

Размерная структура интродуцированных и нативных популяций соболя Якутии

В. Г. МОНАХОВ, М. Н. РАНЮК, В. М. САФРОНОВ*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8-го Марта, 202
E-mail: mon@irae.uran.ru*

**Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677980, Якутск, просп. Ленина, 41
E-mail: v.m.safronov@ibpc.ysn.ru*

АННОТАЦИЯ

Изучены размеры черепа девяти популяций соболя Якутии ($n = 1230$ экз.). Выявлена дифференциация в размерной структуре между автохтонными левобережными (крупные размеры) и интродуцированными правобережными (мелкие размеры) популяционными группировками. Аллохтонные группировки занимают промежуточное положение между основателями (Витим, Буряя, Камчатка) и левобережными аборигенами, проявляя морфологические тренды, приводящие к появлению новых форм вида.

Ключевые слова: соболь, морфология, автохтоны, транслокация, интродуценты, структура.

Вопрос о взаимоотношениях соседних популяций животных, имеющих разное происхождение, – важный аспект биологии. Такие ситуации возникают при экспансии видов и популяций в результате всплеск размножения, миграций и интродукции. Отмечено [1, 2], что в результате транслокаций млекопитающих зачастую возникают зоологические проблемы из-за вселения животных одного подвида в ареал другого. Так произошло в середине прошлого столетия при массовых интродукциях соболя [3–9]. В местах интродукций образовались новые популяции со своими морфологическими и экологическими

особенностями. Одним из регионов, в которые в 1950-е гг. расселялись соболя разных подвидовых форм [10], является Якутия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В данном сообщении рассматривается с помощью краниометрии вопрос о формировании размерных морф соболей в девяти ($n = 1230$) якутских популяциях вида в постинтродукционный период. Изученный краниологический материал приведен в табл. 1. Для измерений по 18 признакам взяты животные старше 1 года. Определение возраста проведено с использованием методик В. В. Тимофеева и В. Н. Надеева [3], В. С. Смирнова [11], Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга [12].

Монахов Владимир Генрихович
Ранюк Марьяна Николаевна
Сафронов Валерий Михайлович

Т а б л и ц а 1

Материал, использованный для характеристики размеров черепа

Выборка	Самцы	Самки	Годы (коллекции музеев)
Нижний Алдан	41	30	2002–2005 (А)
Верхний Алдан	83	43	1958–1960 (Б); 1990, 2004–2006 (А)
Вилкой	30	24	1971–1973 (Б), 2002 (А)
Яна	116	91	1962–1964, 1969–1973 (А); 2004–2006 (А)
Жиганск	36	23	1942 (Б); 1970 (А)
Средняя Колыма	105	102	1967–1973 (Б); 1972–1978 (А)
Мая	98	91	1959–1960, 1972–1973 (Б), 1991, 2005–2006 (А)
Олекма	72	56	1959–1962, 1974–1975, 2002–2003 (А)
Оленек	99	70	1959, 1968–1974, 1989, 2003–2006 (А)
Всего	680	550	

П р и м е ч а н и е. А – Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск; Б – Всероссийский институт охотничьего хозяйства и звероводства, Якутск; В – зоологический музей Московского государственного университета, Москва.

В краниометрическую характеристику каждой популяционной группировки входят 18 признаков [14]: 1) основная длина; 2) кондилобазальная длина; 3) общая длина; 4) длина мозговой части; 5) длина лицевой части; 6) длина зубного ряда верхней челюсти; 7) длина ряда коренных зубов; 8) диаметр затылочного отверстия; 9) длина слуховых барабанов; 10) ши-

рина мозговой капсулы; 11) наибольшая ширина черепа; 12) ширина затылочных мышцелков; 13) ширина хоан; 14) лицевая ширина по линии между скуловыми отверстиями; 15) ширина ряда резцов верхней челюсти; 16) ширина слуховых барабанов; 17) высота в области слуховых барабанов; 18) высота в области межглазничного сужения [3, 8, 18].

Т а б л и ц а 2

Результат анализа размеров черепа самцов и самок Якутии методом главных компонент

Признак	Факторные нагрузки 1–4-й главных компонент			
	ГК1	ГК 2	ГК 3	ГК 4
1	0,996	-0,07	-0,06	0,02
2	0,994	-0,09	-0,05	0,01
3	0,993	-0,06	-0,09	0,03
4	0,999	-0,02	-0,02	-0,03
5	0,977	-0,16	-0,09	0,06
6	0,996	-0,03	-0,01	0,04
7	0,997	0,00	0,04	0,02
8	0,934	0,25	0,08	0,22
9	0,974	-0,19	-0,04	-0,09
10	0,951	0,28	0,04	-0,07
11	0,954	0,07	0,20	0,01
12	0,977	-0,18	-0,04	-0,01
13	0,856	0,48	-0,17	-0,10
14	0,995	-0,01	-0,03	-0,02
15	0,971	-0,08	0,16	-0,06
16	0,963	-0,01	0,14	-0,11
17	0,987	0,03	-0,04	0,06
18	0,984	-0,12	-0,05	0,01
Объясняемая дисперсия признаков, %	94,60	2,80	0,86	0,56

Для выявления общего (интегрального) показателя размеров использовали значение первой главной компоненты (1ГК), вычисленное методом главных компонент в пакете Statistica 5.5 (Statsoft).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как показано в табл. 2, 1ГК интегрирует 94,6 % дисперсии признаков, и ее значение правомерно использовать в качестве показателя общих размеров самцов и самок.

Размерные взаимоотношения девяти якутских популяций отражены на рис. 1. Наибольшее сходство проявляется в двух группах – Виллой–Жиганск–Оленек и В. Алдан – Мая – Яна – Олекма. Первая группа образована аборигенными левобережными популяциями крупных соболей, кондилобазальная длина (КБД) которых более 84 мм у самцов и 77 мм – у самок (рис. 2). Вторая – это интродуценты правобережья Лены, размеры черепа которых наименьшие в регионе (КБД самцов менее 83 мм и самок – 76 мм, см. рис. 2).

Остальные две популяции занимают промежуточное положение между двумя первыми группами. Однако реакклиматизанты низовьев Алдана ближе к мелким формам и имеют КБД самцов 83,1, а самок – 75,2 мм. Наибольшую близость в размерах черепа к нативным формам проявляют животные Ср. Колымы. В компонентный анализ мы также включили данные по выборке В. Колымы

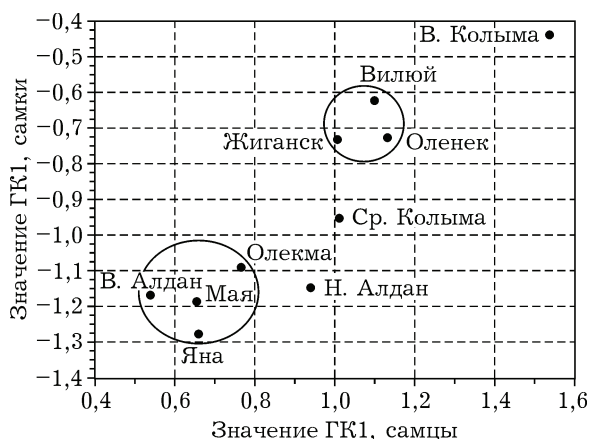


Рис. 1. Расположение изученных выборок в пространстве 1ГК для самцов и самок

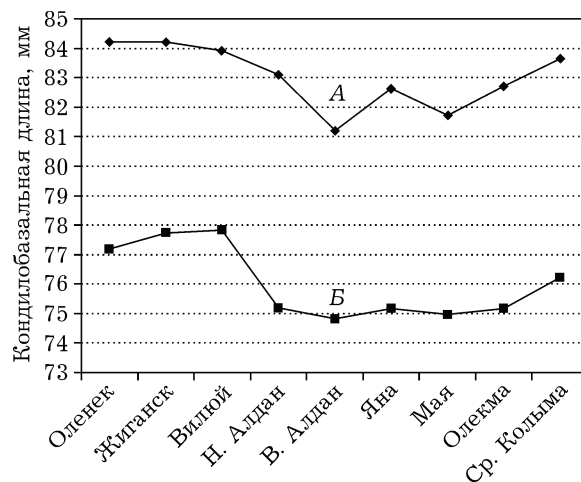


Рис. 2. Кондилобазальная длина черепа самцов (А) и самок (Б) соболей Якутии

(КБД самцов 84,8 мм, самок – 77,7 мм) из Магаданской области ($n = 62$ экз. [9]), которую отделяют от группировки Ср. Колымы 200–220 км. Как видно из рис. 2, верхнеколымские соболя существенно ($p_{\sigma} = 0,0245$, $p_{\varphi} = 0,0008$) крупнее зверьков Ср. Колымы.

Транслокации в колымский бассейн ($n = 548$) в пределах Якутии, по данным В. В. Тимофеева и М. П. Павлова [10], проводились с использованием как мелких бурейских (КБД самцов 80,15 мм и самок – 73,63 мм [9]) – 38 % от числа выпущенных и витимских (КБД самцов 81,49, самок – 74,31 мм) – 52,7 %, так и крупных (КБД самцов 87,86 мм и самок – 80,97 мм) у камчатских (9,3 %) соболей [9]. Согласно тем же сведениям [10], на В. Колыму выпускали исключительно бурейских соболей ($n = 361$). Вероятно, основную роль в становлении поголовья на Средней и Верхней Колыме сыграли выпуски 1951–1952 гг., проведенные с якутской стороны раньше, чем транслокации в верховья бассейна с магаданской стороны (1953–1958 гг.).

Таким образом, формирование размерной структуры якутских популяций соболя происходило во второй половине XX в. в соответствии с происхождением животных, принявших участие в их образовании. Левобережные аборигенные группировки вида со времени депрессии XIX–XX вв. восстановили численность из местных очагов остаточного обитания [10, 13]. Они сохранили свой

морфологический облик, близкий к облику енисейских соболей [9].

Правобережные популяции вида образовались путем масштабных (более 5 тыс. зверьков) транслокаций витимских, бурейских и камчатских соболей в середине XX в., проводившихся в свободные уголья [10]. Их размерная структура, свойственная витимским соболям – основной массе основателей-интродуцентов, практически не претерпела изменений. Лишь в колымском бассейне под влиянием камчатских переселенцев сформировались группировки, состоящие из зверьков сравнительно крупного размера, приближающихся по размерным параметрам к автохтонам левобережья Якутии и Камчатки.

Вместе с тем зверьки в интродуцированных популяциях по сравнению с основателями за период 30–40 лет стали несколько крупнее. По данным В. Г. Монахова [9], самцы В. Яны превышают по КБД витимских на 0,27 мм, соболя Май – на 0,40, олекминские – на 0,68, а колымские – на 3,32 мм, проявляя направленный морфологический тренд. То есть быстрые изменения морфологической и эпигенетической структуры (в данном случае размерной) в популяциях млекопитающих при антропогенном влиянии – это реальный процесс, что вполне подтверждается эффектами постинтродукционного периода у соболей разных районов ареала вида [7, 9, 15, 16], образованием форм популяционно-подвидового уровня. Формированию современных особенностей размерной структуры нативных и реакклиматизированных популяций Якутии, несомненно, способствует их относительная изоляция.

Анализ размерных отношений у соболей Якутии имеет и другую сторону, а именно выраженные половые различия, половой диморфизм в размерах, в частности черепа.

Размерный половой диморфизм обнаружен у значительного числа видов семейства Mustelidae и представителей рода *Martes* [17, 19–24, 38]. При обилии публикаций по соболю этот аспект затрагивался лишь при освещении географической изменчивости и таксономии [15, 26, 27] и в общевидовых сводках [5, 28]. Специальных работ этому вопросу не посвящалось, и, возможно, поэтому ссылки на данные по половому ди-

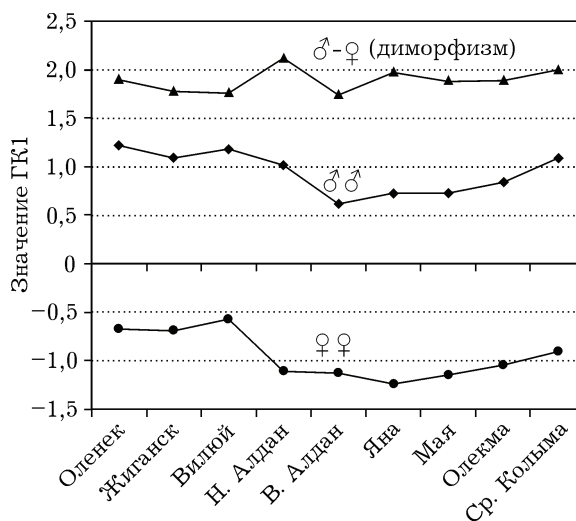


Рис. 3. Различия самцов и самок соболей Якутии в размерах черепа (ГК1)

морфизму у соболей в печати последних лет отсутствуют.

Для оценки степени различий между самцами и самками применяли показатель, предложенный О. Л. Россолимо и И. Я. Павлиновым [29]:

$$I_{SD} = 100 (X_{\sigma} - X_{\text{♀}}) / X_{\text{♀}},$$

где I_{SD} – величина (индекс) полового диморфизма, %; X_{σ} и $X_{\text{♀}}$ – средние величины признаков для самцов и самок. Подобный показатель, иногда выраженный в долях единицы, а не в процентах, используется также в работах Холмса и Пауэлла [30], А. В. Абрамова и И. Л. Туманова [25], В. В. Рожнова и А. В. Абрамова [31]. Данный показатель в отличие от других применявшихся (t -критерий, CV) имеет малую зависимость от величины выборки. Для выявления различий по комплексу признаков использовали также значение 1ГК.

В мере интегральной характеристики (значение ГК1) разница между показаниями половых групп варьировала от 1,74 (В. Алдан) до 2,12 (Н. Алдан). Выше среднего показатель диморфизма был также на Колыме (2,00) и в бассейне Яны (1,97).

По индексу полового диморфизма (табл. 3) наибольшие географические различия выявлены также у соболей Н. Алдана, Колымы и Яны. При этом максимальными – 12 % и более – они были по длине лицевой части (№ 5), зубного ряда (№ 6) и ряда коренных

Различия между самцами и самками у соболей Якутии (I_{SD}), %

Признак	Н. Алдан	В. Алдан	Виллой	Яна	Жиганск	Ср. Колыма	Мая	Олекма	Оленек	X
1	10,9	8,9	8,6	10,2	8,6	10,1	9,3	10,1	9,4	9,6
2	10,5	8,5	7,8	9,9	8,4	9,7	9,0	10,0	9,1	9,2
3	10,8	8,8	8,4	10,4	8,5	10,3	9,5	10,3	10,2	9,7
4	9,3	7,8	7,9	9,0	8,3	8,8	8,6	9,1	8,5	8,6
5	12,5	8,9	9,4	11,2	9,0	11,0	10,0	10,7	10,4	10,3
6	12,5	9,3	8,4	10,7	10,0	11,1	10,9	11,0	10,2	10,5
7	12,0	8,9	7,7	11,2	9,4	11,3	9,9	10,2	10,3	10,1
8	6,1	3,6	2,7	4,9	2,5	4,7	2,9	2,7	4,0	3,8
9	6,3	6,1	6,6	7,4	6,8	7,2	6,6	7,5	6,4	6,8
10	7,2	6,0	7,2	6,7	6,2	6,7	6,1	6,0	5,7	6,4
11	5,6	5,0	6,4	5,1	5,2	6,4	7,6	6,0	8,0	6,2
12	7,2	6,7	6,9	7,0	7,3	8,2	7,1	8,3	8,0	7,4
13	6,6	5,7	9,5	7,2	5,1	6,1	7,1	6,0	6,8	6,7
14	10,3	8,2	8,2	8,9	7,0	9,1	8,6	8,2	8,6	8,6
15	6,0	7,7	6,0	7,1	9,3	7,2	6,5	6,9	5,3	6,9
16	7,1	5,7	4,4	6,7	6,0	6,2	6,5	5,3	5,9	6,0
17	9,4	7,7	6,3	7,7	7,0	6,8	7,5	8,2	5,9	7,4
18	11,2	9,0	8,7	9,6	8,6	10,5	11,1	9,6	9,1	9,7
X	9,0	7,4	7,3	8,4	7,4	8,4	8,0	8,1	7,9	7,99

зубов (№ 7). Различия на уровне 10–11 % зафиксированы по признакам 1, 2, 3, 14, 18. Наименьшими (6–7 %) различия между самцами и самками оказались по диаметру затылочного отверстия (№ 8), ширине bullae (№ 16), ширине мозговой капсулы (№ 10) и длине слуховых барабанов (№ 9).

Прямых оценок полового диморфизма соболей Якутии в работах других исследователей не было, однако по данным В. А. Тавровского [13] мы рассчитали I_{SD} по кондилобазальной длине для трех популяций региона (названия В. А. Тавровского): “южно-якутской” (8,09 %), “акклиматизированной” (8,86 %) и “западно-якутской” (9,52 %). По данным из монографии Г. И. Монахова и Н. Н. Бакеева [5] расчетные оценки I_{SD} по этому же признаку (№ 2) оказались, %: для Оленька 7,96, Яны – 10,79, Май – 8,87 и мало отличались от характеристик, выявленных нами (см. табл. 3).

Средний уровень различий для якутских соболей составил 7,99 % (см. табл. 3), что ниже отмеченного (9,03 %) для приуральских

группировок [32]. Для аборигенных группировок Якутии средний I_{SD} оказался ниже (7,53 %), чем у интродуцентов (8,22 %).

Мы предполагаем, что величина полового диморфизма в динамике может отражать адаптивную (формообразовательную) активность популяции: там, где он выше, взаимодействие животных со средой идет более интенсивно. Это утверждение требует экспериментального подтверждения.

Относительно происхождения данного феномена существуют в основном две гипотезы: полового отбора и разделения трофических ниш [20, 33–35], но обсуждение их – тема отдельного сообщения. Тем не менее дифференциация по размерам является необходимым и достаточным результатом филогенеза млекопитающих, в частности рода *Martes*. Существование у млекопитающих такого феномена, как половой диморфизм в размерах, позволяет популяциям вида оперативно отвечать на изменения условий существования приспособительными перестройками в морфологии, осуществлять более пол-

ное использование ресурсов среды и жизненного пространства посредством группового поведения [5, 20, 28, 30, 31, 36, 37], адаптаций на популяционном уровне.

Работа выполнена при поддержке СО и УрО РАН (интеграционный проект 5.20) и РФФИ (проект 07-05-00298).

ЛИТЕРАТУРА

1. Граков Н. Н. Роль реакклиматизации в восстановлении популяций соболя // Рациональное использование ресурсов соболя: мат-лы III Всерос. науч.-произв. совещ. / под ред. Г. А. Соколова. Красноярск, 1992. С. 18–21.
2. Сафонов В. Г., Савельев А. П. Бобры стран Содружества: ресурсы, транслокации, промысел // Тр. Первого Евро-Амер. конгресса по бобру (Тр. Волжско-Камского гос. прир. зап.-ка. Вып. 4). Казань, 2001. С. 27–38.
3. Тимофеев В. В., Надеев В. Н. Соболя. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
4. Монахов Г. И., Монахов В. Г. Закономерности акклиматизации соболей в популяциях, восстановленных путем интродукции // Акклиматизация охотничьих животных в СССР: мат-лы науч. конф. / под ред. Ю. М. Чичикина. Минск: Урожай, 1978. С. 185–187.
5. Монахов Г. И., Бакеев Н. Н. Соболя. М.: Лесная промышленность, 1981. 240 с.
6. Монахов В. Г. Морфологические изменения соболей Средней Сибири и Приобья под влиянием интродуцентов из Прибайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1984. 22 с.
7. Монахов В. Г. Соболя Урала, Приобья и Енисейской Сибири: результаты реакклиматизации. Екатеринбург: Банк культурной информации, 1995. 154 с.
8. Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. и др. Млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Ч. 1. 640 с.
9. Монахов В. Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
10. Тимофеев В. В., Павлов М. П. Соболя // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1973. Ч. 1. С. 51–105.
11. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1960. Вып. 14. С. 97–112.
12. Клевезаль Г. А., Клейнберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
13. Тавровский В. А. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. С. 460–495.
14. Монахов Г. И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Тр. ВНИИОЗ. 1976. Вып. 26. С. 54–86.
15. Монахов В. Г. Краниометрическая изменчивость соболя *Martes zibellina* (Carnivora, Mustelidae) в связи с реакклиматизацией // Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 2. С. 260–265.
16. Ранюк М. Н., Монахов В. Г., Сафронов В. М. Изучение эпигенетической изменчивости соболя по комплексу краниологических признаков // Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. С. 134–146.
17. Юргенсон П. Б. Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М.: МСХ РСФСР, 1956. С. 33–71.
18. Duerst V. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Saugern // Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. 1926. Bd. 7, Heft 2. S. 231–332.
19. Рябов Л. С. Некоторые возрастные особенности морфологии кавказских лесных и каменных куниц // Зоол. журн. 1962. Т. 61, вып. 11. С. 1731–1738.
20. Шубин И. Г., Шубин Н. Г. Половой диморфизм и его особенности у куньих // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, вып. 2. С. 283–290.
21. Wiig O. Sexual dimorphism in the skull of the feral American mink (*Mustela vison* Schreber) // Zoologica Scripta. 1982. Vol. 11, N 4. P. 315–316.
22. Герасимов С. Видово специфични особенности и полов диморфизъм на размерите на черепните признаци при *Martes martes* и *Martes foina* от България // Acta zoologica bulgarica. 1983. Vol. 22. P. 9–25.
23. Giannico G. R., Nagorsen D. W. Geographic and sexual dimorphism in the skull of Pacific coast marten // Can. J. Zool. 1989. Vol. 67. P. 1386–1393.
24. Reig S., Ruprecht A. L. Skull variability of *Martes martes* and *Martes foina* from Poland // Acta Theriol. 1989. Vol. 34. P. 595–624.
25. Abramov V. A., Tumanov I. L. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* from NW part of Russia // Acta Theriol. 2003. Vol. 48. P. 239–246.
26. Павлинин В. Н. Тобольский соболя. Свердловск: УФ АН СССР, 1963. 112 с.
27. Павлинов И. Я., Россоломо О. Л. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика соболя (*Martes zibellina* L.) на территории СССР // Млекопитающие: исслед. по фауне Сов. Союза. М.: МГУ, 1979. С. 241–256.
28. Бакеев Н. Н., Монахов В. Г., Синицин А. А. Соболя. Вятка: ВНИИОЗ, 2003. 336 с.
29. Россоломо О. Л., Павлинов И. Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, № 6. С. 23–35.
30. Holmes T., Powell R. A. Morphology, ecology, and the evolution of sexual dimorphism in North American *Martes* // Martens, sables and fishers: biology and conservation / Eds. S. W. Buskirk, A. S. Harestad, M. G. Raphael, R. F. Powell. N.Y.: Cornell University Press, 1994. P. 72–84.
31. Рожнов В. В., Абрамов А. В. Половой диморфизм перевязки *Vormela peregusna* (Carnivora, Mustelidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 2. С. 183–187.
32. Монахов В. Г. Изменчив ли половой диморфизм? Факты по приуральским видам рода *Martes*. // Там же. 2009. № 1. С. 55–63.

33. Erlinge S. Adaptive significance of sexual dimorphism in weasel // *Oikos*. 1979. Vol. 33. P. 233–245.
34. Moors P. J. Sexual dimorphism in body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems // *Ibid.* 1980. Vol. 34. P. 147–158.
35. Shine R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // *The Quart. Rev. of Biology*. 1989. Vol. 64. P. 419–461.
36. King C. M. Cohort variation in life-history parameters of stoats *Mustela erminea* in relation to fluctuating food resources: a challenge to boreal ecologists // *Acta Theriol.* 2002. Vol. 47. P. 225–244.
37. Zalewski A. Does size dimorphism reduce competition between sexes? The diet of male and female pine martens at local and wider geographical scales // *Ibid.* 2007. Vol. 52. P. 237–250.
38. Ansorge H. Verbreitung und biologie des Iltis, *Mustela putorius*, in der Oberlausitz // *Abh. Ber. Naturkundemus. Gorlitz*. 1994. Vol. 68, N 2. P. 1–16.

Size Structure of Introduced and Native Populations of Sable in Yakutia

V. G. MONAKHOV, M. N. RANYUK, V. M. SAFRONOV*

*Institute of Ecology of Plants and Animals UB RAS
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: mon@ipae.uran.ru*

** Institute of Biological Problems of Cryolitozone SB RAS
677980, Yakutsk, Lenin ave., 41
E-mail: v.m.safronov@ibpc.usn.ru*

Skull dimensions of nine sable populations in Yakutia ($n = 1230$ ind.) were studied. Differentiation in the size structure between autochthonous left-bank (large skull) and introduced right-bank (small dimensions) population groups was revealed. Allochthonous groups occupy an intermediate position between the founders (Vitim, Bureya, Kamchatka) and left-bank aboriginals exhibiting morphological trends that lead to the appearance of new forms of the species.

Key words: sable, morphology, skull, autochthones, translocation, introduced groups, structure.