

УДК 591.152:599.742.4

## К СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) КАЗАХСТАНА

© 2015 г. В. Г. Монахов

Институт экологии растений и животных, Екатеринбург 620144, Россия

e-mail: mon@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 24.02.2014 г.

На значительном по объему материале изучены размеры черепа, окраска меха и экспрессия фенетического признака в популяции Юго-Западного Алтая, часть которого территориально относится к Восточно-Казахстанской области Казахстана. По данным признакам проведены сравнительные тесты с девятью популяциями Алтае-Саянской горной страны и тремя маргинальными популяциями вида. Казахстанский соболь статистически значимо ( $p < 0.001$ ) дифференцирован от всех сравниваемых выборок, кроме камчатской, с которой демонстрирует близкое сходство в размерах, интенсивности окраски и выраженности фена FFC1. Соболя Юго-Западного Алтая можно отнести к одной из уникальных популяций в ареале вида, несомненно имеющей статус подвида, описанного впервые В.С. Бажановым в 1943 г. — *M. z. averini*. Наравне с камчатскими, это зверьки крупных размеров, но в отличие от соболей номинального подвида (*M. z. zibellina*), тоже достаточно крупных, имеют темную окраску меха, которая высоко ценится в пушной торговле. Отмечается, что в ряде мировых сводок по млекопитающим и отряду Carnivora Казахстан ошибочно не включен в ареал соболя и что этот вид является автохтонным для Юго-Западного Алтая.

**Ключевые слова:** *Martes zibellina*, краниометрия, фенетика, Алтай, Саяны, окраска меха

DOI: 10.7868/S0044513415040108

В ряде официальных международных документов о соболе (*Martes zibellina*), в частности, в каталоге мировой фауны млекопитающих Mammal species of the world (Wozencraft, 2005), справочнике по млекопитающим мира Handbook of the mammals of the world (Larivière, Jennings, 2009), Красном списке Международного союза охраны природы (IUCN Red List — <http://www.iucnredlist.org/details/full/41652>, Abramov, Wozencraft, 2008) и некоторых других публикациях (Anderson, 1970; Bakeyev, Sinitsyn, 1994; Buskirk et al., 1994; Proulx et al., 2004), в список стран, в которых обитает этот вид, по непонятным причинам не включен Казахстан. При написании видового очерка в журнале Mammalian Species [(<http://www.bioone.org/loi/mmsp>), (<http://asmjournals.org/toc/mmsp>)], издаваемом американским териологическим обществом (American Society of Mammalogists), мы постарались данную неточность аргументированно исправить (Monakhov, 2011) с привлечением ссылок на ряд известных литературных источников, в частности (в хронологическом порядке): Бажанов (1943), Кузнецов (1948), Тимофеев, Надеев (1955), Афанасьев (1960), Насимович (1973), Лобачев, Афанасьев (1982), в которых имеются конкретные указания об исконном обитании зверька на территории Казахстана.

Конечно, этими пятью источниками не ограничивается литература, описывающая историю и состояние ресурсов соболя на территории Казахстана. Одной из важнейших в этом ряду публикаций является книга “Звери Казахстана”, изданная академией наук Казахской ССР в 1953 г., а также более поздняя сводка “Млекопитающие Казахстана”, т. 3, ч. 2 (1982), в подготовке которых принимал участие и Аркадий Александрович Слудский, 100-летие со дня рождения которого отмечалось не так давно. В сводке 1953 г. именно им был написан очерк о соболе (Слудский, 1953). В выпуске “Млекопитающие Казахстана” 1982 г. раздел о соболе подготовлен Лобачевым и Афанасьевым (1982), интересные сведения также содержатся в статьях Самусева (1953), Афанасьева (1962), Слудского, Страутмана и Афанасьева (1962), Лобачева (1980).

Весьма важные сведения о соболе в республике Слудский (1953) приводит в своем очерке в книге “Звери Казахстана”. Они касаются как распространения зверька в прошлые века, так и в послевоенный период, когда еще повсюду ощущались последствия многолетней депрессии ресурсов вида. Наиболее обычен, пишет А.А. Слудский, соболь в Катон-Карагайском р-не Восточно-Казахстанской обл. “в вершинах рек Бухтармы, Белой, Боб-

рочки и Тесной и на их притоках: Колмачихе, Белой и Черной Берели, в вершине Фадихи и, возможно, Кабы, а также в верховьях большинства речек, берущих начало с хребтов Листвяга и Холзун (реки Тихая, Зеленка)” (с. 308). “В Зырянском районе соболь встречается по речкам Хамире и Тургусуку, а также по другим речкам, расположенным у границы с Алтайским краем. Нередок соболь в Лениногорском районе, где он обитает в “белках”, расположенных в верховьях рек Малой Ульбы, Громотухи, Белой, Черной и Становой Убы, Коровихе, Раскате, Боме, Симанухе и других. ... в Бухтарминском районе на р. Марчихе, а также в Больше-Нарымском, Верх-Убинском и Маркакульском районах” (с. 309).

Здесь же Слудский (1953) отмечает, что в Казахстане соболь отнесен к подвиду *M. z. averini* Bashanov 1943:13. Автор, описавший подвид, привел размеры зверька: длина тела 450 мм, длина хвоста 135 мм, длина ступни 66 мм и высота уха 30 мм. Соотношение цветовых категорий у казахстанских соболей, по данным А.А. Слудского (размер партии не известен), следующее: темных (головок и подголовок) 15%, полутемных (воротных) 56% и светлых (меховых) 29%. Если считать балл окраски меха по методике Еремеевой (1952, см. ниже), то он оказывается равен 2.52, что надо признать хорошим показателем по сравнению, например, с тобольским соболем, окраска которого, по нашим данным, в 1936–1984 гг. оценивалась в 1.68 балла (Монахов, 1986). Однако позднее Слудский и Афанасьев (1964) относят соболя Казахстана к алтайскому подвиду *M. z. altaica*.

Отметим также, что для укрепления местной популяции и лучшего размножения зверька в 1952 и 1953 гг. состоялись 2 выпуска прибайкальских соболей по рекам Уба (50°44' с.ш., 83°32' в.д.) и Тургусун (50°02' с.ш., 84°10' в.д.), завезенных из Иркутской обл., общей численностью 181 зверек (Слудский, Афанасьев, 1964; Тимофеев, Павлов, 1973). На основании результатов Всесоюзного учета соболя Лобачев (1980) утверждает, что эти выпуски не оказали значительного воздействия на увеличение уже достаточно крепкой местной популяции, из которой для транслокаций 1962–1965 гг. в Заилийский (900 км на юго-запад) и Джунгарский Алатау (600 км) было выловлено 377 особей (Лобачев, Афанасьев, 1982).

В данном сообщении мы даем характеристику морфологических признаков казахстанских соболей в сравнении с десятью популяционными группировками вида Алтае-Саянской горной страны, а также тремя наиболее контрастными в ареале по географическому положению. Иными словами, задача этой работы – оценить место казахстанских соболей в видовой морфологической иерархии (краниометрия, неметрические признаки черепа, окраска меха). Как такового, специ-

ального исследования данного вопроса не проводилось. Лишь в обзоре географической изменчивости вида Г.И. Монахов (1976) привел размерные характеристики для соболя Юго-Западного Алтая, Северо-Восточного Алтая и Западного Саяна, по данным, собранным за 1960-е годы (объем этих выборок был, соответственно 92, 80 и 99 экз.). Материал по окраске меха составил, соответственно, 1332, 2415 и 17387 шкурки. На основе этих же данных Павлинов и Россоломо (1979) провели ревизию внутривидовой таксономии. Лобачев и Афанасьев (1982) привели краткую размерную краниометрическую характеристику югозападноалтайских соболей по 50 экз.

Работая в этом же направлении, мы продолжали накапливать данные по размерной, фенетической и колорографической характеристикам соболя в российской и зарубежной частях ареала, и в настоящий момент мы имеем значительный материал для проведения сравнений в том числе и по относительно новому фенетическому признаку – отверстию в нижней части мышцелковой ямки (FFCI, Монахов, 2010).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Измерения черепа проводили с помощью штангенциркуля по 17 стандартным краниометрическим признакам: 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) длина слуховых барабанов, 9) ширина мозговой капсулы, 10) наибольшая ширина черепа, 11) ширина затылочных мышцелков, 12) ширина хоан, 13) лицевая ширина по линии между скуловыми отверстиями, 14) ширина ряда резцов верхней челюсти, 15) ширина слуховых барабанов, 16) высота в области слуховых барабанов, 17) высота в области межглазничного сужения. Выборки состояли из взрослых животных старше 1 года. Возраст зверьков определялся по черепам при сочетании методик Смирнова (1960), а также Клевезаль и Клейнберга (1967). Общее количество измеренных животных 2734 экз. (табл. 1).

Для дополнительной характеристики изучаемых популяций мы также воспользовались фенетическим признаком FFCI, который является пороговым проявлением наличия/отсутствия отверстия в нижней части мышцелковой ямки. Впервые признак был описан Павлиновым (1963). Данный признак был подробно исследован нами (Монахов, 2001, 2010). В результате были выявлены его широкое варьирование в ареале соболя и значительная дискриминативная способность, позволяющая проводить межпопуляционное тестирование. По данному признаку было классифицировано 3008 животных (табл. 1).

Таблица 1. Исследованный материал и характеристики локалитетов

Локализация (обозначение)	Географические координаты, град (с.ш., в.д.)	Годы сбора крааниологических коллекций (музейные фонды)	Метрические признаки		Фенетический признак		Окраска меха	
			<i>n</i>	в т.ч. самцы	<i>n</i>	в т.ч. самцы	всего шкурочек	годы сбора
Юго-Западный Алтай (ЮЗАЛ)	См. текст	1954–1972 (см. текст)	175	94	172	88	2441	1968–1976
Северо-Восточный Алтай (СВАЛ)	51° 59', 87° 14'	1951–1964 (ВК, З)	138	78	162	96	17221	1962–1990
Бассейн р. Абакан (АБАК)	52° 10', 88° 54'	1960–1980 (ВК, М)	223	113	273	160	22038	1966–1974
Западный Саян, р. Кизир (ЗСА)	54° 08', 93° 43'	1957–1985 (ВК)	355	192	362	195	29244	1963–1976; 1996–2002
Окрестности Красноярска (КРАС)	55° 39', 93° 03'	1892–1894 (З)	45	24	45	24	3912	1963–1976; 1996–2002
Кузнецкий Алатау (КУЗ)	55° 21', 87° 21'	1942–1948 (З)	62	37	61	37	4830	1963–1976; 1996–2002
Бассейн р. Чулым (ЧУЛ)	57° 18', 90° 11'	1969–1972 (ВКр)	106	58	179	104	10890	1957–1991; 1996–2002
Хребет Танну-Ола (ТАН)	51° 11', 92° 54'	1971–1989 (ВКр, Т)	171	105	174	98	11155	1967–1986
Бассейн р. Каа-Хем (КАА)	51° 17', 96° 36'	1971–1989 (ВКр, Т)	172	89	77	39	25594	1967–1987; 1996–2002
Восточный Саян (ВСА)	52° 30', 102° 43'	1981–1992 (ВИ, И)	115	51	171	85	58711	1950–1973
Хребет Хамар-Дабан (ХАМД)	51° 23', 105° 49'	1991–2006 (Б)	178	91	199	100	19848	1950–1985
Бассейн р. Лозьва (ЛОЗ)	56° 16', 61° 20'	1930–1989 (И, М)	104	56	232	121	8957	1936–1989
Хребет Сихотэ-Алинь (СИХА)	47° 49', 138° 05'	1969–1989 (ВХ, ВК)	357	200	390	214	13479	1967–1976
П-ов Камчатка (КАМ)	56° 16', 159° 07'	1880–1996 (К, З, М)	533	284	511	265	75076	1954–1981
Всего	—	—	2734	1472	3008	1626	293386	1936–2002

Примечание. Музейные фонды: ВК – ВНИИОЗ, Киров; ВХ – ВНИИОЗ, Хабаровск; ВКр – ВНИИОЗ, Красноярск; ВИ – ВНИИОЗ, Иркутск; З – ЗИН, Санкт-Петербург; И – ИЭРиЖ, Екатеринбург; К – КФТИГ ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский; М – ЗММУ, Москва; Т – ТИКОПР, Кызыл; Б – Байкальский заповедник, Танхой.

В работе в качестве выборочной характеристики экспрессии фена используется суммарная частота трех вариантов его проявления — отверстия с двух сторон, слева и справа ( $P_{FFCI}$ ).

Для каждой выборки вычисляли средневыборочные значения, рассчитывали показатели вариационной статистики. При выявлении различий использовали метод главных компонент, кластерный и регрессионный анализы (Statistica v. 6, StatSoft Inc.).

Анализ морфологии соболя выполнен на примере 14 популяционных группировок вида, перечисленных в табл. 1, из которых десять представляют южные горные области Средней и Восточной Сибири: Кузнецкий Алатау, Алтай, Западный и Восточный Саян и прилегающие к ним территории. Еще три выборки представляют крайние точки ареала, они взяты для оценки размерных отношений внутри вида в целом.

Для оценки окраски мехового покрова использованы результаты производственной товароведческой оценки, применяемой при пушной торговле, в результате которой шкурки соболя сортируются по семи цветовым категориям, согласно общесоюзному стандарту ОСТ НКЗаг-414 “Шкурки соболя сырого”. Результаты промышленной сортировки шкурок, из-за ее удобства, применяют и в зоологических работах (Тимофеев, Надеев, 1955; Гептнер, 1967; Г.И. Монахов, 1976; Павлинов, Россолимо, 1979) для оценки степени интенсивности окраски меха соболя. Для интегральной оценки распределения цветовых категорий шкурок в конкретной группировке (популяции) соболя Еремеевой (1952) было предложено вычислять средний балл окраски по методу средней взвешенной, при этом самые светлые шкурки (категория “меховой”) получают балл “1”, а самые темные (категория “головка высокая”) — балл “7”. Этот показатель, обозначаемый  $I_c$  (индекс окраски), наряду с долей светлых шкурок, мы используем в работе для характеристики и межвыборочных сравнений цветовых вариаций шкурок. В данном сообщении использованы сведения об окраске 293 386 шкурок соболя, полученных на Сарапульской, Красноярской, Иркутской пушно-меховых базах и Омском пушно-меховом холодильнике (табл. 1). В это число вошли данные о 5959 шкурках, заимствованные нами из книги Петренко (2009) за 1996–2002 гг.

Отдельно хотим сказать о музейных выборках с Юго-Западного Алтая. Они состоят из зверьков, сбор которых происходил в два временных отрезка. Первый с 1954 по 1963 гг. (92 экз., фонд Института зоологии АН КазССР, коллекторы Ю.Г. Афанасьев и Ю.С. Лобачев), второй — в 1970–1972 гг. (83 экз., фонд ВНИИОЗ, г. Киров). В исходных данных коллекторы (Ю.С. Лобачев и Г.И. Монахов) указали, как места сбора, реки Бухтарма (координаты  $49^{\circ}39'$  с.ш.,  $84^{\circ}48'$  в.д.), Кокса ( $50^{\circ}14'$  с.ш.,

$84^{\circ}56'$  в.д.), Уба ( $50^{\circ}43'$  с.ш.,  $82^{\circ}55'$  в.д.), верховья рек Катунь ( $49^{\circ}43'$  с.ш.,  $85^{\circ}32'$  в.д.) и Чарыша ( $50^{\circ}45'$  с.ш./ $84^{\circ}52'$  в.д.). По фенетическому признаку FFCI в этой выборке было классифицировано 172 экз. По окраске меха изучены данные, полученные на Петропавловской пушно-меховой базе за 1968–1970 гг. (Г.И. Монахов, 1976). Кроме того, включены в анализ данные с Новосибирской пушно-меховой базы по Чарышскому и Усть-Коксинскому районам Алтайского края, непосредственно прилегающим с востока к казахстанской группировке соболя ( $n = 1109$ , 1968–1976 гг.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Размеры черепа.** В табл. 2 приведена краниометрическая характеристика самцов и самок соболя из Юго-Западного Алтая: средние значения для каждого из 17 признаков со значением ошибки репрезентативности, лимиты изменчивости размеров. Для сравнения с остальными тринадцатью выборками в табл. 3 мы даем их краткую краниометрическую характеристику по кондиллобазальной длине и наибольшей ширине черепа.

Соболь Юго-Западного Алтая демонстрирует хорошие различия ( $p < 0.001$ ) по кондиллобазальной длине со всеми взятыми для сравнения выборками, которые намного уступают ему в размерах (превышение у самцов составляет от 2.9 до 10.4 мм, в среднем 6.3 мм, у самок — от 2.9 до 9.2 мм, в среднем 5.5 мм), за исключением камчатской ( $p > 0.05$ ): самцы Юго-Западного Алтая на 0.23 мм крупнее камчатских, но самки мельче на 0.27 мм. По такому признаку, как наибольшая ширина черепа, самцы Казахстана заметно ( $p < 0.001$ ) крупнее остальных, включая камчатских ( $p < 0.05$ ) и лозьвинских ( $p < 0.01$ ), а самки, будучи заметно крупнее всех ( $p < 0.001$ ), не имеют статистически значимых различий с камчатскими ( $p > 0.05$ ).

Казахстанские зверьки обоего пола имеют большую, чем у камчатских, ширину затылочных мышелков. Камчатские особенно ( $p < 0.001$ ) превосходят югозападноалтайских по ширине ряда резцов, ширине хоан, длине слухового барабана. Различия на уровне  $p < 0.01$  зафиксированы по длине мозгового отдела и высоте в области bullae.

Если взять для сравнения группировки соболя Юго-Западного и ближайшую к ним популяцию Северо-Восточного Алтая, то по всем признакам существенное ( $p < 0.001$ ) преимущество остается за казахстанскими зверьками, примерно по половине из них хиатус достигает подвидового уровня ( $t_d > 10$ ). Алтае-Саянские соболя (10 выборок) имеют средние значения кондиллобазальной длины от 80.54 до 84.26 мм у самцов и 73.59–76.94 мм у самок и превосходят соболей Сихотэ-Алиня (самых мелких в ареале) по всем параметрам ( $p < 0.001$ ), од-

**Таблица 2.** Краниометрическая характеристика (мм) соболя Юго-Западного Алтая

Признак	Самцы (94 экз.)				Самки (81 экз.)			
	<i>SX</i>	мин	макс	<i>SE</i>	<i>SX</i>	мин	макс	<i>SE</i>
1	80.75	75.9	84.6	0.17	73.47	69.8	77.2	0.16
2	88.25	82.7	92.4	0.19	80.58	76.3	83.7	0.16
3	90.82	84.3	96.0	0.21	82.10	77.3	85.5	0.16
4	56.93	54.3	60.4	0.13	51.86	49.0	54.2	0.12
5	38.55	35.5	41.4	0.12	35.11	33.0	37.2	0.10
6	34.07	30.9	36.1	0.10	30.79	29.0	32.6	0.09
7	26.16	23.6	27.6	0.08	23.76	22.0	25.4	0.08
8	20.07	18.6	21.6	0.07	18.86	17.5	21.1	0.08
9	37.15	34.8	39.6	0.11	34.61	33.0	37.2	0.09
10	38.92	35.2	43.6	0.18	35.94	33.6	38.6	0.12
11	20.88	19.0	22.3	0.07	19.37	17.7	21.0	0.07
12	8.80	8.0	10.1	0.05	8.22	7.4	9.3	0.04
13	21.85	20.0	23.9	0.08	19.95	18.5	21.6	0.07
14	8.47	7.6	9.3	0.03	7.93	7.3	8.5	0.03
15	11.74	10.5	13.1	0.05	11.04	10.0	12.0	0.04
16	32.76	30.6	35.4	0.11	30.04	28.0	32.5	0.12
17	25.35	22.2	27.8	0.09	22.71	21.5	24.4	0.06

нако уступают как уральским ( $p < 0.001$ ), так и камчатским представителям вида ( $p < 0.001$ ).

Чтобы провести сравнения на основе всех взятых 17 признаков, мы воспользовались часто применяемым приемом снижения размерности, для чего провели анализ по методу главных компонент. В результате оказалось, что первая главная компонента (1ГК) включает в себя 89.9% объясняемой дисперсии признаков у самцов и 90.0% — у самок. На вторую ГК приходится у самцов 2.9%, у самок 3.5%. На этом основании собственное значение 1ГК правомерно использовать как интегральный одномерный показатель размеров черепа (выражаемый в евклидовой метрике).

С помощью собственных значений 1ГК можно построить классификацию сравниваемых выборок, которую мы изобразили графически на рис. 1. На нем также приведен вариант распределения популяций по кондилобазальной длине. Анализ показывает, что с учетом вклада всех 17 краниометрических признаков, наиболее крупными являются соболя с Камчатки (1ГК для самцов 1.48, самок 1.58), а югозападноалтайские им уступают (соответственно, 1.32 и 1.24). Парные сравнения этих выборок по всем признакам у обоих полов показали, что межпопуляционные различия в размерах в целом статистически не значимы с тенденцией в пользу камчатских соболей.

**Признак FFCI.** В проявлении фенетического признака FFCI среди сравниваемых выборок также отмечаются существенные вариации (табл. 4). Так, среди самцов размах средневыборочных частот экспрессии признака, как и для самок, соста-

вил 0.645 при разных лимитах вариаций: у самцов от 0.080 до 0.725, а у самок 0.190—0.835. Экспрессия признака всегда выше у самок ( $p < 0.001$ ) по сравнению с самцами (рис. 2): разница между генеральными средними 0.162 (итоговая строка табл. 4).

Югозападноалтайские соболя демонстрируют минимальные частоты признака для данного исследования 8% у самцов и 19% у самок. В Алтае-Саянских аборигенных популяциях значения частот признака FFCI существенно выше: 0.208—0.55 у самцов и 0.413—0.737 у самок. Однако наивысшие значения для данного района ареала регистрируются в интродуцированной группировке Тану-Ола — 0.724 (самцы) и 0.75 (самки). Максимальные для вида частоты фена отмечаются на хребте Сихотэ-Алинь (табл. 4, рис. 2). Близкие показатели экспрессии фена имеют также каахемские и хамардабанские соболя.

**Окраска меха.** Сравнимые группировки соболей достаточно хорошо дифференцированы по окраске меха (табл. 5, рис. 3): самые светлые, с баллом окраски до 2.20 (Урал, Чулым, Северо-Восточный Алтай, Красноярск, Зап. Саян, Кузнецк), полутемные, *Ic* от 2.20 до 3.00 (Юго-Западный Алтай, Абакан, Каа-Хем, Вост. Саян) и темные, с баллом окраски свыше 3.00 (Хамар-Дабан, Сихотэ-Алинь, Тану-Ола, Камчатка). Соответственно интегральному показателю варьирует и доля светлых шкурок в выборках, так, в первой группе она не ниже 65%, а в третьей — не выше 28% (табл. 5). В популяции Юго-Западного Алтая по-видимому произошло некоторое осветление

Таблица 3. Краниометрическая характеристика (мм) выборок соболя, взятых для сравнения с казахстанской выборкой

Выборка	Признак	Самцы		Самки	
		среднее	SE	среднее	SE
Северо-Восточный Алтай	2	82.62	0.19	75.02	0.20
	10	37.67	0.11	34.93	0.12
Кузнецкий Алатау	2	84.26	0.33	76.94	0.36
	10	36.21	0.13	34.32	0.18
Бассейн р. Абакан	2	82.37	0.15	74.90	0.15
	10	37.80	0.09	34.52	0.08
Окрестности Красноярска	2	81.65	0.36	74.57	0.33
	10	35.71	0.25	34.50	0.21
Западный Саян, р. Кизир	2	81.81	0.13	74.77	0.12
	10	37.04	0.08	34.22	0.08
Бассейн р. Чулым	2	83.14	0.23	76.88	0.23
	10	36.40	0.15	33.81	0.12
Хребет Танну-Ола	2	80.54	0.19	74.45	0.21
	10	35.44	0.11	33.76	0.13
Бассейн р. Каа-Хем	2	82.05	0.19	75.22	0.17
	10	36.34	0.14	34.07	0.12
Восточный Саян	2	81.31	0.29	74.52	0.19
	10	36.00	0.12	33.95	0.14
Хребет Хамар-Дабан	2	80.72	0.18	73.59	0.16
	10	35.41	0.11	33.33	0.08
Бассейн р. Лозьва	2	85.32	0.29	78.11	0.28
	10	38.30	0.13	35.22	0.15
П-ов Камчатка	2	88.02	0.11	80.85	0.10
	10	38.46	0.07	35.78	0.06
Хребет Сихотэ-Алинь	2	77.82	0.12	71.36	0.12
	10	34.95	0.06	32.49	0.07

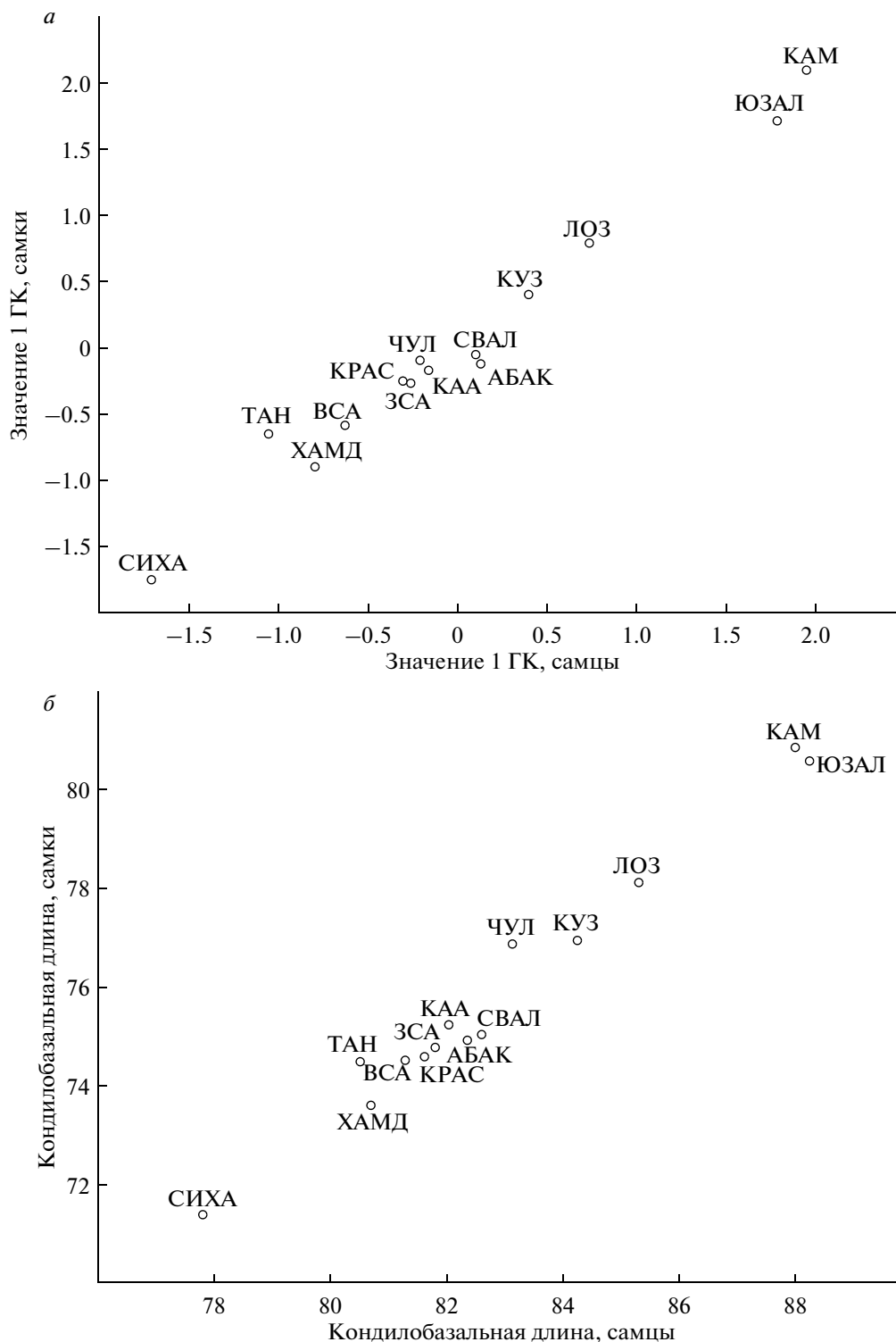
окраски мехового покрова, наблюдаемое в этот же период как в этой, так и в других частях ареала (Монахов, 2006). При сопоставлении размеров черепа с окраской меха (рис. 3) становится заметной тенденция осветления шкурки с увеличением размеров, однако две выборки не подчиняются этому правилу – у наиболее крупных зверьков Камчатки и Казахстана окраска довольно темная.

Проведено изучение зависимости всех обсуждаемых признаков с долготным и широтным градиентами ареала. Статистически значимые ( $p < 0.05$ ) зависимости показала только окраска меха: соболя, обитающие южнее, имеют более темную шкурку ( $r = -0.59$ ,  $F_{1,12} = 6.61$ ,  $p = 0.025$ ). Также более темными являются зверьки, обитающие на востоке ареала ( $r = 0.668$ ,  $F_{1,12} = 9.66$ ,  $p = 0.009$ ) по сравнению с теми, что населяют западные районы ареала.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные группировки соболя, при использовании кластерного анализа в качестве классификатора (метод  $k$ -средних для средневыворочных значений), с учетом всех обсуждаемых морфологических признаков разделились на 4 кластера (рис. 4, табл. 6, 7). Изменение размеров черепа и частоты изученного фена имеет противоположную динамику (см. табл. 6) – с увеличением размеров происходит уменьшение частоты фена. Это свойственно как самцам, так и самкам, что подтверждается значимыми отрицательными коэффициентами корреляции:  $r_{\sigma} = -0.78$  ( $F_{1,12} = 19.18$ ,  $p = 0.0009$ ), так и у самок  $r_{\varphi} = -0.80$  ( $F_{1,12} = 21.86$ ,  $p = 0.0005$ ).

С другой стороны, частота FFCI имеет тенденцию к положительной корреляции с окраской меха ( $r_{\sigma} = 0.47$ ,  $p = 0.09$ ,  $r_{\varphi} = 0.49$ ,  $p = 0.08$ ). Кластер



**Рис. 1.** Распределение изученных выборок соболя по размерам черепа: в метрике 1 ГК (а) и по кондилобазальной длине, мм (б). Обозначения выборок см. в табл. 1.

А мелких зверьков составили популяции Хамар-Дабана, Тану-Ола и Сихотэ-Алиня, имеющие самый темный мех и наивысшие частоты FFC1, в кластере В — семь алтае-сянских выборок со средними значениями размеров, окраски и частоты

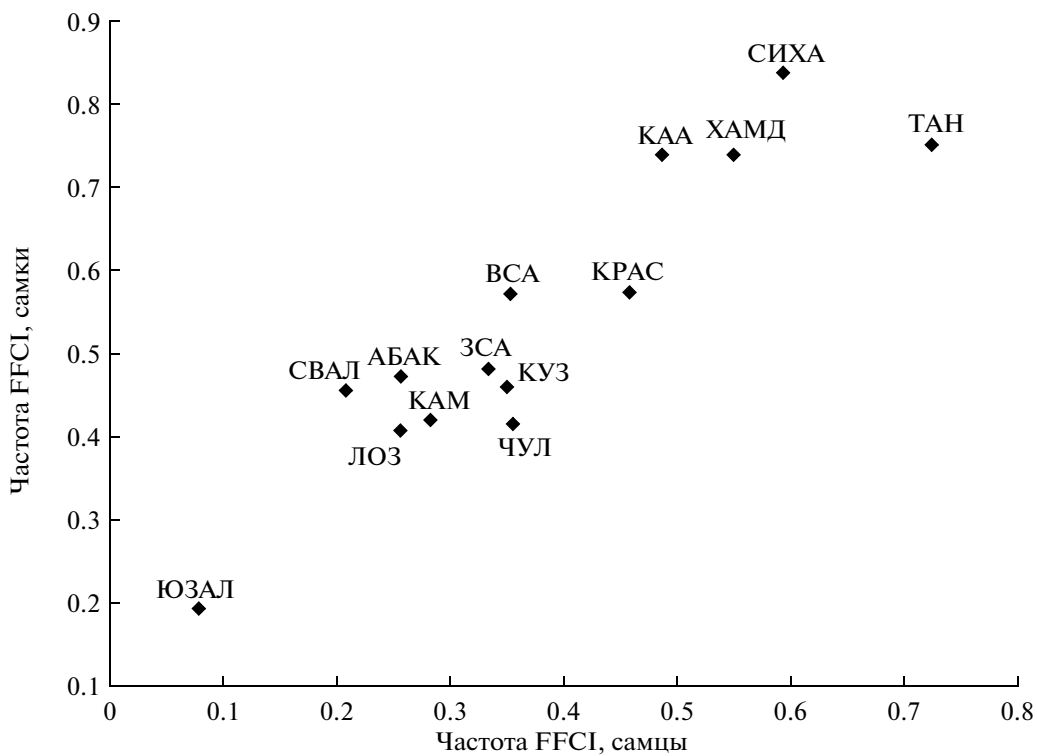
фена для самцов и для самок. Кластер С составляют две популяции (Кузнецкого Алатау и бассейна р. Лозьва), зверьки которых имеют крупные размеры черепа, светлую окраску и умеренные частоты фенетического признака. В кла-

**Таблица 4.** Частота проявления признака FFCI в изученных популяциях соболя

Популяция	N	Самцы			Самки		
		n	$P_{FFCI}$	SE	n	$P_{FFCI}$	SE
Юго-Западный Алтай	172	88	0.080	0.029	84	0.190	0.043
Северо-Восточный Алтай	162	96	0.208	0.041	66	0.455	0.061
Красноярск	45	24	0.458	0.102	21	0.571	0.108
Кузнецкий Алатау	61	37	0.351	0.078	24	0.458	0.102
Бассейн р. Абакан	273	160	0.256	0.035	113	0.469	0.047
Западный Саян, р. Кизир	362	195	0.333	0.034	167	0.479	0.039
Бассейн р. Лозьва	232	121	0.256	0.040	111	0.405	0.047
П-ов Камчатка	511	265	0.283	0.028	246	0.419	0.031
Хребет Сихотэ-Алинь	390	214	0.593	0.034	176	0.835	0.028
Бассейн р. Каа-Хем	77	39	0.487	0.080	38	0.737	0.071
Хребет Танну-Ола	174	98	0.725	0.045	76	0.750	0.050
Бассейн р. Чулым	179	104	0.356	0.047	75	0.413	0.057
Восточный Саян	171	85	0.353	0.052	86	0.570	0.053
Хребет Хамар-Дабан	199	100	0.550	0.050	99	0.737	0.044
Всего (среднее)	3008	1626	0.370	0.012	1382	0.532	0.013

стере D представлены популяции зверьков Камчатки и Казахстана, которые не вписываются в общую схему соотношения признаков и для которых характерны очень крупные размеры при темной окраске и минимальной экспрессии фена FFCI (табл. 6).

Таким образом, в итоге проведенных сравнений и классификаций можно заключить, что соболь Юго-Западного Алтая имеет существенные отличия от соседних популяций вида Алтае-Саянской горной страны по всем рассмотренным признакам: по размерам черепа на уровне  $p < 0.01$ ,



**Рис. 2.** Соотношение частот признака FFCI у самцов и самок в изученных популяциях соболя. Обозначения выборок см. в табл. 1.



**Таблица 5.** Характеристика окраски меха соболей в изученных популяциях

Популяция	Доля светлых шкурок, %	Балл окраски, $I_c$	$SE_{I_c}$
Юго-Западный Алтай	42.0	2.86	0.022
Северо-Восточный Алтай	85.1	1.98	0.005
Красноярск	65.7	2.16	0.016
Кузнецкий Алатау	77.7	2.11	0.011
Бассейн р. Абакан	58.9	2.30	0.006
Западный Саян, р. Кизир	72.1	2.04	0.005
Бассейн р. Лозьва	92.0	1.56	0.007
П-ов Камчатка	18.9	3.06	0.003
Хребет Сихотэ-Алинь	22.2	3.11	0.007
Бассейн р. Каа-Хем	48.5	2.56	0.006
Хребет Танну-Ола	28.7	3.20	0.044
Бассейн р. Чулым	78.3	1.97	0.008
Восточный Саян	50.1	2.61	0.004
Хребет Хамар-Дабан	28.1	3.08	0.007

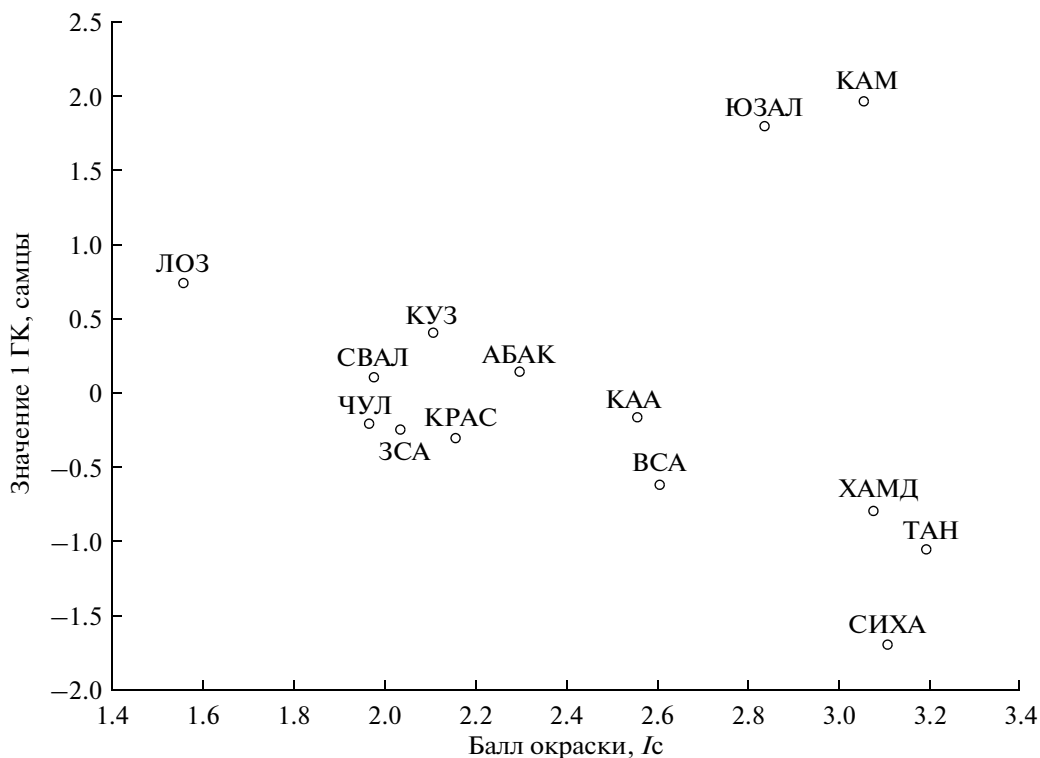
Группу светлых шкурок составляют категории окраски “меховой” и “воротовой нормальный” по ОСТ НКЗаг-414.

по окраске меха на уровне  $p < 0.0001$ , по фенетическому признаку на уровне  $p < 0.001$ .

Первым краниометрические данные для популяции соболя Юго-Западного Алтая опубликовал Самусев (1953), дав измерения 3 самцов и 4 самок. Средняя кондиллобазальная длина самцов 87.0 мм, а самок 78.5 мм. Г.И. Монахов (1976) дает кондиллобазальную длину для 50 самцов 88.56 мм, для

42 самок 81.09 мм. Лобачев и Афанасьев (1982) приводят значения этого признака для 25 самцов и 25 самок соответственно 88.1 и 80.6 мм.

Слудский (1953) привел интересное свидетельство относительно размеров черепа одной самки соболя (в миллиметрах): “общая длина 90.0, кондиллобазальная длина 87.0 (у типичного соболя 78.4 и у енисейского 73.9)”. Если обра-

**Рис. 3.** Соотношение окраски меха ( $I_c$ ) и размеров черепа (1ГК) в популяциях соболя.

тяться к параметрам упоминаемых соболей, приводимым Г.И. Монаховым (1976), то видим, что для енисейских (эвенкийских) самок средневыборочная КБД 75.46 мм, тобольских (по словам Слудского – “типичных”, зауральских) – 78.79, а для самок Юго-Западного Алтая – 81.09, а по данным Лобачева и Афанасьева (1982) – 80.6 мм. Максимальные значения этого признака у самок, по данным последних авторов, достигали 83.5 мм, по нашим данным (табл. 2) – 83.7 мм. Описанный Слудским (1953) череп превышает максимальные зарегистрированные для самок размеры более чем на 3 мм (а по общей длине на 4.5 мм) и остается предположить, что это либо выдающийся экземпляр самки, либо это на самом деле череп самца, вполне совпадающего по параметрам с приведенными в табл. 2.

Кроме упоминавшихся выше сведений Слудского (1953), о цветовом ассортименте 80 шкурок казахстанских соболей сообщал также Самусев (1953) за период 1948 и 1949 гг. Рассчитанный по его данным балл окраски 3.05 и 3.33, соответственно. Окраску меха позднее изучал лишь Г.И. Монахов (1976): при анализе 1332 шкурок он установил, что казахстанские соболя имеют высокий средний индекс окраски ( $3.08 \pm 0.003$ ). По сообщению Лобачева и Афанасьева (1982), партии соболей, отловленных на Юго-Западном Алтае для транслокации в Заилийский и Джунгарский Алатау, состояли из зверьков с довольно темной окраской, средний балл, рассчитанный нами по данным авторов, составил 3.01.

По результатам проведенных сравнений следует заключить, что по имеющимся на настоящее время крадиометрическим данным, самцы соболя Юго-Западного Алтая имеют максимальные размеры, превышая камчатских по кондилобазальной длине на 0.23 мм и следующих за ними лозьвинских на 2.93 мм (см. табл. 2 и 3). Однако

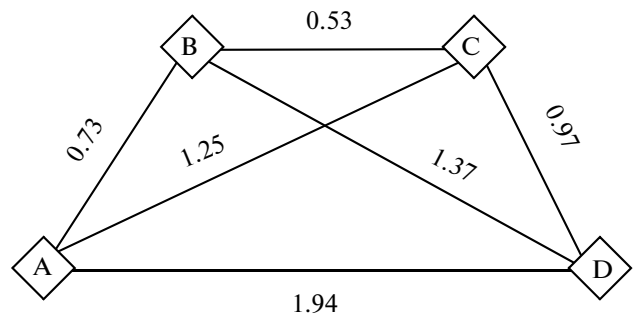


Рис. 4. Результат кластерного анализа выборок соболя по размерам черепа, признаку FFCI и окраске меха: евклидовы дистанции между кластерами.

камчатские самки крупнее югозападноалтайских на 0.27 мм, а лозьвинских на 2.74 мм.

Исторически наивысшее выборочное среднее значение кондилобазальной длины зафиксировано нами (Монахов, 2006) для самцов п-ова Камчатка ( $88.84 \pm 0.55$  мм, с. 197) и самок Юго-Западного Алтая ( $81.45 \pm 0.32$  мм, с. 190). Наивысшие индивидуальные показатели кондилобазальной длины имели зверьки с Камчатки: самец 94.0 мм и самка 84.8 мм (Монахов, 2006, с. 185). Эти значения надо считать наивысшими для вида в целом, поскольку в пределах ареала не существует группировок, имеющих более крупные средние размеры черепа (Гептнер, 1967; Г.И. Монахов, 1976; Монахов, 2006, 2014; Monakhov 2011, 2012). При этом Валенцевым (2001) впервые описаны морфологические свойства популяции олюторского (апукского) соболя из Олюторского р-на Камчатского края. Автор для небольшой выборки из 7 самцов приводит среднее значение кондилобазальной длины 89.6 мм (данные по самкам не публикуются). Более представительная выборка дала

Таблица 6. Классификация выборок соболя по итогам кластерного анализа

Номер кластера	Выборки, составляющие кластер	Самцы		Самки		Окраска меха, <i>I</i> <sub>c</sub>
		1ГК	<i>P</i> <sub>FFCI</sub>	1ГК	<i>P</i> <sub>FFCI</sub>	
A <i>0.73</i>	Сихотэ-Алинь, Хамар-Дабан, Танну-Ола	-1.18	0.62	-1.11	0.77	3.13
B <i>0.53</i>	Сев.-Вост. Алтай, Абакан, Красноярск, Зап. Саян, Каа-Хем, Вост. Саян, Чулым	-0.19	0.35	-0.23	0.53	2.23
C <i>0.97</i>	Кузнецкий Алатау, Лозьва	0.57	0.30	0.58	0.43	1.84
D	Юго-Западный Алтай, Камчатка	1.87	0.18	1.90	0.30	2.95

*0.73, 0.53, 0.97* – расстояние между кластерами в евклидовой метрике.

Таблица 7. Статистика вариаций признаков по результатам кластерного анализа

Признак	Межгрупповая <i>SS</i>	df	Внутригрупповая <i>SS</i>	df	Критерий Фишера, <i>F</i>	Уровень значимости, <i>p</i>
$P_{FFCI}$ , самцы	0.27	3	0.10	10	8.98	0.0034
$P_{FFCI}$ , самки	0.30	3	0.10	10	9.53	0.0028
Окраска меха, <i>Ic</i>	2.97	3	0.61	10	16.18	0.0004
1ГК, самцы	12.08	3	0.91	10	44.17	<0.0001
1ГК, самки	11.99	3	1.01	10	39.60	<0.0001

бы возможность оценить размеры олюторских соболей точнее.

Подводя итоги, скажем, что соболя Юго-Западного Алтая можно отнести к одной из уникальных популяций в ареале вида, несомненно имеющей статус подвида, описанного впервые Бажановым в 1943 г. — *M. z. averini*. Это зверьки очень крупных размеров, имеющие минимальную в ареале частоту фена FFCI и темную окраску меха, которая высоко ценится в пушной торговле.

Уникальность морфологических свойств популяции соболя Казахстана, на наш взгляд, поддерживается благодаря ее частичной изоляции от других группировок вида. Наличие такой изоляции подтверждается сохранением морфологического хиатуса по изученным признакам на протяжении около 50 лет. Изоляционным барьером, по нашему мнению, являются обширные площади безлесных пространств в истоках рек Катунь и Чуя. Так, участок между точками исток р. Чаганбургасы — Кош-Агач — Онгудай — устье р. Талица, с юго-запада ограниченный казахстанской границей, имеет лесистость не более 38%. Более половины этой территории в высоко- и среднегорьях занято гляциально-нивальными, альпийскими и субальпийскими луговыми, тундровыми и тундрово-степными ландшафтами. Низкогорным и котловинным ландшафтам свойственны лесостепные, степные и полупустынные ассоциации, особенно в верховьях р. Чуя. Именно эти пространства междуречий рек Бухтарма, Катунь и Чуя и являются препятствием, ограничивающим контакты казахстанских соболей с группировками основной части Алтая.

Таким образом, наше исследование подтверждает подвидовой статус югозападноалтайского соболя (*Martes zibellina averini* Bashanov), демонстрирующего значительные отличия от соседних популяций вида Алтае-Саянской горной страны по всем рассмотренным признакам — размерам черепа, фенетическому признаку и интенсивности окраски мехового покрова. Зверьков этой популяции можно использовать как ценных производителей для вливания “свежей крови” в поголовье совхозных соболей.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность за помощь в работе с краниологическими коллекциями Г.Ф. Барышникову (Санкт-Петербург), А.С. Валенцеву (Петропавловск-Камчатский), А.А. Даренскому (Хабаровск), В.В. Шурыгину, В.И. Лебеву (Кызыл), И.Я. Павлинову (Москва), В.Д. Петренко (Красноярск), А.А. Сеницыну (Киров), Т.П. Коровой и М.Н. Ранюк (Екатеринбург).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, администрации Свердловской области (13-04-96046) и УрО РАН (12-П-45-2002).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев А.В., 1960. Зоогеография Казахстана. Алма-Ата: Изд. АН КазССР. 260 с.
- Афанасьев Ю.Г., 1962. О соболе *Martes zibellina averini* Bashanov, 1943 в Казахстане // Труды Института зоологии АН КазССР. Т. 17. С. 144–66.
- Бажанов В.С., 1943. Новый подвид соболя с Алтая. Казахский филиал АН СССР за 1942 год. Алма-Ата: Изд. АН КазССР. С. 13.
- Валенцев А.С., 2001. К морфологической характеристике олюторского соболя // Рациональное использование ресурсов соболя в России. Материалы IV Всероссийской научно-производственной конференции. Красноярск: КГУ. С. 93–94.
- Гентнер В.Г., 1967. Соболя // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высш. шк. С. 507–553.
- Еремеева К.М., 1952. Географическая изменчивость окраски соболей // Труды Моск. пушно-мех. института Т. 3. С. 81–89.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 144 с.
- Кузнецов Б.А., 1948. *Martes zibellina* L., 1756 — Соболя // Млекопитающие Казахстана. М.: Московское общество испытателей природы. С. 77.
- Лобачев Ю.С., 1980. О соболе в Казахстане // Ресурсы соболя в РСФСР (1973–1975). М.: Главохота. С. 29–31.
- Лобачев Ю.С., Афанасьев Ю.Г., 1982. Соболя *Martes zibellina* Linnaeus, 1758 // Млекопитающие Казахстана. Т. 3. Ч. 2. Алма-Ата: Изд. АН КазССР. С. 101–119.
- Монахов Г.И., 1976. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Труды ВНИИОЗ. Вып. 26. С. 54–86.

- Монахов В.Г., 1986. Стабильность и изменчивость окраски соболя на Урале // Фауна позвоночных Урала и сопред. территорий. Свердловск: УрГУ. С. 28–34.
- Монахов В.Г., 2001. Фенетический анализ аборигенных и интродуцированных популяций соболя (*Martes zibellina*) России // Генетика. Т. 37. № 9. С. 1281–1289.
- Монахов В.Г., 2006. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации. 202 с.
- Монахов В.Г., 2010. Феногеография краниального признака соболя *Martes zibellina* L. в ареале // Доклады Академии Наук. Т. 431. № 2. С. 274–279.
- Монахов В.Г., 2014. Размерная структура соболя в Прибайкалье: подекадный анализ за последние 60 лет // Известия РАН, сер. биол. № 1. С. 40–47.
- Насимович А.А. (ред.), 1973. Соболя, куницы, харза. М.: Наука. 240 с.
- Павлинин В.Н., 1963. Тобольский соболя. Свердловск: УФ АН СССР. 112 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л., 1979. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика соболя (*Martes zibellina* L.) на территории СССР // Млекопитающие (Исслед. по фауне Сов. Союза). Т. 18. С. 241–256.
- Петренко В.Д., 2009. Продуктивность таежных охотничьих угодий на севере Красноярского края. Красноярск: Красноярский аграрный ун-т. 180 с.
- Самусев И.Ф., 1953. О соболе на Южном Алтае // Труды Института зоологии АН КазССР. Т. 2. С. 167–171.
- Слудский А.А., 1953. Соболя *Martes zibellina* Linnaeus, 1758 // Афанасьев А.В. и др. Звери Казахстана. Алма-Ата: Изд. АН КазССР. С. 308–314.
- Слудский А.А., Афанасьев Ю.Г., 1964. Итоги и перспективы акклиматизации охотничье-промысловых животных в Казахстане // Труды Института зоологии АН КазССР. Т. 23. С. 5–74.
- Слудский А.А., Страутман Е.И., Афанасьев Ю.Г., 1962. Пушные ресурсы Казахстана и возможности развития охотничьего хозяйства в республике // Труды Института зоологии АН КазССР. Т. 17. С. 5–23.
- Смирнов В.С., 1960. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников // Труды Института биологии. УФ АН СССР. Вып. 14. С. 97–112.
- Тимофеев В.В., Надеев В.Н., 1955. Соболя. М.: Заготиздат. 404 с.
- Тимофеев В.В., Павлов М.П., 1973. Соболя // Акклиматизация промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во. С. 51–105.
- Abramov A., Wozencraft C., 2008. *Martes zibellina*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 22 January 2013.
- Anderson E., 1970. Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae). Helsinki. 134 p. (Acta zoologica fennica. V. 130).
- Bakeyev N.N., Sinitsyn A.A., 1994. Status and conservation of sables in the Commonwealth of Independent States // Martens, sables, and fishers: biology and conservation (S. W. Buskirk, A. S. Harestad, M. G. Raphael, and R. A. Powell, eds). Ithaca, New York: Cornell University Press. P. 246–254.
- Buskirk S.W., Ma Y., Xu L., 1994. Sables (*Martes zibellina*) in managed forests of northern China // Small Carnivore Conservation. V. 10. P. 12–13.
- Lari'viere S., Jennings A.P., 2009. Family Mustelidae (weasels and relatives) // Handbook of the mammals of the world. V. 1. Carnivores (D.E. Wilson, K.A. Mittermeier, eds.). Barcelona: Lynx Edicions. P. 532–563.
- Monakhov V.G., 2011. *Martes zibellina* (Carnivora: Mustelidae) // Mammalian Species. V. 43. № 1. P. 75–86.
- Monakhov V., 2012. Craniometry of *Martes* species in Russian Far East and Japan // Martes Working Group Newsletter. V. 19. P. 47–53.
- Proulx G. et al., 2004. World distribution and status of the genus *Martes* in 2000 // Martens and fishers (*Martes*) in human-altered environments: an international perspective (D.J. Harrison, A.K. Fuller, and G. Proulx, eds.). New York: Springer Science+Business Media Publishers. P. 21–76.
- Wozencraft W.C., 2005. Order Carnivora // Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (D.E. Wilson, D.M. Reeder, eds), 3rd ed., Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. P. 532–628.

## ON COMPARATIVE MORPHOLOGY OF SABLE (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) IN KAZAKHSTAN

V. G. Monakhov

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia*

The skull size, fur color, and expression of the phenetic trait were investigated in the sable (*Martes zibellina*) of the population in the southwestern Altai (East Kazakhstan Oblast). Comparative tests were performed with nine populations from the Altai-Sayan Mountains and three marginal species populations. The Kazakhstan sable was significantly ( $p < 0.001$ ) differentiated from all the compared specimens, except for the Kamchatka species. The latter demonstrated the close similarity in the skull size, fur color intensity, and expression of the FFCI phene. The sable from the southwestern Altai seems to be referred to the subspecies *M. z. averini*, which was first described by V.S. Bazhanov in 1943. The Kazakhstan sable is a large-sized animal, but in contrast to a large sable of the nominal subspecies (*M. z. zibellina*), it has dark color of fur, which is highly valued in trade. In some world reports on mammals and the order Carnivora, Kazakhstan is not included into the range of sable; there, this species is not considered as an autochthonous for the southwestern Altai.

**Keywords:** *Martes zibellina*, craniometry, phenetics, Altai Mts, Sayan Mts, fur coloration