МОНАХОВ ВЛАДИМИР ГЕНРИХОВИЧ

На правах рукописи

УДК 574:591.525:599.742.4

Географическая изменчивость и демографическая характеристика аборигенных и интродуцированных популяций соболя России

03.00.08 - зоология
03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург - 2002

Работа выполнена в лаборатории экологической экспертизы и прогнозирования Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Машкин В.И.
доктор биологических наук, профессор Наумов П.П.
доктор биологических наук, профессор Пястолова О.А.

Ведущая организация - Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской Академии Наук

Защита состоится 21 мая 2002 года в _____ часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан «____» _____2002 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук М.Г.Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Среди путей и методов рационального использования животного мира интродукция имеет важное значение как один из способов повышения продуктивности и видового разнообразия биоценозов. В мире в настоящее время ежегодно проводится около 700 интродукций животных, из которых около 90 % - это охотничьи виды (Савельев, 2000).

Искусственное расселение соболя во многих районах ареала вида стало одним из примеров успешного восстановления ресурсов ценных пушных зверей промысловой фауны страны (Кириков, 1966; Павлов, 1971; Граков, 2001). Около 27% современного ареала соболя занимают популяции, образованные путем интродукции (Якутия, Среднее Приобье, междуречье Оби и Енисея, Ю.-З. Алтай, Тану-Ола), а их доля в заготовках его шкурок в 1980-1990 гг. составляла 10-15% (Монахов, 1995; «Соболь…», 1998). Сейчас совершенно ясно, что без массового расселения соболей "спонтанное восстановление ареала вида было бы задержано на неопределенное время" (Гусев, 1971, с.73).

Однако часто после проведения интродукции забывалась другая, немаловажная, сторона акции – а именно изучение воздействия на процесс внутривидовой изменчивости. При планировании расселения возможность изменений в морфологии соболей учитывалась, но связывали ее исключительно с улучшением меховых свойств зверька. Изменение других морфологических признаков зверьков в образованных очагах не прогнозировалось и практически не изучалось.

Уже первые попытки изучения результатов реакклиматизации соболей показали, что потомки интродуцентов в ряде районов постепенно приобретали специфические черты мехового покрова, отличающие их от соболей как аборигенных, так и прибайкальских популяций (Герасимова, 1958; Павлинин, 1959, 1963; Федотов, 1967; и др.). Назрела необходимость обобщить и конкретизировать итоги этих работ (Шварц, 1959; Павлов, 1972), изучить результаты интродукций с эволюционно-экологических позиций (Арнольди, 1957; Кириков, 1960; Шапошников, 1963; Паавер, 1965; Верещагин, Громов, 1977).

С появлением взглядов на интродукцию как на глобальный эксперимент в природе по внутривидовой изменчивости (Шапошников, 1958, 1960, 1963) и на акклиматизацию как процесс формирования новой популяции (Шварц, 1959, 1963) ис-

следования в этом направлении получили развитие прежде всего на примере таких видов, как ондатра, белка, енотовидная собака, соболь, бобр (Пузанов, 1959; Павлинин, Шварц, 1961; Павлинин, 1959, 1963; Котов, 1967; Козлов, 1973; Ставровский, 1986; Раменский и др., 1988; Дулицкая и др., 1990; Васильев и др., 1999). Проведение таких исследований способствовало накоплению фактов о корректировке популяционной структуры населения животных и быстрых перестройках развития, ведущих к морфологическим преобразованиям микроэволюционного характера.

Для изучения внутривидовой дифференциации как результата интродукции весьма перспективным является применение методов популяционной экологии, морфологии, фенетики (Яблоков, 1987). Поиск основных закономерностей преобразования популяций, находящего выражение в морфологическом разобщении, фенотипическом разнообразии, может иметь фундаментальное значение для популяционной и эволюционной биологии, внутривидовой систематики и практическое – при определении стратегии охраны и эксплуатации ресурсов соболя.

Важное значение имеет выявление популяционной структуры вида как метода понимания путей адаптации животных к условиям изменяющейся экологической обстановки. Особенно актуальны подобные исследования в отношении хозяйственно важных животных промысловой фауны, к которым относится соболь – ценный пушной вид семейства Mustelidae, по-прежнему составляющий основу российского пушного экспорта (Бакеев, Синицын, 1998; Чипурной, 2001).

Цель исследования – установить основные закономерности и особенности морфологических преобразований в аборигенных и интродуцированных группировках в ареале соболя во второй половине XX столетия, дать обнаруженным закономерностям оценку с эволюционно-экологических позиций.

Задачи исследования.

1. Изучить комплекс морфометрических и неметрических признаков соболя в ареале вида в географическом и хронографическом аспектах.

2. Выявить особенности динамики размеров, фенетического признака черепа и окраски меха в популяциях аборигенов и интродуцентов.

3. Установить особенностей экологической структуры и воспроизводственного процесса в некоторых аборигенных и интродуцированных группировках соболей.

4. Выявить роль интродукции в процессе внутривидовой дифференциации соболя в сопоставлении с другими видами, имеющими промысловое значение.

5. Уточнить и теоретически обосновать общие и особенные черты формирования современной структуры видового ареала соболя.

Научная новизна и теоретическая значимость. Новизна результатов определяется тем, что автором, с привлечением обширного фактического материала, впервые проведены комплексные исследования и разносторонне обобщены результаты массовых интродукционных работ по соболю. Изучение проводилось не только на примере окраски меха – признака, имеющего прямое практическое значение, но и по ряду краниометрических признаков, а также впервые для вида на примере признака FFCI, использованного в качестве новой популяционной характеристики. Изучен также ряд структурно-популяционных параметров интродуцированных и аборигенных группировок: возрастно-половой и размерный состав, потенциальная плодовитость самок.

В рамках примененного методического подхода впервые выявлены различия в динамике морфологических изменений в западной и восточной частях ареала, основные направления и скорости многолетних фенотипических трендов в интродуцированных группировках соболей в сравнении с остальными, их зависимость от изоляции новых поселений. На основе анализа структуры группировок выявлены различные по динамике преобразований (относительно стабильные и весьма изменчивые) популяционные группировки, играющие различную роль в популяционной организации вида, микроэволюционном процессе. Высказывается гипотеза о сходстве процесса морфологических преобразований при исторической радиации вида и в ходе реакклиматизации.

Положения, выносимые на защиту.

1. В результате масштабной интродукции прибайкальских соболей создано несколько популяций интродуцентов, сыгравших значительную роль в восстановления ареала зверька, процесс акклиматизации в них практически завершен.

2. Фенооблик соболя как вида имеет тенденцию к стабильности, свойственной большинству изученных группировок. Однако в некоторых частях ареала показатели окраски меха и размеров черепа испытывают многолетние направленные трен-

ды, а интродукции привели к нарушению естественной картины географической изменчивости вида.

3. Изменения морфологических черт интродуцентов происходили в сторону фенотипа аборигенных соболей и, как правило, заключались в увеличении размеров черепа, посветлении окраски меха, уменьшении частоты фена FFCI по сравнению с параметрами основателей. Наиболее пластичным признаком оказались размеры черепа. В большинстве популяций интродуценты по фенооблику занимают промежуточное положение между основателями и аборигенами.

4. Преобразования морфологии интродуцентов в основных чертах повторяют процесс микроэволюционных изменений при историческом формировании ареала вида. Существенные корректировки фенотипа произошли в данных популяциях за 30-40 лет, что служит примером быстрого формообразования при заселении новых территорий.

5. Хронографические изменения окраски и размеров черепа в разных частях ареала имеют региональную специфику.

6. Фенооблик интродуцентов меняется на основе адаптации на популяционном уровне: за счет перераспределения частот встреч фенотипов при направленном воздействии отбора в конкретных условиях среды.

Практическая значимость результатов и их реализация. Примененный в работе методический подход может быть использован для фенотипического мониторинга популяций вида, решения конкретных популяционно-экологических, таксономических проблем, поиска путей исторической радиации вида, механизмов его адаптации. Полученные данные могут быть использованы для разработки научно обоснованных программ управления ресурсами вида, уточнения пушно-мехового стандарта. Практическое приложение работы возможно при осуществлении интродукционных работ.

Внедрение результатов работы осуществлялось по заказам охотхозяйственных предприятий Свердловской (справка от 27.03.2002 г.) и Тюменской областей, Красноярского края (рекомендации по оптимизации промысла соболя в 1978-1993 гг.), в рамках работ по составлению региональных видовых и охотничьих кадастров в 1983-1992 гг. Материалы исследований внедрены в спецкурсы «Зоогеография»,

«Биология зверей», «Товароведение пушно-мехового сырья» Вятской госсельхозакадемии (акт от 24. 05. 2000 г.). Научные результаты работы использованы в учебном процессе ряда вузов.

Результаты наших исследований использованы при выполнении НИР по государственному заказу: «Системы ведения охотничьего хозяйства в Уральском регионе» (1985), при составлении региональных кадастров соболя Тюменской, Свердловской областей, при оценке последствий переброски стока северных рек в Среднюю Азию (1986), а также по заказу администрации ЯНАО «Хозрасчетная оценка биологических ресурсов округа» (1992).

Апробация работы. Материалы и результаты, составившие основу диссертационного исследования, положения, выносимые на защиту, представлены, доложены и обсуждены на Всесоюзной конференции «Численность животных и ее прогнозирование» (Киров, 1976), на III Всесоюзном семинаре-совещании по акклиматизации охотничьих животных (Москва, 1978), на научных конференциях Уральского отделения (Свердловск, 1979, 1980, 1981, 1983, 1985) и Восточно-Сибирского филиала (Иркутск, 2001), а также на III и IV съездах (Москва, 1982, 1986) Всесоюзного териологического общества РАН, на научно-производственных конференциях по соболю (Красноярск, 1981, 1992, 2001), на Всесоюзной конференции «Обогащение фауны и разведение охотничьих животных» (Киров, 1982), Всесоюзной конференции «Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих» (Пущино, 1983), на 8-й Всесоюзной зоогеографической конференции (Ленинград, 1984), на Всесоюзной конференции по проблемам эволюции (Москва, 1984), на III Всесоюзном совещании по фенетике популяций (Саратов, 1985), на Всесоюзном совещании по проблемам кадастра и учета животного мира (Москва, 1986), на 18-м конгрессе Международного союза биологов-охотоведов (Краков, 1987), на симпозиуме по биологии видов рода *Martes* (Ларами, США, 1991), на Международной конференции «Коренные народы. Нефть. Закон» (Ханты-Мансийск, 1998), конференции «Жизнь популяций в гетерогенной среде» (Йошкар-Ола, 1998), на Международной конференции по реализации идей академика С.С.Шварца в современной биологии (Екатеринбург, 1999), на Международной конференции «Экология и рациональное природопользование на рубеже веков» (Томск, 2000), на Ме-

ждународной конференции «Биоразнообразие и биодинамика экосистем Северной Евразии» (Новосибирск, 2000), на Международной конференции «Проблема вида и видообразования» (Томск, 2000), на Международной конференции «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (Оренбург, 2001), а также на ряде региональных научно-практических конференций и совещаний.

Публикации. По теме диссертации опубликована 61 работа, в том числе: 5 за рубежом, 1 монография, 9 статей в рецензируемых журналах.

Структура и объем работы. Рукопись состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложения (цифровые характеристики изученных выборок, расчеты). Диссертация изложена на 209 страницах машинописного текста, содержит 54 таблицы, 33 рисунка. Общий объем работы 362 страницы. Список литературы включает 433 работы, в том числе 44 - на иностранных языках.

Глава 1. Материал и методика

Работа основана на фенетическом и морфометрическом исследовании краниологических коллекционных материалов, популяционно-экологическом изучении ряда природных группировок соболей, анализе их колорографической структуры и лежит в русле популяционной экологии и феногеографии.

Основные материалы по теме диссертации собраны в период с 1974 по 2001 гг. Полевые работы осуществлялись с 1974 по 1989 гг. в Свердловской, Тюменской областях, Красноярском крае и Тувинской республике. Выявление численности соболя проводилось по методикам маршрутного и площадного учетов (Вершинин, 1976). Коллектирование и обработка биологического материала производились по общепринятой методике (Новиков, 1949).

Исследовано 46 популяционных группировок, представляющих значительную долю российской части видового ареала соболя (по признаку FFCI – 32), из которых 13 описаны впервые. Исследованный краниологический материал составил около 6,5 тыс. экз., данные по окраске меха – более 1 млн. 140 тыс. шкурок. Места сбора проб и названия выборок приведены на рис. 1.1.

Наряду с собственными материалами использовали музейные коллекции, любезно предоставленные коллегами (которых автор сердечно благодарит) из следующих организаций: ВНИИ охотничьего хозяйства РАСХН и его филиалов; Зоо-

музея МГУ; Института экологии растений и животных УрО РАН; Баргузинского госзаповедника; Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН; Института биологических проблем Севера ДВО РАН; Сибирского института охотничьего хозяйства, Иркутской госсельхозакадемии.

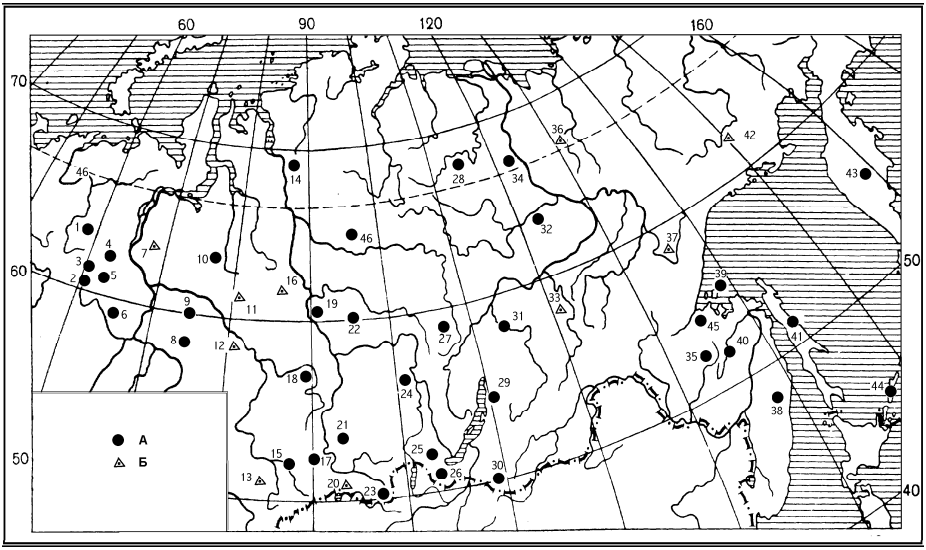


Рис. 1.1. Географическое расположение мест сбора материала (А).
Б - популяции интродуцентов.
Номера и рабочие названия выборок (ранжированы с запада на восток):

1. Печора
2. Сосьва
3. Лозьва
4. Тапсуй
5. Пелым
6. Черная
7. Казым
8. Демьянка
9. Юган
10. Пур
11. Вах
12. Васюганье
13. Ю.-З.Алтай
14. Дудинка
15. С.-В.Алтай
16. Сым-Елогуй
17. Абакан
18. Чулым
19. Ярцево
20. Танну-Ола
21. Зап. Саян
22. П. Тунгуска
23. М. Енисей
24. Приангарье
25. Вост. Саян
26. Хамар-Дабан
27. В.Н.Тунгуски
28. Оленек
29. Баргузин
30. Ю. Забайкалье
31. Витим
32. Вилюй
33. Олекма
34. Жиганск
35. Бурея
36. Яна
37. Мая
38. Сихотэ-Алинь
39. Б. Шантар
40. Горюн
41. Сахалин
42. Колыма
43. Камчатка
44. Итуруп
45. Тугур
46. Н.Н.Тунгуски

Материал для краниометрической характеристики группировок отбирался согласно следующим требованиям. Объем проб по каждой половой группе по возможности доводился до 40-50 экз. В анализируемую выборку включались черепа зверьков, добытых за ряд смежных промысловых сезонов. Для краниометрического анализа брали черепа только взрослых (старше одного года), для фенетического - как взрослых, так и молодых животных. Краниометрическая характеристика каждой популяционной группировки давалась по 18 признакам (промерам).

Определение возраста зверьков из собственных (или с нашим участием) сборов производили по методам В.С.Смирнова (1960), Г.А.Клевезаль и С.Е.Клейненберга (1967). Возраст музейных коллекционных образцов определяли по методике В.В.Тимофеева и В.Н.Надеева (1955). Собственный материал по демографической структуре популяций включает 2167 особей по Зауралью за 1978-1989 гг. и 1480 экз. по Западному Саяну (1977-1983 гг., Курагинский район). Определение потенциальной плодовитости самок соболей проводили путем подсчета желтых тел беременности на гистологических срезах яичников (Залекер, 1950; Карпухина, 1982; Кельбешеков, 1983).

Основой для анализа интенсивности окраски мехового покрова соболей служили данные сортировки шкурок на государственных пушно-меховых предприятиях - Вологодской, Сарапульской, Иркутской, Красноярской, Новосибирской пушно-меховых базах, Омском пушно-меховом холодильнике. Данные, полученные по результатам такой сортировки (по Общесоюзному стандарту НКЗаг-414), нашли регулярное применение в исследованиях по морфологии и систематике (Кузнецов, 1941; Тимофеев, Надеев, 1955; Павлинин, 1963; Гептнер и др., 1967). Обобщенная характеристика дана с вычислением среднего балла окраски (Еремеева, 1952) по методу средней взвешенной из 7 стандартных цветовых категорий, также широко используемого в морфологических описаниях показателя (Павлинин, 1959, 1963; Бакеев, 1973, 1976; Вершинин, Белов, 1973; Монахов Г.И., 1976; Монахов Г.И., Бакеев, 1981).

Исследовали изменчивость эпигенетического краниологического признака FFCI (*foramen in fossa condyloidei inferior*; Монахов, Трушин, 2000а), впервые описанного В.Н.Павлининым (1963). Локализация признака на черепе показана на рис. 1.2. Ха-

рактеристикой конкретной географической (половой, аллохронной) группировки соболей служила частота встречаемости данного признака (в долях или процентах).

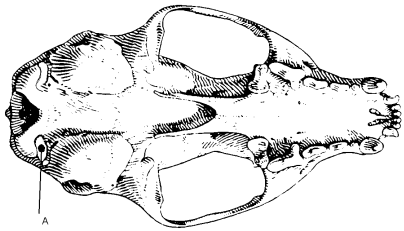


Рис. 1.2. Локализация признака FFCI на черепе соболя. Показан вариант L1-R0 (A).

Для выявления межгрупповых различий использовали средние величины краниометрических признаков. В качестве интегрированного показателя величины черепа для выборок использовали значение 1-й ГК («PC1 score»), получаемое в результате анализа методом главных компонент (Иберла, 1980; Айвазян и др., 1989).

Существенность межгрупповых (32 выборки) различий по фенетическому признаку FFCI оценивали с помощью критерия хи-квадрат (χ^2), критерия идентичности (***I***) и показателя сходства (***r***) популяций (Животовский, 1982), метода сравнения долей (Афифи, Эйзен, 1982), расчета MD «меры дивергенции» (Berry, 1964; Hartman, 1980), а также метода ранжирования и суммирования рангов (Zakharov et al., 1997). Расчеты проводили с помощью программных средств "Statistica 5.5" (Statsoft) и "PHEN 3,0" (А.Г.Васильев). Цифровые данные обрабатывали стандартными методами вариационной статистики. Для целей классификации выборок использовали кластерный анализ по методу k- средних.

Хроногеографический анализ по фенетическим и комплексу краниометрических признаков проводили с разбиением всего собранного материала на подвыборки по десятилетиям. Общее количество таких репрезентативных подвыборок составило: по краниометрическим признакам – 54 по самцам и 55 по самкам; по признаку FFCI – 40 по самцам и 42 по самкам; по окраске меха – 123.

Используемые в работе термины.

Популяция. Этот термин используется в понимании Э.Майра (1974) для локальной популяции – сообщества способных к скрещиванию особей, обитающих в определенной местности. Под *интродуцированной* (акклиматизированной) *популяцией* понимаются группировки, образованные в результате интродукции (транслокации) партий животных в практически свободные от аборигенных (автохтонных) форм районы ареала вида.

Фен – элементарная, далее неподразделимая, вариация признака или свойства (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). *Морфа* - вслед за Л.А.Животовским (1982) термин применяется для обозначения любых морфологических вариаций, фенотипов, градаций признака и их комплексов у конкретных особей и их групп (Богомолов и др., 1986).

Потенциальная плодовитость самок – количество желтых тел беременности (в период эмбриональной диапаузы) в яичниках, выявляемое гистологическим методом при анализе промысловых проб. Этот метод стал стандартным в биологии ряда промысловых животных, для оценки и прогноза динамики воспроизводства популяций по показателям беременности на одну взрослую либо беременную самку.

Акклиматизация (реакклиматизация). В данной работе используется в биологическом (в отличие от хозяйственного) смысле, т.е. как адаптивный процесс становления вновь созданных популяций.

Глава 2. История и методика интродукционных работ по соболю, их основные результаты

Искусственное расселение соболя, численность и ареал которого в начале прошлого века катастрофически сократились, стало одной из необходимых мер для восстановления его популяций (Тимофеев, Надеев,1955; Гусев,1971; Павлов, 1972).

За восстановление ареала зверька методом реакклиматизации выступали С.А.Бутурлин (1929), Г.А.Пономарев (1930), Н.Г.Буякович (1931), П.Залесский (1933), П.А.Мантейфель (1935), В.П.Фаворский (1935), В.Б.Подаревский (1936), Г.Г.Доппельмайр (1937), Н.Топорков и Е.П.Спангенберг (1939), В.К.Жаров (1939) и другие известные ученые и охотоведы. Правда, при этом имелось мнение (Кожанчиков, 1930; Залесский, 1933; Юргенсон, 1940; Скалон, 1950, 1953), которое со временем не подтвердилось, что ценные свойства меха горных прибайкальских соболей не будут закрепляться в условиях равнинной тайги.

Активные работы по переселению соболей начаты в конце пятилетнего запрета добычи — в 1939 г., но были прерваны войной и возобновлены в 1945 г. Первоначально объем работ был небольшим, но с каждым годом география переселения расширялась (рис. 2.1), а количество выпускаемых зверьков увеличивалось. Основная часть работ по расселению соболей была завершена к 1960 г.

Вначале интродукционные работы тормозились двумя обстоятельствами: во-первых, невысокой численностью соболей в местах отлова, во-вторых, тем, что методика переселения соболя (техника отлова, содержания, перевозки и выпуска) не была разработана. Эта техническая сторона дела была частично освоена при отлове соболей для организации их клеточного разведения (Топорков,1941; Лившиц,1941). В дальнейшем методика отлова и расселения постоянно совершенствовалась (Казаринов, 1954; Тимофеев, Надеев, 1955; Кондратенко, 1955; Копылов, 1958).

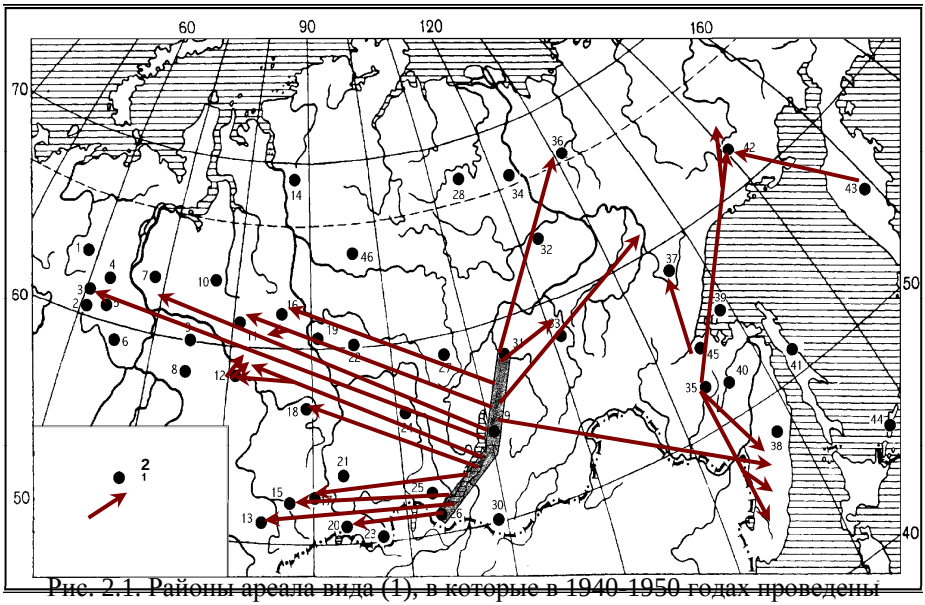


Рис. 2.1. Районы ареала вида (1), в которые в 1940-1950 годах проведены интродукции соболей (2).

В данной главе кратко излагаются практические шаги и основной цикл работ, сопутствовавших осуществлению мероприятия, дается оценка результатов акции в порегиональном аспекте (в основном по литературным данным).

Хотя массовые мероприятия по интродукции соболя и других видов в СССР начаты более 50 лет назад, до сих пор еще недостаточно сведений о том, привели ли они к морфологическим, физиологическим, экологическим изменениям зверьков-интродуцентов и их потомков в восстановленных популяциях. Зачастую имеющие-

ся сведения противоречивы (Кондратов, 1954; Герасимова, 1958; Павлинин, 1959; Чащин, 1960; Федотов, 1967; Нумеров, 1958, 1973 и др.). Поэтому изучение популяций животных, восстановленных с помощью интродукции, имеет большое практическое и научное значение (Павлинин, Шварц, 1961; Паавер, 1965; Павлов, 1972; Верещагин, Громов, 1977; Граков, 1992, 2001).

В данной работе предпринята попытка изучения результатов интродукции прибайкальских соболей в районы ареала вида, из которых удалось получить материал (рис. 2.1). В 1940-1960 гг., по данным В.В.Тимофеева и М.П.Павлова (1973), в СССР было расселено 18515 соболей. В нашей работе изучены результаты выпусков 8521 зверька (46% от числа расселенных в эти годы) - обобщены сведения о заселении новых местообитаний, уровне численности и плотности населения зверька в них, а также изучаются последствия интродукций с зоологических и экологических позиций (в том числе - влияние на последующее формообразование в различных частях ареала вида).

Глава 3. Географическая изменчивость и динамика окраски волосяного покрова

Окраска мехового покрова у соболя — признак, имеющий хозяйственное значение. С древнейших времен шкурки соболя подразделялись на несколько цветовых категорий, ценнейшими из которых были и остаются наиболее темные.

Описанию географической изменчивости окраски волосяного покрова соболя посвящены исследования довольно большого числа авторов. Известны работы Б.А. Кузнецова (1941), К.М.Еремеевой (1952), В.В. Тимофеева и В.Н.Надеева (1955), М.А.Герасимовой (1958, 1958а), Н.Б.Полузадова (1975), В.С.Крючкова (1975), Н.Н.Бакеева (1976), Г.И.Монахова (1972, 1976), В.Г.Монахова (1977, 1990, 1995), Г.И.Монахова и Н.Н.Бакеева (1981). Однако изучение признака как результата искусственного расселения зверька ранее проводилось лишь на группировках областного масштаба. Мало внимания проблеме уделено также и в видовых сводках второй половины XX в. Привлечение для анализа значительного по объему и охвату территории материала позволило нам не только уточнить колорографическую структуру ареала, выявить особенности ее хронологического развития во второй половине XX в., но и оценить влияние на нее массовых интродукций.

3.1. Анализ географической изменчивости окраски соболей-аборигенов

При анализе окраски соболей в ареале как морфологического признака мы вслед за Г.И.Монаховым (1976) применили прием разделения имеющихся выборок на северные и южные с условной границей около 52° с.ш.

Дифференциацию изученных выборок соболей (ранжированы с запада на восток) иллюстрируют рис. 3.1 и 3.3 (по итогам кластерного анализа). Как в северной, так и среди южных популяций хорошо просматривается клинальный тренд при изменении долготы местности. В северной группе популяций с продвижением на восток монотонно увеличивается и интенсивность окраски меха. То же наблюдаем и в южной группе, но на крайнем востоке ареала окраска вновь светлеет.

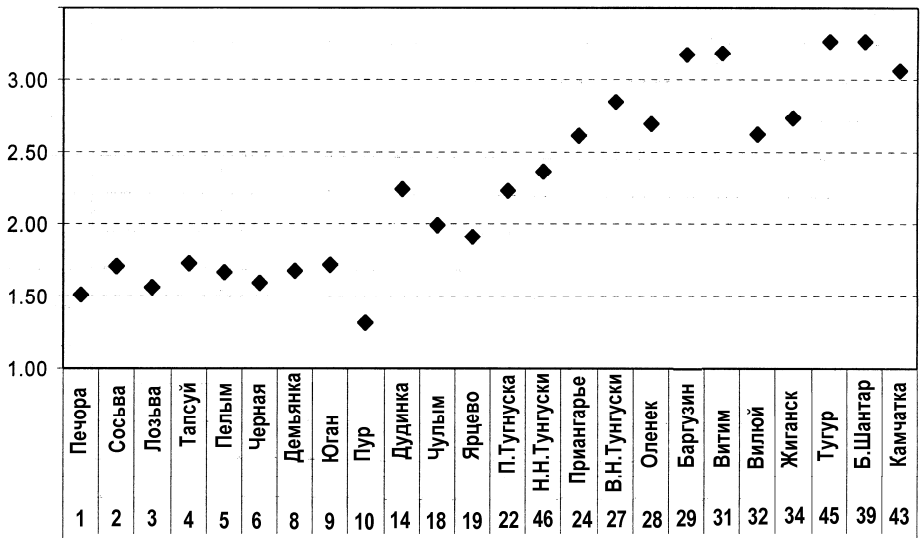
Аборигенные популяции в 40-50-е годы служили источником племенного поголовья для интродукций. Для выпусков в Средней и Западной Сибири, а также в восточной части ареала будущих переселенцев отлавливали главным образом в низовьях р. Витим, на хребтах Баргузинском и Хамар-Дабан, в бассейне р. Бурея. По имеющимся данным (рис. 3.1), наиболее темным волосяным покровом из переселявшихся обладают буреинские соболя, затем витимские и баргузинские, несколько более светлым — зверьки с хребта Хамар-Дабан.

3.2. Анализ изменчивости окраски меха в интродуцированных популяциях соболей

Идея интродукции прибайкальских соболей в районы обитания более светлых форм нашла не только поддержку, но и противодействие. Некоторые ученые и охотоведы были вообще против завоза этих зверьков в Западную Сибирь, предлагая расселять сохранившиеся местные формы, другие же ратовали за полезность подобных мероприятий, но рекомендовали производить выпуски в свободные от местных зверьков угодья. В главе 2 проведен анализ многих источников, в результате которого установлено, что в Средней Сибири, Приобье и Якутии большинство выпусков были проведены именно в пустующие или практически свободные от аборигенов стации.

В Приобье выпуски восточносибирских соболей, как показали результаты сравнений, оказались удачными не только в плане увеличения численности, но и в смысле закрепления у интродуцентов лучших свойств меха.

(а)



(б)

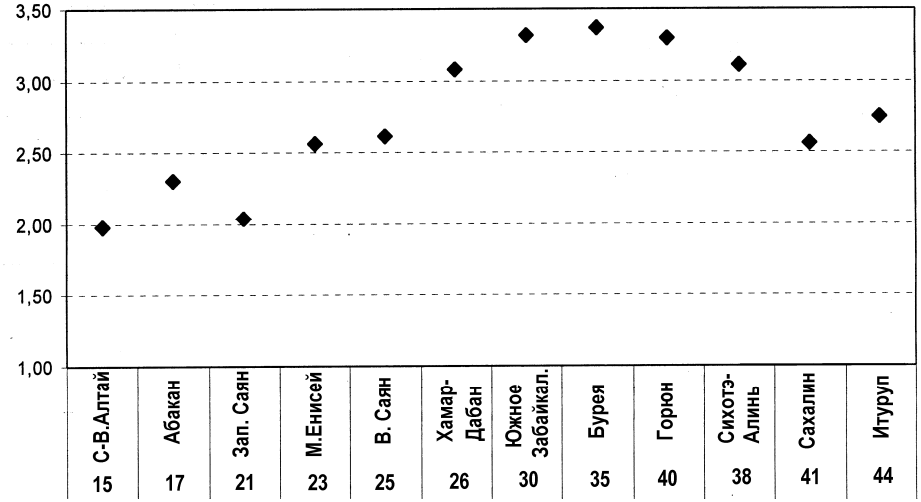


Рис. 3.1. Интенсивность окраски меха (средний балл) в аборигенных популяциях соболей северной (а) и южной (б) групп.

Первые сведения об окраске меха соболей-акклиматизантов на территории Среднего Приобья находим в публикациях О.В.Федотова (1967) и Н.Б.Полузадова (1974, 1975), В.С.Крючкова (1975). Наши дальнейшие наблюдения за этими группировками показали, что наиболее темный мех из популяций акклиматизантов Среднего Приобья имеют зверьки бассейна рек Казым и Назым. Соседние популяции, образованные путем интродукции, по окраске зверьков отличаются от них мало (рис. 3.2, 3.3).

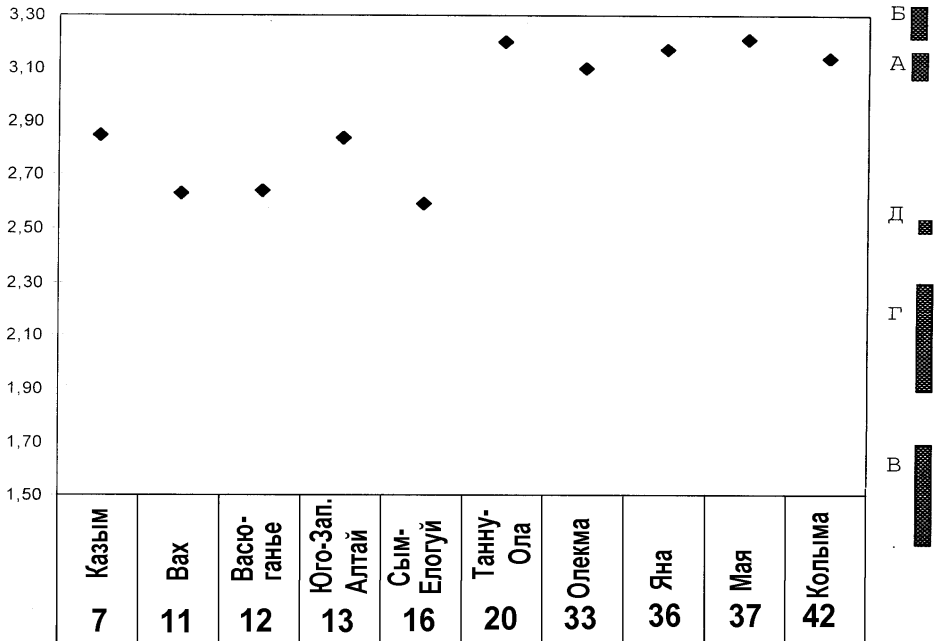


Рис. 3.2. Интенсивность окраски меха (средний балл) в интродуцированных популяциях соболей
Для сравнения приведены интервалы показателей: А – соболей-основателей из Прибайкалья, Б – то же нижнее Приамурье, В – аборигенов Зауралья и Приобья, Г – аборигенов Средней Сибири и Алтая, Д – аборигенов М.Енисея.

Наблюдения за поступающими из Юго-Западного Алтая партиями шкурок показали, что соболя сохранили там темную окраску. Это было отмечено в первые годы после открытия промысла, а также в более поздний период В.Н.Надеевым (1973) и Г.И.Монаховым (1976). В отношении выпусков на Северо-Восточном Алтае

А.Н.Лукашев (1982) признал их полезность и обнаружил сохранение темной окраски меха соболей левобережья Бии, однако нашими материалами это не подтверждается (см. рис. 3.1, 3.3).

Вывод К.Д.Нумерова об отрицательных результатах расселения прибайкальских зверьков в Средней Сибири в наших исследованиях (Монахов, 1990; 1995) подтвердился лишь частично (для Чулыма и Абакана). В районах интродукции в бассейнах рр. Сым, Дубчес, Елогуй, а также на хребте Тану-Ола в настоящее время обитают зверьки, имеющие более темную окраску, чем аборигены (рис. 3.2, 3.3), что впервые для Тувы было отмечено В.В.Шурыгиным и К.А.Башановым (1971).

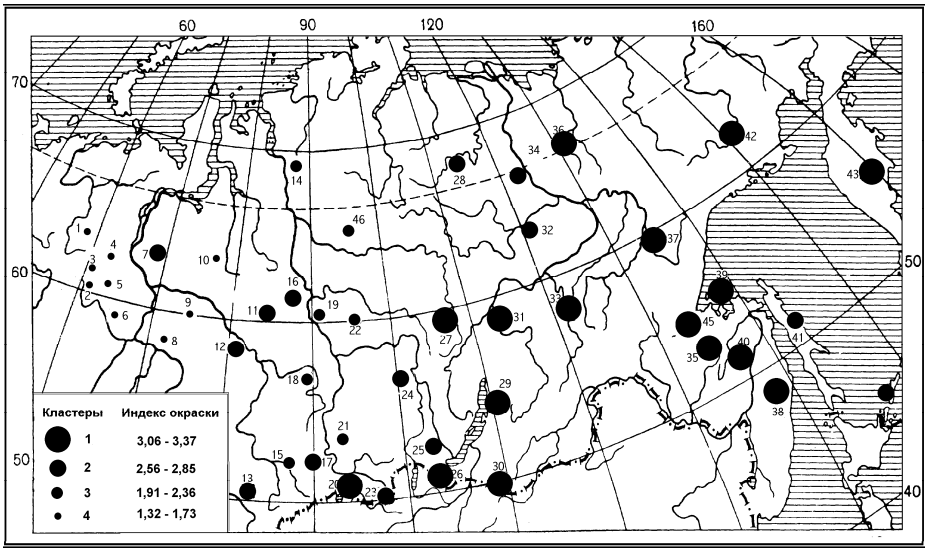


Рис. 3.3. Географическое распределение группировок соболей по окраске меха по результатам кластерного анализа.

В правобережной части Якутии сейчас распространен в основном соболь, имеющий темную окраску меха, сохраняемую в поколениях потомками витимских зверьков, а в левобережной – аборигенный соболь с более светлым покровом, по фенооблику близкий к енисейскому. Разница тех и других в окраске составляет 0,44-0,48 балла (16,1-18,3%: рис. 3.4). О колымских соболях также можно сказать, что они сохранили свойства меха выпущенных здесь камчатских и буреинских зверьков.

Смешение двух рас (мелких буреинских и крупных камчатских) соболей не привело к потере ценных свойств тех и других животных.

3.3. Хронографические изменения окраски меха соболей России

В результате исследований десяти интродуцированных группировок соболей (см. рис. 3.2) мы пришли к заключению, что в популяциях западной части ареала уровень окраски меха оказался несколько ниже (от 2,6 до 2,9 балла) по сравнению с популяциями переселенцев в восточной (3,10-3,25 балла).

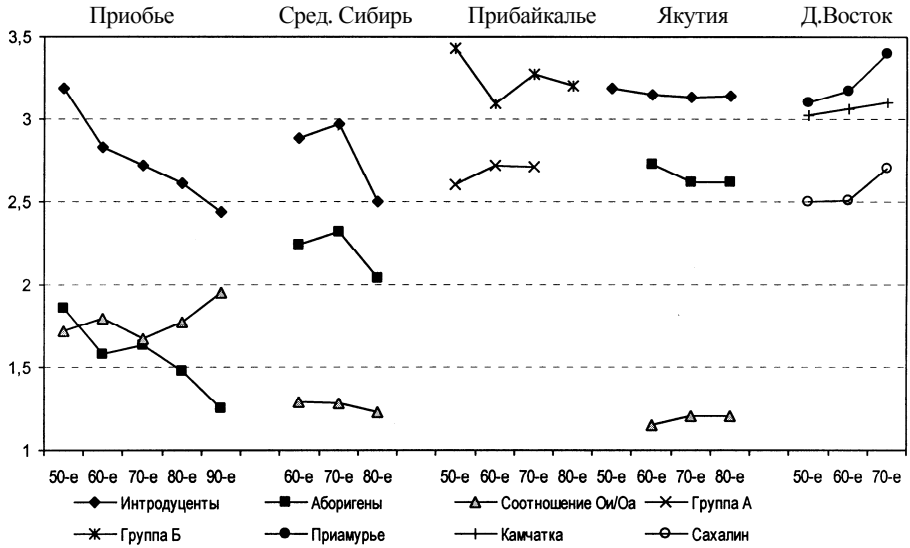


Рис. 3.4. Показатели интенсивности окраски меха интродуцентов и аборигенов в 50-90-х гг. XX века (А – группа Саяны – Тунгуска, Б – Чикой - Витим); Ои/Оа – отношение балла окраски интродуцентов к показателям аборигенов.

Исследование хронографической изменчивости окраски меха у соболей в ареале вида (рис. 3.4) показало, что: а) в западной части ареала во второй половине XX в. происходило постепенное осветление мехового покрова; б) в Средней и Восточной Сибири в разные десятилетия изменения окраски носили разнонаправленный характер; в) в дальневосточной части ареала изменения окраски соболей также были разнонаправленными, однако в большинстве группировок проявилась тенденция к потемнению мехового покрова.

По всему ареалу хронографические изменения окраски аборигенов и акклиматизантов, как правило, были согласованными, т.е. имели общий, региональный характер. Значительная разница в окраске (индексы интродуцентов выше, чем у аборигенов) позволяет говорить о наличии пространственной изоляции между этими группировками, иначе за довольно продолжительный период их существования произошло бы усреднение показателей, как это было на Урале, С.-В. Алтае, по Абакану, Чулыму), однако этого не наблюдается уже в течение полувека. Интродукция как биотехническое мероприятие имеет предпосылки к применению в целях заселения пустующих районов животными с наилучшими качествами мехового покрова и, возможно, не только на примере соболя.

Глава 4. Размерная структура популяций соболя

Первым, кто при описании подвидовых форм соболей применил краниометрию, был С.И.Огнев (Ognev, 1925, Огнев, 1931). В дальнейшем промеры черепа активно использовались для видовой диагностики, обзора и ревизии внутривидовой таксономии соболя (Кузнецов, 1941; Тимофеев, Надев, 1955; Новиков, 1956; Строганов, 1962; Громов и др., 1963; Бобринский и др., 1965; Гептнер и др., 1967; Монахов Г.И., 1976; Павлинов, Россолимо, 1979). Многие авторы (Казаринов, 1954; Тавровский, 1959, 1971; Павлинин, 1965; Pawlinin, 1966; Монахов Г.И., Бакеев, 1981) используют данные краниометрии для общевидовых или территориальных сводок, другие же (Раменский, Монахов, 1984; Монахов, 1988; Монахов и др., 1988) – для выявления направленных изменений размеров во времени.

Краниометрические характеристики значительно реже применяются (по сравнению, например, с показателями окраски и строения меха) в исследованиях экологии соболя. Именно поэтому вопросу изменчивости размеров черепа в связи с массовыми интродукционными работами до 80-х гг. уделялось малое внимание (Монахов Г.И., 1976; Грязнухин, Тагиров, 1977; Монахов Г.И., Бакеев, 1981). Такие исследования были начаты нами в 1974 г. и продолжены в последующие годы (Монахов и др., 1976; Монахов, Монахов, 1978; Монахов и др., 1982; Монахов, 1984, 1988, 1990, 1999).

При изучении размерной структуры соболей ставили задачи выявления и оценки степени значимости межгрупповой дифференциации в размерах черепа, а также

поиска направлений изменений не только животных-акклиматизантов, но и аборигенов. Одной из задач работы было исследование хронографического аспекта изменчивости размеров черепа соболя. С этой целью имеющийся краниологический материал был сгруппирован в 56 аллохронных выборок по десятилетиям из 19 географических пунктов.

В связи со значительным количеством краниометрических признаков для изучения их изменчивости применяли методы многомерной статистики, которые в последнее время все чаще используются для подобных исследований других видов (Яблоков и др., 1983; Ефимов и др., 1988; Peshev, 1989; Pessoa et al., 1990; Reis, 1990; Perrin et al., 1994; Васильев и др., 1999; Дзеверин, 1999; Харламова и др., 2000; Пузаченко, 2001).

Существенность различий изученных выборок мы оценивали с помощью дискриминантного анализа. Практически все величины расстояний Махаланобиса значимы ($p<0,05$), что говорит о существенности статистических различий, а также о репрезентативности привлеченного для исследований материала. Лишь в нескольких случаях сравнений малых выборок различия были статистически не значимы ($p > 0,05$), например при сопоставлении выборок обоего пола Сосьвы и Пелыма.

4.1. Анализ географической изменчивости размеров черепа

Самые мелкие размеры (рис. 4.1) имеют выборки Сихотэ-Алиня (38) и р. Горюн (40), расположенные отдельно от всех в нижней части графика. В группу (**A**) также вошли большинство прибайкальских выборок (25, 26, 29, 30, 31), буреинская, шантарская, сахалинская, тугурская. Из аборигенных соболей неожиданно мелкими размеры оказались у дудинских животных, относящихся к енисейской группе популяций. Остальные выборки в группе представляют интродуцированные популяции: Танну-Ола, бассейны Яны и Маи, сохранившие мелкие размеры основателей.

Группу **B** составили в основном выборки имеющих более крупные размеры аборигенных саянских, алтайских и енисейских соболей (выборки 15, 17, 18, 19, 22, 23, 24, 27, 28, 46), а также интродуценты Сыма-Елогуя, Олекмы (16, 33). К этой же группе отнесены и приобские интродуценты Васюганья, Агана и Ваха, пока не достигшие размеров обских аборигенов, которых объединила уже группа **C** (рис 4.1 - выборки с 1 по 10). В их числе оказались и интродуценты рек Казыма и Назыма и

верховий Колымы. К ним также примкнули выборки вилюйских и жиганских аборигенных соболей с левобережья Лены.

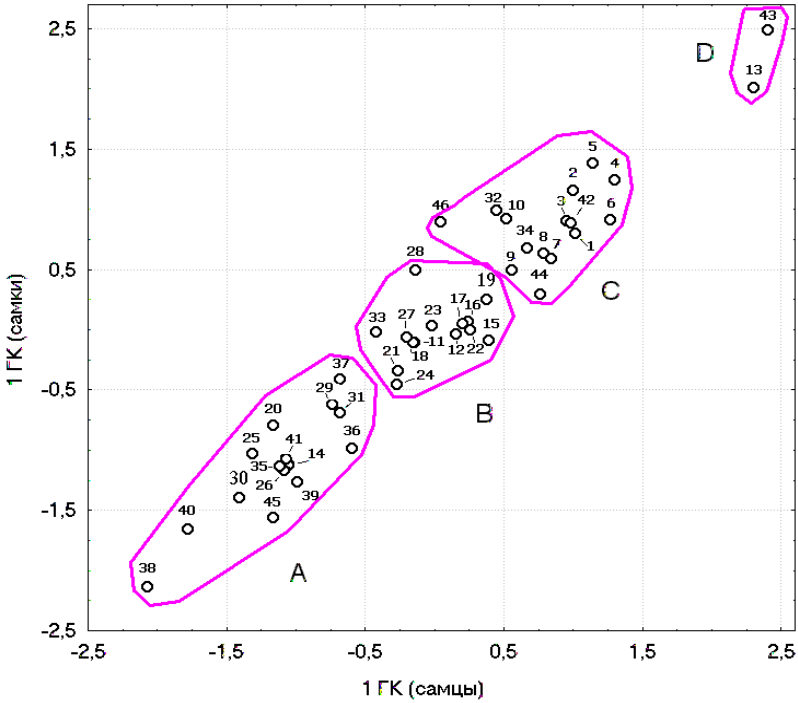


Рис. 4.1. Расположение изученных выборок в пространстве первых главных компонент для самцов и самок (пояснения в тексте)

В самой верхней части графика оказались выборки соболей Камчатки и юго-западного Алтая, имеющих наиболее крупные размеры в ареале.

Анализ изменчивости размеров соболей показывает, что существуют различия в распределении этого признака между северными и южными популяциями (рис. 4.2). Г.И.Монахов (1976) принимал 52° с.ш. за условный разделительный барьер между этими группами. Приведенные на рис. 4.2 данные также показывают различный характер изменений показателей внутри групп с запада на восток: абсолютный максимум размеров в северной группе наблюдается на крайнем востоке (Камчатка), а в южной группе - на западе (Алтай). На западном участке клины мак-

симальные значения размеров в северных популяциях отмечаются не на западной (58-59º в.д.) окраине ареала, а несколько восточнее - около 61-63° в.д. Довольно крупные размеры и у якутских аборигенных соболей (Вилюй, Оленек, Жиганск), хотя последних П.Б.Юргенсон (1956) считал одними из самых мелких.

Выявлены различия между северной и южной группами и в распределении минимальных величин. В южной группе основная масса выборок самок имеет КБД до 75 мм (самцов до - 82 мм), в то время как в северных - выше этих значений. В южной группе абсолютный минимум один и находится на 137°в.д. (Приморье). В северной группе минимумов три - это басс. Дудинки (87°в.д.), Прибайкалье (Баргузин, Витим - 110-115°в.д.) и три популяции на 135-138°в.д. (Б.Шантар, Яна, Мая) с абсолютным минимумом в басс. р. Тугур (136º в.д.).

В совпадении минимумов размеров около 135-138°в.д. усматривается сходство между двумя группами популяций. Сходство также и в распределении размеров черепа - с запада на восток они уменьшаются, но на окраинах интервалов показатели возрастают (рис. 4.2 и 4.3).

4.2. Хронографические изменения размеров черепа

По средним значениям кондилобазальной длины черепа (КБД) был проведен анализ хронологических изменений размерных показателей соболей 19 популяционных группировок с учетом пола животных.

Наиболее высокие значения 10-летних колебаний КБД среди самцов выявлены для лозьвинских (уменьшение 2,27 мм), баргузинских (уменьшение 2,26 и рост 1,59 мм), подкаменнотунгусских (рост на 2,24 мм), западно-саянских (+1,39 мм), камчатских (-1,16 мм), агано-ваховских (уменьшение и рост на 1,14 мм) и витимских (рост на 1,06 мм) соболей.

Среди самок изменения КБД имеют меньшую амплитуду. Максимальные значения смещений показателей отмечены для самок соболей Сыма-Елогуя (+1,76 мм), Казыма (рост на 1,44 мм), Лозьвы (снижение 1,43 мм), Васюгана (рост на 1,31 мм), Юго-Западного Алтая (уменьшение 1,29 мм), Подк. Тунгуски (рост на 1,16 мм) и Колымы (снижение 1,13 мм).

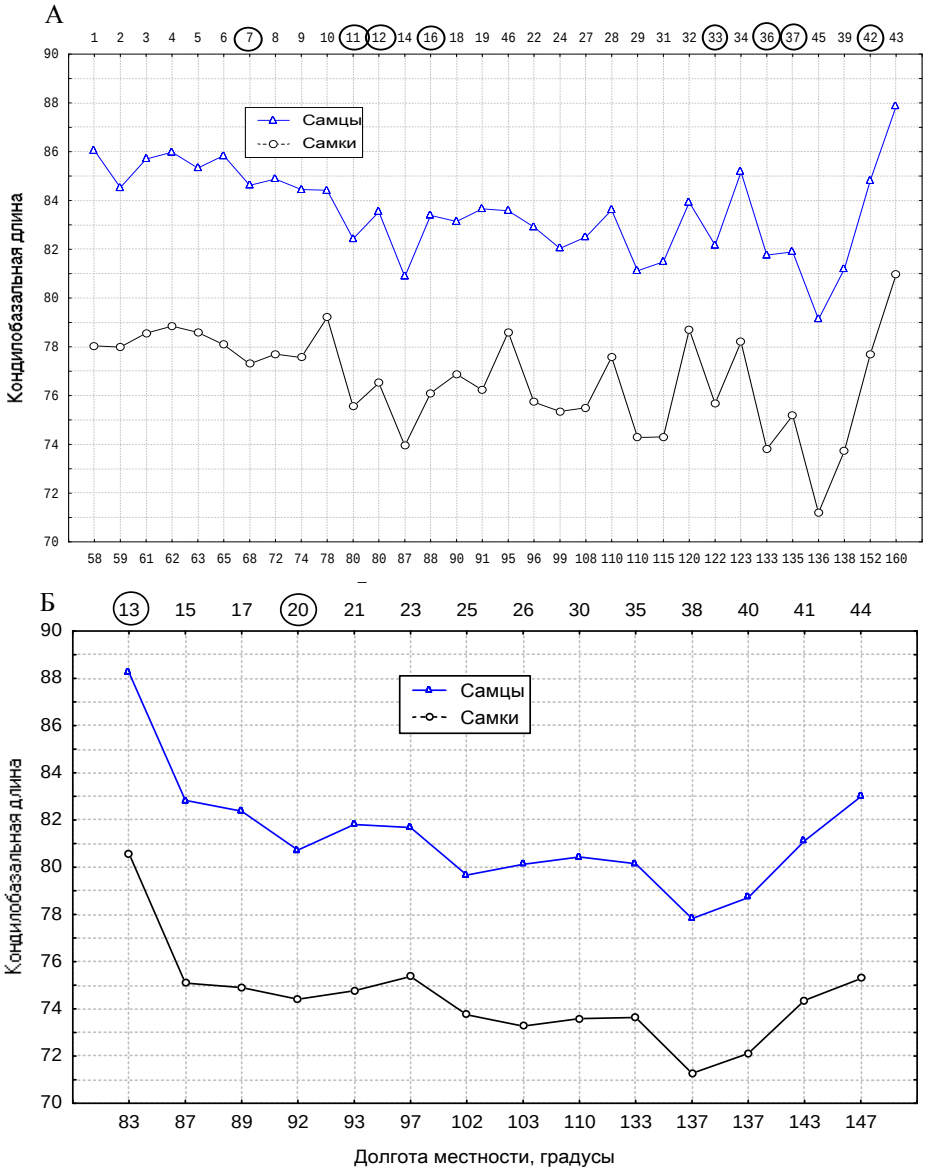


Рис. 4.2. Изменения кондилобазальной длины черепа в зависимости от долготы местности в северных (А) и южных (Б) популяциях соболя (обозначены номерами в верхней части графиков, номера интродуцентов – в кружочках)

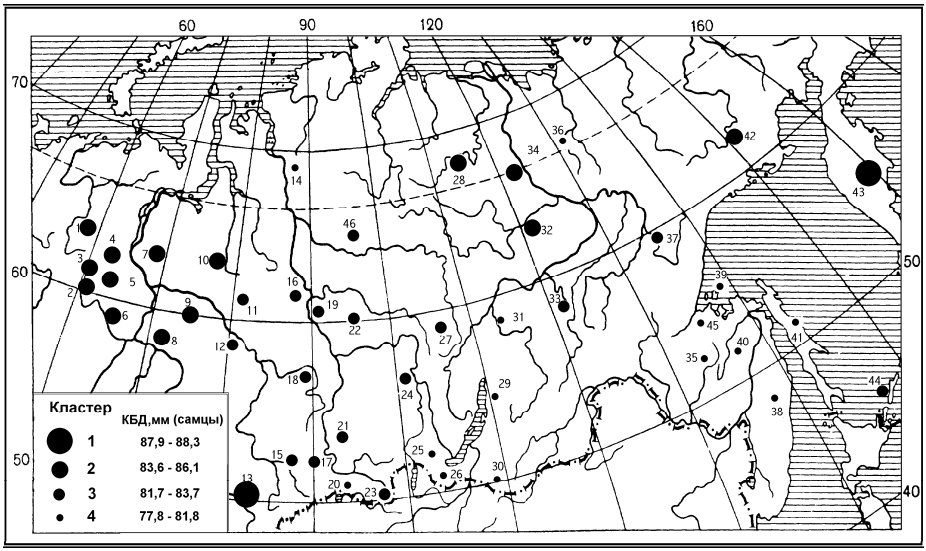


Рис. 4.3. Географическое распределение группировок соболей по размерам черепа по результатам кластерного анализа.

Оценка направленности и размаха колебаний для западной, центральной и восточной частей ареала, аборигенных и интродуцированных группировок соболей, дает возможность установить следующие закономерности.

1. Синхронность (согласованность) изменений размеров у самцов и самок составляет 73,0% (27 случаев из 37).

2. Для западных и восточных аборигенов обоего пола характерно, по крайней мере в изученный период, уменьшение кондилобазальной длины черепа, а для популяций Средней Сибири - увеличение размеров.

3. Интродуцентам западной части ареала свойствен слабый рост размеров, восточной – уменьшение, а центральной – разнонаправленность (у самцов - уменьшение, у самок - рост).

4. По размаху колебаний (без учета их направленности) динамика размеров аборигенов-самцов во всем ареале в 1,3-2,1 раза больше, чем у самок. У самцов и самок интродуцентов западной части динамика изменений размеров сходна.

5. Практически по всему ареалу вида 10-летние изменения размеров черепа испытывают возвратные колебания: тренду в одну сторону, как правило, предшеству-

ет и следует за ним противоположный по направленности. Для интродуцированных популяций обнаружена динамика размерной структуры иная, чем для аборигенных группировок.

Проведенный анализ географической изменчивости размеров черепа в российской части ареала соболя позволяет сделать вывод о том, что зафиксированная картина, в общем виде представленная на рис. 4.3, не является случайной. В закономерной природе варьирования данного макропризнака убеждает то, что привлечение нового и дополнительного фактического материала в целом не разрушило, а еще более укрепило основные выводы более ранних исследований вопроса (Тимофеев, Надев, 1955; Монахов Г.И., 1976; Павлинов, Россолимо, 1979; Монахов, 1995, 1999), по данным которых географическая изменчивость размеров черепа у соболя в ареале близка к клинальной: размеры закономерно уменьшаются от периферийных к глубинным районам ареала, с запада на восток и с севера на юг. Зверьки, имеющие наименьшие размеры, обитают на континентальной части Дальнего Востока, в бассейне Амура, в Забайкалье.

Как показали углубленные исследования, изменчивость размеров черепа соболя в ареале, и в этом надо согласиться с выводом И.Я.Павлинова и О.Л.Россолимо (1979), правильнее характеризуется определением «поликлинальная». Изучение многих новых данных по ранее не исследованным группировкам вида подтверждает этот тезис: поликлинальность объясняется не только последствиями массовых интродукций соболя, проведенных в середине прошлого столетия, но свойственна и аборигенным группировкам вида.

Современное состояние размерной структуры вида в ареале является следствием не только адаптивных реакций популяций кприродным условиям локальных местообитаний, но и действием механизмов наследственности, а также стабилизирующего отбора. Именно этими факторами можно объяснить длительность сохранения в периферийных популяциях аборигенов и в недавно образованных популяциях интродуцентов фенотипических черт, свойственных зверькам-основателям, обитающим в Прибайкалье и Приморье. Результаты изучения хронографического аспекта изменчивости размерной структуры вида в основном подтверждает сказанное, поскольку, как отмечено выше, изменениям размеров аллохронных выборок

свойственны черты, близкие к цикличности: 10-летнему тренду в одну сторону, как правило, предшествовал противоположный.

Глава 5. Фенетический анализ аборигенных и интродуцированных популяций соболя

Фенетический метод исследования природных популяций широко применяется в современной биологии и, по мнению А.В.Яблокова (1980), В.М. Захарова (1982), А.Г.Васильева (1982), оказывается необходимым при популяционно-генетическом и популяционно-морфологическом анализе природных группировок животных. Поэтому выбор в 1999 г. данного направления для изучения географической изменчивости соболей в ареале показался нам вполне обоснованным (Монахов, Трушин, 2000а; Монахов, 2001в). Подобные исследования начаты также в Магадане и Красноярске (Дубинин, 2001; Красноперова и др., 2001).

Планомерные исследования популяций соболя России ведутся уже несколько десятилетий. Однако при географических и таксономических описаниях вида практически не применялись популяционно-фенетические методы (за исключением изучения окраски меха). Единственным примером здесь может быть упоминание о дополнительных отверстиях «около затылочных мыщелков» В.Н. Павлининым (1963). Нахождение упомянутых отверстий В.Н.Павлининым позволило их отсутствие или наличие рассматривать в качестве отдельного фенетического признака (рис. 1.2): «одиночное отверстие в нижней части мыщелковой ямки - *foramen in fossa condyloidei inferior*» (FFCI).

5.1. Географическая изменчивость по признаку FFCI

Самцов, у которых отсутствуют проявления признака FFCI (фен L0-R0), меньше всего на юге Дальнего Востока и в Прибайкалье – от 35,3 до 55,6%, а максимальное количество – 77,0-92,0% - в аборигенных популяциях Урала, Нижнего Приобья и на Алтае. Доли этого фена для самок варьируют сходно, но с меньшими значениями: минимальный процент участия животных этой морфы также фиксируется в Прибайкалье и на юге Дальнего Востока – от 16,5 до 34,2%, а максимальный – от 58,2 до 81,0% - в популяциях Зауралья, Нижнего Приобья и Алтая. Промежуточные значения частот особей данной морфы характерны для аборигенов Средней Сибири, а

также для популяций, образованных в результате интродукции восточносибирских соболей.

Весьма информативным оказался и процент встречаемости морфы L1- R1 (отверстия с обеих сторон черепа), минимальные значения которого (до 10% для самцов и до 20% - для самок) - на Алтае, у аборигенов Зауралья и Нижнего Приобья, а максимальные (свыше 20% для самцов и 35% - для самок) – в Приморье и Прибайкалье. Промежуточные частоты (от 10 до 20% - у самцов и 20-35% - у самок) зарегистрированы для популяций Средней Сибири, Якутии, а также для интродуцентов. Встречаемость данной морфы в выборках практически альтернативна доле L0-R0: меньшие частоты одной соответствуют большим значениям другой.

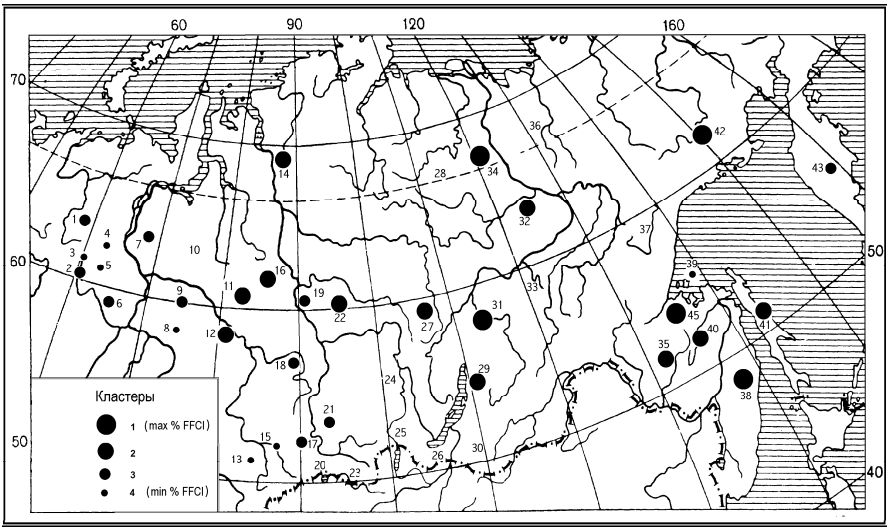


Рис. 5.1. Места сбора материала (n=6457) и экспрессия признака FFCI в ареале соболя.

Доли участия остальных двух морф, L0-R1 (отверстие справа) и L1-R0 (отверстие слева), в среднем по всем выборкам без разделения по полу равны 13,18% и 10,86% соответственно, т.е. отверстие справа встречается чаще, чем отверстие слева (разница значима, $p < 0{,}001$). Лимиты изменений частот морф для самцов 0,0-30,0 (11,8)% и 0,0-27,3 (9,1)%, для самок: 4,8-21,0 (14,5)% и 3,6-24,7 (12,6)% соответст-

венно. Превышение доли морфы L0-R1 над L1-R0 зарегистрировано в 20-и у самцов и в 14-и у самок случаях из 31 парного сравнения.

Проведенный анализ распространенности проявлений признака FFCI в ареале соболя позволил установить, что его выраженность (по суммарной доле частот морф L0-R1, L1-R0 и L1-R1) в аборигенных группировках максимальна в Приморье, Прибайкалье, Якутии и в басс. П.Тунгуски и клинально, точнее – поликлинально, уменьшается к западу, северу и северо-востоку. В других частях ареала высокие частоты FFCI имеют группировки, в образовании которых принимали участие интродуценты из Прибайкалья.

Наличие значительной морфологической разобщенности популяционных группировок по качественному признаку FFCI позволяет сделать вывод и об их значительной генетической разобщенности, обусловленной как особенностями среды, так и филогенетически. Это находит подтверждение в результатах недавно начатых работ по выявлению генетического разнообразия соболя по митохондриальной ДНК (Hosoda et al., 1995; Балмышева, Соловенчук, 1999).

5.2. Анализ аллохронных выборок соболей по признаку FFCI

Изменения долей фенов, как правило, не превышают ± 5-6% (здесь за *n* принято число исследованных сторон черепа). Однако имеются случаи и больших отклонений между десятилетними периодами – до 8-10%. В этих случаях фенетические дистанции (MD) достигают величин 0,056-0,068 у самцов и 0,068-0,170 у самок. Тем не менее все эти хронотренды (по критерию хи-квадрат и MD) статистически не значимы. Лишь в одном случае у самцов и в одном – у самок изменения были значимы статистически и являлись, скорее, исключением из правил. У самцов это относится к снижению суммарной доли фенов (без L0-R0) в выборках рр. Агана и Ваха в 1970-1980-е гг. на 11,6%. При этом MD оказалась равной 0,056 при уровне значимости $p < 0,05$. К 80-м годам в популяции Ваха у самцов произошло сокращение доли всех морф (кроме L0-R0) и особенно L1-R1 – на 13,9%, однако в те же годы у самок зарегистрированы изменения в сторону увеличения доли фена (на 6%).

У самок статистически значимым оказалось увеличение суммарной (кроме L0-R0) доли фенов в бассейне Пелыма с 50-х по 70-е гг. на 19,3%. MD также оказалась весьма высокой – 0,170 при $p < 0,05$. На такое значение показателя различия в ос-

новном повлияло увеличение долей фенов L0-R1 и L1-R0, при этом доля L1-R1 снизилась до нуля. Надо также отметить, что выборка 70-х годов была невелика (11 экз.), и для окончательного суждения о реальности наметившихся различий нужен дополнительный материал, тем более что самцы на этом же интервале демонстрировали более умеренные и статистически незначимые изменения.

Анализ изменений долей фенов по десятилетним периодам показал, что они имеют, как правило, двунаправленный характер, т.е. изменениям в одну сторону предшествует и следует за ним тренд противоположной направленности. За счет этого значительной перестройки фенотипа популяции не происходит.

Сравнили также направленность изменений частот фенов у самцов и самок. Оказалось, что жесткой зависимости и синхронности между половыми группами не прослеживается: в 13 случаях направления изменений у самцов и самок совпадали, а в 11 – были противоположными. Признак проявил высокую связь с полом животных (MD=0,038; SD=0,0005; χ^2 = 118,95).

Сравнение выраженности признака FFCI, проведенное на аллохронных выборках из 17 группировок, не выявило значимых хронологических изменений в соотношении в них животных разных морф. Экспрессия FFCI в популяции имеет тенденцию к стабильности, и следовательно, данный показатель может служить популяционной характеристикой, групповым диагностическим признаком.

Таким образом, популяционно-морфологический анализ соболей, впервые проведенный на массовом материале, представляющем значительную часть ареала, позволил на начальном этапе выделить из группы признаков один, обладающий высокой дискриминативной способностью (по А.В. Яблокову с соавт., 1983, - «дискриминативной ценностью»), пригодный для эффективной оценки степени сходства популяций, их внутривидового статуса, для выявления феногенетических отношений различных группировок соболей и возможно у других видов млекопитающих.

Глава 6. Демографическая характеристика интродуцированных популяций соболя России

В данном разделе работы оценивается состояние населения соболя и его практическое использование в последние годы в местах расселения прибайкальских соболей. В Приобье *поголовье соболя* во всех популяциях, созданных методом интро-

дукции, в настоящее время достигает 60 тыс. особей (осенняя численность). Группировки имеют важное промысловое значение и высокую продуктивность. Вместе с тем в районах интенсивного промышленного освоения наблюдаются явления перепромысла, которые привели к подрыву поголовья зверька на значительной площади угодий (северная часть Сургутского и Нижневартовского районов).

Акклиматизация прибайкальских соболей в Средней Сибири, несмотря на утверждения К.Д.Нумерова (1958, 1963а, 1973), К.Д.Нумерова и П.Н.Павлова (1963), В.А. Киселева (1964) и других, была успешной, способствовав восстановлению поголовья вида в трех локальных очагах, причем в двух из них численность достигает 12-15 тыс. зверьков, а окраска меха при этом оказалась более темной, чем у аборигенов (Бакеев, Тимофеев, 1973; Ленвальский, 1976; Клоков, 1977; Монахов и др., 1982; Монахов, 1984, 1990, 1995).

В Якутии максимум ресурсов вида был отмечен в 1988-1989 гг., когда заготовки достигли 56-57 тыс. шкурок (Седалищев, 2001). Восстановление промысловых запасов соболя значительно укрепило пушно-сырьевую базу Якутии. Однако зверек все еще распространен не на всей лесопокрытой площади региона (в частности, в бассейне Яны, верховьях Индигирки, на Колымской низменности – Грязнухин, Николаев, 1979; Белык и др., 1990).

В правобережной части республики, занятой зверьками-интродуцентами, в течение 90-х гг. в некоторых группировках продолжались увеличение численности и рост заготовок (Седалищев, Попов, 2001). Так, в колымо-индигирской зоне в 1998-2000 гг. послепромысловая численность достигла 13,4-16,5 тыс. гол., а в северо-восточной – 4,7-9,8 тыс. Заготовки шкурок вида в 90-х годах в северо-восточной группе районов (улусов) Якутии колебались от 0,8 до 3,3 тыс. (в среднем 1,78 тыс.). В колымской группе районов заготовки соболя в 1990-1994 гг. составили 2,9-11,9 (в среднем 7,18) тыс. шкурок, во второй половине десятилетия они снизились в среднем до 3,98 тыс. (колебания от 3,2 до 5,2 тыс.). В юго-западной группе районов (Олекмо-Чарское нагорье; Седалищев, Попов, 2001) уровень численности в 90-х годах составил 10,5-12,5 тыс. голов при заготовках 1,2-6,8 тысяч.

Вопросу выявления *демографической структуры популяций* соболя, как активно эксплуатируемого вида, посвящено достаточно много публикаций как общего,

так и регионального характера, поскольку эти данные являются основой планирования его добычи (Залекер, 1956, 1962; Монахов Г.И., 1968, 1973, 1974; Монахов Г.И., Бакеев, 1981; Монахов, 1983, 1990а, 1996, 2001; Monakhov, 1991, 2001а). В данной работе мы ставили задачу несколько иного плана – собрать сведения о возрастной и половой структуре, а также плодовитости самок соболя в интродуцированных популяциях.

Первыми исследованиями данного вопроса надо считать работы В.С.Крючкова (1974) по сравнению половой и возрастной структуры популяций Томской области (акклиматизанты) и Кузнецкого Алатау и Абаканского хребта (аборигены). Проведенный В.С.Крючковым анализ показал, что в тымско-кетской и васюганской популяциях доля самцов в 1962-1971 гг. в среднем составила 56,1 и 57,2% соответственно, в чулымской - 51,5%. Кузнецко-абаканские выборки состояли на 53,2% из самцов. Не обнаружено существенных различий между этими группировками и в возрастной структуре (доли сеголетков колебались около 30-33%; Крючков, 1974).

Таблица 6.1. Половой и возрастной состав соболей в Приобье в 1979-1989 гг., %

Группы возраста	Реки Аган и Вах (n=429)			Левобережье Оби (Демьянка и Юган, n=1427)		
	Самцы	Самки	Всего	Самцы	Самки	Всего
0+	32,9	30,3	63,2±2,3	30,6	30,1	60,7±1,3
1+ и старше	21,2	15,6	36,8±2,3	20,5	18,8	39,3±1,3
Всего	54,1±2,4	45,9±2,4	100,0	51,1±1,3	48,9±1,3	100,0

Подобные данные были собраны нами также по Тюменскому Приобью. Материалы за 1978-1989 гг. (табл. 6.1) показали, что агано-ваховская популяция реакклиматизантов не имеет существенных отличий по половому составу от группировок аборигенов, обитающих на левобережье Оби.

Литература по другим районам интродукции немногочисленна и практически исчерпывается данными отдельных авторов по Якутии (Николаев, 1982; Белык и др., 1990; Седалищев, 1998, Сафронов, Аникин, 2000), которые показали, что в

большинстве группировок доля прибылых составляет от 40 до 60%, а доля самцов в выборках - от 50 до 60%.

Количество самцов в популяциях Приобья также колеблется в узких пределах – от 48 до 56% (Крючков, 1974; Карташев, 1981; собств. данные). По данному параметру демографической структуры популяции интродуцентов практически не отличаются от аборигенных. Такое численное превышение самцов является общей тенденцией динамики половой структуры в популяциях вида (Монахов Г.И., Бакеев, 1981; Большаков, Кубанцев, 1984).

Определение *потенциальной плодовитости самок* соболей уже достаточно давно стало стандартной процедурой исследований и обязательной составной частью мониторинга популяций вида. С помощью данного параметра производится расчет прогнозных показателей численности и возможных лимитов эксплуатации ресурсов зверька (Залекер, 1956, 1962; Вершинин, 1963; Граков, 1965; Монахов Г.И., 1966).

Данных о потенциальной плодовитости самок в интродуцированных популяциях соболя не так много, поскольку специальных исследований по ним практически не проводилось. Среди немногих известных работ можно назвать публикации В.А.Тавровского (1971), В.С.Крючкова и Т.Н.Цыцориной (1974), Г.И.Монахова и Н.Н.Бакеева (1981), Л.М.Карташова (1981, 1989), В.И.Белык с соавт. (1990), В.Г.Монахова (1995, 1998, 2000а), В.Т.Седалищева (1998), В.М.Сафронова, Р.К.Аникина (2000).

По данным для Приобья средняя потенциальная плодовитость на взрослую самку в бассейне Ваха составила 3,19 желтых тел беременности (ж.т.б.), в Васюганье – 1,89 (Крючков, Цыцорина, 1974) и 2,57 (Карташов, 1981). Плодовитость на беременную самку составила соответственно 3,54; 3,27; 3,57. В аборигенных популяциях левобережья Оби этот показатель (на взрослую самку), по нашим данным, существенно выше — 3,93 ж.т.б. в бассейне Югана и 3,53 - в бассейне Демьянки. По этим данным можно предположить, что зверьки в новых популяциях сохранили пониженные репродуктивные свойства прибайкальских основателей: Витим - 2,53 ж.т.б. на беременную самку (Монахов Г.И., Бакеев, 1981) и Хамар-Дабан - 3,34 (Сутула, Попов, 2001).

Анализ данных о плодовитости самок в различных группировках ареала вида позволяет констатировать географические различия по этому демографическому параметру: наивысшие значения свойственны окраинным (большей частью – северным) группировкам, таким как Камчатка (3,97), Алтай (3,50), Сахалин (3,48), П.Тунгуска (3,47) - Г.И.Монахов и Н.Н.Бакеев (1981). Данная закономерность выявлена исследованиями В.Л.Залекера (1953, 1962) и Г.И.Монахова (1973). По нашим данным, наивысшие показатели плодовитости на беременную самку отмечены для соболей бассейнов Тавды, Югана, Демьянки (4,00-4,43 ж.т.б.).

Колебания численности популяций Приобья, аборигенных и образованных путем интродукции, имеют синхронную, в среднем 4-летнюю цикличность (Полузадов, 1976; Монахов, 1981, 1995). Наблюдения за интродуцированными и аборигенными популяциями соболей, осуществляемые специалистами-экологами во всех районах ареала вида, позволяют говорить о том, что в результате процесса акклиматизации они включились в местные биоценозы, с которыми установили динамические связи (Монахов, 2001). Эти связи, как правило, имеют стойкий, сбалансированный характер, позволяющий популяциям успешно существовать в новых условиях после выхода из депрессии, вызванной интродукцией, акклиматизанты приобрели (Шварц, 1970) "способность поддерживать свою численность в новых условиях среды и восстанавливать ее после периодов депрессий". Это может служить свидетельством практического завершения процесса акклиматизации прибайкальских соболей.

Глава 7. Комплексный анализ изменчивости и пути формирования современной структуры ареала соболя

Одной из основных задач был поиск сходств и различий между популяционными группировками разных частей ареала по комплексу морфологических признаков. Для такой комплексной оценки мы использовали результаты кластерного анализа изученных группировок, который проводился в каждом из случаев по одному и тому же методу (k-средних). Полученные в главах 3-5 кластеры по каждой группе признаков были интегрированы в одну трехстрочную таблицу, в которой каждую строку составили 4 кластера по схеме на рис. 7.1 (О – окраска, Р – размеры, Ф - фены). В силу того, что изменчивость размеров черепа находится в определенной

«противофазе» (Монахов, 2001в) к динамике окраски и частоты признака FFCI, то кластеры, полученные по размерным характеристикам, на рис. 7.1 отражены в порядке, обратном по отношению к другим двум строкам таблицы (первичные номера кластеров заштрихованы). Анализ полученной таблицы (которая здесь полностью не приводится) показал, что вертикальные группы a-d (кластеры в столбцах) имеют достаточно большое сходство по составу. Так, в первой вертикали (a) насчитывается 12 повторяющихся названий, во второй (b) и третьей (c) – по 10, а в четвертой (d) – пять. Остальные девять (из 46) группировок распределились по вертикалям без повторений.

На основе этих общих черт в составе столбцов можно, используя номер кластера как ранг, провести новую классификацию по сумме рангов по столбцам a-d (рис. 7.1). При этом популяции, входящие в каждый из кластеров, получают ранг, равный номеру кластера. Суммируя ранги, получаем новую классификацию выборок, по которой можем оценить степень «родства» между популяциями или степень их морфологического сходства (либо дивергенции) с учетом вкладов всех изученных макропризнаков.

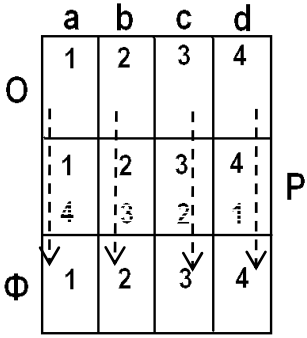


Рис. 7.1.

Полученные ранговые суммы приведены в табл. 7.1, в которой группировки для наглядности распределены по четырем классам морфологического сходства (**I-IV).** В составе первого класса – четыре восточно-прибайкальские, три приамурские, сихотэ-алиньская и две интродуцированные популяции. В остальных классах участвуют группировки, имеющие с первым разную степень фенотипического сходства: чем больше номер класса, тем сильнее различия в фенооблике животных и выше степень внутривидовой дивергенции.

В дальнейшем классы морфологического сходства мы можем рассматривать как классификацию по степени филогенетического родства популяций, имеющих одинаковые или близкие суммы рангов и, соответственно, близкий фенотип. Нанеся оценки (суммы рангов, табл. 7.1) на карту ареала соболя, получим картину сходст-

ва-различия изученных популяционных группировок вида (рис. 7.2). Можно рассматривать оценку каждой группировки (табл. 7.1) как численное выражение (степень) ее филогенетической удаленности от предковой популяции. В большинстве случаев она совпадает с географической удаленностью от Приморья и Приамурья (Монахов, 2001в; Monakhov, 2001).

Таблица 7.1. Классификация популяций соболей по степени морфологического сходства. В скобках обозначена сумма рангов по результатам кластерного анализа

I	II	III	IV
20. Тану-Ола (3)	11. Вах (6)	7. Казым (8)	1. Печора (10)
26. Х.-Дабан (3)	12. Васюганье (6)	15. СВ Алтай (9)	2. Сосьва (10)
29. Баргузин (4)	14. Дудинка (6)	17. Абакан (8)	3. Лозьва (11)
30. Забайкалье (3)	16. Сым-Елогуй(6)	18. Чулым (8)	4. Тапсуй (11)
31. Витим (3)	22. П. Тунгуска (7)	19. Ярцево (8)	5. Пелым (11)
35. Бурея (4)	23. М.Енисей (6)	21. Зап. Саян (8)	6. Черная (10)
36. Яна (3)	24. Приангарье (6)	28. Оленек (8)	8. Демьянка (11)
38. Сих.-Алинь (3)	25. В.Саян (5)	43. Камчатка (8)	9. Юган (10)
40. Горюн (4)	27. В.Н.Тунгус. (6)	46. Н.Н.Тунгус. (9)	10. Пур (11)
45. Тугур (3)	32. Вилюй (7)		13. ЮЗ Алтай (10)
	33. Олекма (5)		
	34. Жиганск (6)		
	37. Мая (5)		
	39. Шантар (6)		
	41. Сахалин (5)		
	42. Колыма (5)		
	44. Итуруп (6)		

Схема сходства-различий популяций соболя (рис. 7.2) в общем виде отражает и характер географической изменчивости изученных морфологических признаков, который вполне можно отнести к клинальному типу, точнее – поликлинальному, поскольку в ряде регионов отдельные популяции (группы популяций) нарушают плавность переходов в выраженности признаков. К таким популяциям можно отнести большинство интродуцированных, а среди аборигенных – дудинскую (№ 14) и, в определенной степени, – Подкаменной Тунгуски (№ 22).

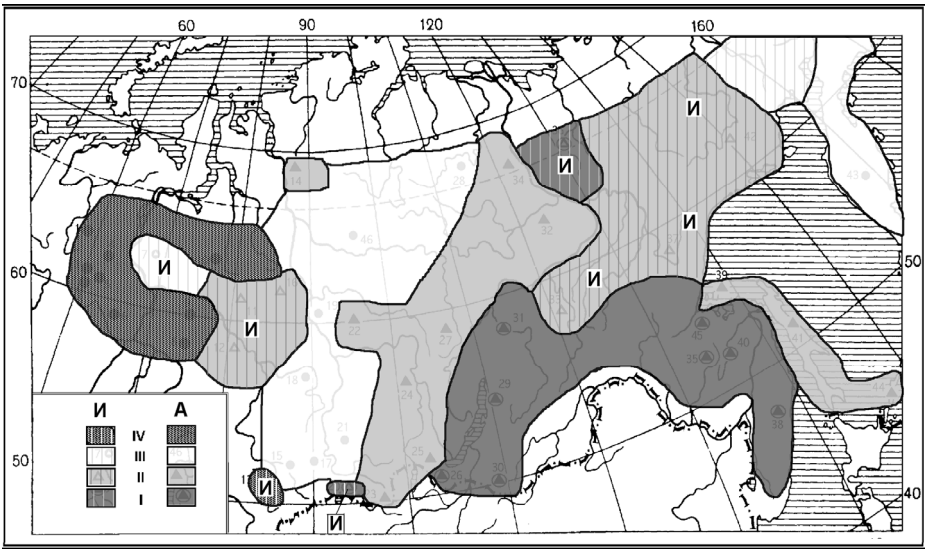


Рис. 7.2. Схема сходства-различия популяций соболя России по комплексу морфологических свойств (кластерного анализа). Вертикальной штриховкой помечены районы ареала, занятые популяциями интродуцентов; I-IV - степени различия с популяциями Прибайкалья и Приамурья; А – аборигены; И – интродуценты.

Ю.И.Чернов (1975) указывает, что направление клинальной изменчивости, в частности размеров, согласуется с путями расселения вида, что позволяет оценить направления исторической радиации соболя. Поскольку размеры черепа увеличиваются и окраска меха становится светлой при удалении от Приморья-Забайкалья (рис. 7.2), можно предположить, что именно этот регион являлся исходным в процессе исторической радиации вида.

Исходным пунктом экспансии соболя, откуда зверек начал постепенное заселение таежных пространств Восточной, а затем Енисейской и Западной Сибири, было Приморье и Приамурье (Мензбир, 1934; Павлинин, 1963; Абрамов, 1967; Бакеев, 1976; Монахов Г.И., 1976; Монахов Г.И., Бакеев, 1981), что вполне согласуется с данными П.В.Серебровского (1938), Н.А.Бобринского (1951), Н.К.Верещагина (1963), Ф.Дарлингтона (1966), А.А.Кищинского (1972), А.Сани (1974), Ю.А.Мекаева (1987) об общности фауногенеза большого числа видов млекопитающих Восточной Сибири, Приморья и Юго-Восточной Азии.

Значительные территории европейской части России, Западной и Восточной Сибири испытали воздействие плейстоценовых ледников. По данным В.И.Громова и Г.Ф.Мирчинка (1936), Л.С.Берга (1936), Н.А.Нагинского (1953), В.В.Никольской и В.П.Чичагова (1962), ледниковая шапка на юг достигала устьев рр. Иртыша и Ваха, бассейнов Ниж.Тунгуски, Вилюя, берегов Охотского моря, покрывала Алтайско-Саянскую страну, Северо-Байкальское и Патомское нагорья, хр. Баргузин и фрагментарно некоторые горные массивы бассейна Амура. Поэтому Средняя и, особенно, Западная Сибирь заселялась таежными видами позднее Восточной, лишь с развитием типичных лесонасаждений, после разрушения ледников и главным образом с востока (Мензбир, 1934; Серебровский, 1936а; Бобринский, 1951; Серебряный, 1980). М.А.Мензбир (1934) подтверждает это, в частности, и для соболя.

Происхождение соболя, как и многих других видов млекопитающих и птиц Восточной Сибири (Бобринский, 1951; Верещагин, 1963, Шунтов, 1972; Чернов, 1975), вероятно, имеет индокитайские корни, на что указывает значительное его сходство в строении черепа с видами других семейств отряда Carnivora (Viverridae, Felidae), обитающих на территории Юго-Восточной Азии и занимающих те же ниши в северных регионах, что и виверровые в тропиках (Anderson, 1970).

Предки соболя проникли на современный Дальний Восток, скорее всего, по горным системам Восточной Азии в верхнем плейстоцене. Отсюда, из Приморья и Приамурья, после вюрмского гляциала, в голоцене, зверек начал расселяться в северном, северо-западном и западном направлениях. Поэтому на юге Дальнего Востока, по всей вероятности, обитает древнейшая, близкая к предковой, форма соболя. Свидетельством этого могут служить недавние исследования генетического разнообразия дальневосточных соболей по митохондриальной ДНК (Балмышева, Соловенчук, 1999; Solovenchuk, Balmysheva, 2001). Эти данные вполне согласуются с результатами изучения окраски меха (Монахов Г.И., 1976; Монахов, 1984, 1995, 2001, 2001а), а также встречаемости признака FFCI. Их можно трактовать в пользу вывода о значительном внутривидовом фенетическом разнообразии именно в популяциях Приморья, Приамурья, Забайкалья.

Более темную окраску (большее разнообразие встречающихся цветовых категорий) и наивысшую экспрессию фенов FFCI (по нашему мнению архаического) мы

считаем признаками, маркирующими близость животных данных популяций к предковой форме соболя. В.Н.Павлинин (1963) считал, что летняя (почти черная) окраска меха – признак, характерный для предков соболя, обитавших на юге Азии, а зимняя – результат приспособления к условиям севера.

Наше исследование в основных своих чертах соответствует направлению, обозначенному в современной популяционной биологии как феногеографическое (Яблоков, 1980; Баранов, 1982; Валецкий, 1985; Jansman, 2001). Выявление группировок, различных по фенотипу с соседними, позволяет наметить границы между ними (например, в Приобье). Полученные методами феногеографии данные по хорологическому распределению животных, имеющих определенные черты фенооблика, позволяют предположить, что выделенные на основе морфологического сходства зоны ареала соболя (см. рис. 7.2) соответствуют стадиям видовой радиации.

7.1. Морфологические тренды в популяциях интродуцентов

Поскольку интродуцированные популяции развивались в условиях относительной изоляции от аборигенных (гл. 2), морфологические изменения в них не могли быть инициированы гибридизацией с автохтонными формами. Это подтверждается, во-первых, тем, что наблюдалось стойкое сохранение в потомстве интродуцентов ряда качеств зверьков-прародителей, в частности окраски меха, выраженности фенов FFCI, плодовитости самок, а в ряде случаев и мелких размеров, хотя последний признак, как мы выявили ранее, проявил наибольшую пластичность. Во-вторых, в тех случаях, когда наблюдался фенотипический тренд в сторону аборигенной формы, темп этих изменений был достаточно замедленным, и ход его регистрировался на аллохронном материале в течение трех десятков лет (рис. 7.3). В-третьих, в тех случаях, когда партии переселенцев попадали в существующие очаги автохтонной формы (Урал, С.-В.Алтай, Чулым, Абакан, и по утверждениям местных исследователей, на Сихотэ-Алине) наблюдались происходившие в весьма короткий срок, за несколько лет, практически полная «редукция» свойств интродуцентов и восстановление морфологических параметров местной формы (см. рис. 7.5, II).

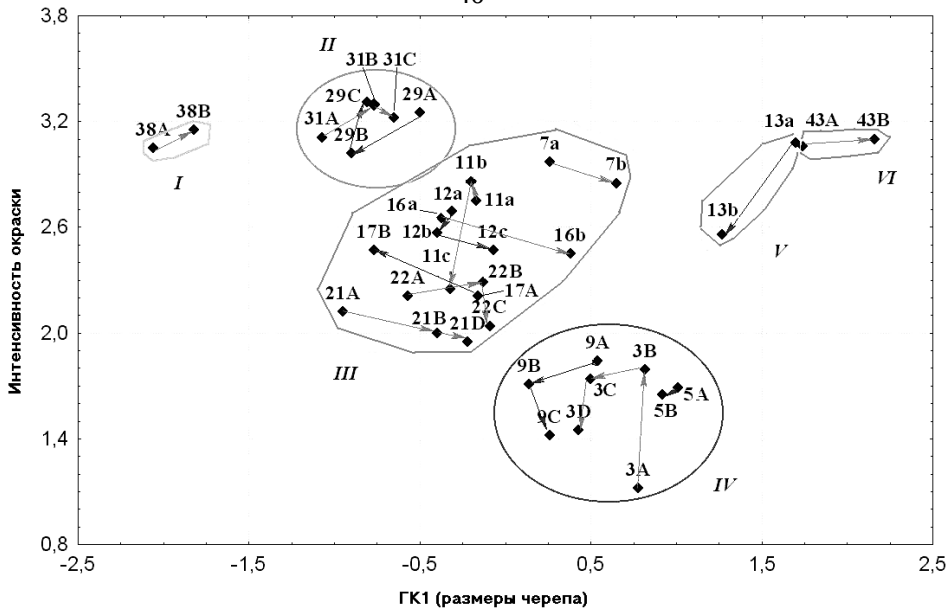


Рис. 7.3. Динамика соотношения размеров черепа и окраски меха в популяциях соболя во второй половине XX века.

Цифрами обозначены номера выборок, буквами – десятилетние периоды в алфавитном порядке (строчная буква – интродуценты). I – Сихотэ-Алинь; II – Прибайкалье; III – аборигены и интродуценты Средней Сибири и Приобья; IV – Урал и Приобье; V – Ю.-З.Алтай; VI – Камчатка.

В литературе имеются данные об увеличении размеров животных разных видов в процессе акклиматизации. Среди млекопитающих такие данные известны по американской норке в СССР (Попов, 1949), кролику и домашней кошке на архипелагах Кергелен и Крозе в Индийском океане (Derenne, 1972; Derenne, Mougin,1976), кролику в Австралии (McCluskey et al, 1974), ондатре в Приобье (Васильев и др., 1999), бобру (Ставровский, 1986; Савельев, 1989), горностаю в Новой Зеландии (King, Moody, 1982), белке на Кавказе и в Казахстане (Ларин, 1953; Пузанов, 1959; Герасимова, 1955; Котов, 1967; Козлов, 1973; Дулицкая и др., 1990) и другим видам.

Все эти данные согласуются с выводами В.Н.Большакова и Н.Г.Смирнова (1978) о том, что изменения, соотносимые с микроэволюционными, происходят при интенсивном естественном и искусственном расселении животных и служат примерами быстрого формообразования при заселении видом новых территорий. Под-

тверждением служат случаи описания новых подвидов на материале из районов интродукций: предложен подвид крымской белки *Sciurus vulgaris pusanovi* (Дулицкая и др., 1990), закреплен подвидовой статус алтайского соболя *Martes zibellina averini Bashanov*, 1943 из юго-западного Алтая (Монахов Г.И., 1976; Павлинов, Россолимо, 1979). На материале с северо-востока Якутии и басс. Колымы И.Я.Павлинов и О.Л.Россолимо (1979) предположили подвидовой статус и этих интродуцированных группировок соболя.

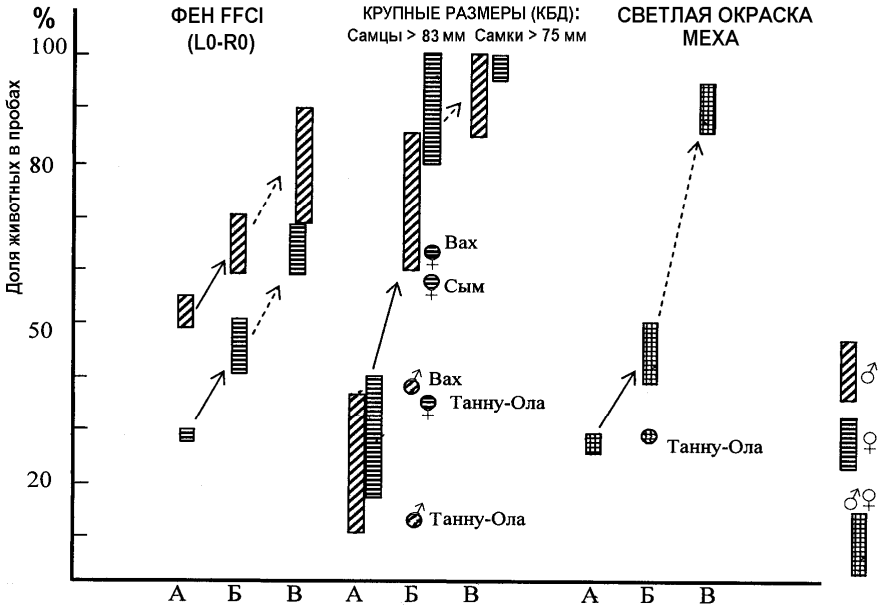


Рис. 7.4. Количество соболей, имеющих светлую окраску, крупные размеры и вариацию ***L0-R0*** (отсутствие отверстий) признака FFCI в популяциях Прибайкалья (А, основатели), интродуцентов Приобья и Средней Сибири (Б) и аборигенов (В).

Укрупнение размеров и сохранение темной окраски (сопровождающееся значительной, почти полной «редукцией» признака FFCI), является если не уникальным, то редким сочетанием для соболя как вида (рис. 7.3, № 7, 13).

Мы установили, что зверьки, близкие по фенотипу к аборигенам, например Приобья, имеются во всех группировках в том или ином количестве (рис. 7.4). Попадая в новые условия, переселенцы проходят отбор на наличие признаков, по вы-

раженности свойственных аборигенам, по схеме (рис. 7.5, I), близкой к процессу корректировки адаптивного признака (адаптация на популяционном уровне) по И.А.Шилову (1997). В.М.Захаров (1984) отмечал, что стойкое изменение среднего значения признака указывает на генетические изменения в природных популяциях.

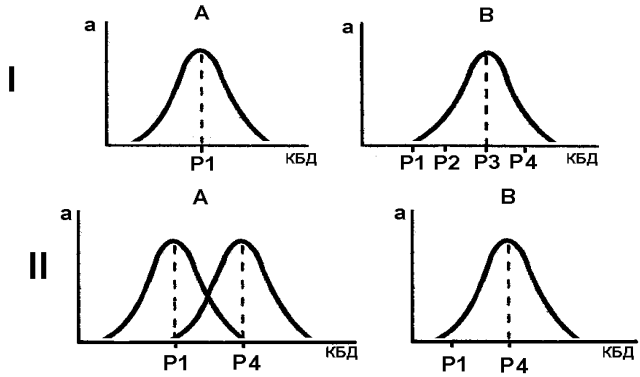


Рис. 7.5. Схема формирования популяций интродуцентов по размерам черепа в условиях изоляции от аборигенов (I) и при смешении с аборигенами (II).

КБД – кондилобазальная длина, самцы; Р – средние величины признака на разных этапах формирования популяции; а – частота встречаемости особей в популяции; А – очаг переселенцев (основателей); В – современная популяция (15-20 поколений после интродукции); Р1=81 мм (Байкал, основатели); Р2=82,5 мм (2-3 поколения после переселения); Р3=83,6 мм (интродуценты); Р4=84,9 мм (аборигены).

Процесс изменений фенооблика соболя в интродуцированных популяциях является результатом направленного отбора особей, имеющих адаптивно ценные свойства (крупные размеры, светлую окраску, характерные для аборигенов) и низкую выраженность признака FFCI. Поголовье таких зверьков формируется из числа самих переселенцев (чему способствует выраженный полиморфизм) и дальнейшего размножения их потомков. На рис. 7.4 показано изменение доли зверьков, имеющих светлую окраску меха, крупные размеры (КБД более 83 мм у самцов и 75 мм у самок) и фен L0-R0 (отверстий нет) признака FFCI, т.е. вариаций признаков, свойственных аборигенным зверькам западной части ареала.

Интересно обратить внимание на сроки, в которые происходило становление специфических черт новых популяций соболя в Средней Сибири и Приобья. В первую очередь, как мы уже отмечали и хорошо видно из рис. 7.4, происходит увеличение размеров, причем у самок элиминация мелких животных произошла в более короткие сроки, чем у самцов. Характерные особенности в размерах черепа обнаружились у акклиматизантов уже в начале 60-х годов, по прошествии 6-8 лет после интродукции (Монахов, 1988, 1999, 2001а; Монахов и др., 1988, 2001), т.е. размерная структура новых популяций в основе сформировалась до того, как были получены первые биопробы из районов интродукции. На данный момент популяции интродуцентов состоят на 60-85% из самцов и на 80-99% из самок крупных размеров, хотя изначальные (в 1940-50 гг.) доли таких особей были соответственно 10-37 и 16-40%.

По-видимому, сама конкретность адаптации, востребованность именно в конкретной обстановке среды (Ивантер, 1985; Яблоков, Юсуфов, 1998), является предпосылкой постоянной готовности вида к эволюционным преобразованиям и быстрому формообразованию при резкой смене условий существования.

Более консервативным признаком оказалась окраска мехового покрова, показатели которой сохраняются на высоком уровне (по сравнению с аборигенами, гл. 4) уже более 40-50 лет. Это также проиллюстрировано данными рис. 7.4 – в настоящее время по показателям интенсивности окраски интродуценты ближе к прибайкальским зверькам, чем к аборигенным.

Относительную устойчивость проявляет также и выраженность в популяциях изученного фенетического признака – перераспределение морф FFCI у акклиматизантов носило более умеренный, чем размеров черепа, характер. Слабо изменился в искусственно созданных группировках и такой демографический параметр, как потенциальная плодовитость самок.

Наблюдаемые в созданных искусственным путем популяциях соболей фенотипические тренды носят закономерный характер, поскольку изменения проявляются массово и сходно в ряде группировок ареала.

Выводы

1. В результате масштабных интродукций прибайкальских соболей создано несколько популяционных группировок интродуцентов, сыгравших значительную (особенно для Приобья и Якутии) роль в восстановлении ареала и численности вида, процесс акклиматизации в них к настоящему времени практически завершен.

2. Изменения морфологии интродуцентов происходят в направлении фенотипа аборигенов. В разных популяциях они сходны и как правило, заключались в увеличении размеров черепа, некотором посветлении окраски меха, уменьшении частоты признака FFCI по сравнению с аналогичными параметрами популяций основателей. Наиболее пластичным признаком оказались размеры черепа. Процесс преобразования размеров и окраски меха у акклиматизантов наиболее активно происходит в первые годы после интродукции.

3. Большинство группировок интродуцентов по окраске меха, выраженности признака FFCI и потенциальной плодовитости самок в настоящее время ближе к популяциям основателей, чем аборигенов. Сохранению этих свойств способствовала относительная пространственная изоляция интродуцентов от аборигенов.

4. Во всех частях ареала хронографические изменения окраски меха аборигенов и акклиматизантов происходят согласованно, но у интродуцентов она всегда относительно более темная. Окраска меха в аборигенных и интродуцированных группировках западной части ареала светлеет, в центральной – изменяется слабо, у аборигенов восточной – темнеет, у интродуцетов - сохраняется на одном уровне.

5. В хронологическом аспекте кондилобазальная длина черепа в аборигенных группировках западной и восточной частей ареала уменьшается, а в центральной части – увеличивается, у интродуцентов западной части ареала наблюдается некоторое ее увеличение. Амплитуда колебаний размеров в аборигенных популяциях у самцов в 1,3-2,1 раза больше, чем у самок.

6. Выявленные на примере прибайкальских соболей в западной части ареала направления и скорости изменений размеров сравнимы с обнаруженными ранее у разных видов позвоночных.

7. Современное географическое распределение соболей Западной Сибири, Урала, Алтая, имеющих разные черты фенотипа, на наш взгляд, является результатом

формирования потоков радиации вида в голоцене из предполагаемого центра образования вида Приамурья, Забайкалья. Однако массовые интродукции в середине прошлого столетия наложили свой отпечаток на картину географической изменчивости, особенно в западной части ареала, что было обусловлено относительной пространственной изоляцией их от аборигенных группировок вида.

8. Преобразование фенооблика интродуцентов происходит по типу адаптации на популяционном уровне: за счет перераспределения частот встреч фенотипов при направленном воздействии отбора в конкретных условиях среды.

9. Изменения морфологии акклиматизантов в основных чертах повторяют процесс микроэволюционных преобразований, имевших место при формировании ареала вида. Изменения, соотносимые с микроэволюционными, произошли в данных популяциях за 30-40 лет, что служит примером быстрого формообразования при заселении видом новых территорий.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Монахов Г.И., Крючков В.С., Монахов В.Г. Итоги реакклиматизации баргузинских соболей в бассейне Васюгана // Биологические основы и опыт прогнозирования численности охотничьих животных. Киров, 1976. С.171-172.

2. Монахов В.Г. Качество шкурок соболя Красноярского края // Сб. НТИ / ВНИИОЗ. 1977. В. 58. С. 48-53.

3. Монахов Г.И., Монахов В.Г. Закономерности акклиматизации соболей в популяциях, восстановленных путем интродукции // Акклиматизация охотничьих животных в СССР. Минск: Ураджай, 1978. С.185-187.

4. Монахов В.Г. Результаты акклиматизации баргузинских соболей в Северном Приобье // Вопросы охотоведения. Пермь, 1982. С.61-65.

5. Монахов Г.И., Крючков В.С., Монахов В.Г., Шурыгин В.В. Результаты интродукции восточносибирских соболей в Енисейской Сибири и бассейне р. Васюган // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С.136-148.

6. Монахов В.Г. Возрастная структура популяций соболя (*Martes zibellina*) // Зоол. журн. 1983. Т.62. Вып.9. С.1398-1406.

7. Монахов В.Г. Заболеваемость филяроидозом соболей разного пола и возраста // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983а. Т.88. В.4. С.67-69.

8. Монахов В.Г. Избирательность промысла соболя в Северном Зауралье// Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983б. С. 29-37.

9. Монахов В.Г. Изменчивость окраски мехового покрова соболей Северного Приобья и Зауралья // Экология и промысел охотничьих животных. М., 1983в. С. 145-158.

10. Монахов В.Г. Состояние популяций соболя в Северном Зауралье, их использование и пути рационализации промысла // Охрана и рациональное использование ресурсов соболя. М.,1983г. С. 51-64.

11. Монахов В.Г. Изменение морфологических свойств баргузинского соболя в процессе акклиматизации в Северном Приобье // Фауна Урала и прилежащих территорий. Свердловск: УрГУ, 1984. С. 40-46.

12. Раменский С.Е., Монахов В.Г. О некоторых направленных изменениях размеров млекопитающих в голоцене //Макроэволюция. М.: Наука, 1984. С. 104-105.

13. Монахов В.Г. Окраска меха соболей Средней Сибири и Приобья в местах интродукции зверьков из Прибайкалья // Фенетика популяций. М.,1985. С. 254-255.

14. Монахов В.Г. Опыт кадастровой характеристики соболя Урала и Приобья // Всесоюзное совещание по проблемам кадастра и учета животного мира. Т.2. М., 1986. С. 357-358.

15. Монахов В.Г. Стабильность и изменчивость окраски соболя на Урале // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий. Свердловск: УрГУ, 1986а. С. 28-34.

16. Monakhov V.G. Introduction and morphological changes in sables in the Middle and West Siberia // Abstracts of the 18th Int. Union of the Game biologists. Krakov, Poland, 1987. P. 124-125.

17. Монахов В.Г. Динамика размерной структуры некоторых популяций соболя в СССР // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 94-101.

18. Монахов В.Г., Раменский С.Е. Динамика численности и размеры сеголетков соболей на Урале // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988. С. 46-47.

19. Монахов В.Г., Раменский С.Е., Полузадов Н.Б. Изменение размеров черепа соболей Северного Урала в XX веке // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 102-113.

20. Monakhov V.G. Morphological changes in sable Martes zibellina in consequence of introduction // Populationsokologie marderartiger Saugetiere Wiss. Bietr. Univ. Halle, 1989/37. P. 466-472.

21. Монахов В.Г. Морфологические изменения соболей Средней Сибири и Приобья под влиянием интродуцентов из Прибайкалья // Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров: ВНИИОЗ, 1990. С. 180-194.

22. Монахов В.Г. Показатели размножения зауральских соболей как основа планирования их добычи // Экологическое нормирование промысла пушных зверей. Киров: ВНИИОЗ, 1990а. С. 4-9.

23. Monakhov V.G. Reproduction indices of uralian sables as a basis for managing hunting // Simposium on the Biology and Management of Martens and Fishers, Laramie, Wyoming, 1991, p. 59.

24. Монахов В.Г. Соболь Урала, Приобья и Енисейской Сибири: результаты реакклиматизации. Екатеринбург: Банк культурной информации, 1995. 154 с.

25. Монахов В.Г. Исследование морфологии соболя с применением многомерных статистических методов // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров: ВНИИОЗ, 1997. С. 166-169.

26. Монахов В.Г. Репродуктивный процесс в популяциях соболя Урала и Приобья // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 118-124.

27. Монахов В.Г. Краниометрическая изменчивость соболя *Martes zibellina* в связи с реакклиматизацией // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 2. С. 260-265.

28. Монахов В.Г. Экологическая структура популяций соболя в очаге инвазии филяроидоза // Экология. 1999а, № 6. С. 455-463.

29. Монахов В.Г. Оценка микроэволюционных тенденций по данным краниометрической изменчивости соболей // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. Т. 1. Томск, 2000. С. 140-141.

30. Монахов В.Г. Популяционный анализ населения соболя урало-приобской части ареала // Экология. 2000а. № 6. С. 456-462.

31. Monakhov V.G. Estimation of trends based on the data of craniometric variability on sables (*Martes zibellina* L.) // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. V. 1. Pt. 1. Novosibirsk: IC&G, 2000. P. 72.

32. Монахов В.Г., Трушин С.П. Перспективы применения популяционно-фенетического подхода к исследованиям населения соболя Урала и Приобья // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. Т. 1. Томск, 2000. С. 142-144.

33. Монахов В.Г. Возрастная структура и биотопическое размещение соболей в бассейне р. Вах (результаты стационарных исследований) // Сибирский экологический журнал. 2001. № 1. С. 87-92.

34. Монахов В.Г. Географическая изменчивость соболя и интродукция // Итоги и перспективы развития териологии Сибири. Иркутск, 2001а. С. 206-212.

35. Монахов В.Г. Опыт применения многомерного анализа для исследования морфологии соболя // Рациональное использование ресурсов соболя в России. Красноярск, 2001б. С. 125-130.

36. Монахов В.Г. Фенетический анализ аборигенных и интродуцированных популяций соболя (*Martes zibellina*) России // Генетика. 2001в. Т. 37. №9. С. 1281-1289.

37. Монахов В.Г., Барановский Ю.М., Валенцев А.С., Даренский А.А., Синицын А.А., Черникин Е.М. К размерной характеристике некоторых популяций соболя // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Оренбург: ИПК «Газпромпечать», 2001. С. 287-290.

38. Монахов В.Г., Трушин С.П. О влиянии филяроидоза на репродукцию и упитанность соболя Зауралья // Рациональное использование ресурсов соболя в России. Красноярск, 2001. С. 131-134.

39. Monakhov V.G. Morphogenetische Analyse autochthoner und introduzierter Populationen von Zobeln (*Martes zibellina*) in Russland // Beitraege zur Jagd- und Wildforschung, 2001. Bd. 26. S. 299-308.

40. Monakhov V.G. Reproductive core in sable (*Martes zibellina*) populations // Martes Working Group Newsletter. 2001a. V. 9. N. 1. P. 6.

Подписано в печать 05.04.2002
Формат 60x84 1/16. Бумага Union Print. Гарнитура Таймс.
Печать на ризографе. Усл. печ. л. 2,0.
Тираж 100 экз. Заказ 98.
Банк культурной информации.
620026, Екатеринбург, ул. Р.Люксембург, 56.
Тел./факс: +7 (3432) 22-15-46.
Отпечатано в издательстве