

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОБОЛЯ В АРЕАЛЕ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ

© 2015 г. В. Г. Монахов

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

Поступила в редакцию 19.06.2014 г.

Изучены размеры черепа, окраска меха и краниальный фен в 57 популяционных группировках соболя российской части видовой ареала. Средневыборочные характеристики соотносились с географическими координатами, среднегодовой температурой воздуха, высотой местности над уровнем моря. Выявлены значимые корреляционные зависимости: прямые – размеров черепа с шириной, интенсивности окраски и фена FFCI с долготой и высотой над уровнем моря; обратные – фена и окраски с шириной и температурой, размеров черепа с долготой. Выявлена различная выраженность связей в южных и северных популяциях вида. Географическая изменчивость фенотипа в ареале, как правило, проявляет конгруэнтность: при увеличении размеров черепа происходит статистически значимое осветление меха и сокращение частоты FFCI. Данную закономерность на этом основании можно считать видовым свойством. Предполагается, что наблюдаемая картина изменчивости признаков в ареале повторяет процесс формирования морфологического облика популяций в ходе постгляциальной радиации, т.е. отражает филогеографию вида.

Ключевые слова: *Martes zibellina*, краниометрия, фенетика, окраска меха, географическая изменчивость.

DOI: 10.7868/S0367059715030075

Известно, что промысловыми запасами соболя практически монополюс владеет Россия. Более того, в настоящее время этот вид стал главенствующим в российском пушном экспорте из-за широкого спроса на высококачественную пушнину, которую дает главным образом отечественное охотничье-промысловое хозяйство. Соболю – фоновый промысловый вид сибирской тайги, и закономерности его распространения по ареалу приобретают практическое значение.

Работ, посвященных изучению морфологических свойств соболей в разных районах ареала, достаточно большое количество, однако не так много попыток установить географические закономерности распространения размеров и окраски меха. Наиболее известные исследования такой тематики были опубликованы более 30 лет назад (Монахов, 1976; Павлинов, Россолимо, 1979).

Мы располагаем данными по окраске меха, о размерах черепа и экспрессии краниального фенетического признака FFCI соболя (Монахов, 2001). Накопленный к настоящему времени материал охватывает 57 популяционных группировок вида и позволяет нам провести тесты на соответствие морфологических признаков зверька таким характеристикам локалитетов, как географиче-

ские координаты, высота над уровнем моря, среднегодовая температура воздуха, т.е. выявить соответствие свойств фенотипа экологическим условиям конкретных местообитаний. С другой стороны, пул изученных данных позволяет выявить закономерности распространения группировок соболя определенного морфологического облика и наметить пути исторической радиации вида. Объем изученных нами выборок вчетверо превышает материал предыдущих исследований (Монахов, 1976; Павлинов, Россолимо, 1979).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объем изученного нами материала приведен в табл. 1. Общее количество шкурок для характеристики окраски меха составило 1263973 шт. Для выявления экспрессии краниального фена классифицировано 12631 животное, включая 6534 самца. Краниометрические признаки изучены для 8244 особей, из которых 4406 были самцами. Географическое местоположение изученных популяционных группировок показано на рис. 1.

Для получения морфологических характеристик использовали краниологический материал из музеев и научных организаций России, пере-

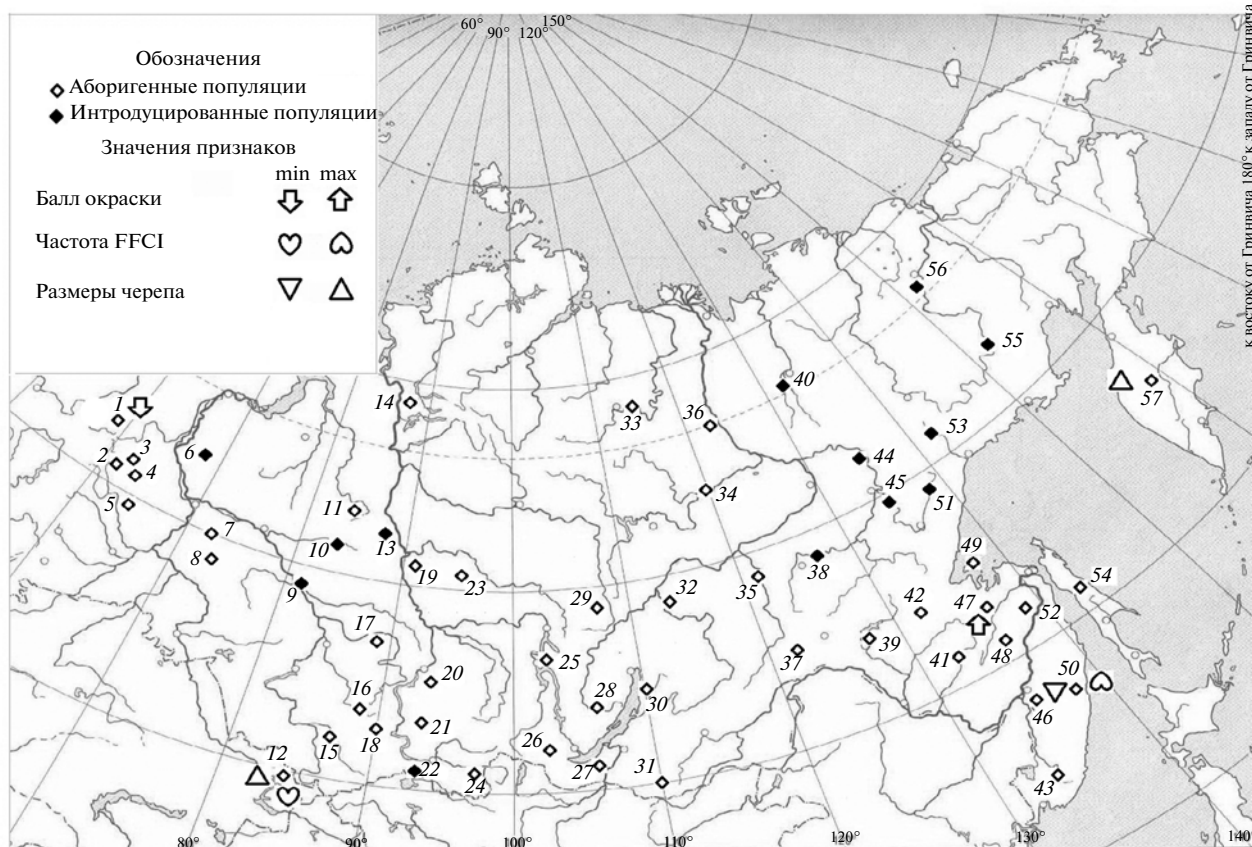


Рис. 1. Географическое положение изученных популяционных группировок соболя (номера соответствуют приведенным в табл. 1).

численных в табл. 1. С каждого черепа взрослого, старше 1 года, соболя при помощи штангенциркуля снимали по 17 стандартных промеров с расчетом средневыворочных значений и основных статистик. Вместе с измерением определяли, к какой из четырех морф по признаку FFCI относится данное животное. Для каждого из полов рассчитана средневыворочная частота проявления данного признака (три морфы в сумме: отверстие слева, справа и с двух сторон черепа).

В качестве интегрального показателя всех 17 промеров черепа использовали значение первой главной компоненты (ГК1) по результатам анализа методом главных компонент. Оно измеряется в евклидовой метрике (дистанции Евклида, ДЕ) и вычисляется по средним значениям краниометрических признаков отдельно для самок и самцов. Правомерность использования значения ГК1 в качестве такого показателя подтверждается высокой долей объясняемой дисперсии краниометрических признаков, приходящейся на ГК1: 84,8% у самцов и 83,3% у самок. При этом на ГК2 и ГК3 соответственно приходится 3,5 и 2,8% у самцов и 4,5 и 3,3% у самок.

Интенсивность окраски меха определяли товароведы пушно-меховых предприятий согласно пушному стандарту на шкурки соболя невыделанные. Такие данные из-за их удобства часто применяются и в зоологических работах (Тимофеев, Надеев, 1955; Гептнер, 1967; Монахов, 1976; Павлинов, Россолимо, 1979) для характеристики окраски меха соболя. Для интегральной оценки распределения цветовых категорий шкурок в конкретной группировке (популяции) соболя К.М. Еремеевой (1952) было предложено вычислять для нее 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”.

Показатели среднегодовой температуры воздуха взяты из СНиП 23-01-99 (Строительная климатология, 2003), показатели высоты над уровнем моря – с Интернет-сайта “Карты всего мира” (loadmap.net). Поскольку высотные характеристики рельефа, особенно в горных районах, весьма изменчивы, то за характеристику высоты над уровнем моря конкретного локалитета мы прини-

Таблица 1. Характеристики изученных выборок

№ п/п	Локалитет	Количество черепов		Музейный фонд	Количество шкурок	№ п/п	Локалитет	Количество черепов		Музейный фонд	Количество шкурок
		общее	в том числе самцов					общее	в том числе самцов		
1	Печора, р.	47	28	М	331	30	Баргузин, хр.	199	97	И, М	62 603
2	Лозьва, р.	104	56	И, М	8957	31	Чикой, р., верховья	113	59	Ч	29 906
3	Тапсуй, р.	104	52	И, М	19200	32	Витим, р., низовья	100	51	В, И	97438
4	Пельм, р.	61	38	И	18987	33	Оленек, р.	168	99	Я	22468
5	Черная, р.	50	27	И	1707	34	Виллой, р.	54	32	М, Я	1293
6	Казым, р.	127	57	И, В	1443	35	Олекма, р., низовья	128	72	Я	18043
7	Юган, р.	294	148	И, В	46097	36	Жиганск, окрестности	59	36	М, Я	12816
8	Демьянка, р.	253	137	И	15025	37	Нюкжа, р.	61	33	В	10406
9	Васюганье (Томская обл)	185	93	В	111394	38	Алдан, р., верховья	127	74	Я	21565
10	Вах, р.	329	185	И, В	10527	39	Зея, р.	84	43	В	20953
11	Таз, р.	52	32	ВТ	675	40	Яна, р.	207	121	Я	6263
12	Ю.-З. Алтай, горы	175	94	В	2441	41	Буряя, р.	543	293	В	22087
13	Сьм-Елогуй, рр.	118	78	В	12471	42	Тугур, р.	46	25	В	12335
14	Дудинка, р.	44	25	В	670	43	Усури, р., верховья	49	28	В	2871
15	С.-В. Алтай, горы	96	52	В	17221	44	Алдан, р., низовья	71	41	Я	3107
16	Кузнецкий Алатау	62	37	З	4830	45	Мая, р., низовья	189	99	Я	5660
17	Чулым, р.	107	59	В	10890	46	Хор, р.	171	80	В	8964
18	Абакан, р.	223	113	В, М	22038	47	Амгунь, р.	30	15	В	6669
19	Ярцево, окрестности	121	61	В	1822	48	Горюн, р.	33	17	М	8411
20	Мана, р.	45	24	З	3912	49	Б. Шангар, о.	19	10	М	12335
21	Зап. Саян, горы	355	192	В	29244	50	Сихотэ-Алинь, хр.	362	201	В	13479
22	Танну-Ола, хр.	169	107	В, Т	1155	51	Аяно-Майский р-н Хабаровского края	177	89	В	4382
23	П. Тунгуска, р.	194	106	В	96514	52	Пильда, р.	60	36	В	2835
24	М. Енисей, р.	172	89	В, Т	25594	53	Охота, р.	72	35	В	746
25	Ангара, р., сред. басс.	104	53	В	88182	54	Сахалин, о.	220	90	В	45026
26	Вост. Саян, горы	129	74	В	58711	55	Кольма, р., верховья	102	55	С	1757
27	Хамар-Дабан, хр.	178	91	Б	19848	56	Кольма, р., низовья	145	72	Я	29497
28	Лена, р., верховья	182	89	И	22552	57	Камчатка, п-ов	533	284	В, М, К, З	75076
29	Н. Тунгуска, р., верховья	42	22	И	52544		Всего	8244	4406	–	1263973

Примечание. Буквами обозначены музейные фонды: В – ВНИИОЗ (Киров, филиал); З – ЗИН (Санкт-Петербург); И – ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург); К – КФТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский); М – ЗММУ (Москва); Т – ТИКОПР (Кызыл); Б – Байкальский заповедник (Танхой), ВТ – Верхне-Тазовский заповедник (Красноселькуп), Я – ИБПК СО РАН (Якутск), С – ИБПС ДВО РАН (Магадан), Ч – ИПРЭК СО РАН (Чита).

Таблица 2. Корреляционные связи (r_{xy}) фенотипа соболя со средовыми градиентами ареала (все популяции ареала)

Параметр	Северная широта	Восточная долгота	Среднегодовая температура	Высота над ур. м.
ГК1, самцы	0.47	-0.49	-0.06	-0.23
ГК1, самки	0.47	-0.48	-0.06	-0.23
Фен, самцы	-0.30	0.53	-0.15	0.30
Фен, самки	-0.20	0.59	-0.29	0.33
Балл окраски	-0.31	0.82	-0.31	0.34

Примечание. Светлый курсив – $p < 0.05$; полужирным – $p < 0.01$.

мали высоту поймы главной реки данной местности в ее среднем течении.

При выявлении закономерностей распространения соболя мы, подобно Г.И. Монахову (1976), разделили популяции вида на северные и южные. Однако в отличие от него мы считаем границей разделения не 52° , а 56° с.ш. Это решение основано на том, что мы придерживаемся мнения других авторов (Мензбир, 1934; Павлинин, 1963; Абрамов, 1967; Бакеев, 1976; Монахов, 1976) о том, что соболь заселял Сибирь с востока (Приамурья), при этом расселение животных неизбежно встречало в качестве препятствия оз. Байкал, ложе которого протянулось от северо-восточной его оконечности (56° с.ш., 110° в.д.) на юго-запад более чем на 600 км, рассекая ею поток животных, движущихся на запад.

По каждому из изученных признаков рассчитывали показатели вариационной статистики. При оценке связей и различий использовали метод главных компонент, кластерный и корреляционный анализы средствами пакета Statistica 6 (Statsoft).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В начале работы были проведены тесты соответствия морфологических показателей популяций параметрам среды обитания, т.е. оценены зависимости величин признаков от значений северной широты, восточной долготы, среднегодовой температуры воздуха и высоты над уровнем моря. И хотя И.Я. Павлинов и О.Л. Россолимо (1979) предупреждали, что нахождение зависимости изменчивости от географических координат “не всегда приводит к верному заключению” (с. 249), мы все же провели такие тесты. Результаты приведены в табл. 2.

Наибольший набор существенных связей демонстрируют как раз географические координаты, и это несмотря на существование поликлиальной изменчивости и наличие “двойных оптимумов” в распределении морфологических признаков (Павлинов, Россолимо, 1979). Фенетические признаки в широком понимании (окраска и фен FFCI) про-

явили связи со среднегодовой температурой и высотой местности, с которыми не коррелируют размеры черепа.

Разделив популяции на северные и южные, мы получили как подтверждение результатов уже проведенных тестов, так и некоторые уточнения, не выявляемые на общем материале (табл. 3). Так, если в южных популяциях выражен отрицательный тренд (клинальность) размеров с долготой, то в северных его не наблюдается. Окраска меха высокосignificantly коррелирует с этим параметром, однако фенетический признак на севере проявляет выраженную связь, а на юге – лишь на уровне тенденции. В южных популяциях не наблюдается значимых связей фенотипа ни с температурой (за исключением окраски), ни с высотой местности, тогда как в северных группировках с температурным фактором связаны все морфологические характеристики, а с высотным – только фен и окраска (см. табл. 3).

В северных популяциях наиболее выраженной оказалась связь (прямая) между фенетическим признаком и окраской, в то время как в южных – между ним и размерами черепа (обратная; рис. 2). Средние значения изученных признаков (см. табл. 3) в северных и южных популяциях существенно различаются, особенно в размерах черепа и окраске меха.

Выявили также и взаимозависимость изученных морфологических признаков (географические корреляции). Для всех популяций ареала обнаружены высокосignificantly достаточные тесные связи между всеми признаками: прямые – между окраской и экспрессией краниального фена, обратные – между размерами и остальными двумя макропризнаками (табл. 4). Очень тесными оказались межполовые связи, особенно в размерах черепа.

В ареале вида существуют точки с максимальными и минимальными значениями изученных признаков. Таких точек оказалось шесть (см. рис. 1; при выборе исключали островные и интродуцированные популяции). Минимальный балл окраски зафиксирован на западе, в бассейне Печоры (№ 1), максимальный в бассейне р. Амгунь

Таблица 3. Корреляционные связи (r_{xy}) фенотипа соболя со средовыми градиентами ареала (северные и южные популяции)

Параметр	Восточная долгота	Среднегодовая температура	Высота над ур. м.	Средние значения признаков в группах
Южные популяции				
ГК1, самцы	-0.76	0.07	0.28	-0.60
ГК1, самки	-0.78	0.07	0.33	-0.63
Фен, самцы	0.39*	-0.10	0.07	45.7
Фен, самки	0.38*	-0.20	0.17	61.0
Балл окраски	0.67	-0.47	0.11	2.89
Северные популяции				
ГК1, самцы	-0.28	0.40	-0.23	0.47
ГК1, самки	-0.26	0.40	-0.20	0.49
Фен, самцы	0.68	-0.61	0.35*	36.2
Фен, самки	0.73	-0.67	0.42	54.1
Балл окраски	0.86	-0.58	0.62	2.52

Примечание. Светлый курсив – $p < 0.05$; полужирным – $p < 0.01$; * – тенденция, близкая к значимой ($p = 0.06$).

(№ 47). Минимальные размеры черепа демонстрируют самцы р. Хор (№ 46) и самки хр. Сихотэ-Алинь (№ 50). Максимальные размеры также характерны для двух популяций – Камчатки (№ 57) и Юго-Западного Алтая (№ 12). В последней также фиксируются и минимальные частоты фена FFCI, а максимальные частоты показали самцы р. Хор и самки хр. Сихотэ-Алинь, где минимальные размеры и максимальная экспрессия фена совпадают. Также совпали точки минимума фена и максимума размеров (Юго-Западный Алтай).

Изменения морфологических характеристик проявили значимые связи с расстоянием от точек минимумов: размеры – $r = 0.71-0.72$; $p < 0.0001$; окраска – $r = 0.82$; $p < 0.0001$; фенетический признак – $r = 0.38-0.39$; $p < 0.00$. Вычисление средних скоростей (на 100 км) увеличения признаков в ареале по мере удаления от точек минимумов показало, что окраска темнеет на 0.049 балла, размеры черепа увеличиваются на 0.077–0.102 ДЕ, частоты FFCI – на 1.9–2.3%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку такие черты фенотипа соболя, как окраска и размеры, имеют практическое значение при определении товарной ценности шкурки, попытки привязки их к конкретным районам обитания предпринимались и раньше. Например, Дж.Ф. Брандт (Brandt, 1855) выделял несколько географических вариаций вида, отличающихся по особенностям морфологии. Некоторые заключения по данному вопросу находим также в работе Л.Н. Сабанеева (1875), описавшего особенности морфологии в некоторых главных промысловых районах России. Изучение вида

продолжила “эпоха” описания подвидов, продолжавшаяся вплоть до середины XX в., однако выявлением закономерностей распределения фенотипа в связи с условиями среды практически никто не занимался.

Первое исследование физиологического плана по выявлению предпочитаемой соболями температуры на градиент-приборе, разработанном Н.И. Калабуховым (к сожалению, не получившее продолжения), провел в начале 1940-х годов А.Л. Пономарев (1944). Изученные 7 соболей показали средний термотактический оптимум в 15.7°C, причем баргузинские – 14.2°, а западносибирские – 17.7°, а лесная куница оказалась более теплолюбивой (около 21°).

Соответствие фенотипа соболя географическому местоположению выяснял Н.Н. Бакеев (1976), показавший на материале из 300 тыс. шкурок, что окраска меха у зверька темнеет с запада на восток. Г.И. Монахов (1976) использовал в качестве интегрального показателя размеров черепа

Таблица 4. Корреляционные связи (r_{xy}) морфологических признаков соболя (все популяции ареала, связи значимы при $p < 0.01$)

Параметр	ГК1, самки	Фен (σ/σ)	Балл окраски
ГК1, самцы	0.98	-0.66 (σ)	-0.56
ГК1, самки	–	-0.63 (σ)	-0.55
Фен, самцы	–	0.88 (σ)	0.55
Фен, самки	–	–	0.60

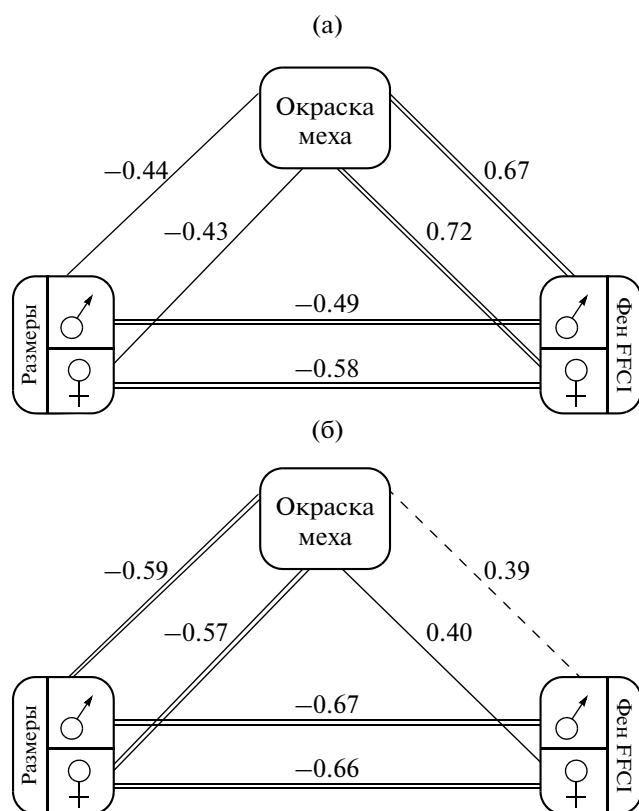


Рис. 2. Корреляционные связи (r_{xy}) морфологических признаков соболя в северных (а) и южных (б) популяциях соболя.

Значимость связей обозначена линиями: двойная – $p < 0.01$; одинарная – $p < 0.05$; штриховая – $p = 0.06$.

“индекс размерности” (среднее арифметическое из 18 промеров), а окраски – средний балл окраски по К.М. Еремеевой (1952). Он соотнес эти данные с географическими координатами исследованных 27 популяций и выявил, что с юга на север наблюдается увеличение размеров и осветление окраски, а в меридиональном направлении – уменьшение размеров и потемнение мехового покрова.

Почти на этом же материале И.Я. Павлинов и О.Л. Россолимо (1979) выполнили расчеты направленности и клинальности изменений размеров черепа, выявив неоднородность их пространственной динамики в некоторых областях ареала и назвав ее поликлинальностью. Из изученных ими факторов среды наибольшая доля влияния приходится на среднеянварскую температуру (36–50%), среднегодовое количество осадков (12–28%) и их совместное воздействие (10–20%), а на среднеиюльскую температуру всего лишь 3–5%.

В монографии Г.И. Монахова и Н.Н. Бакеева (1981) в специальном разделе, посвященном факторам, определяющим распространение соболя, отмечается, что из климатических параметров ме-

стообитаний вид более всего адаптирован к низким температурам: “он обитает только в районах с прохладным, умеренно прохладным и реже умеренно теплым летом” (с. 60). Из других факторов авторы обсуждают биоценотические и антропогенные (пожары, рубки и охотничий промысел).

Результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что у соболя существуют четкие географические тренды (клины) в распространении размерных морф – зверьки становятся крупнее от района минимума (бассейн р. Хор, средний Сихотэ-Алинь) к западной и северной частям ареала при $r = 0.47–0.49$. Подобные расчеты проведены для вида и по другим признакам: окраске меха и экспрессии фена FFC1. Они также показали наличие значимых корреляционных связей с широтным (с юга на север) и особенно меридиональным градиентами ареала. Так, окраска меха с юга на север становится светлее ($r = -0.31$), а к востоку – темнее, демонстрируя высокий коэффициент корреляции $r = 0.82$ с долготой местности (см. табл. 2).

Разделение популяций вида на северные и южные показало, что они не одинаково реагируют на изменение параметров среды. Так, в общий значимый тренд увеличения размеров с востока на запад наибольший вклад вносят южные группировки ($r = 0.76–0.78$, см. табл. 3), в северных данная закономерность нарушается, поскольку и на западе, и на востоке обитают зверьки крупных размеров, а между ними спорадически располагаются популяции средних и мелких животных (рр. Яна, Н. Колыма, Охота, Н. Алдан, Мая, Дудинка). По остальным признакам наиболее высокие корреляции с долготой местности демонстрируют северные группировки. Это относится к фенетическому признаку ($r = 0.68–0.73$) и особенно к окраске меха ($r = 0.86$).

В южных группировках зафиксирован лишь один случай выраженной (обратной) связи признака со среднегодовой температурой района обитания – окраски меха ($r = -0.47$), которая становится темнее с понижением температуры. В северных популяциях эта тенденция еще более выражена и значима ($r = -0.58$). Похожий тренд наблюдается и в отношении фенетического признака – как у самцов, так и у самок он более выражен при низких температурах. Однако с ростом среднегодовой температуры мы наблюдаем и увеличение размеров черепа ($r = 0.40$, табл. 3).

Связи высотного градиента были выражены лишь с фенетическим признаком и окраской при их отсутствии с размерами черепа. Общая тенденция прямой корреляции ($r = 0.30–0.34$) окраски и фена у самцов и самок с высотой над уровнем моря подтверждается только в северных группировках – она наиболее выражена в окраске мехового покрова ($r = 0.62$, табл. 3).

Выше было отмечено, что в ареале вида есть локалитеты, которым свойственны минимальные и максимальные значения обсуждаемых признаков. Поскольку в нашем распоряжении имеется значительное число выборок, представляющих практически все районы ареала, мы провели районирование популяций по свойствам фенотипа, применив трехступенчатую (малая, средняя и высокая выраженность признака) кластеризацию по методу *k*-средних. Из рис. 3 видно, что географическое распределение фенотипов в ареале неслучайно и демонстрирует определенные закономерности.

При анализе трех карт-схем на рис. 3 нельзя не заметить, что один из участков ареала — юго-восточный, включающий Приморье и Приамурье — населен самыми мелкими соболями, имеющими максимальную экспрессию фена и самую темную шкурку. В данную группу по разным признакам входят от 8 (фен) и 16 (размеры) до 25 (окраска) популяционных группировок. Далее от этого региона на восток, север и запад располагается “пояс” из популяций со средней выраженностью соответствующих признаков (см. рис. 3). Чаще всего это популяции Западной Якутии и Енисейской Сибири. Популяции, расположенные далее к периферии, имеют, как правило, альтернативную выраженность признаков по отношению к юго-восточному участку ареала, к тому же они часто перемежаются популяциями из промежуточной группы, образованными путем интродукции прибайкальских соболей.

Мы предполагаем, что юго-восточный участок видового ареала, от которого все изученные признаки демонстрируют клинальное увеличение размеров, осветление окраски и снижение частот фена FFC1 к противоположным районам ареала (см. рис. 3, стрелки), является исходным при экспансии вида на север континента. Учитывая мнения Дж. Аллена (Allen, 1906) и Ю.И. Чернова (1975) о совпадении направлений клинальной изменчивости с ходом видовой радиации, а также правила роста животных в филогенетических ветвях Копа–Депере, есть основания считать регион Приморья–Приамурья исходным в освоении севера Евразии. Это также соответствует выводам Ю.А. Мекаева (1987) о том, что в таком исходном регионе, как правило, наблюдается обитание максимального для рода числа видов, в котором их (как нигде более) три: соболь, харза *Martes flavigula* и японская куница *Martes melampus*.

По мнению ряда исследователей (Мензбир, 1934; Бобринский, 1951; Верещагин, 1963; Павлинин, 1963; Абрамов, 1967; Бакеев, 1976; Монахов, 1976), соболь (или его предок) произошел на востоке Евразии и оттуда распространился по континенту в северном и западном направлениях. В то же время И.Я. Павлинов и О.Л. Россоломо

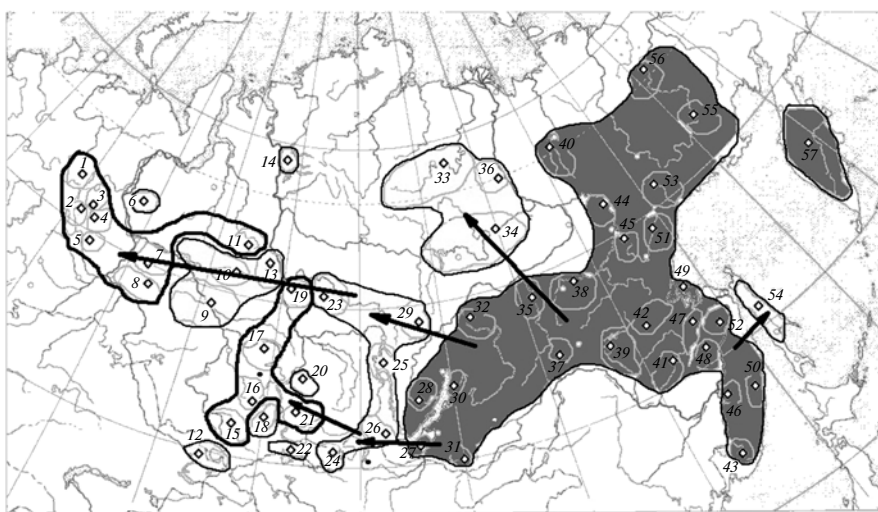
(1979) считают такое мнение ошибочным, однако не приводят контрдоводов.

В последние годы получили развитие исследования филогеографии соболя (Kurose et al., 1999; Балмышева, Соловечук, 1999; Петровская, 2007; Малярчук и др., 2010; Рожнов и др., 2010; Inoue et al., 2010; Li et al., 2013; и др.) с применением анализа мтДНК, носящие, однако, региональный характер. Недавняя публикация В.В. Рожнова с соавт. (2013) по изучению митохондриальных линий соболя (как заявлено на с. 252) “на протяжении всего ареала”, с изучением семи выборок, не дает адекватной картины филогенеза вида. В ней говорится о выявлении пониженного по сравнению с плейстоценовым генетического разнообразия соболя, “неопределенности характера филогенетических отношений между гаплотипами...” (с. 257) и расселении соболей из уральского и приморского ледниковых рефугиумов, т.е. в настоящее время единой картины филогеографической истории соболя по генетическим данным не существует.

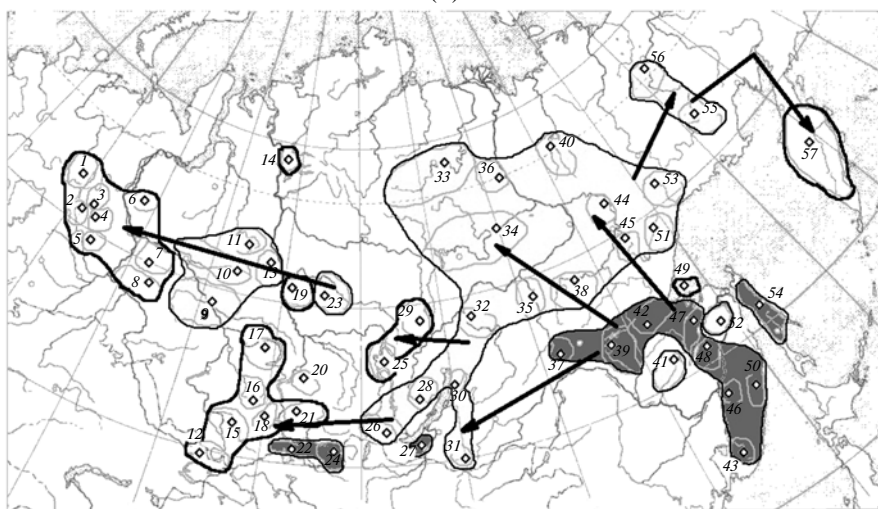
Мы считаем, что наблюдаемая (см. рис. 3) картина географической изменчивости вида имеет адаптивную природу. Морфологические свойства зверьков в локальных популяциях аборигенов сформировались при освоении соболем новых территорий в условиях становления таежной растительности в послеледниковый период, т.е. соболь, как и большинство евразийских видов, является представителем миграционной фауны (Anderson, 1970). Бореальные леса — адаптивный оптимум для соболя. Вид сумел приспособиться к суровому климату, хотя и является производным индокитайской фауны (Бобринский, 1951; Верещагин, 1963; Anderson, 1970). Выявленные закономерности географического распределения фенотипических свойств соболя могут рассматриваться как отражение филогеографии вида, поскольку это направление изучает не только мтДНК последовательности, но и любые группировки, имеющие особенности в фенотипе (Kuchta, Meyer, 2001) и тесно связано с биогеографией (Dawson et al., 2006).

Вероятно, ледниковые послужило толчком к смене температурного оптимума соболя — он стал более холодолюбивым, что позволило ему осваивать и высотные пояса гор, сначала южных (Саяны, Алтай), а затем и северных. Неслучайно в нашем исследовании связи фенотипа в северных популяциях с температурным и высотным факторами проявили сходство (температура с высотой снижается). Адаптация к пониженным температурам сопровождается укрупнением (правило Бергмана), что также подтвердило наше исследование. Что касается других признаков (краниального фена и окраски меха), то при освоении новых территорий к северу и западу вступал в дей-

(a)



(б)



(B)

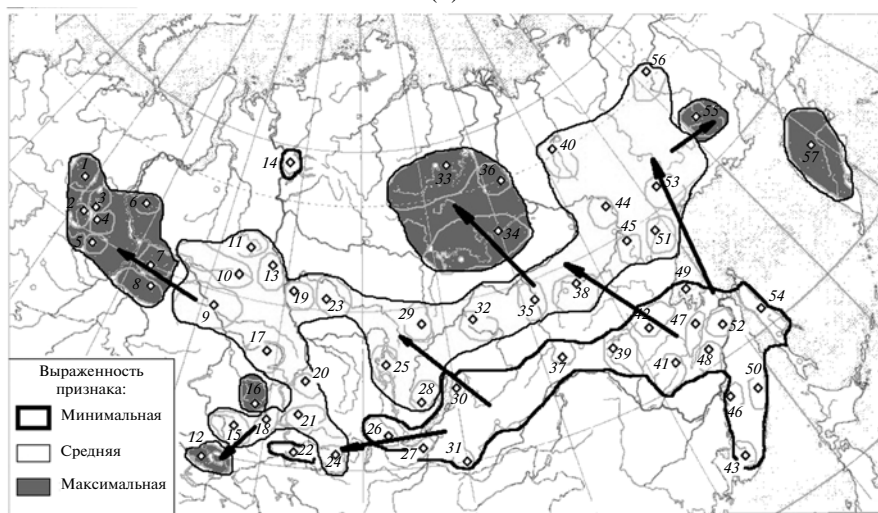


Рис. 3. Выраженность морфологических признаков в разных частях ареала соболя:

а – окраска меха, б – фон FFCI, в – размеры черепа (визуализация по результатам кластерного анализа методом k-средних).

ствие фактор изоляции расстоянием — частоты морф FFCI и окраски меха корректировались условиями существования новых местообитаний. Расселение сопровождалось постепенным снижением экспрессии фена и плавным сокращением доли темноокрашенных зверьков во вновь образовавшихся очагах. Это было хорошо продемонстрировано результатами транслокаций прибайкальских соболей в Среднюю и Западную Сибирь — преобразование морфологии интродуцентов и их потомков шло с соблюдением тех же клинальных закономерностей, что выявлены при изучении аборигенных форм вида (Монахов, 2006).

Таким образом, у соболя выявлено наличие существенных прямых и обратных связей популяционных морфологических характеристик с параметрами среды, имеющими градиентный характер:

- увеличение размеров черепа ($r = 0.47$), снижение частоты краниального фена FFCI и осветление окраски меха ($r = -0.30-0.31$) со значением географической широты;

- уменьшение размеров черепа ($r = -0.48-0.49$), увеличение частоты фена ($r = 0.53-0.59$) и потемнение меха ($r = 0.82$) со значением географической долготы;

- уменьшение частоты фена ($r = -0.29$) и потемнение окраски ($r = -0.31$) при увеличении среднегодовой температуры воздуха;

- увеличение частоты FFCI ($r = 0.30-0.33$) и интенсивности окраски меха ($r = 0.34$) со значением высоты местности;

- в южных популяциях вида значимое влияние на окраску меха оказывает температура воздуха ($r = -0.47$) и долгота местности ($r = 0.67$), с которой также связаны размеры черепа ($r = -0.76-0.78$);

- в северных популяциях соболя окраска меха проявляет связь со значением долготы ($r = 0.86$), температуры ($r = -0.58$) и высоты ($r = 0.62$); на размеры черепа влияет температура ($r = 0.40$); частота фена в северных популяциях проявила связи с долготой ($r = 0.68-0.73$), температурой ($r = -0.61-0.67$) и высотой местности ($r = 0.35-0.40$).

Географическая изменчивость фенотипа соболя носит комплексный характер, так как динамика признаков, как правило, конгруэнтна: при увеличении размеров черепа наблюдается осветление меха ($r = -0.55-0.56$) и сокращение частоты FFCI ($r = -0.63-0.66$). Данную закономерность имеются основания считать видовым свойством.

Почему же у соболя мы наблюдаем тенденции в географическом распределении главных морфологических признаков именно в таком сочетании? В определенном смысле географическая динамика признаков подвержена взаимной когерентности. Действительно, если в какой-то местности (например, в Зауралье) обитает соболь крупного раз-

мера, то для него характерны светлая окраска меха и малая экспрессия фена FFCI. Также точно, что соболь, обитающий на юге Якутии, это зверек относительно мелких размеров с темным мехом и значительной частотой краниального фена.

Объяснить данную закономерность будет легче, если мы предположим, что подобная динамика сформировалась в процессе видовой радиации, при расселении соболя по континенту из района возникновения его как вида — Приморья—Приморья, и тогда идея Дж. Аллена (Allen, 1906) и Ю.И. Чернова (1975) о связи клинальных трендов с ходом исторической радиации (т.е. отражает филогенез вида) находит еще одно подтверждение.

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. Лебедеву (Кызыл), И.Я. Павлинову (Москва), В.Д. Петренко (Красноярск), А.А. Синицыну (Киров), В.И. Сутуле (Танхой), А.В. Крутикову (Красноселькуп), В.М. Сафронову, Е.А. Захарову (Якутск), Е.А. Дубинину (Магадан), Г.М. Агафонову (Чита), Н.Б. Полузадову, Н.Г. Ерохину, Т.П. Коуровой и М.Н. Ранюк (Екатеринбург).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ и администрации Свердловской области (проект № 13-04-96046) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 12-П-45-2002).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов К.Г. Соболь в охотничьем хозяйстве Дальнего Востока. М.: Наука, 1967. 116 с.
- Бакеев Н.Н. Географическая изменчивость окраски меха соболя и ее динамика // Тр. ВНИИОЗ. 1976. Вып. 26. С. 26–54.
- Балмышева Н.П., Соловчук Л.Л. Генетическая изменчивость гена цитохрома b митохондриальной ДНК соболя (*Martes zibellina* L.) магаданской популяции // Генетика. 1999. Т. 35. № 9. С. 1252–1257.
- Бобринский Н.А. География животных. М.: Учпедгиз, 1951. 384 с.
- Верещагин Н.К. Основные черты формирования териофауны Голарктики в антропогене // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 11. С. 1686–1698.
- Гептнер В.Г. Соболь // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высш. шк., 1967. С. 507–553.
- Еремеева К.М. Географическая изменчивость окраски соболей // Тр. Моск. пуш.-мех. ин-та. 1952. Т. 3. С. 81–89.
- Малярчук Б.А., Петровская А.В., Деренко М.В. Внутривидовая структура соболя по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Генетика. 2010. Т. 46. № 1. С. 73–78.
- Мекаев Ю.А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л.: Наука, 1987. 126 с.

- Мензбир М.А. Очерк истории фауны европейской части СССР. М., Л.: Биомедгиз, 1934. 224 с.
- Монахов В.Г. Фенетический анализ аборигенных и интродуцированных популяций соболя (*Martes zibellina*) России // Генетика. 2001. Т. 37. № 9. С. 1281–1289.
- Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
- Монахов Г.И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Тр. ВНИИОЗ. 1976. Вып. 26. С. 54–86.
- Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболя. М.: Лесн. пром-ть, 1981. 240 с.
- Павлинин В.Н. Тобольский соболя. Свердловск: УФАН СССР, 1963. 112 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика соболя (*Martes zibellina* L.) на территории СССР // Млекопитающие: Исслед. по фауне Сов. Союза. М., 1979. Т. 18. С. 24–256.
- Петровская А.В. Генетическая структура популяций соболя в Магаданской области по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2007. Т. 43. № 4. С. 530–536.
- Пономарев А.Л. Реакция некоторых куньих (Mustelidae) на градиент температуры // Зоол. журн. 1944. Т. 23. Вып. 1. С. 51–55.
- Рожнов В.В., Мещерский И.Г., Пищулина С.Л., Симакин Л.В. Генетический анализ популяций соболя и лесной куницы в районах совместного обитания на Северном Урале // Генетика. 2010. Т. 46. № 4. С. 553–557.
- Рожнов В.В., Пищулина С.Л., Мещерский И.Г. и др. Генетическая структура соболя (*Martes zibellina* L.) Евразии — анализ распределения митохондриальных линий // Генетика. 2013. Т. 49. № 2. С. 251–258.
- Сабанеев Л.П. Соболя и соболяный промысел. М., 1875. 72 с.
- Строительная климатология. СНиП 23-01-99. М.: Госстрой, 2003. 109 с.
- Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболя. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Allen J.A. The influence of physical conditions in the genesis of species. Smithsonian Institution. Annual Report, 1905. Washington, 1906. P. 375–420.
- Anderson E. Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae). Helsinki, 1970. 134 p. (Acta zoologica fennica. V. 130.)
- Brandt J.F. Beitrage zur nahern Kenntniss der Saugethiere Russland's. Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Memoires de l'Academie Imperiale des Sciences. Saint Petersburg, Series 6, Mathematiques, Physiques et Naturelles. 1855. V. 7. P. 1–365.
- Dawson M., Waples R., Bernardi G. Phylogeography // The Ecology of Marine Fishes: California and Adjacent Waters / Larry G. Allen, Daniel J. Pondella II, and Michael H. Horn. Eds. UC Press, 2006. P. 26–54.
- Inoue T., Murakami T., Abramov A.V., Masuda R. Mitochondrial DNA control region variations in the sable *Martes zibellina* of Hokkaido Island and the Eurasian continent, compared with the Japanese marten *M. melampus* // Mammal. Study. 2010. V. 35. P. 145–155.
- Kuchta S.R., Meyer D.I. Phylogeography: The History and Formation of Species // Molecular Ecology. 2001. V. 10. P. 2569–2576.
- Kurose N., Masuda R., Siritaronrat B., Yoshida M.C. Intraspecific variation of mitochondrial cytochrome b gene sequences of the Japanese marten *Martes melampus* and the sable *Martes zibellina* (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) in Japan // Zool. Sci. 1999. V. 16. P. 693–700.
- Li B., Malyarchuk B., Ma Z. et al. 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. 2013. V. 58. P. 139–148.