



УДК 591.4:591.6:599.742.41

КРАНИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОБОЛЯ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

М.Н. Ранюк* и В.Г. Монахов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, 620144 Екатеринбург, Россия;
e-mail: ranyuk@ipae.uran.ru

РЕЗЮМЕ

Соболь (*Martes zibellina* L.) ценный промысловый пушной вид, ареал которого в настоящее время занимает обширную территорию от Уральских гор до полуострова Камчатка. Дальневосточная часть ареала представляет особый интерес, поскольку предположительно является центром происхождения этого вида, а, вероятно, существовавший здесь лесной рефугиум во время плейстоценовых оледенений способствовал дальнейшему расселению соболя по всему евразийскому континенту. Данное исследование посвящено анализу внутривидового разнообразия населения соболя Дальнего Востока. В предыдущих морфологических исследованиях отмечаются высокая степень изменчивости дальневосточных популяций соболя в размерах черепа и окраске меха. В данной работе проводится анализ данных по изменчивости 22 неметрических признаков черепа у 826 соболей из 14 географических районов Дальнего Востока. Значения фенетических дистанций между 14 выборками соболя варьируют от 0.001 до 0.238. Среди исследованных изолированных популяций выборка соболей о. Сахалин не демонстрирует выраженных особенностей в проявлении мелких aberrаций черепа, тогда как выборка п-ва Камчатка несколько обособляется от остальных. Отмечаются популяционные различия в проявлении полового диморфизма – для некоторых популяций (Амгунь, Камчатка, В. Кольма, Пильда, Уда) характерно сходство между самцами и самками в проявлении мелких aberrаций черепа. В других случаях (Сахалин, Зей, Охота, Нюкжа) фенетические дистанции между самцами и самками достигают межпопуляционного уровня. В целом в проявлении мелких aberrаций черепа популяции соболя Дальнего Востока демонстрируют пространственную гетерогенность, свойственную также для других ранее исследованных морфологических и генетических характеристик населения соболя данного региона.

Ключевые слова: географическая изменчивость, Дальний Восток, краниологические признаки, морфологическое разнообразие, соболь

CRANIOLOGICAL VARIABILITY OF SABLES FROM FAR EAST

M.N. Ranyuk* and V.G. Monakhov

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, 8 Marta Str., 202, 620144 Ekaterinburg, e-mail: ranyuk@ipae.uran.ru

ABSTRACT

Sable is a valuable game species with modern area from Urals to Kamchatka Peninsula. There is a hypothesis of the Far East origin of the species and existing of the Pleistocene refugia wherefrom sables dispersed on the territory of Eurasia. We studied the intraspecies diversity of sable populations from different regions of the Far East. Previous studies have found high level of variability for skulls size and fur color of Far East populations of the sable. We analysed 22 non-metric traits of the skull of 826 animals from 14 geographic samples. Mean measure of divergence

* Автор-корреспондент / Corresponding author

between 14 samples varied from 0.001 to 0.238. Among studied isolated populations, the sables from Sakhalin Island do not demonstrate differences from the continental sample in small aberrations of the skull, whereas the sample from the Kamchatka Peninsula is somewhat different from other samples in craniological characters. There are some population differences in sexual dimorphism: some samples (Amgun, Kamchatka, V. Kolyma, Pilda, Uda) shows similarity between males and females in frequencies of non-metric characters; other samples (Sakhalin, Zeya, Okhota, Nyukzha) have a population level of phenetic distances between sex groups. Populations of the sables from the Far East demonstrate spatial heterogeneity in variability of non-metric traits of the skull, which is also characteristic of other morphological and genetic characters studied by previous researches.

Key words: craniological traits, Far East, geographic variability, morphologic diversity, sable

ВВЕДЕНИЕ

На Дальнем Востоке, включая Японские острова, в настоящее время обитают 3 вида рода *Martes*: соболь *M. zibellina*, японский соболь *M. melampus* и харза *M. flavigula*. Среди этих видов куниц самый обширный ареал занимает соболь: этот ценный пушной вид распространен на запад вплоть до Уральских гор.

Современная внутривидовая структура соболя во многом сформировалась под влиянием плейстоценовых оледенений, когда глобальное изменение климата привело к масштабным сменам биоценозов и формированию лесных рефугиумов, из которых соболь расселялся впоследствии. Гипотеза о существовании такого рефугиума на территории Дальнего Востока рассматривается в молекулярно-генетических исследованиях популяционной структуры соболя (Рожнов и др. [Rozhnov et al.] 2013; Li et al. 2013; Kinoshita et al. 2015). Ряд исследователей предполагал, что соболь сформировался как вид именно в условиях холодного климата Сибири и Дальнего Востока (Абрамов [Abramov] 1967; Бакеев и др. [Bakeev et al.] 2003; Монахов [Monakhov] 2006). На данной территории отмечается достаточно большое морфологическое разнообразие соболя – на Камчатке обитают самые крупные животные, а в горах Сихотэ-Алиня встречаются самые мелкие соболи в ареале (Monakhov, 2016). На Дальнем Востоке также есть несколько изолированных популяции соболя, обитающих на островах Сахалин, Шантар, Итуруп, Кунашир, Хоккайдо (Гептнер и др. [Heptner et al.] 1967; Аристов и Барышников [Aristov and Baryshnikov] 2001).

Цель данного исследования – оценка внутривидового разнообразия населения соболя Дальнего Востока на основе анализа краниологической изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследование включены данные по черепам 826 взрослых особей (старше 1 года) из 14 географических выборок соболя Дальнего Востока (Табл. 1, Рис. 1). Возраст определяли по методике В.В. Тимофеева и В.Н. Надеева [Timofeev and Nadeev] (1955) на основании развития краниальных структур. Для каждого черепа проводили классификацию по 70 фенам 22 неметрических признаков черепа (Табл. 2; Рис. 2).

Все признаки, кроме медиальных (3, 6 и 13), фиксировали на левой и правой сторонах черепа. При работе использовали бинокулярный микроскоп «МБС 10», увеличение 8×23.

Для сравнения частот фенотипов неметрических признаков черепа между выборками использовали метод Крускала-Уоллиса (Siegel and Castellan, 1988).

Для оценки фенетического сходства между популяциями рассчитывали среднюю меру дивергенции (Mean Measure of Divergence – MMD) по формуле, предложенной Смитом (Smith, 1972) и впоследствии модифицированной Сьоволдом (Sjovold, 1977) и Хартманом (Hartman, 1980).

Для расчета MMD использовали трансформированные частоты встречаемости фенотипов

$$(Q): Q = \frac{1}{2} \sin^{-1} [1 - 2k/(n+1)] + \frac{1}{2} \sin^{-1} [1 - 2(k+1)/(n+1)],$$

где k – частота встречаемости фена, n – число наблюдений (для билатеральных признаков количество изученных сторон черепа).

Расчет средней меры дивергенции (MMD) проводили по формуле

$$MMD = 1/r \sum_{i=1}^r \{ (Q_{i1} - Q_{i2})^2 - [1/(n_{i1}+1/2) + 1/(n_{i2}+1/2)] \},$$

где r – количество исследуемых признаков, Q_{i1} – трансформированная частота встречаемости фена i в выборке 1, n_{i1} – число наблюдений в выборке



Рис 1. Географическое расположение исследуемых выборок соболя.

Fig. 1. Geographic location of the sables samples.

Таблица 1. Материал исследования.**Table 1.** Material of the study.

№	Выборка Sample	Географическое положение Geographic location	Размер выборки (в том числе самцов) Sample size (males)	Коллекция (годы сбора) Collection (years)
1	Амгунь Amgun	Бассейн р. Амгунь, район П. Осипенко, Хабаровский край (Amgun River Basin, P.Osipenko District, Khabarovsk Territory)	30 (15)	A (1981–1982)
2	Буряя Bureya	Верховья р. Буряя, Хабаровский край (Bureya River Basin, Khabarovsk Territory)	67 (33)	A (2001–2007)
3	В.Мая V.Maya	Аяно-Майский район, Хабаровский край (District Ayano-Mayskiy, Khabarovsk Territory)	60 (29)	A (1986–1990)
4	Зея Zeya	Бассейн р. Зея, Хабаровский край (Zeya River Basin, Khabarovsk Territory)	83 (43)	A (1987–1990)
5	Камчатка Kamchatka	Полуостров Камчатка (Kamchatka Peninsula)	76 (48)	Б (1941–1946)
6	В.Колыма V.Kolyuma	Верхний бассейн р. Колыма, Магаданская обл. (Upper Kolyuma River Basin, Province Magadanskaya)	50 (26)	В (2002–2003)
7	Н.Колыма N.Kolyuma	Нижний бассейн р. Колыма, Якутия (Lower Kolyuma River Basin, Yakutia)	86 (44)	Г (1972–1978, 2006–2007)
8	Нюкжа Nyukzha	Бассейн р. Нюкжа, Амурская область (Nyukzha River Basin, Province Amurskaya)	60 (32)	A (1989–1991)
9	Охота Okhota	Бассейн р. Охота, Хабаровский край (Okhota River Basin, Khabarovsk Territory)	64 (33)	A (1988–1992)
10	Пильда Pilda	Бассейн р. Пильда, Ульчский район, Хабаровский край (Pilda River Basin, Khabarovsk Territory)	58 (35)	A (1988–1990)
11	Сахалин (Sakhalin)	Остров Сахалин (Island Sakhalin)	58 (25)	A (1991–1992; 2002–2004)
12	Уда Uda	Тугуро-Чумиканский район, Хабаровский край (district Tuguro-Chumikanskiy, Khabarovsk Territory)	31 (16)	A (1972–1973)
13	Уссури Ussuri	Бассейн р. Уссури, Чугуевский район, Приморский край (Ussuri River Basin, district Chuguevsky, Primorskiy Territory)	45 (27)	A (1975–1976)
14	Хор Khor	Бассейн р. Хор, район Лазо, Хабаровский край (Khor River Basin, district Lazo, Khabarovsk Territory)	58 (29)	A (1983–2007)

Примечание. А – Всероссийский научно-исследовательский институт охоты и звероводства РАСХН, Дальневосточный филиал, Хабаровск; Б – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; В – Институт биологических проблем севера ДВО РАН, Магадан; Г – Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск.

Note. A – Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming RAS, Far East Department, Khabarovsk; Б – ZIN, Saint Petersburg; В – Institute of Biological Problems of the North FED RAS, Magadan; Г – Institute of Biological Problems of the Cryolytozone SD RAS, Yakutsk.

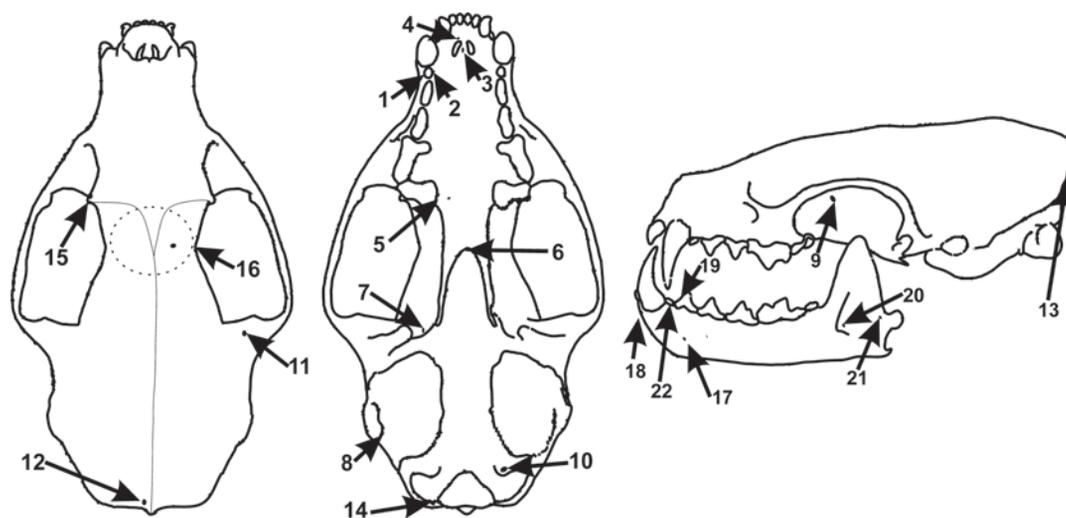


Рис. 2. Локализация исследованных неметрических признаков соболя на черепе. Описание признаков см. в разделе «Материал и методы».

Fig. 2. Location of non-metric traits of the sable on the skull. Descriptions of the traits see in «Material and Methods».

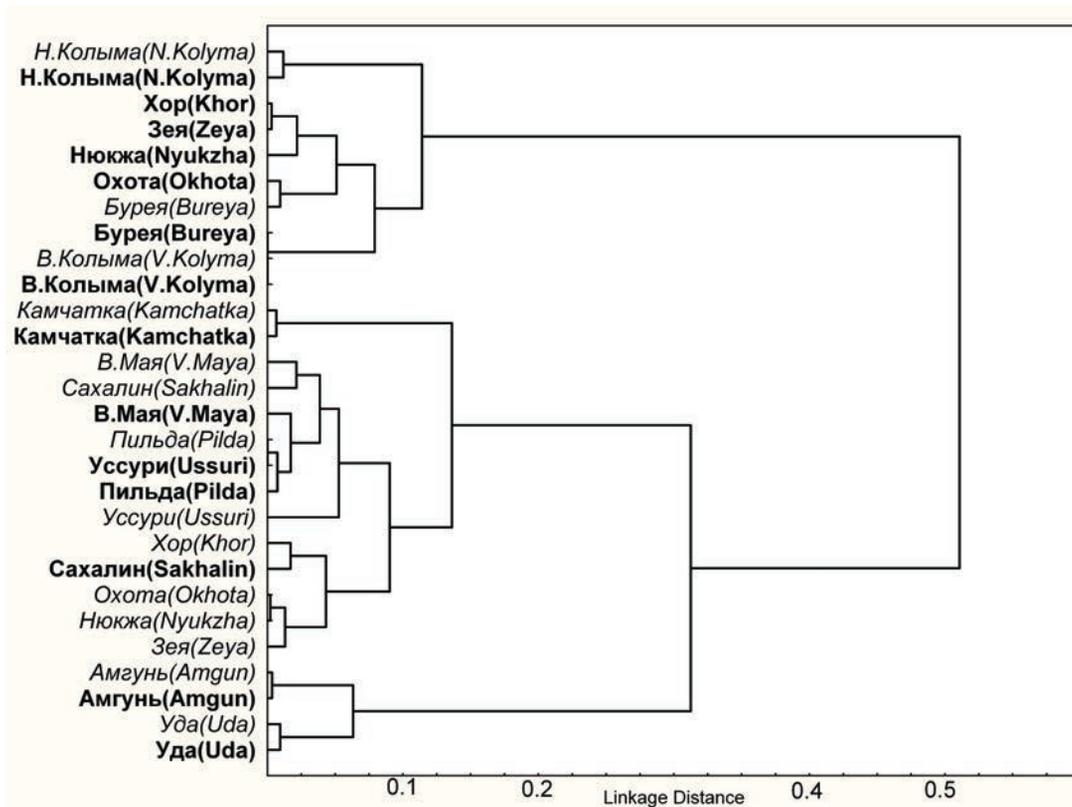


Рис 3. Результаты кластерного анализа матрицы фенетических дистанций (MMD) исследуемых выборок соболя. Метод Варда (шрифтом выделены самцы и самки).

Fig. 3. Results of cluster analyses based on the mean measure of divergence (MMD) of sables samples. Ward's method (font highlighted in males and females).

Таблица 2. Описание фенев исследованных неметрических признаков черепа соболя.**Table 2.** Descriptions of phenes of nonmetric characters of the sable skull.

Признаки Characters	Фены Phenes
1. Первый верхний премоляр (First upper premolar)	1.0. Отсутствие первого верхнего премоляра (The first upper premolar is absent) 1.1. Наличие первого верхнего премоляра (The first upper premolar is present)
2. Отверстия в верхнечелюстной кости около P ¹ (Foramina in the maxillary bone near P ¹)	2.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 2.1. Одно отверстие (One foramen) 2.2. Два отверстия (Two foramina) 2.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
3. Дополнительные отверстия перед резцовыми отверстиями (Additional foramina before the incisive foramina)	3.0. Нет отверстий (No foramina) 3.1. Одно отверстие (One foramen) 3.2. Два отверстия (Two foramina) 3.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
4. Дополнительные резцовые отверстия (Additional incisive foramina)	4.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 4.1. Одно отверстие (One foramen) 4.2. Два отверстия (Two foramina) 4.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
5. Отверстия медиальнее M ¹ (Foramina medial to M ¹)	5.0. Нет отверстий (No foramina) 5.1. Одно отверстие (One foramen) 5.2. Два отверстия (Two foramina) 5.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
6. Отросток нёбной вырезки (Palatine process)	6.0. Отсутствие отростка (The process is absent) 6.1. Наличие отростка (The process is present)
7. Дополнительные отверстия около овального отверстия (Additional foramina near the interatrial foramen)	7.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 7.1. Одно отверстие (One foramen) 7.2. Два отверстия (Two foramina) 7.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
8. Дополнительное отверстие лицевого канала (Additional foremen of the facial canal)	8.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 8.1. Одно отверстие (One foramen) 8.2. Два отверстия (Two foramina)
9. Решетчатое отверстие (Ethmoidal foramen)	9.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 9.1. Решетчатое отверстие одиночное (Single olfactory foramen) 9.2. Решетчатое отверстие двойное (Double olfactory foramen) 9.3. Перегородка между отверстиями неполная. (The septum between the foramina is not complete)
10. Отверстие в нижней части мыщелковой ямки (Foramen in the lower part of the condylar fossa)	10.0. Отсутствие отверстия (The foramen is absent) 10.1. Наличие отверстия (The foramen is present)
11. Отверстия на горизонтальной поверхности височной кости (Foramina on the horizontal surface of the temporal bone)	11.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 11.1. Одно отверстие (One foramen) 11.2. Два отверстия (Two foramina) 11.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
12. Отверстия около средней части затылочного гребня (Foramina near the middle part of the occipital ridge)	12.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 12.1. Одно отверстие (One foramen) 12.2. Два отверстия (Two foramina) 12.3. Более двух отверстий (More than two foramina)

Таблица 2. Продолжение.

Table 2. Continued.

Признаки Characters	Фены Phenes
13. Отверстие в затылочном предбугорье (Foramen before the occipital protuberance)	13.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 13.1. Одно отверстие (One foramen) 13.2. Два отверстия (Two foramina) 13.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
14. Отверстия в верхней части мыщелковой ямки (Foramina in the upper part of the condylar fossa)	14.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 14.1. Одно отверстие (One foramen) 14.2. Два отверстия (Two foramina) 14.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
15. Надглазничные отверстия около заглазничного отростка (Supraorbital foramina near the postorbital process)	15.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 15.1. Одно отверстие (One foramen) 15.2. Два отверстия (Two foramina) 15.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
16. Отверстия в лобной кости позади скуловых отростков (Foramina in the frontal bone behind the malar processes)	16.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 16.1. Одно отверстие (One foramen) 16.2. Два отверстия (Two foramina) 16.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
17. Переднее подбородочное отверстие (Anterior mental foramen)	17.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 17.1. Одно переднее подбородочное отверстие (One anterior mental foramen) 17.2. Два передних подбородочных отверстия (Two anterior mental foramina) 17.3. Наличие дополнительных отверстий (There are additional foramina)
18. Резцовое подбородочное отверстие (Incisive mental foramen)	18.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 18.1. Одно резцовое подбородочное отверстие (One incisive mental foramen) 18.2. Два резцовых подбородочных отверстия (Two incisive mental foramina) 18.3. Наличие дополнительных отверстий (There are additional foramina)
19. Отверстия в нижнечелюстной кости у внутреннего края альвеолы P ₁ (Foramina in the mandibular bone near the internal edge of alveolus P ₁)	19.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 19.1. Одно отверстие (One foramen) 19.2. Два отверстия (Two foramina) 19.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
20. Отверстие в передней части ямки жевательной мышцы около M ₂ (Foramen in the frontal part of the masseteric fossa near M ₂)	20.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 20.1. Одно отверстие (One foramen) 20.2. Два отверстия (Two foramina) 20.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
21. Отверстия в задней части ямки жевательной мышцы около суставного отростка (Foramina in the back part of the masseteric fossa near the articular process)	21.0. Отсутствие отверстий (No foramina) 21.1. Одно отверстие (One foramen) 21.2. Два отверстия (Two foramina) 21.3. Более двух отверстий (More than two foramina)
22. Первый нижний премоляр (First lower premolar)	22.0. Отсутствие первого нижнего премоляра (The first lower premolar is absent) 22.1. Наличие первого нижнего премоляра (The first lower premolar is present)

Таблица 3. Результаты теста Крускала-Уоллиса при сравнении частот фенотипов 22 неметрических признаков черепа соболей из 14 выборок Дальнего Востока.

Table 3. Results of Kruskal-Wallis test for frequencies of 22 non-metric skull traits from 14 samples of the sable from the Far East.

Признак Non-metric trait	H (df=13)			
	Самцы Males	Уровень значимости p-level	Самки Females	Уровень значимости p-level
1	20.5	0.0832	8.4	0.8191
2	84.1	0.0000	60.6	0.0000
3	53.6	0.0000	43.9	0.0000
4	155.5	0.0000	137.8	0.0000
5	14.5	0.3425	43.9	0.0000
6	43.6	0.0000	38.9	0.0002
7	51.3	0.0000	48.6	0.0000
8	24.7	0.0254	79.4	0.0000
9	52.1	0.0000	16.4	0.2264
10	63.7	0.0000	56.5	0.0000
11	153.4	0.0000	163.4	0.0000
12	139.5	0.0000	111.1	0.0000
13	66.8	0.0000	28.8	0.0690
14	49.2	0.0000	30.4	0.0041
15	79.6	0.0000	88.3	0.0000
16	71.3	0.0000	78.9	0.0000
17	24.8	0.0156	23.1	0.0270
18	45.1	0.0000	33.1	0.0009
19	120.9	0.0000	97.3	0.0000
20	116.5	0.0000	63.2	0.0000
21	127.5	0.0000	77.2	0.0000
22	74.3	0.0000	21.8	0.0400

1 (для билатеральных признаков количество изученных сторон черепа), Q_{2i} – трансформированная частота встречаемости фена i в выборке 2, n_{2i} – число наблюдений в выборке 2.

Расчитанную матрицу фенетических дистанций (ММД) анализировали с помощью модулей кластерного анализа и многомерного шкалирования в пакете программ STATISTICA (StatSoft, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам анализа проявлений мелких aberrаций черепа большинство исследованных неметрических признаков проявляет географическую изменчивость (Табл. 3). Статистически незначимые различия ($p > 0.05$) в частотах встре-

чаемости фенотипов были выявлены для признаков 1 и 5 среди самцов и для признаков 1, 9 и 13 среди самок. Сильнее всего у обоих полов варьируют признаки 4, 11 и 12. Доля животных, не имеющих дополнительных резцовых отверстий (4 признак), колеблется от 27% для выборки самцов Амгунь до 92% для выборки самок Зеи (Приложение 1, 2). Доля особей без дополнительных отверстий около средней части затылочного гребня (12 признак) колеблется от 4% в выборках Верхняя и Нижняя Колыма до 60% в выборке Амгунь. Среди самцов также значительно варьируют дополнительные отверстия в ямке жевательной мышцы (20 и 21 признак) (Приложение 1, 2).

Расчитанные значения средней меры дивергенции исследуемых выборок соболя Дальнего Востока варьируют от 0.001 до 0.238 (Табл. 4).

Таблица 4. Матрица фенетических дистанций (MMD) между исследуемыми выборками соболя Дальнего Востока.
Table 4. Matrix of mean measure of divergence (MMD between samples of the sables from the Far East.

№	Выборка Sample	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	Амгунь (Amgun)	0.003	0.161	0.080	0.121	0.050	0.128	0.132	0.126	0.097	0.118	0.152	0.022	0.050	0.106
2	Буряя (Bureya)	0.102	0.024	0.054	0.014	0.031	0.001	0.050	0.019	0.027	0.004	0.051	0.096	0.067	0.028
3	В.Мая (V.Maya)	0.089	0.046	0.025	0.036	0.049	0.047	0.094	0.027	0.035	0.009	0.043	0.043	0.023	0.040
4	Зея (Zeya)	0.088	0.029	0.040	0.029	0.032	0.013	0.054	0.003	0.018	0.016	0.021	0.069	0.029	0.023
5	Камчатка (Kamchatka)	0.097	0.074	0.020	0.046	0.007	0.059	0.084	0.069	0.061	0.048	0.070	0.041	0.069	0.058
6	В.Кольма (V.Kolyma)	0.092	0.031	0.033	0.042	0.051	0.001	0.029	0.031	0.007	0.023	0.061	0.105	0.131	0.038
7	Н.Кольма (N.Kolyma)	0.238	0.043	0.145	0.057	0.130	0.028	0.012	0.070	0.080	0.104	0.080	0.175	0.145	0.056
8	Нюкжа (Nyukzha)	0.054	0.015	0.026	0.013	0.028	0.024	0.044	0.025	0.002	0.001	0.026	0.034	0.028	0.024
9	Охота (Okhota)	0.128	0.002	0.021	0.031	0.065	0.026	0.050	0.017	0.028	0.016	0.039	0.104	0.032	0.017
10	Пильда (Pilda)	0.051	0.023	0.003	0.043	0.030	0.033	0.074	0.028	0.001	0.001	0.039	0.065	0.012	0.000
11	Сахалин (Sakhalin)	0.066	0.039	0.021	0.014	0.034	0.089	0.089	0.025	0.022	0.008	0.048	0.089	0.030	0.030
12	Уда (Uda)	0.034	0.122	0.074	0.063	0.077	0.119	0.138	0.078	0.075	0.055	0.070	0.009	0.047	0.121
13	Уссури (Ussuri)	0.046	0.054	0.064	0.044	0.050	0.070	0.139	0.036	0.067	0.019	0.054	0.022	0.012	0.079
14	Хор (Khor)	0.114	0.026	0.018	0.003	0.050	0.025	0.073	0.021	0.029	0.035	0.018	0.052	0.037	0.021

Примечание. Над диагональю – значения фенетических дистанций для самцов. По диагонали шрифтом выделены значения фенетических дистанций между самцами и самками.

Note. Above diagonal is MMD for males. On diagonal is MMD between males and females.

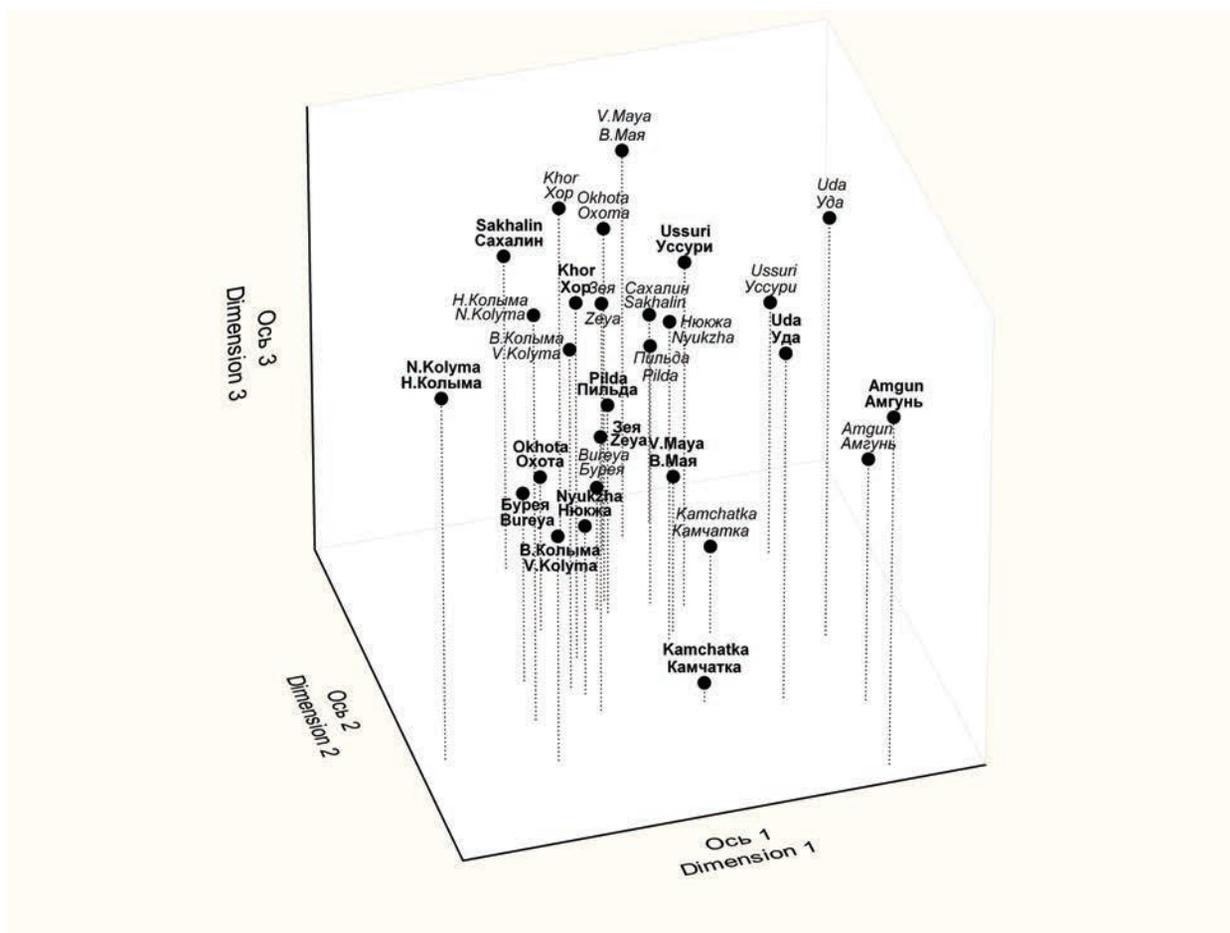


Рис. 4. Результаты многомерного шкалирования матрицы фенетических дистанций (MMD) исследуемых выборок соболя (шрифтом выделены **самцы** и **самки**.)

Fig. 4. Results of multidimensional scaling based on the mean measure of divergence (MMD) of sables samples (font highlighted in **males** and **females**).

Наибольшие значения фенетических дистанций встречаются при сравнении с выборками Уда, Амгунь и Нижняя Колыма. Результаты кластерного анализа матрицы фенетических дистанций представлены на Рис. 3. Выделяются два основных кластера, в первом из которых оказались выборки Нижняя Колыма, Верхняя Колыма и Буряя; второй кластер включает в себя обособившиеся выборки Амгунь и Уда, а также выборки Камчатка, Пильда, Уссури, Верхняя Мая и Сахалин. Выборки Хор, Зeya, Нюкжа и Охота разделились по полу между этими двумя кластерами.

Полученную матрицу фенетических дистанций анализировали с использованием метода многомерного шкалирования (три оси, стресс

0.115), результаты которого представлены на Рис. 4. Вдоль первой оси отделяются выборки Амгунь и Уда. Вдоль третьей оси отделяются самцы и самки Камчатки. Также можно отметить, что самки имеют более высокие значения координат первой и второй оси и смещены относительно выборок самцов из тех же географических районов по диагонали между первой и второй осями (Рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Гипотеза о происхождении соболя на Дальнем Востоке подробно рассматривается в работах ряда исследователей (Абрамов [Abramov] 1967; Монахов [Monakhov] 1976; Бакеев и др. [Bakeev et al.]

2003; Монахов [Monakhov] 2006; Monakhov, 2016). Косвенными доказательствами в поддержку данной гипотезы служат результаты молекулярно-генетических исследований, в которых показана высокая степень генетического разнообразия населения дальневосточного соболя по сравнению с сибирскими и уральскими популяциями (Li et al., 2013; Kinoshita et al., 2015), однако в работе В.В. Рожнова с соавторами [Rozhnov et al.] (2013), напротив, отмечается пониженный уровень нуклеотидного разнообразия у дальневосточных выборок по сравнению с уральскими. Авторы высказывают предположение об исходном существовании у соболя намного большего, чем в настоящее время, разнообразия филогенетических линий, позже в значительной степени утраченного, вероятно, в периоды оледенений (Рожнов и др. [Rozhnov et al.] 2013).

В предыдущих исследованиях морфологической изменчивости соболя Дальнего Востока была показана высокая степень внутривидового разнообразия животных как в размерах черепа, так и в окраске меха [Monakhov, 2016]. Основываясь на выявленной клинальной изменчивости изученных морфологических характеристик, высказывается гипотеза о существовании на территории нижнего бассейна р. Амур рефугиума, который послужил источником для распространения соболя по всему Евразийскому континенту (Monakhov, 2016).

При исследовании популяционной изменчивости млекопитающих особый интерес представляют географически изолированные популяции. В данном исследовании это – выборка соболя с о. Сахалин и камчатская популяция, чья миграционная активность ограничена зоной тундры Парапольского дола, который разделяет полуостров Камчатка и материк. Основываясь на том, что население соболя Сахалина и Камчатки в литературе описывается как отдельные подвиды *Martes zibellina sahalinensis* Ognev, 1925 и *M. z. camtschadalis* Birula, 1919 (Гептнер и др. [Heptner et al.] 1967; Павлинов и Россолимо [Pavlinov and Rossolimo] 1979; Аристов и Барышников [Aristov and Baryshnikov] 2001; Бакеев и др. [Bakeev et al.] 2003), мы предположили, что для данных выборок могут проявляться достаточно выраженные морфологические особенности, которые отличают их от остальных популяций соболя Дальнего Востока. Известно, что на Камчатке обитает са-

мый крупный соболь из всех представителей вида (Абрамов [Abramov] 1967; Дубинин и Валенцев [Dubinin and Valentsev] 2003; Валенцев и Филь [Valentsev and Fil'] 2012; Monakhov, 2016), а для сахалинской популяции описывается более светлая окраска меха, чем у ближайших материковых соболей (Монахов [Monakhov] 1976; Бакеев и др. [Bakeev et al.] 2003; Monakhov, 2016).

По результатам данного исследования выборка животных Сахалина не демонстрирует ярко выраженных особенностей в проявлении мелких аберраций черепа: и самцы, и самки попадают в один из двух крупных кластеров вместе с материковыми популяциями соболя (Рис. 3). Выборка соболей Камчатки демонстрирует некоторую обособленность в изменчивости неметрических признаков черепа (Рис. 3, 4), при этом различия в частотах фенотипов между самцами и самками минимальны (Табл. 4). Полученные результаты согласуются с данными предыдущих исследований генетической структуры соболя Дальнего Востока, в которых показано, что территорию Камчатки населяет однородная по морфологической и генетической структуре популяция соболя, предположительно сформировавшаяся в результате демографической экспансии соболя с евразийского континента (Дубинин и Валенцев [Dubinin and Valentsev] 2003; Петровская [Petrovskaya] 2007; Мальярчук и др. [Malyarchuk et al.] 2010; Рожнов и др. [Rozhnov et al.] 2013; Kinoshita et al., 2015). Результаты исследования мтДНК сахалинского соболя указывают на неоднократные миграции между материковым населением и сахалинской популяцией (Kinoshita et al., 2015).

Глобальная депрессия численности соболя в начале XX века затронула и дальневосточный регион. Мероприятия по интродукции соболя проводились в основном на севере Дальнего Востока, причем животных для выпусков отлавливали преимущественно в соседних районах (Павлов и др. [Pavlov et al.] 1973). Среди изученных 14 географических выборок соболя четыре являются акклиматизантами: Верхняя Колыма, Нижняя Колыма, Охота и Верхняя Мая (Рис. 1). По данным Тимофеева и Павлова [Timofeev and Pavlov] (1973) на территорию бассейна р. Колыма производились выпуски животных из Верхнебураинского района и с п-ва Камчатка; в Охотском и Аяно-Майском районах выпускали соболей из районов Тугуро-Чумиканский и им. П. Осипенко

(в данном исследовании эти районы представлены выборками Уда и Амгунь). Исследования изменчивости мтДНК у соболя Магаданской области ранее выявили пространственную гетерогенность популяций, которую А.В. Петровская [Petrovskaya] (2007) объясняет влиянием интродукции камчатских и верхнебуреинских соболей. По результатам предыдущих исследований морфологической изменчивости соболя (Monakhov, 2016) обе выборки из бассейна р. Колыма имеют большие размеры черепа, что сближает их с камчатской выборкой. По результатам данного исследования выборки Верхняя и Нижняя Колыма демонстрируют некоторое сходство в проявлении неметрических признаков черепа с выборкой из Верхнебуреинского района (Бурей), где также отлавливали животных для интродукции (Рис. 3, Табл. 4). Однако две другие выборки акклиматизантов (Охота и В. Мая) не проявляют сходства с выборками соболей из районов отлова животных для интродукции (Уда и Амгунь) и демонстрируют различия в проявлении мелких aberrаций черепа по полу (Рис. 3, 4; Табл. 4). Стоит отметить, что предыдущие исследования результатов акклиматизации соболя выявили, что акклиматизированные популяции могут формировать собственный фенооблик, который отличает их как от автохтонных особей, обитающих с ними в сходных условиях, так и от популяций, потомками которых они являются (Монахов [Monakhov] 1995; Ранюк и Монахов [Ranyuk and Monakhov] 2011).

Согласно результатам предыдущих исследований морфологии соболя Дальнего Востока [Monakhov, 2016] на данной территории обитает самая крупная (п-ов Камчатка) и самая мелкая (хребет Сихотэ-Алинь) по размерам черепа популяции соболя в ареале. Также достаточно широко варьирует окраска меха. Самый высокий индекс окраски меха (наибольшее количество темных особей) выявлен для района Тугуро-Горюнского междуречья (Monakhov, 2016), который в данном исследовании представлен выборками Уда и Амгунь (Рис. 1). Полученные низкие фенетические дистанции между этими выборками позволяют предположить, что они представляют собой единую популяцию соболя. При этом Уда и Амгунь значительно различаются с остальными исследованными выборками в проявлении неметрических признаков черепа (Рис. 3, 4; Табл. 4).

Популяции соболя, обитающие на территории хребта Сихотэ-Алинь, имеют сходные размеры черепа и индекс окраски (Monakhov, 2016), однако в проявлении мелких aberrаций черепа у двух исследованных выборок с данной территории (Хор и Уссури) ожидаемого сходства не найдено (Рис. 3, 4; Табл. 4). Возможно, в данном случае проявление краниологических признаков отражает некоторую генетическую пространственную структурированность популяций, которая наблюдалась при исследовании генетической изменчивости соболя Среднего Приамурья (Шишацкая и Фрисман [Shishatskaya and Frisman] 2014).

Для соболя характерен выраженный половой диморфизм в размерах – самцы крупнее самок (Гептнер и др. [Heptner et al.] 1967; Павлинов и Россолимо [Pavlinov and Rossolimo] 1979; Аристов и Барышников [Aristov and Baryshnikov] 2001; Бакеев и др. [Bakeev et al.] 2003). По результатам данного исследования для некоторых популяций (Амгунь, Камчатка, В.Колыма, Пильда, Уда) найдены очень низкие фенетические дистанции между полами (<0.01 ; Табл. 4), что говорит о сходстве в проявлении мелких aberrаций черепа между самцами и самками. В других случаях (Сахалин, Зея, Охота, Нюкжа) фенетические дистанции между самцами и самками достигают межпопуляционного уровня (Табл. 4). Ранее была описана внутривидовая изменчивость выраженности полового диморфизма у соболя в размерах черепа (Monakhov, 2012). Возможно, степень различия краниологических характеристик между самцами и самками у соболя является некоторой популяционной характеристикой, варьирующей между популяциями из разных географических районов.

В целом можно сделать вывод, что в проявлении мелких aberrаций черепа популяции соболя Дальнего Востока демонстрируют пространственную гетерогенность, свойственную также для других ранее исследованных морфологических и генетических характеристик населения соболя данного региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.А. Даренскому (г. Хабаровск) и Е.А. Дубинину (г. Магадан) за помощь при работе с краниологическими коллекциями.

ЛИТЕРАТУРА

- Abramov K.G.** 1967. Sable in hunting of the Far East. Nauka, Moscow, 116 p. [In Russian]
- Aristov A.A. and Baryshnikov G.F.** 2001. The mammals of Russia and adjacent territories: carnivores and pinnipeds. Saint Petersburg: 218–225. [In Russian].
- Bakeev N.N., Monakhov G.I. and Sinitsyn A.A.** 2003. The Sable. Vyatka, 336 p. [In Russian].
- Balmysheva N.P. and Solovenchuk L.L.** 1999. Association between mutations of mitochondrial DNA genes for cytochrome *b* and NADH dehydrogenase 5/6 in sable *Martes zibellina* L. *Russian Journal of Genetic*, 35(12): 1447–1451.
- Dubinina E.A. and Valentsev A.S.** 2003. On the population structure of the Kamchatka sable. *Russian Journal of Ecology*, 34(5): 344–349.
- Hartman S.E.** 1980. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits. *Journal of Mammalogy*, 61(3):436–448.
- Heptner V.G., Naumov N.N., Yurgenson P.B., Sludskiy A.A., Chirkova A.F. and Bannikov A.G.** 1967. *Mammals of the Soviet Union*. Vol. 2. Vysshaya Shkola, Moscow: 507–533. [In Russian].
- Kinoshita G., Sato J.J., Meschersky I.G., Pishchulina S.L., Simakin L.V., Rozhnov V.V., Malyarchuk B.A., Derenko M.V., Denisova G.A., Frisman L.V., Kryukov A.P., Hosoda T. and Suzuki H.** 2015. Colonization history of the sable *Martes zibellina* (Mammalia, Carnivora) on the marginal peninsula and islands of northeastern Eurasia. *Journal of Mammalogy*, 96: 172–184.
- Li B., Malyarchuk B., Ma Z., Derenko M., Zhao J. and Zhouet X.** 2013. Phylogeography of sable (*Martes zibellina* L. 1758) in the southeast portion of its range based on mitochondrial DNA variation: highlighting the evolutionary history of the sable. *Acta Theriologica*, 58: 139–148.
- Malyarchuk B.A., Petrovskaya A.V. and Derenko M.V.** 2010. Intraspecific structure of sable *Martes zibellina* inferred from nucleotide variation of the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene. *Russian Journal of Genetics*, 46(1): 64–68.
- Monakhov G.I.** 1976. Geographic variation and taxonomic structure of the sable of Soviet Union's fauna. *Trudy VNIIOZ*, 26: 54–86. [In Russian].
- Monakhov V.G.** 1995. Sable of the Urals, Priobye and the Eniseyskaya Siberia: results of acclimatization. Bank of the cultural information, Ekaterinburg, 154 p. [In Russian].
- Monakhov V.G.** 2006. Dynamics of the dimensions and phenotype structure of the sable in area. Bank of the cultural information, Ekaterinburg, 202 p. [In Russian].
- Monakhov V.G.** 2012. Age variability of the sexual size dimorphism in sables in nature and captivity. *Russian Journal of Developmental Biology*. 43(4): 232–243.
- Monakhov V.G.** 2015. Geographic variation of the sable (*Martes zibellina* L., 1758) within the range, and phylogeography. *Russian Journal of Ecology*. 46(3):279–288.
- Monakhov V.G.** 2016. Morphological peculiarities as indicators of natural history of sable (*Martes zibellina*) in North-Asia Pacific coast. *Russian Journal of Ecology*. 47(5): 493–500.
- Pavlinov I.Ya. and Rossolimo O.L.** 1979. Geographic variation and interspecies' systematic of sable (*Martes zibellina* L.) on the territory of the USSR. *Trudy Zoologicheskogo muzeya Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta*, 18:241–256. [In Russian].
- Pavlov M.P., Korsakova I.B., Timofeev V.V. and Safonov V.G.** 1973. *Acclimatization of game species of the mammals and birds in the USSR*. Kirov. 536 p. [In Russian].
- Petrovskaya A. V.** 2007. Genetic structure of the sable *Martes zibellina* L. populations from Magadan oblast as inferred from mitochondrial DNA variation. *Russian Journal of Genetics*, 43(4): 424–429.
- Ranyuk M.N. and Monakhov V.G.** 2011. Variability of cranial characters in acclimatized sable (*Martes zibellina*) populations. *Biology Bulletin*, 38(8): 821–833.
- Rozhnov V.V., Pishchulina S.L., Meschersky I.G., Simakin L.V., Lazebny O.E. and Kashtanov S.N.** 2013. Genetic structure of sable (*Martes zibellina* L.) from Eurasia based on distribution of mitochondrial lineages. *Russian Journal of Genetics*, 49(2): 220–227.
- Sato, J.J., T. Hosoda, A.P. Kryukov, I.V. Kartavtseva, and H. Suzuki.** 2011. Genetic diversity of the sable (*Martes zibellina*, Mustelidae) in Russian Far East and Hokkaido inferred from mitochondrial NADH dehydrogenase subunit 2 gene sequences. *Mammal Study*. 36: 209–222.
- Siegel, S. and Castellan, N.J.** 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York, 399 p.
- Sjovold T.** 1977. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smith's Mean Measure of Divergence. *Ossa*, 4(1): 1–133.
- Shishatskaya D.I. and Frisman L.V.** 2014. Preliminary data on the genetic variability of sables (*Martes zibellina* L.) from middle Amur Region: analysis of two microsatellite loci. *Regionalnye problemy*, 17(2): 60–64. [In Russian]
- Smith C.A.B.** 1972. Review of T.S. Constants Westermann: Coefficients of Biological Distance. *Annals of Human Genetics*, 36: 241–245.
- Timofeev V.V. and Nadeev V.N.** 1955. The Sable. Zagotizdat, Moscow, 404 p. [In Russian].
- Valentsev A.S. and Fil' V.I.** 2012. The Sable of Kamchatka: ecology, hunting, resource management, humanization of killing traps. Borisova T.V, Petropavlovsk-Kamchatsky, 248 p. [In Russian].

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Продолжение.
APPENDIX 1. Continued.

Признаки Non- metric traits	Фены Phenes	Амгунь Amgun	Бурея Bureya	В.Мая V.Maya	Зeya Zeya	Камчатка Kamchatka	В. Колыма V. Kolyma	Н. Колыма N. Kolyma	Нюкжа Nyukzha	Охота Okhota	Пильда Pilda	Сахалин Sakhalin	Уда Uda	Усури Ussuri	Хор Khor
16	16.0	73.3	37.9	46.6	60.5	49.4	48.1	28.0	62.5	36.4	34.8	44.0	71.9	61.1	41.7
	16.1	26.7	48.5	41.4	36.0	38.8	40.4	55.2	32.8	54.5	60.9	50.0	28.1	37.0	51.7
	16.2	0.0	10.6	10.3	3.5	8.8	11.5	9.8	4.7	6.1	2.9	6.0	0.0	1.9	6.7
	16.3	0.0	3.0	1.7	0.0	2.9	0.0	7.0	0.0	3.0	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0
17	17.1	6.7	9.1	1.7	1.2	2.4	-	0.0	0.0	1.5	4.3	0.0	0.0	0.0	3.3
	17.2	80.0	78.8	84.5	74.4	84.1	-	79.5	85.9	87.9	87.1	74.0	93.8	81.5	78.3
	17.3	13.3	12.1	13.8	24.4	13.5	-	20.5	14.1	10.6	8.6	26.0	6.3	18.5	18.3
	18.0	3.3	0.0	0.0	0.0	0.0	-	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
18	18.1	56.7	28.8	36.2	31.4	31.2	-	21.6	35.9	25.8	31.4	14.0	40.6	29.6	15.0
	18.2	40.0	57.6	50.0	55.8	51.2	-	59.1	57.8	59.1	57.1	60.0	53.1	51.9	56.7
	18.3	0.0	13.6	13.8	12.8	17.6	-	19.3	6.3	15.2	11.4	26.0	6.3	18.5	28.3
	19.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	-	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
19	19.1	6.7	3.0	10.3	8.1	17.1	-	4.5	9.4	10.6	1.4	0.0	9.4	3.7	6.7
	19.2	43.3	28.8	48.3	43.0	59.4	-	27.3	25.0	22.7	30.0	22.0	43.8	27.8	41.7
	19.3	50.0	68.2	41.4	48.8	22.4	-	68.2	65.6	66.7	68.6	78.0	46.9	68.5	51.7
	20.0	20.0	7.6	12.1	2.3	7.1	-	1.1	4.7	6.1	12.9	8.0	15.6	5.6	0.0
20	20.1	80.0	83.3	82.8	89.5	82.4	-	48.3	81.3	92.4	74.3	82.0	68.8	87.0	90.0
	20.2	0.0	7.6	5.2	7.0	10.0	-	28.7	9.4	1.5	12.9	6.0	12.5	7.4	8.3
	20.3	0.0	1.5	0.0	1.2	0.6	-	21.8	4.7	0.0	0.0	4.0	3.1	0.0	1.7
	21.0	60.0	19.7	13.8	11.6	18.2	-	3.4	15.6	21.2	15.7	10.0	25.0	25.9	13.3
21	21.1	40.0	39.4	67.2	50.0	49.4	-	29.9	62.5	59.1	67.1	58.0	62.5	64.8	51.7
	21.2	0.0	33.3	17.2	18.6	25.3	-	29.9	17.2	19.7	15.7	30.0	9.4	7.4	21.7
	21.3	0.0	7.6	1.7	19.8	7.1	-	36.8	4.7	0.0	1.4	2.0	3.1	1.9	13.3
	22.0	0.0	36.4	22.4	14.0	5.3	-	14.8	28.1	37.9	24.3	12.0	0.0	20.4	15.0
22	22.1	100.0	63.6	77.6	86.0	94.7	-	85.2	71.9	75.7	88.0	100.0	79.6	85.0	

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Продолжение.
APPENDIX 2. Continued.

Признаки Non- metric traits	Фены Phenes	Амгунь Amgun	Буря Bureya	В.Мая V.Maya	Зей Zeya	Камчатка Kamchatka	В. Колыма V. Kolyma	Н. Колыма N. Kolyma	Нюкжа Nyukzha	Охота Okhota	Пильда Pilda	Сахалин Sakhalin	Уда Uda	Усури Ussuri	Хор Khor
16	16.0	66.7	44.1	30.6	54.9	50.0	31.3	50.0	62.5	37.1	41.3	31.8	96.6	72.2	26.7
	16.1	33.3	47.1	62.9	43.9	44.4	54.2	40.1	28.6	54.8	52.2	62.1	3.4	27.8	63.3
	16.2	0.0	8.8	6.5	1.2	4.0	14.6	7.0	8.9	6.5	6.5	6.1	0.0	0.0	10.0
17	16.3	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	2.8	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	17.1	6.7	1.5	1.6	0.0	0.8	-	0.0	1.8	1.6	6.5	0.0	6.7	0.0	0.0
	17.2	90.0	86.8	74.2	85.4	86.5	-	83.5	85.7	93.5	78.3	87.9	90.0	83.3	81.7
18	17.3	3.3	11.8	24.2	14.6	12.7	-	16.5	12.5	4.8	15.2	12.1	3.3	16.7	18.3
	18.1	70.0	27.9	38.7	24.4	37.4	-	27.1	30.4	21.0	28.3	30.3	50.0	30.6	30.0
	18.2	23.3	67.6	46.8	58.5	46.3	-	51.8	51.8	56.5	58.7	56.1	46.7	47.2	51.7
19	18.3	6.7	4.4	14.5	17.1	16.3	-	21.2	17.9	22.6	13.0	13.6	3.3	22.2	18.3
	19.1	23.3	4.4	12.9	2.4	27.8	-	2.4	8.9	0.0	4.3	4.5	6.7	5.6	5.0
	19.2	33.3	39.7	38.7	30.5	45.2	-	36.5	32.1	19.4	26.1	30.3	40.0	38.9	26.7
20	19.3	43.3	55.9	48.4	67.1	27.0	-	61.2	58.9	80.6	69.6	65.2	53.3	55.6	68.3
	20.0	23.3	0.0	4.8	3.7	7.9	-	1.2	7.1	3.2	10.9	15.2	10.0	2.8	1.7
	20.1	76.7	94.1	87.1	86.6	80.2	-	70.9	87.5	85.5	84.8	78.8	90.0	97.2	86.7
21	20.2	0.0	5.9	8.1	7.3	8.7	-	12.8	5.4	11.3	4.3	6.1	0.0	0.0	8.3
	20.3	0.0	0.0	0.0	2.4	3.2	-	15.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.3
	21.0	56.7	7.4	4.8	4.8	7.3	20.6	-	5.4	6.5	13.0	12.1	16.7	27.8	3.3
22	21.1	33.3	51.5	72.6	51.2	48.4	-	36.0	60.7	64.5	63.0	47.0	76.7	55.6	68.3
	21.2	10.0	26.5	17.7	30.5	26.2	-	24.4	28.6	21.0	17.4	30.3	6.7	11.1	20.0
	21.3	0.0	14.7	4.8	4.8	4.8	-	30.2	5.4	8.1	6.5	10.6	0.0	5.6	8.3
22	22.0	10.0	27.9	22.6	15.9	12.7	-	8.2	8.9	12.9	19.6	16.7	6.7	19.4	21.7
	22.1	90.0	72.1	77.4	84.1	87.3	-	91.8	91.1	87.1	80.4	83.3	93.3	80.6	78.3