размеры слухового барабана. При этом проявляется отрицательная корреляция между первой и второй группами промеров. Длина лицевой части черепа, длина нижней челюсти, ширина роострума, межглазничная ширина черепа, длина костного нёба и другие промеры (3, 5, 13, 14, 19, 20, 23, 25, 26), коррелирующие только с осью E1, и промеры коренных зубов (длина M^1 , длина M_2 , длина талонида M_2), коррелирующие в основном с осью E2,

формируют близкий к ортогональному базис размерной изменчивости черепа самцов палеарктических барсуков.

Ортогональный базис изменчивости пропорций черепа формируют промеры слухового барабана, мастоидная ширина черепа, ширина и длина M^1 , ширина M_2 , длина талонида M_2 , кондило-барабанная длина (коэффициент корреляции $|r_s|$ с $K1$ больше 0.4, а с $K2$ – меньше 0.4), с одной стороны, и ангулярная длина нижней челюсти, длина костного неба и другие промеры (1, 3, 5, 6, 10, 13, 14, 19, 20, 21, 23, 25), коррелирующие с осью $K2$, с другой стороны. На рис. 2 приведены примеры различных вариантов изменчивости пропорций в черепе самцов барсуков.

Ось МШ $E1$ нелинейно коррелирует с географической долготой точек добычи барсуков ($r_s = -0.68$), а ось $K2$ – с долготой ($r_s = -0.52$) и с широтой ($r_s = 0.63$) (рис. 3). Таким образом, есть все основания полагать, что у самцов барсуков присутствует несколько независимых составляющих географической изменчивости черепа.

Результат классификации самцов с использованием в качестве переменных всех четырех осей МШ представлен на рис. 4а. Максимальные приросты межкластерных дистанций (показаны стрелками на рисунке 4б) соответствуют разбиению два и четыре кластера. Рис. 4в иллюстрирует распространение представителей разных кластеров. Ареал первого морфологического кластера занимает Европу на восток до Волги, второго – Кавказ, Закавказье и горы Средней Азии, третьего – азиатскую часть Евразии

и северо-восток Европы, включая Урал. Представители четвертого, наиболее дифференцированного морфологического кластера, отмечены на Японских о-вах и на юге Приморского края.

Согласно результатам анализа морфотипической и размерной изменчивости щечных зубов палеарктических барсуков (Baryshnikov et al., 2003) есть основания для выделения внутри европейского и азиатского видов от двух до трех таксонов инфравидового уровня. В рамках данного исследования эта таксономическая схема рассматривалась в качестве априорной классификации выборки. Проверка таксономической гипотезы показала (табл. 4), что морфологическая классификация самцов хорошо соответствует разделению палеарктических барсуков на *M. meles* с двумя сильно дифференцированными подвидами (кластеры 1 и 2), *M. leucurus*, включая экземпляры из Приморья (кластер 3), и *M. anakuta* (кластер 4).

Некоторое количество экземпляров было классифицированы неверно, т.е. морфологически они уклонялись в сторону какого-либо иного таксона (рис. 4в). Таксономический статус этих особей уточняли с использованием дискриминантного анализа. Аналогично определяли принадлежность экземпляров с неполным набором промеров. Основные промеры черепа для самцов, различающие морфологические группы – длина лицевой части черепа, длина слухового барабана, мастоидная ширина черепа, длина и ширина M^1 , ангулярная длина нижней челюсти и длина Pm_2 .

Принципиально сходные результаты получены для самок палеарктических барсуков. Биологическая интерпретация осей МШ E1 и E2 в целом подобна таковой у самцов. Среди существенных различий следует отметить присутствие у самок третьей, независимой компоненты изменчивости размеров (табл. 2 и 3). У самок третья ось (E3) описывает дополнительные, относительно самцов, составляющие изменчивости длины M_1 и длины талонида M_2 . Это свидетельствует о большей величине морфологического разнообразия нижних коренных зубов у самок. Биологическая интерпретация оси МШ K1 у самок соответствует таковой оси K2 у самцов, а оси K2 – оси K1, соответственно (см. выше).

Ось E1 коррелирует с географической долготой ($r_s = -0.74$) и широтой ($r_s = 0.68$), ось K1 коррелирует с широтой ($r_s = 0.63$), ось K2 – с долготой ($r_s = -0.72$). Ось E3 также несет информацию о географической изменчивости и нелинейно коррелирует с географической широтой (рис. 5).

Результаты классификации самок представлены на рис. 6. На верхних уровнях дендрограммы мы выделили 5 кластеров. Проверка показала (табл. 5), что морфологическая классификация статистически значимо согласуется с таксономической. Экземпляры, отнесенные к виду *M. leucurus*, формируют кластеры 3 и 4. Кластер 5 целиком состоит из особей отнесенных к *M. anakuta*. Экземпляры, априорно отнесенные к *M. meles*, распределяются в равной мере в кластеры 1 и 2. Также как и для самцов, классификация самок уточнялась по результатам дискриминантного анализа. Основные промеры,

различающие полученные группы самок – кондилобазальная длина, длина лицевой части черепа, кондило-барабанная длина, длина Pm^4 , ангулярная длина нижней челюсти и длина Pm_2 .

На рис. 7 показаны географические «ареалы» всех формально выделенных морфологических групп палеарктических барсуков. Классификации самцов и самок дают принципиально подобную картину географической изменчивости черепа. В классификации самок, в отличие от самцов, более обособлены барсуки из Приморья. В целом данная схема географической дифференциации палеарктических барсуков совпадает с результатами анализа географической изменчивости морфотипов щечных зубов (Baryshnikov et al., 2003).

Анализ краниометрических признаков внутри собственно европейских барсуков (т.е. исключая экземпляры из Туркмении, Западного Тянь-Шаня и Кавказа) и собственно азиатских барсуков (т.е. исключая экземпляры из Приморья и Корейского п-ва) не выявил географической изменчивости. С этой точки зрения они могут рассматриваться как «однородные». Тем не менее, формально, выборки распались на кластеры (рис. 4 и 6), отражающие, вероятно, присутствие внутрипопуляционной (например, возрастной) или межпопуляционной изменчивости.

Обсуждения и выводы

В результате исследования географической изменчивости краниологических признаков у палеарктических барсуков были выявлены значимые различия между европейским, азиатским и японским барсуками, что является дополнительным подтверждением их видового статуса, обоснованного ранее на основании анализа морфотипической изменчивости щечных зубов, окраски меха, строения бакулюма и анализа ДНК.

Череп европейских барсуков — самые крупные из исследованных, японских — самые мелкие. Азиатские барсуки отличаются от европейских и японских относительно более крупными слуховыми барабанами и удлинненными (но относительно узкими) коренными зубами. Относительная длина слухового барабана у азиатских барсуков составляет 23.1%, а у европейских и японских — 21.1-21.9%. Относительная длина M^1 у азиатских барсуков составляет 11.1% (у европейских и японских — 10.3-10.4%); относительная длина нижнего моляра M_1 — 12.9% и 11.9-12.1% кондиллобазальной длины черепа, соответственно.

Было показано, что в пределах исследованных выборок и *M. meles*, и *M. leucurus* можно выделить по две географически дифференцированные группы особей. Данные результаты полностью согласуются с данными исследования фенотипической и размерной изменчивости зубов палеарктических барсуков (Baryshnikov et al., 2003). Существенные различия между этими группами по исследованным краниометрическим признакам

позволяют придавать им статус подвидов. Следует отметить, что различия между собственно европейскими барсуками *M. t. meles* и азиатской формой *M. meles* (популяции Кавказа, Малой Азии и южных районов Средней Азии) значительно больше, чем между двумя формами *M. leucurus* (собственно азиатскими и приморскими барсуками). Морфометрическая характеристика черепа у *M. meles*, *M. leucurus* и *M. anakuta* приведена в табл. 6.

Результаты данного исследования краниометрических признаков, а также полученные нами ранее данные по изменчивости зубов (Baryshnikov et al., 2003) и окраске меха (Abramov, 2003) палеарктических барсуков позволяют представить новую систему рода *Meles*, основанную на исследовании популяций со всего ареала. Вид *M. meles* разделяется на собственно европейского барсука *M. t. meles*, к которому можно отнести все популяции Европы и европейской части России (на восток до Волги), и азиатский подвид *M. t. canescens*, к которому относятся барсуки Кавказа, Малой Азии, Копетдага, Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня. Изменчивость краниологических признаков каждой из указанных форм незначительна. Выделение в качестве самостоятельных подвидов барсуков Предкавказья (*caucasicus*, *heptneri*) и Крыма (*tauricus*) не подтверждается результатами наших исследований. Проведенный анализ изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК у барсуков из 14 европейских популяций также выявил низкую генетическую изменчивость *M. meles* (Marmi et al., 2005). Структурированность в географическом распределении

гаплотипов барсуков в Европе (включая Британские о-ва) отсутствует. В то же время существенные различия отмечены между барсуками о-ва Крит (*arcalus*) и другими европейскими популяциями. Обособленность критских барсуков подтверждается и другими исследованиями (анализ щечных зубов и окраски меха). Барсуки средиземноморских островов (Крит, Родос) морфологически ближе к европейским барсукам *M. m. canescens*, чем к популяциям континентальной Европы (см. также Baryshnikov et al., 2003). К сожалению, скудность коллекционных материалов не позволяет сделать окончательный вывод о таксономическом статусе этой островной формы.

Как было показано в предыдущем исследовании (Baryshnikov et al., 2003), барсуки юго-западной Норвегии (к западу от провинций Telemark и Siljan) заметно отличаются от остальных европейских популяций небольшими размерами черепа и зубов, что послужило основанием для выделения их в качестве самостоятельного подвида *Meles meles milleri* Baryshnikov, Puzachenko et Abramov 2003. Существование этой морфологически обособленной формы можно объяснить тем, что юго-запад Норвегии представляет собой территорию, где сохранились барсуки, предки которых первыми проникли на юг Скандинавского п-ва на рубеже плейстоцена и голоцена. Как показывает находка субфоссильных костей барсука в южной Финляндии (Alhonen et al., 1987), расселение *M. meles* в Фенноскандии началось в голоцене. Судя по генетическим исследованиям

барсуков из Дании (Pertoldi et al., 2000), распространение *M. meles* в регионе происходило очень быстро.

Барсуки Кавказа, южной Туркмении, Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня отличаются от номинативной формы меньшими размерами черепа и относительно крупными и вздутыми слуховыми барабанами. Различия между закавказскими (*minor*) и среднеазиатскими (*severtzovi*) популяциями незначительны и не соответствуют подвидовому уровню различий (например, различий между *M. m. meles* и *M. m. canescens*).

Различия между всеми исследованными выборками азиатского барсука *M. leucurus* по размерам и пропорциям черепа незначительны, что не позволяет рассматривать китайских (*leptorynchus*, *chinensis*, *hanensis*, *siningensis*, *tsingtauensis*), казахстанских (*arenarius*), тяньшаньских (*tianschanensis*), алтайских (*altaicus*) или забайкальских (*raddei*) барсуков как самостоятельные подвиды. К такому же выводу пришел Банников (1954), сравнивая китайских, монгольских и сибирских барсуков. Различия в интенсивности окраски меха, послужившие основанием для описания этих таксонов, нестабильны и подвержены индивидуальной изменчивости (Abramov, 2003). Лишь барсуки Приморья и Северной Кореи по размерам и характеру окраски существенно отличаются от остальных азиатских популяций и могут рассматриваться как самостоятельный подвид *M. m. amurensis* (см. также Abramov, 2001; Baryshnikov et al., 2003). Приморские барсуки характеризуются более высоким уровнем полового диморфизма

краниометрических признаков (Abramov, Puzachenko, 2005), поэтому по результатам морфологической классификации самцы *M. m. amurensis* оказываются ближе к самцам номинативной формы (рис. 4), чем самки (рис. 6).

Проведенное исследование позволило уточнить границы распространения *M. meles* и *M. leucurus*. В азиатской части ареала зона парапатрии *M. meles* и *M. leucurus* находится в Узбекистане. В предгорьях Западного Тянь-Шаня (Каржантау, Угамский, Чаткальский, Кураминский и Туркестанский хребты) обитает европейский барсук. Азиатский барсук населяет северные, центральные и восточные хребты Тянь-Шаня (Таласс-Алатау, Киргизский, Ферганский, Заилийский, Кунгей-Алатау и Терскей-Алатау) и предгорные равнины к западу и северу от Западного Тянь-Шаня. В европейской части России граница между двумя видами идет по Волге. Азиатский барсук широко распространен в Предуралье. Зона симпатрии (парапатрии) европейского и азиатского барсуков существует в центральных и восточных районах Кировской обл. и, вероятно, в северном Татарстане и южных районах республики Марий-Эл (Абрамов и др., 2003). Другим районом возможной симпатрии является Самарская Лука. Популяция азиатского барсука обнаружена на территории Жигулевского заповедника (Абрамов, Вехник, 2003). В настоящее время неизвестно, как далеко на запад здесь распространен азиатский барсук и обитает ли постоянно на территории Самарской Луки европейский барсук.

В указанных районах парапатрии были обнаружены экземпляры, которые по совокупности морфологических данных можно классифицировать как гибридные³. Интересно отметить, что по краниологическим признакам гибридные особи ближе к азиатскому барсуку, чем к европейскому. Несомненный интерес представляет уточнение границ зон возможной симпатрии и особенностей распространения и взаимоотношений двух видов. Для уточнения границ этой зоны и оценки частоты гибридизации требуется использование молекулярно-генетических методов.

Географическая изменчивость краниологических признаков у японского барсука *M. anakuta* не описана. Сравнительный анализ цитохрома *b* митохондриальной ДНК у зверей из 11 популяций (о-ва Хонсю, Кюсю и Сикоку) выявил очень низкий уровень генетической изменчивости (Kurose et al., 2001).

На основании имеющихся в настоящее время данных систему рода *Meles* можно представить следующим образом:

Европейский барсук *Meles meles* (L. 1758)

- *M. m. meles* (L. 1758) (синонимы *britannicus*, *caucasicus*, *danicus*, *heptneri*, *marianensis*, *mediterraneus*, *tauricus*). Распространение: Европа (включая Скандинавию) от Британских о-вов до правого берега Волги.

³ Эти экземпляры не были включены в данное исследование.

- *M. m. milleri* Baryshnikov, Puzachenko et Abramov 2003. Распространен в юго-западной Норвегии (к западу от провинций Telemark и Siljan).
- *M. m. canescens* Blanford 1875 (синонимы *minor*, *ponticus*, *severtzovi*). Распространение: Малая и Передняя Азия, Кавказ, горы южной Туркмении, Памиро-Алай, западные хребты Зап. Тянь-Шаня.
- *M. m. arcalus* Miller 1907 (синоним *rhodius*). Распространение: о-ва Крит, Родос. Малоизученная форма, морфологически близка к *M. m. canescens*, возможно, относится к этому подвиду.

Азиатский барсук *Meles leucurus* (Hodgson 1847)

- *M. l. leucurus* (Hodgson 1847) (синонимы: *altaicus*, *arenarius*, *raddei*, *tianschanensis*, *talassicus*, *blanfordi*, *chinensis*, *leptorhynchus*, *hanensis*, *siningensis*, *tsingtauensis*, *sibiricus*, *aberrans*). Распространение: от левого берега Волги на восток до Приморья, Казахстан, Средняя Азия (кроме южных горных районов), Монголия, Китай.
- *M. l. amurensis* Schrenck 1859 (синонимы *schrenkii*, *melanogenys*). Распространение: Приморье, Корейский п-в.

Японский барсук *Meles anakuta* Temminck 1844

Распространение: Японские о-ва (Хонсю, Кюсю, Сикоку).

Благодарности

Авторы благодарны за помощь в работе с коллекциями Г.Ф. Барышникову (Санкт-Петербург), И.Я. Павлинову (Москва), Е.И. Жолнеровской и Д.В. Логунову (Новосибирск), А.П. Савельеву и В.Н. Сотникову (Киров), А. Остащенко (Бишкек), Л.В. Спиваковой (Алма-Ата), П.Н. Кораблеву (Центрально-Лесной заповедник), В.П. Вехнику (Жигулевский заповедник), Dr. R. Masuda (Саппоро), Dr. H. Endo (Токио).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (02-04-48607, 02-04-48458, 01-05-65448) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов А.В.*, 2001. Заметки по систематике сибирских барсуков (*Mustelidae*, *Meles*) // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 288. С. 221-233.
- Абрамов А.В., Барышников Г.Ф.*, 1995. Строение слухового молоточка (*os malleus*) у куницевых (*Mustelidae*, *Carnivora*) Палеарктики // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 6. С. 129-142.
- Абрамов А.В., Вехник В.П.*, 2003. Таксономический статус барсука (*Mustelidae*, *Meles*) Самарской Луки // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты. Т. 1. Бахилова Поляна. С. 6-8.
- Абрамов А.В., Савельев А.П., Сотников В.Н., Соловьев В.А.*, 2003. Распространение двух видов барсуков (*Mustelidae*, *Meles*) в европейской части России / Ред. Аверьянов А.О., Абрамсон Н.И. Систематика, филогения, и палеонтология мелких млекопитающих. СПб.: ЗИН РАН. С. 5-9.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф.*, 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий // Хищные и ластоногие. СПб.: ЗИН РАН. С. 560 с.
- Банников А.Г.*, 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР. 669 с.
- Барышников Г.Ф.*, 1981. Отряд *Carnivora* Bowdich, 1821 / Ред. Громов И.М., Баранова Г.И. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность). Л.: Наука. С. 236-292.

- Барышников Г.Ф., Потапова О.Р., 1990. Изменчивость зубной системы барсуков (*Meles, Carnivora*) фауны СССР // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 9. С. 84-97.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г., 1967. Млекопитающие Советского Союза // Т. 2. Часть 1. Морские коровы и хищные. М.: Высшая школа. С. 1-1004.
- Кащенко Н.Ф., 1902. О песчаном барсуке (*Meles arenarius Satunin*) и о сибирских расах барсука // Ежегодн. Зоол. музея Имп. Акад. Наук. Т. 6 (1901). № 4. С. 609-613.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К., 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. Т. 82. № 7. С. 839-851.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 776 с.
- Олдендерфер М.С., Блэшфилд Р.К., 1989. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. С. 139-214.
- Петров В.В., 1953. Материалы по внутривидовой изменчивости барсуков (род *Meles*) // Учен. записки Лен. гос. пед. ин-та. Т. 7. Вып. 3. С. 149-205.

- Пузаченко А.Ю., 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоол. журн. Т. 80. № 3. С. 1-15.
- Сатунин К.А., 1905. О географических расах обыкновенного барсука // Природа и охота. № 2. С. 1-5. - 1914. Определитель млекопитающих Российской империи. Вып. 1. Тифлис: Типография канцелярии наместника. 184 с.
- Abramov A.V., 2002. Variation of the baculum structure of the Palaearctic badger (Carnivora, Mustelidae, *Meles*) // Russ. J. Theriol. V. 1. № 1. P. 57-60. - 2003. The head colour pattern of the Eurasian badgers (Mustelidae, *Meles*) // Small Carniv. Conserv. № 29. P. 5-7.
- Abramov A.V., Medvedev S.G., 2003. Notes on zoogeography and taxonomy of the badgers (Carnivora: Mustelidae: *Meles*) and some of their fleas (Siphonaptera: Ceratophyllidae: *Paraceras*) // Zoosyst. Rossica. V. 11. № 2. P. 397-402.
- Abramov A. V., Puzachenko A. Yu., 2005. Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae) // Zoologischer Anzeiger. V. 244. P.11–29.
- Alhonen P., Forstén A., Sarmaja-Korjonen K., 1987. A subfossil badger (*Meles meles*) from Hyvinkää, southern Finland // Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. V. 63. № 3. P. 81-83.

- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu., Abramov A.V.*, 2003. New analysis of variability of check teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*) // Russ. J. Theriol. V. 1. № 2. P. 133-149.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S.*, 1951. Checklist of Palaearctic and Indian mammals (1758 to 1946). L.: Trustees of British Museum (Natural History). 810 p.
- Kruskal J.B.*, 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis // Psychometrika. V. 29. № 1. P. 1-27.
- Kurose N., Kaneko Y., Abramov A.V., Siritroonrat B., Masuda R.*, 2001. Low genetic diversity in Japanese populations of the Eurasian badger *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) revealed by mitochondrial cytochrome *b* gene sequences // Zool. Sci. V. 18. № 8. P. 1145-1151.
- Long C.A., Killingley C.A.*, 1983. The badgers of the world. Springfield: Charles C. Thomas. P. 1-404.
- Lüps P., Wandeler A.I.*, 1993. *Meles meles* – Dachs / Eds. Niethammer J., Krapp F. Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 5. Teil 2. Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 855-906.
- Lynch J.M.*, 1994. Morphometric variation in the badger (*Meles meles*): clinal variation in cranial size and shape across Eurasia // Small Carniv. Conserv. № 10. P. 6-7.
- Marmi J., Abramov A.V., Sachin P.V., Domingo-Roura X.*, 2005. Filogenia, subspeciación y estructura genética del tejón (*Meles meles*) en la Península

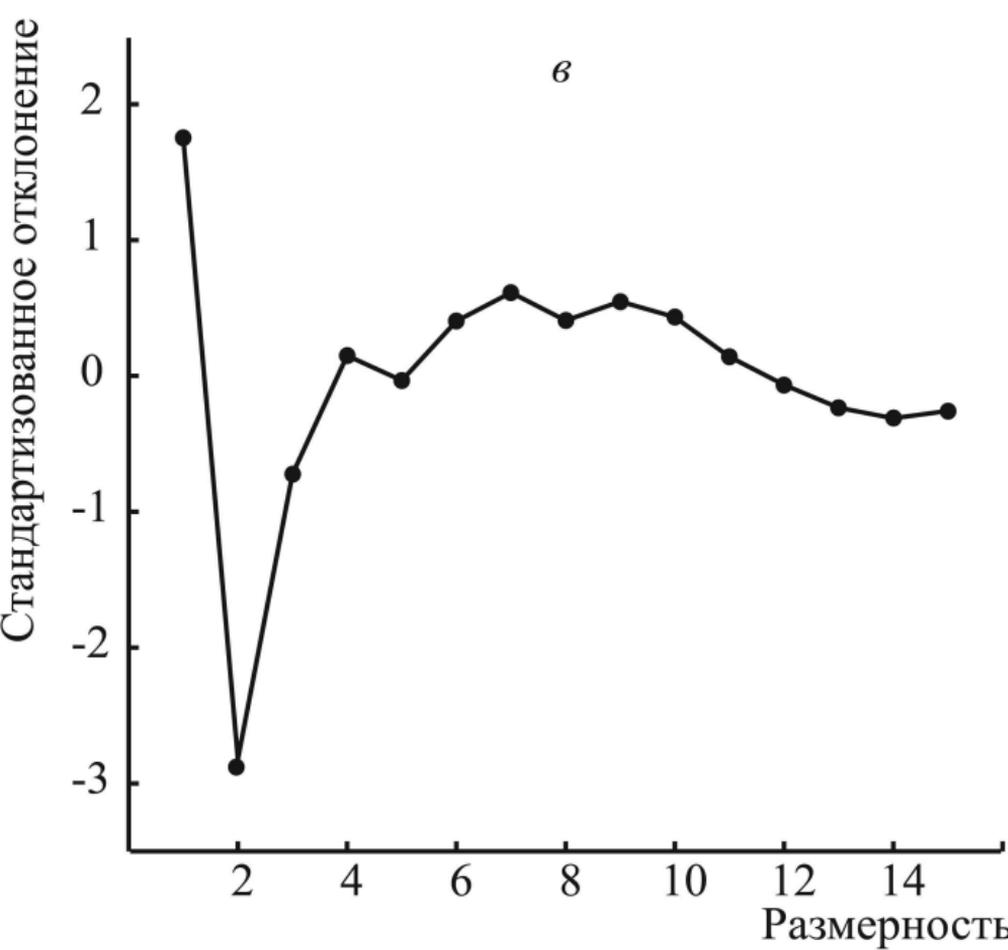
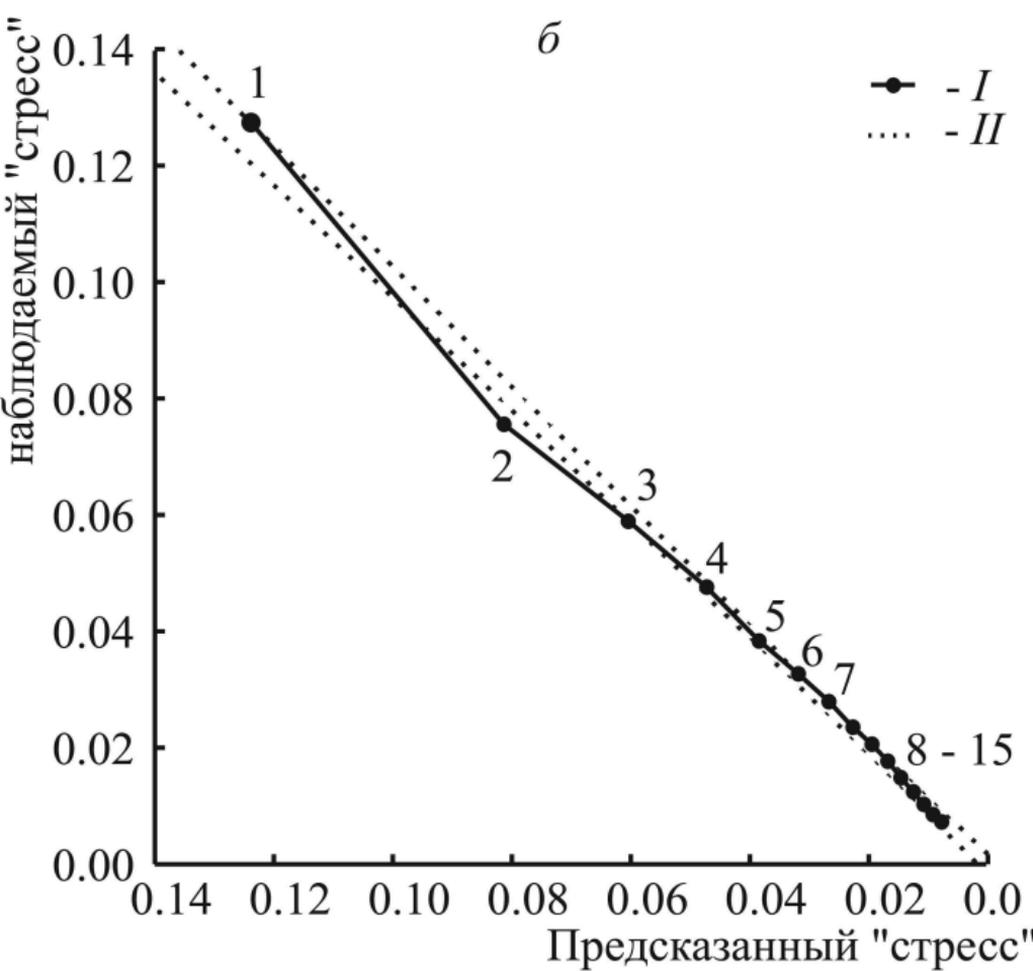
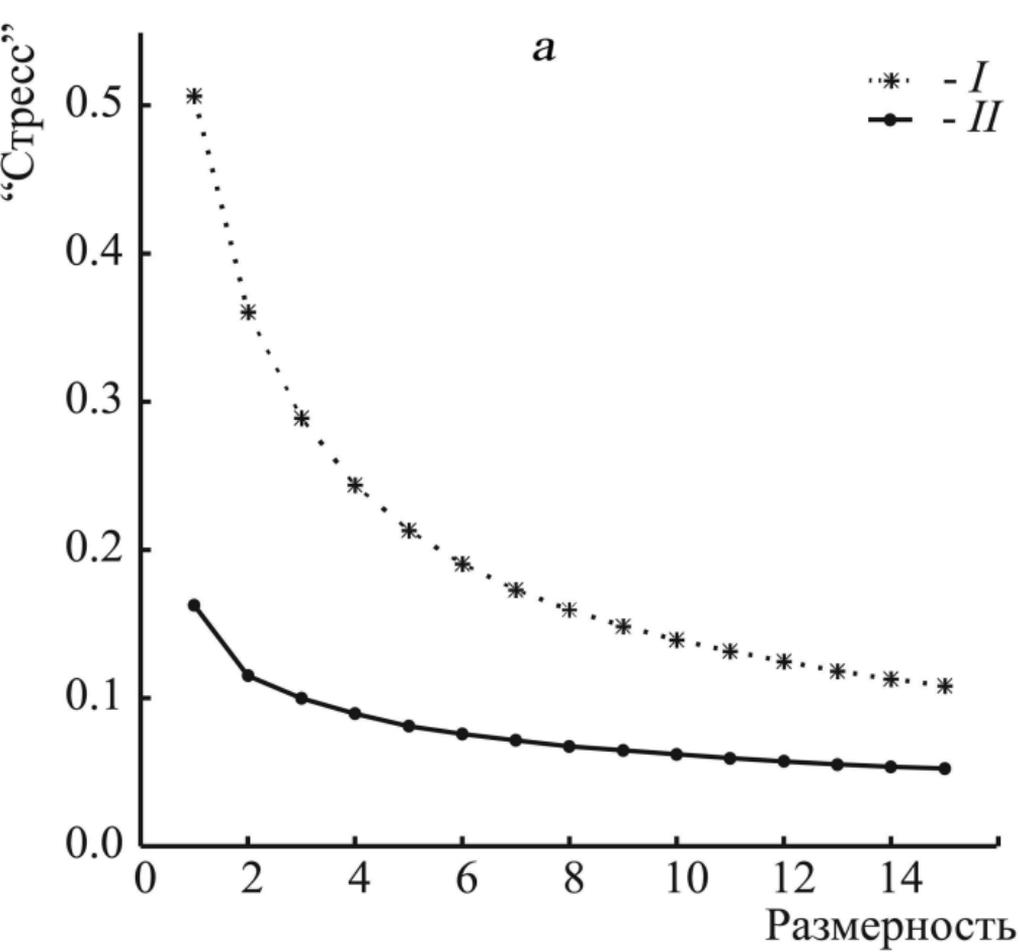
Ibérica y en el mundo / Eds. Virgós E. et al. Ecología y conservación del tejón en ecosistemas mediterráneos. Malaga: Soc. Espan. Conserv. Estud. Mamífer. P. 13-26.

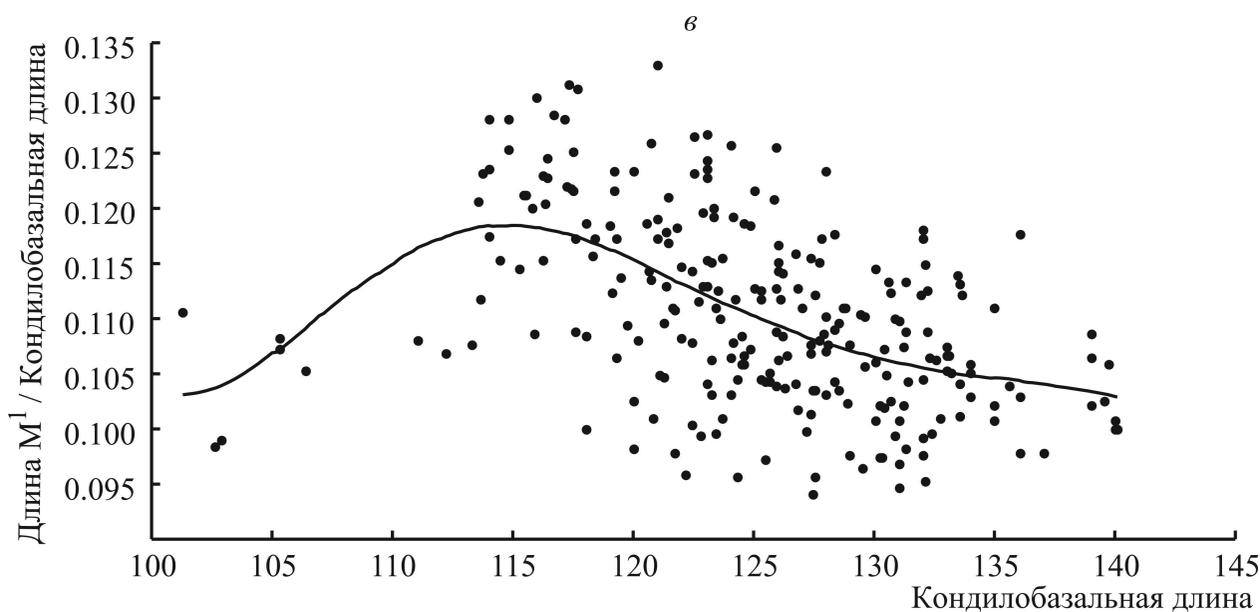
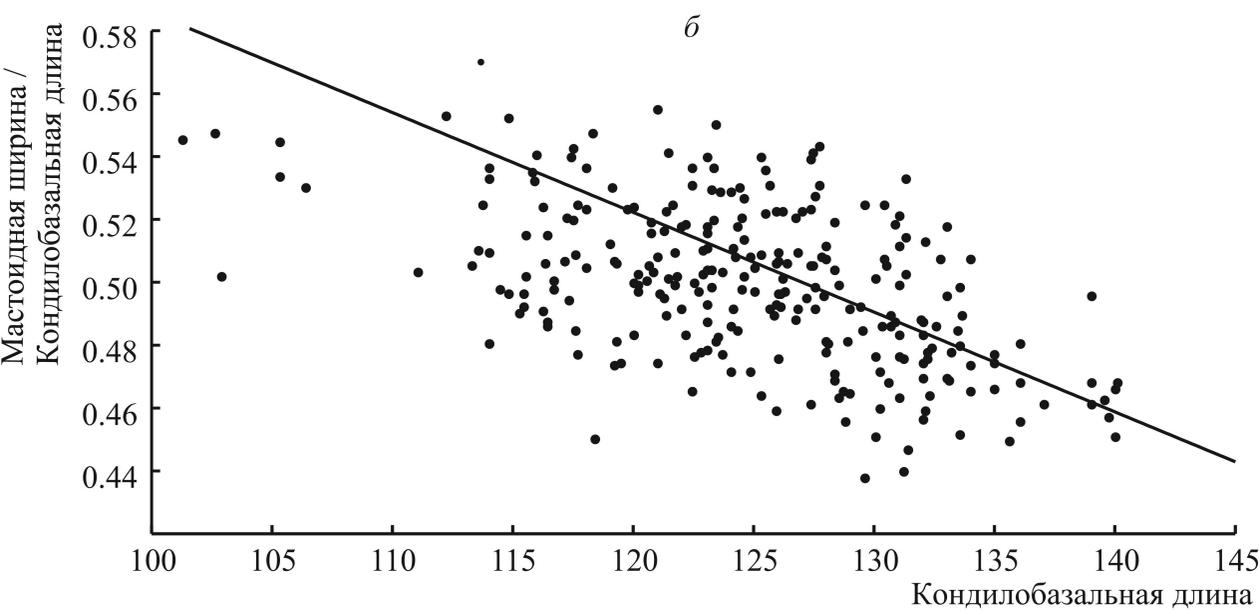
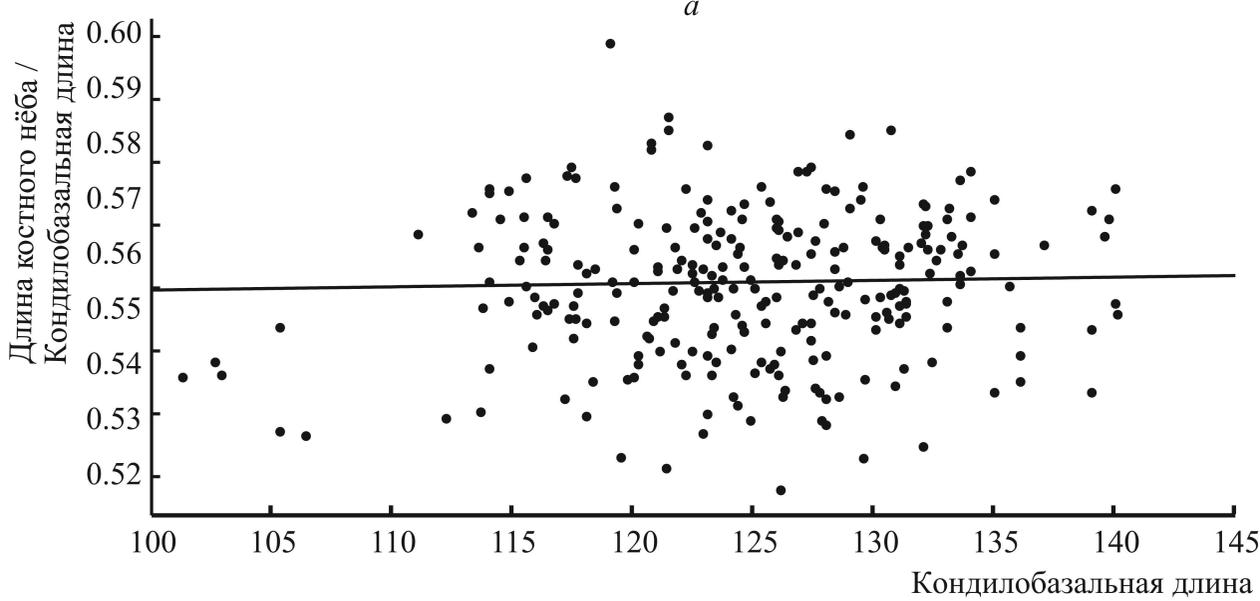
*Pertoldi C., Loeschcke V., Bo Madsen A., Randi E., 2000. Allozyme variation in the Eurasian badger *Meles meles* in Denmark // J. Zool. V. 252. P. 531-547.*

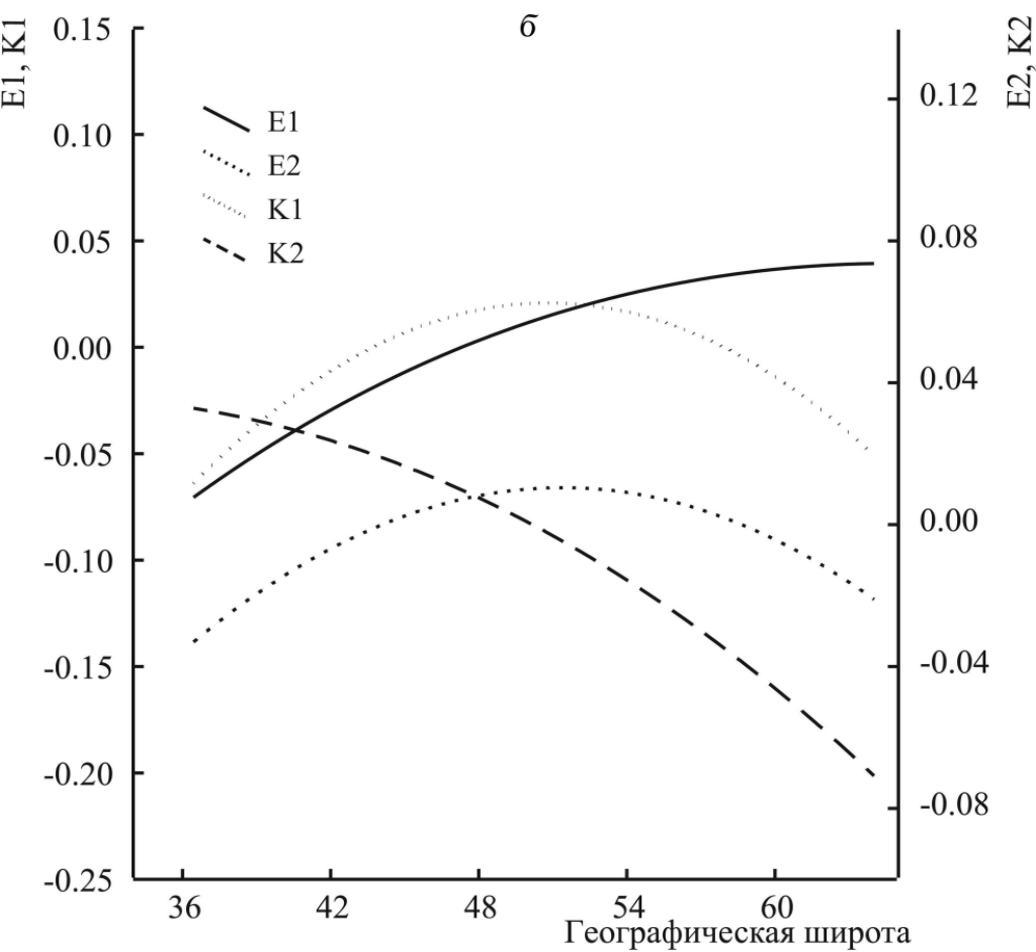
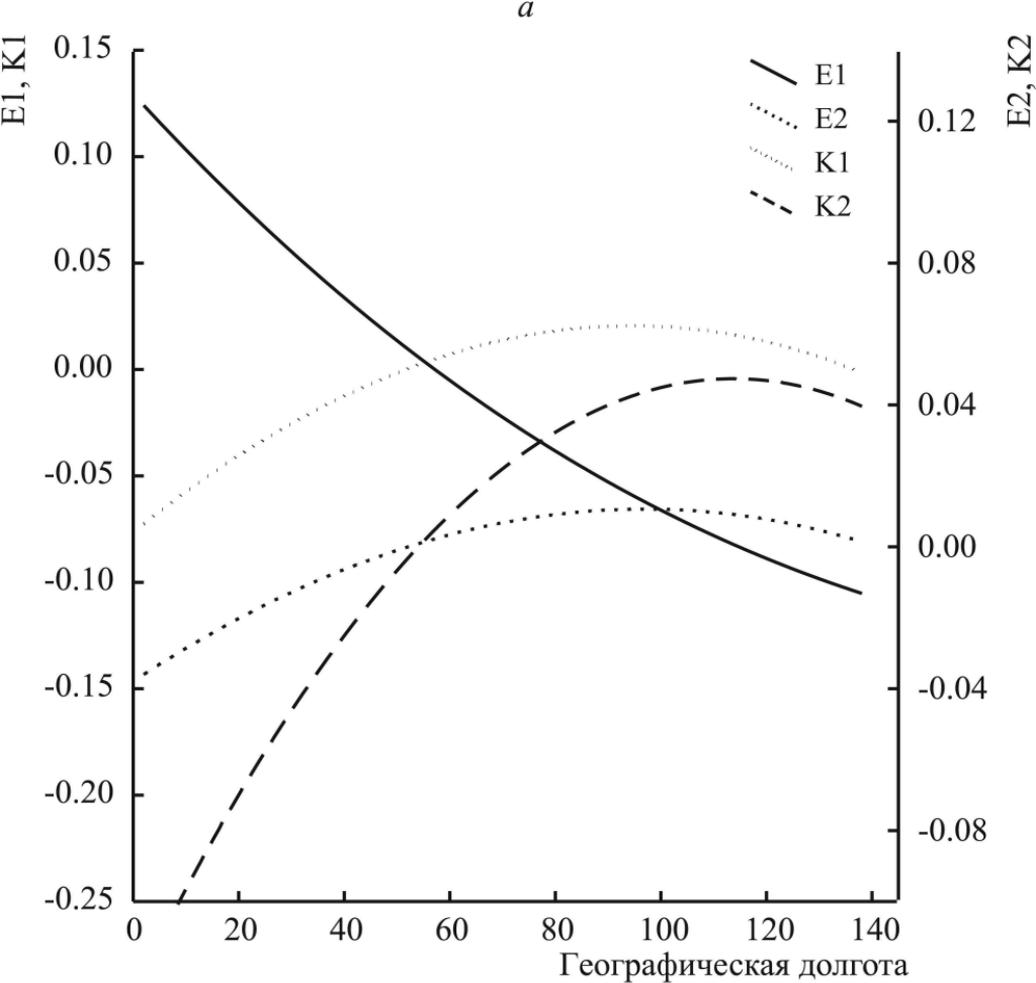
Shepard B.N., 1962. The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function // Psychometrika. V. 27. № 2. P. 125-140.

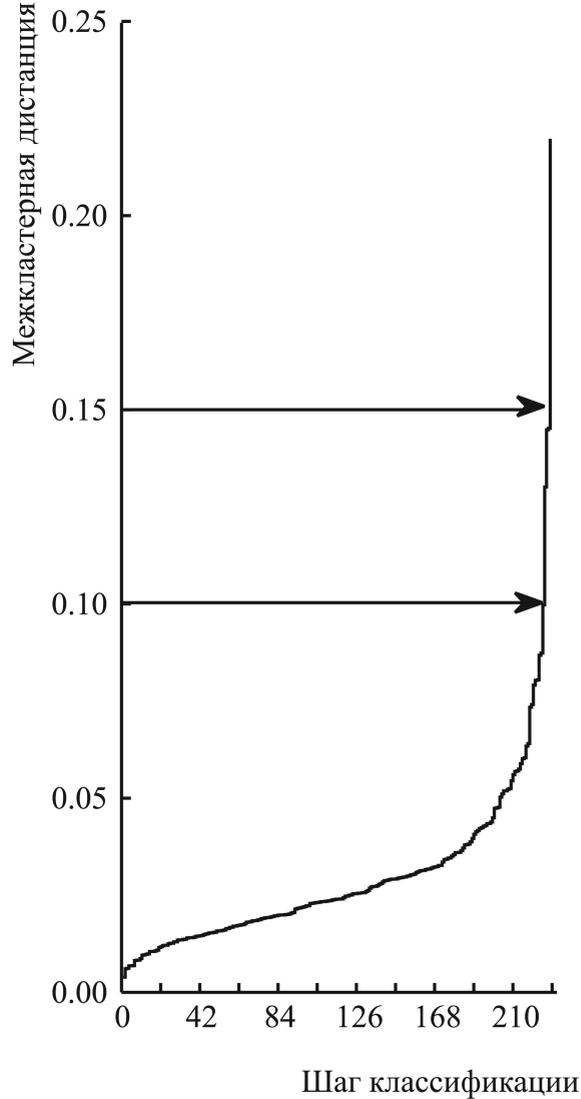
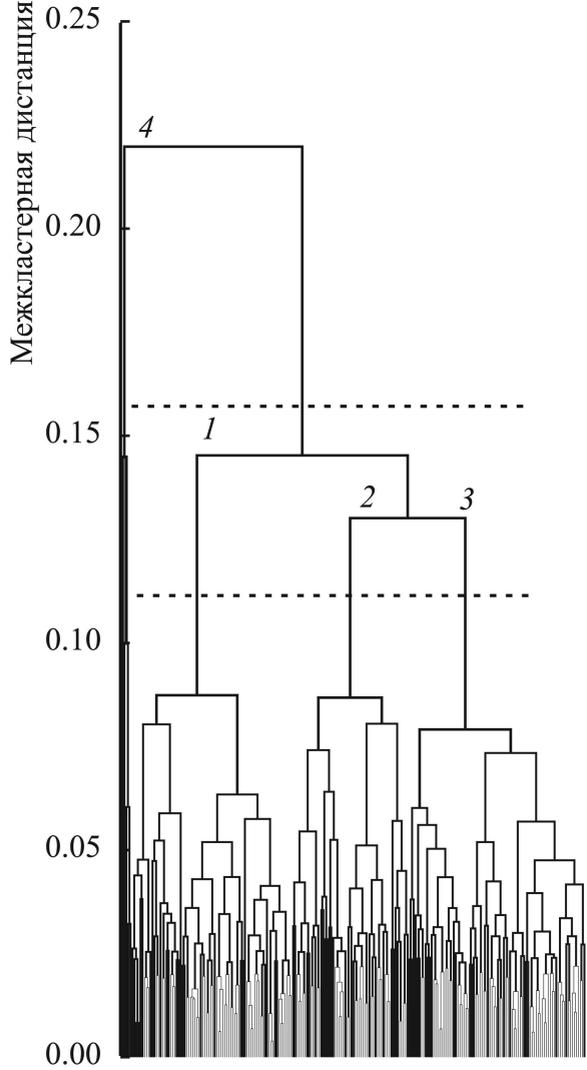
Stubbe M., Stubbe A., Ebersbach H., Samjaa R., Dorzraa O. 1998. Die Dachse (Melinae/Mustelidae) der Mongolei // Beitr. Jagd. Wildforsch. Bd. 23. S. 257-262.

Wozencraft W.C. 1993. Order Carnivora / Eds. Wilson D.E., Reeder D.M. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 2nd ed. Washington-L.: Smiths. Inst. Press. P. 279-348.



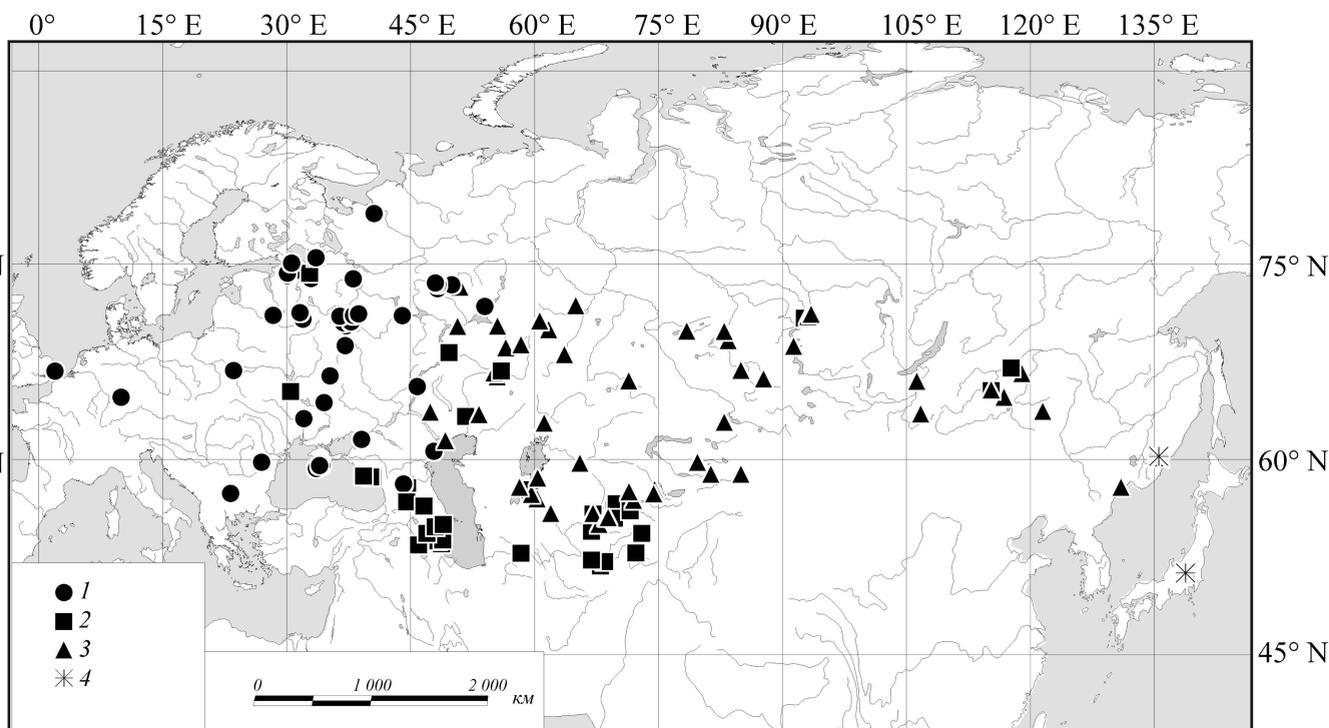


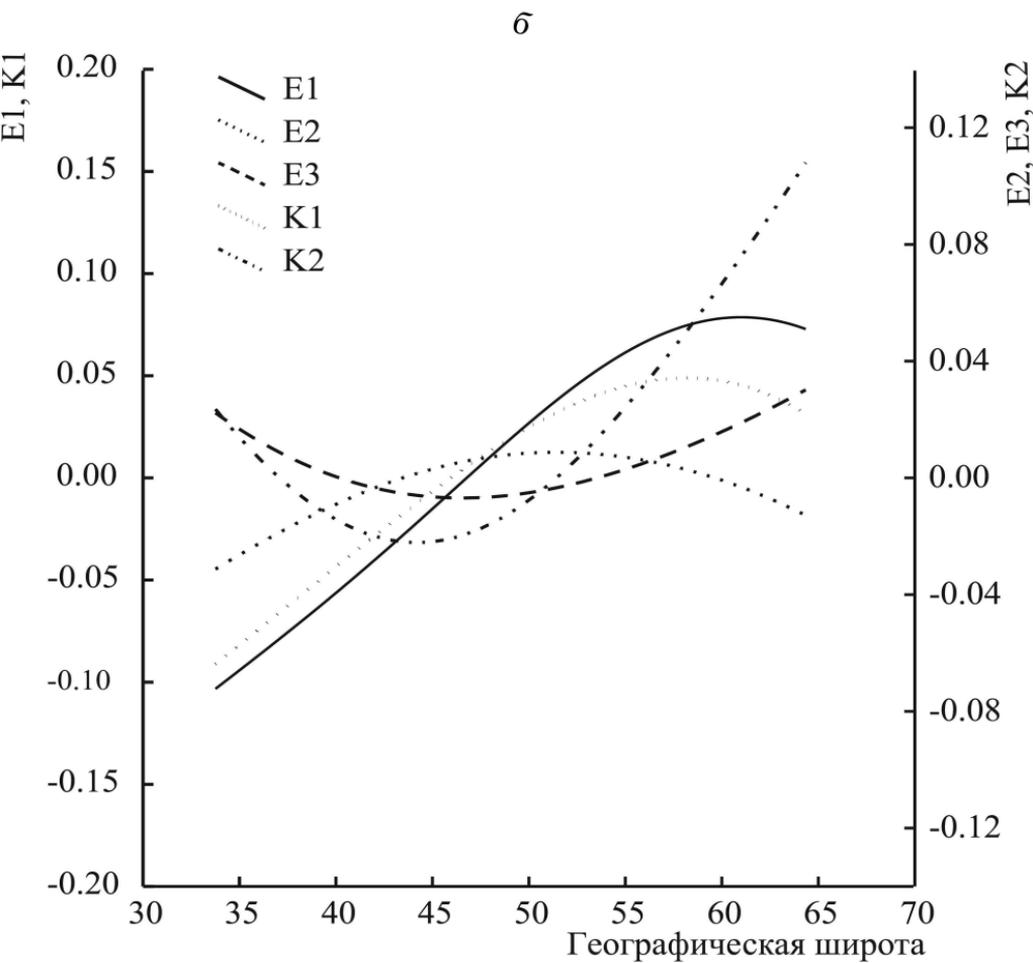
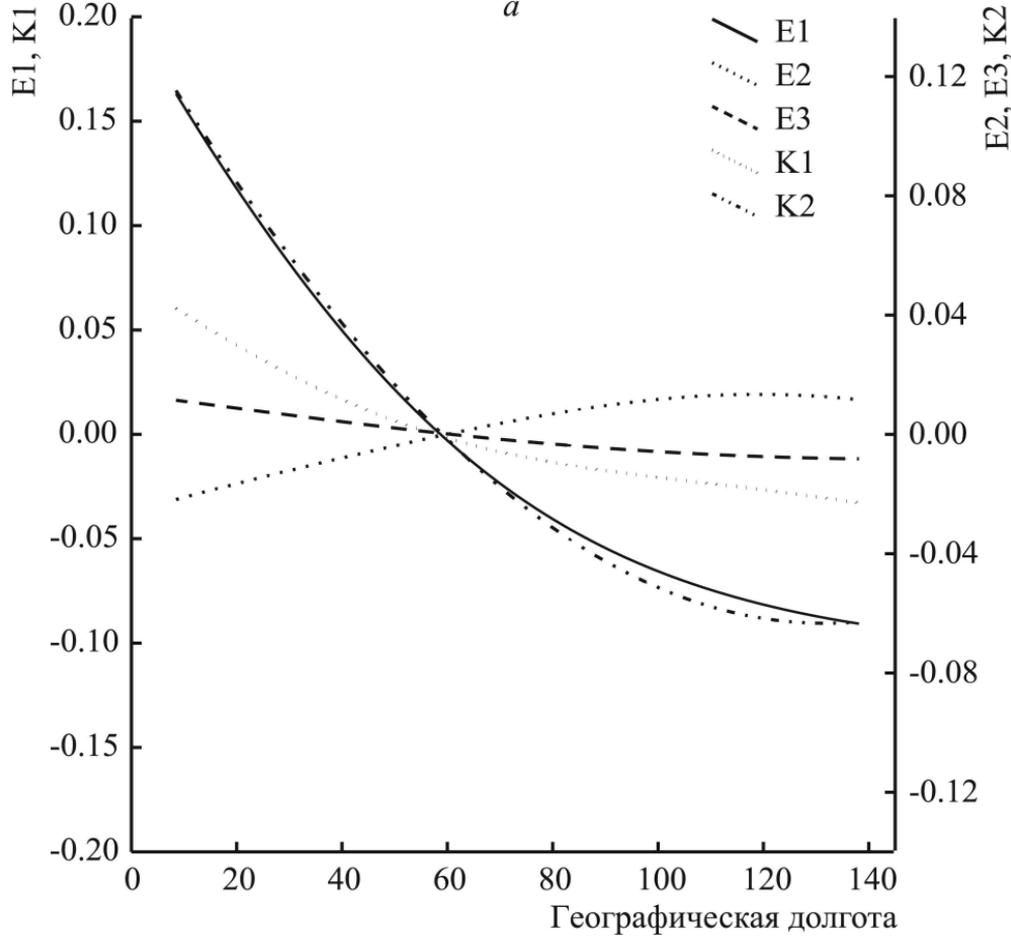


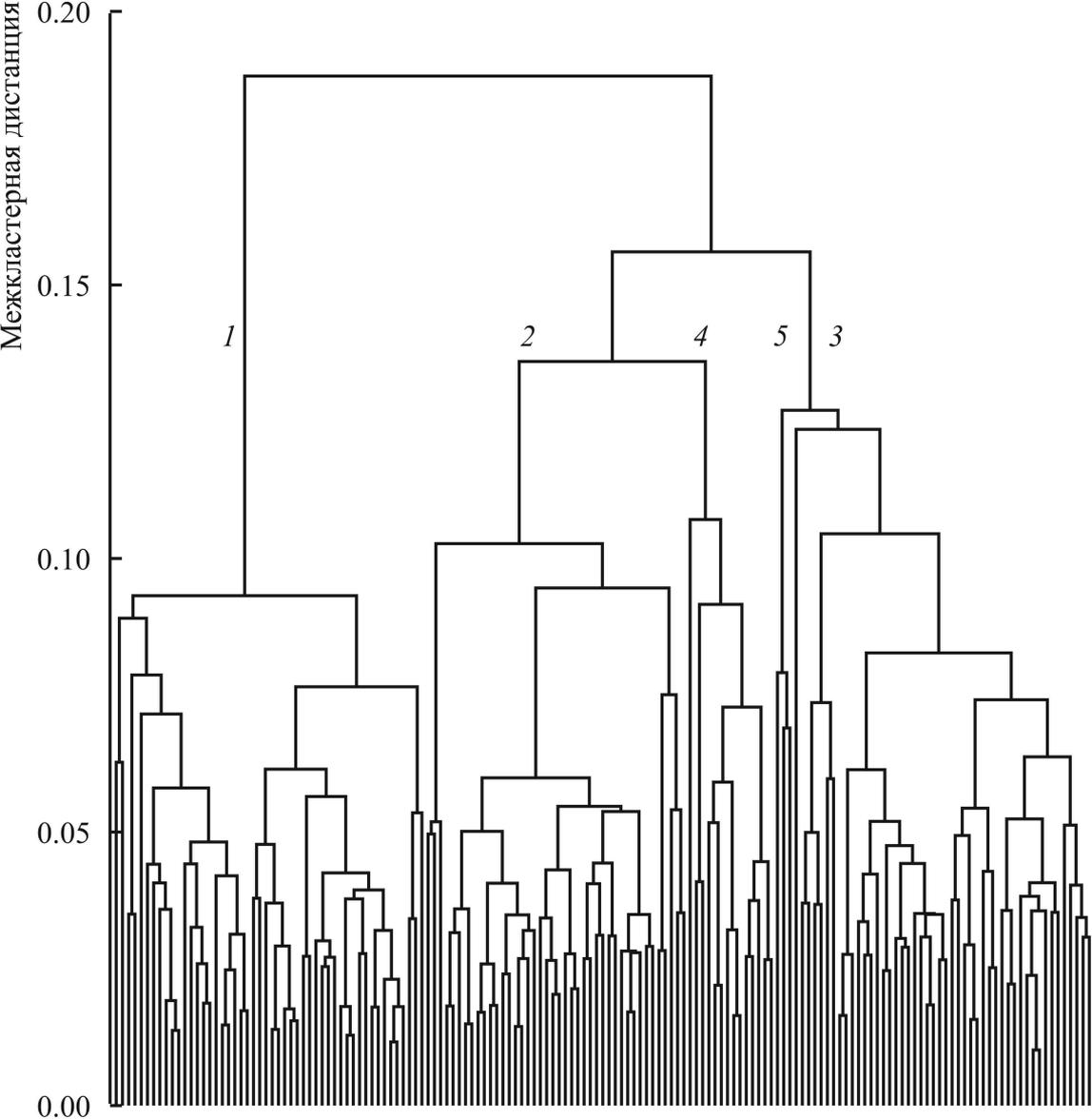


a

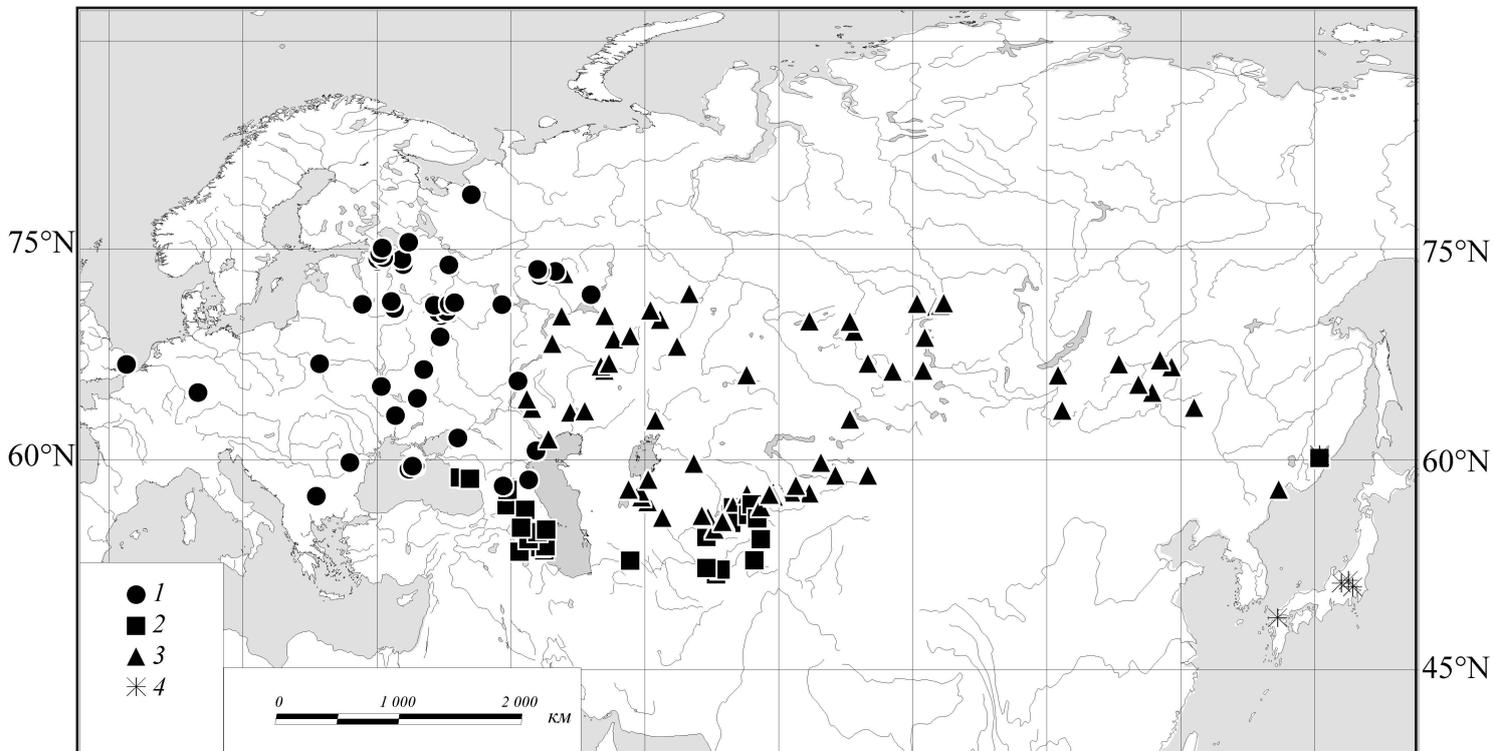
б





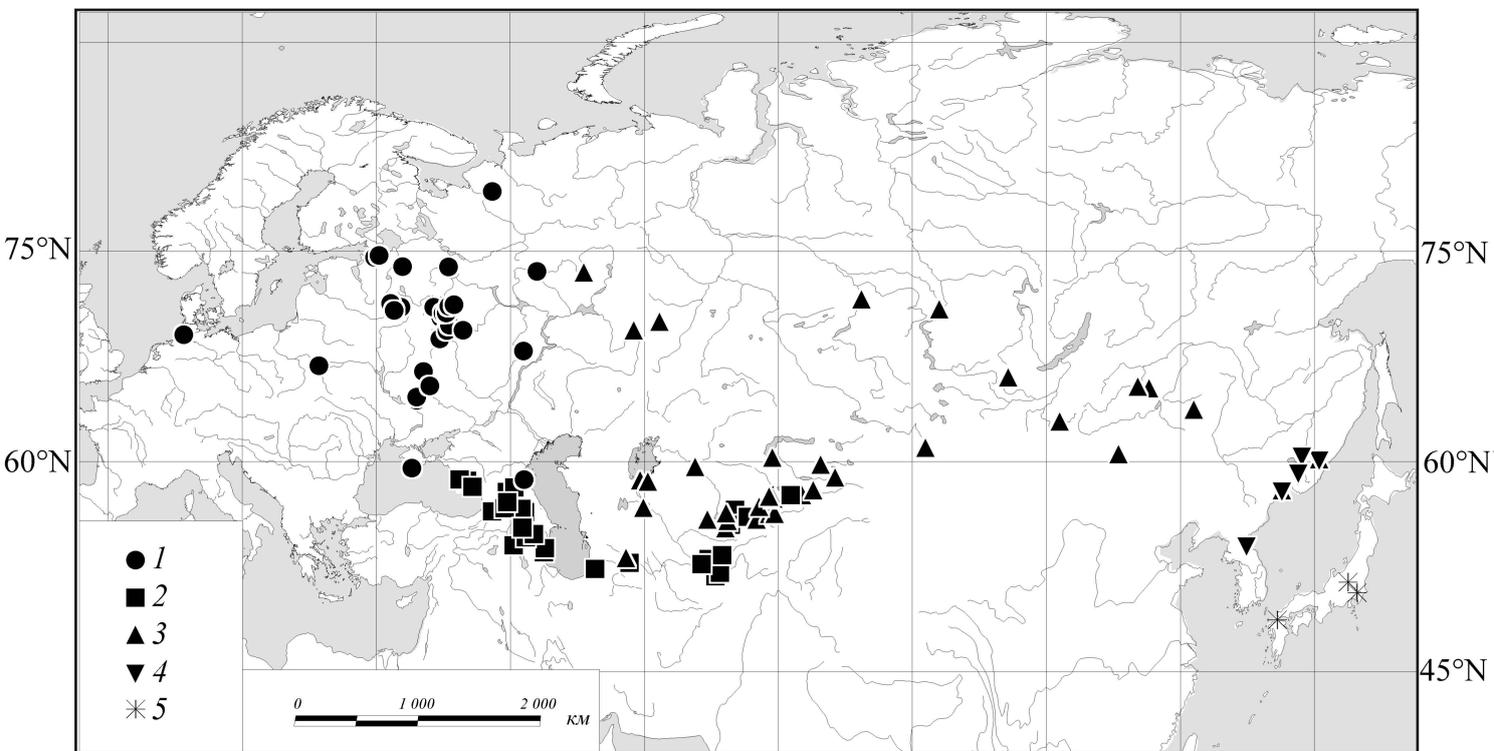


0° 15° E 30° E 45° E 60° E 75° E 90° E 105° E 120° E 135° E



a

0° 15° E 30° E 45° E 60° E 75° E 90° E 105° E 120° E 135° E



b