

УДК 574:591.525:599.742.4

Декадная динамика размеров черепа соболя Прибайкалья

В.Г. Монахов^{а*}, Г.М. Агафонов^б

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
Россия 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бИнститут природных ресурсов, экологии
и криологии СО РАН,
Россия 672014, Чита, ул. Недорезова, 16а, а/я 521

Received 03.08.2012, received in revised form 27.08.2012, accepted 18.05.2013

Для пяти популяций соболя Прибайкалья установлены долговременные (за вторую половину XX века) разнонаправленные изменения размеров черепа. В разных популяциях отмечены как тренды увеличения (0,5–1,5 %), так и уменьшения (1,26 до 2,47 %) кондиллобазальной длины черепа. Различия в междекадных отклонениях размеров не значимы статистически и носят разнонаправленный характер, не нарушая популяционную стабильность. В большинстве случаев динамика изменений размеров у самцов и самок когерентна, однако сильнее выражена у самцов. Оценен размерный статус изученных группировок – все они относятся к мелким формам вида.

Ключевые слова: краниометрия, хищные млекопитающие, хронография, Прибайкалье.

Соболь, *Martes zibellina* L., – ценный промысловый вид, составляющий в последние годы основу пушного экспорта России. Охрана и рациональное использование его ресурсов является одной из основных задач российского охотничьего хозяйства. Прибайкальский соболь, известный также как соболь баргузинского кряжа – один из самых ценных по пушно-меховым качествам в ареале вида, настоящая жемчужина сибирской тайги, – неизменно пользуется спросом на пушных аукционах разных

стран. В период многолетней депрессии численности, к 1940-м годам, ареал соболя в Прибайкалье состоял из нескольких очагов остаточного обитания (Тимофеев, Надеев, 1955). В дальнейшем, с принятием охранно-восстановительных мер, поголовье вида стало восстанавливаться, в основном путем размножения и укрепления очагов, а затем заселения всех пригодных для обитания угодий. Интродукции 1940-1950-х годов имели в этом процессе подчиненное значение (Монахов, Бакеев, 1981).

Задача данного исследования – анализ многолетних подекадных (по 10-летиям) изменений размеров соболя прибайкальских популяций на примере метрических признаков черепа. Краниологические признаки представляют собой широко применяемую относительно стабильную популяционную характеристику, при этом на процессы роста и формирования черепа могут оказывать влияние условия внешней среды, например кормовая база, температура и т.д. Другой задачей является установление морфологического, в частности краниометрического, статуса прибайкальского соболя, обитающего на площади почти 1 миллион квадратных километров, его положения во внутривидовой размерной иерархии. Обе задачи решаются нами на основе изучения выборок из исследуемых популяций за ряд десятилетий: первая на аллохронных, а вторая – на обобщенных выборках.

Материалы и методы

Анализ выполнен на примере пяти прибайкальских популяционных группировок вида: Баргузинского хребта, нижнего бассейна р. Витим, Восточного Саяна, хребта Хамар-Дабан, верхнего бассейна р. Чикой (табл. 1, рис. 1). Измерение черепа проводилось

В.Г. Монаховым с помощью штангенциркуля (с точностью 0,1 мм) по 17 стандартным краниометрическим признакам (Ранюк, Монахов, 2011). Выборки состояли из взрослых, старше 1 года, животных. Возраст зверьков определялся при сочетании методик В.С. Смирнова (1960) и Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейненберга (1967). Часть сведений, касающихся периода 1960-х годов, заимствована из публикации Г.И. Монахова (1976), а также М.Н. Ранюк и В.И. Сутулы (2008), использовавших результаты измерений В.Г.Монахова. При сравнениях и оценке размерных отношений выборок использовали метод главных компонент и регрессионный анализ (Statistica v.6, StatSoft Inc.).

Результаты и обсуждение

Все исследованные популяции имеют мелкие размеры черепа: кондиллобазальная длина (КБД, табл. 2) у самцов не более 82 (lim 79,55–82,27), у самок до 75 (lim 73,27–74,92) мм. Как в середине прошлого столетия, так и на рубеже тысячелетий они являлись мелкими представителям вида: самцы имели кондиллобазальную длину (выборочная средняя), по обобщенным данным, в пределах 80,17–81,22 мм, самки – 73,48–74,33 мм

Таблица 1. Исследованный краниологический материал *M. zibellina* и характеристики изученных локалитетов Прибайкалья

Номер	Рабочее название выборки и обозначение	Координаты (СШ/ВД)	Декады (их число)	Исследованный материал		
				Всего	В т.ч. самцы	Среднее значение КБД (\bar{x}/\bar{y})*, мм
1	Витим (Vt)	58 / 113	1960-1990 (4)	287	154	81,22 / 74,33
2	Баргузин (Bg)	55 / 110	1950-1990 (5)	309	152	80,30 / 73,98
3	Вост. Саян (VS)	53 / 103	1960-1990 (3)	244	125	80,34 / 74,17
4	Хамар-Дабан (HD)	51 / 105	1960-2000 (3)	285	153	80,48 / 73,48
5	Чикой (Ch)	50 / 110	1960-1990 (2)	172	90	80,17 / 73,75
	Итого			1297	674	

* Данные за весь период наблюдений.

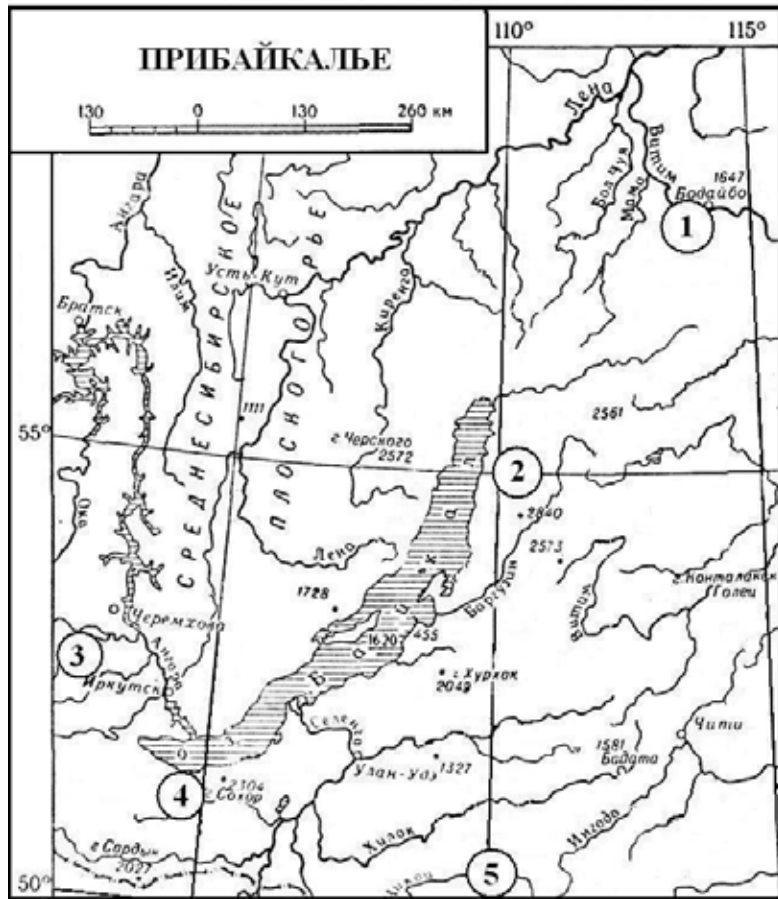


Рис. 1. Расположение районов сбора промысловых проб соболя. Нумерация локалитетов соответствует приведенной в табл. 1

(табл. 1, рис. 2). Самыми мелкими самцами являлись чикойские, а среди самок – хамардабанские (табл. 1). На период 1990-х годов (последний, по которому имеются сведения по всем популяциям) самыми мелкими в Прибайкалье были также чикойские самцы и хамардабанские самки (табл. 2).

Для сравнения: среди 46 изученных нами (Монахов, 2006) группировок видовой ареала все пять изученных здесь выборок попали в кластер, объединяющий самых мелких зверьков. При этом максимальные размеры оказались у камчатских (самцы – 87,9, самки – 81,0 мм) и соболей Юго-Западного Алтая (88,3 и 80,6 мм соответственно), составивших

кластер самых крупных, а западные популяции Среднего Урала и Приобья, имеющие КБД в пределах 85–86 мм у самцов и 78–79 мм у самок, классифицировались в кластер «крупные». В кластер «средние», например, входят выборки аборигенов Средней Сибири – Абакана и Подкаменной Тунгуски.

Характеристика размеров изученных популяций ранее была дана для 1960-х годов Г.И. Монаховым (1970, 1976), установившим путем прямых сравнений, что данные пять популяционных группировок относятся к мелким формам вида. Позднее это было подтверждено для популяции Баргузинского хребта Е.М. Черникиным (2006). Привле-

Таблица 2. Характеристика размеров черепа соболей в изученных выборках Прибайкалья (средние значения для выборок по декадам)

Декадные выборки	n		КБД, мм		Длина зубного ряда, мм		Значение ИГК	
	♂	♀	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Баргузин 1950 (Bg50)	21	19	81,81	74,89	31,38	28,55	1,33	-0,64
Баргузин 1960 (Bg60)	55	55	79,55	74,05	30,42	28,16	0,67	-0,96
Баргузин 1970 (Bg70)	12	16	81,14	74,19	30,76	28,20	0,97	-0,89
Баргузин 1980 (Bg80)	39	37	80,35	73,61	31,07	28,28	0,97	-1,00
Баргузин 1990 (Bg90)	25	30	80,18	73,65	31,02	27,93	0,9	-1,06
Чикой 1960 (Ch60)	59	54	80,43	73,59	30,64	27,83	0,66	-1,28
Чикой 1990 (Ch90)	31	28	79,67	74,07	30,48	27,99	0,59	-1,17
Х-Дабан 1960 (HD60)	62	45	80,12	73,27	30,85	27,74	0,87	-1,12
Х-Дабан 1990 (HD90)	55	45	80,33	73,48	30,73	27,66	0,87	-1,18
Х-Дабан 2000 (HD00)	36	42	81,32	73,70	31,11	27,89	1,16	-0,96
В.Саян 1960 (VS60)	74	55	79,67	73,75	31,10	28,47	1,04	-0,74
В.Саян 1980 (VS80)	27	37	82,27	74,92	31,36	28,20	1,36	-0,79
В.Саян 1990 (VS90)	24	27	80,23	73,97	30,86	28,21	0,87	-0,92
Витим 1960 (Vt60)	58	48	80,62	74,32	31,07	27,61	0,86	-1,09
Витим 1970 (Vt70)	32	28	81,68	74,25	31,31	28,23	1,14	-0,86
Витим 1980 (Vt80)	48	43	81,68	74,28	31,42	28,53	1,2	-0,82
Витим 1990 (Vt90)	16	14	81,05	74,71	31,13	28,29	0,98	-0,68

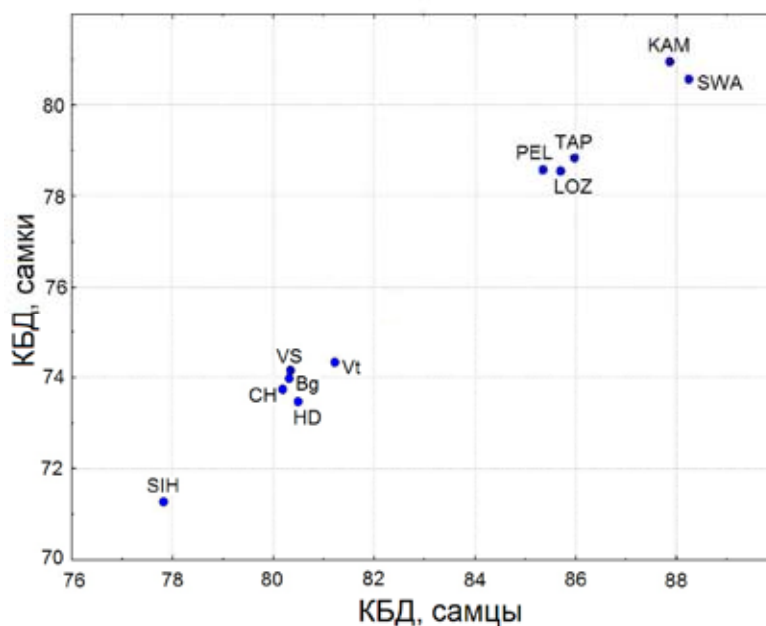


Рис. 2. Статус прибайкальских популяций в видовой краниометрической структуре соболя по признаку КБД, мм. Обозначения см. табл. 1. Локалитеты, взятые для сравнения: СИН – хр. Сихотэ-Алинь; бассейны рр.: АВА – Абакан, РТУ – Подкаменная Тунгуска, PEL – Пелым, ТАР – Тапсуй, LOZ – Лозьва; КАМ – Камчатка, SWA – Юго-Западный Алтай (см. Монахов, 2006, рис. 2.2)

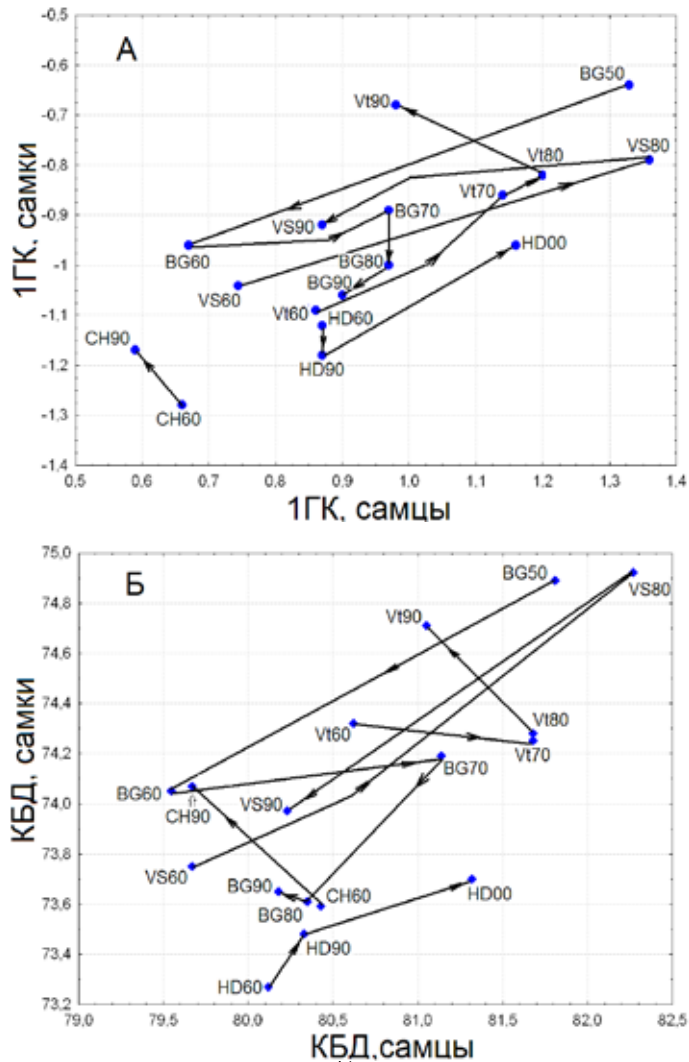


Рис. 3. Графические траектории 10-летних изменений размеров черепа соболя Прибайкалья по значению 1ГК (А) и по кондилобазальной длине черепа (Б, мм). Обозначения выборок см. в табл. 2

ченные нами данные намного объемнее и охватывают значительно больший период, они позволяют проследить как изменения во времени, так и оценить размерный статус популяций в динамике за ряд десятилетий, что делается нами впервые.

В результате расчетов методом главных компонент факторного анализа пула данных по 17 краниометрическим признакам ($n = 1297$, табл. 1) оказалось, что значение первой главной компоненты (1ГК, измеряемое по

евклидовой дистанции, ЭД; табл. 2, рис. 3а) аккумулирует в себе 92,8 % объясняемой дисперсии размеров черепа, поэтому ее значение правомерно использовать в качестве интегрального показателя размеров при оценках и сравнениях. Связь такого признака, как КБД со значением 1ГК, оказалась довольно тесной: для самцов $r = 0,796$ ($p=0,0002$; $F=24,3$), для самок $r = 0,734$ ($p=0,001$; $F=16,4$).

Вычисляли междекадные разности в размерах для каждой из изученных популя-

ций. Так, показатели междекадной динамики разности размеров по 1ГК (ЭД, min/M/max) оказались следующими: у самцов -0,67/0,05/+0,64; у самок -0,32/+0,13/+0,22. Видим, что отрицательные тренды несколько преобладают над величинами положительных (ростом в размерах). Относительная динамика междекадных отклонений КБД в мм (min/M/max) выражалась следующими величинами: у самцов -2,3/-0,2/+2,6; у самок -1,0/+0,3/+1,2. Изменения у самцов имеют большие значения, чем у самок. Относительные пределы варьирования междекадных различий КБД у самцов -2,8-+3,3 %, у самок -1,3-+1,6 %. Расчеты показали, что выявленные междекадные разности, как правило, не значимы статистически ($p > 0,05$).

Отдельно следует отметить согласованность динамики размеров самцов и самок в целом по Прибайкалью. Мы ее оценили с помощью коэффициента корреляции, оказавшегося для 1ГК $r = 0,754$ ($p=0,0007$; $F=18,5$), для КБД $r = 0,734$ ($p=0,001$; $F=16,4$). По направленности изменений согласованность по КБД отмечалась в 67 %, а по интегральному показателю – в 83 % случаев. Но при этом у самцов чаще (55 %) фиксировались тренды в

направленности (без учета численных значений) в сторону уменьшения, а у самок – роста (67 %).

В большинстве популяций изменения кондилобазальной длины черепа за изученный период у самцов и самок проявили однонаправленность (табл. 3, рис. 3). Для соболя Баргузинского хребта в 1950–1990 годы зафиксировано уменьшение размеров как для самцов (-1,99 %), так и для самок (-1,66 %). В трех популяциях итоговые изменения были однонаправленными и положительными. Это касается витимских самцов и самок в 1960–1990-х годах: +0,53 % для тех и других; восточносаянских в 1960–1990-х: +0,7 % у самцов и 0,3 % у самок. Наибольший рост показали в 1960–2000-х: самцы (+1,49 %) и самки (+0,59 %) хребта Хамар-Дабан.

По длине зубного ряда динамика размеров практически во всех локалитетах и половых группах была сходной с КБД (табл. 3). Отрицательным итоговый тренд был у самцов и самок Баргузинского хребта -1,15 и -2,18 %, соответственно, и В. Саяна (-0,76 % у самцов и -0,91 % у самок). Положительными изменениями были на Витиме (+0,20 % у самцов и +2,45 % у самок) и Хамар-Дабане (+0,83 % у самцов и +0,54 % у самок).

Таблица 3. Тренды динамики размеров за изученный период для пяти популяций соболя Прибайкалья. Абсолютный тренд – среднее значение разностей между декадными выборочными средними (последующая к предыдущей), мм. Относительный тренд – то же, но выраженное в процентах от значения для предыдущей декады

Выборки	КБД				Длина зубного ряда			
	Абсолютный тренд, мм		Относительный тренд, %		Абсолютный тренд, мм		Относительный тренд, %	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Витим	0,43	0,39	0,53	0,53	0,06	0,68	0,20	2,45
Баргузин	-1,63	-1,24	-1,99	-1,66	-0,36	-0,62	-1,15	-2,18
Вост. Саян	0,56	0,22	0,70	0,30	-0,24	-0,26	-0,76	-0,91
Хамар-Дабан	1,20	0,43	1,49	0,59	0,26	0,15	0,83	0,54
Чикой	-0,76	0,48	-0,94	0,65	-0,16	0,16	-0,53	0,56

Разнонаправленность изменений зафиксирована для популяций Чикоя как по КБД (-0,94 % у самцов и +0,65 % у самок), так и по длине зубного ряда (-0,53 % у самцов и +0,56 % у самок). Ранее было показано, что в популяциях других частей ареала вида (Приуралье, Средняя Сибирь) также проявляется, как правило, разнонаправленная хронодинамика размеров черепа при согласованности изменений у самцов и самок в 73 % случаев (Монахов, 2006).

В целом изменения размеров соболя в Прибайкалье во второй половине XX века не были однонаправленными географически: общее увеличение по КБД отмечено для популяций Восточного Саяна, Витима и Хамар-Дабана, общее уменьшение – для Баргузинского хребта. В бассейне р. Чикой самцы и самки демонстрировали разнонаправленные изменения (см. выше). В большинстве случаев, когда ряд был более 2 декад, изменения не прямолинейны, а носят возвратно-поступательный характер, что свидетельствует о тенденциях к стабильности морфологического облика популяций.

Таким образом, в результате изучения значительного по объему краниологического материала охарактеризован размерный статус пяти прибайкальских популяций соболя для периода с 1960-х по 2000-е годы. На протяжении более полувека (1950–2000) они являлись мелкими представителям вида: самцы имели кондилобазальную длину (выборочная средняя), по обобщенным данным, в пределах 80,17–81,22 мм, самки – 73,48–74,33 мм (т.е. не более 82 мм у самцов и 75 мм у самок). Самые

мелкими как в середине 20 века, так и к концу тысячелетия в Прибайкалье были чикойские самцы и хамардабанские самки.

По данным Г.И. Монахова (1976), в этих же популяциях средний показатель КБД в 1960-х годах варьировал от 79,55 до 80,62 мм у самцов и от 73,27 до 74,32 мм у самок. Самыми мелкими в этой декаде были баргузинские самцы (79,55 мм) и хамардабанские самки (73,27 мм, табл. 2). Сравнение приведенных средних показателей показывает, что произошло некоторое увеличение размеров черепа прибайкальских соболей.

Размеры черепа испытывают декадную динамику, имеющую в регионе разнонаправленный характер. При этом подекадные тренды не прямолинейны, а проявляют черты реципрокности (возвратно-поступательны). Такая разнонаправленность довольно трудно интерпретируема. Возможно, здесь нами зафиксированы лишь фрагменты вековых колебаний размеров, о которых в середине прошлого столетия говорил К.Л. Паавер (1966), назвав это явление вековой изменчивостью. Одним из возможных движущих факторов динамики и направленных трендов может быть изменение климата региона, причем его воздействие вполне может быть неравнозначным для разных районов региона и ландшафтных зон. Установлено, что существенное потепление климата (Коваленко, Юдина, 1999; Груза, Ранькова, 2003; Доклад об особенностях..., 2009) сопровождало процесс восстановления численности соболя на территории Байкальского региона.

Работа выполнена при частичной поддержке Президиума РАН (проект 12-П-45-2002), РФФИ (проект 13-04-96046) и СО РАН (проект IX.88.1.6).

Список литературы

1. Груза Г.В., Ранькова Э.Я. (2003) Колебания и изменения климата на территории России. Известия РАН. Физика атмосферы и океана. 39 (2): 166-185.

2. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2008 год. (2009) М.: Росгидромет, 48 с.
3. Клевезаль Г.А., Клейненберг С.С. (1967) Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 144 с.
4. Коваленко В.А., Юдина М.В. (1999) Проявление солнечной переменности в характеристиках климата Прибайкалья. В: Труды Байкальской молодежной научной школы, <http://bsfp.iszf.irk.ru/bsfp1999/bsff3/bb07bn4.php>.
5. Монахов В.Г. (2006) Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: Банк культурной информации, 202 с.
6. Монахов Г.И. (1970) О таксономическом положении соболей Предбайкалья и Забайкалья. Бюлл. МОИП, Отд. биол. 75(1): 100-109.
7. Монахов Г.И. (1976) Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССРю Тр. ВНИИОЗ, вып. 26, с. 54-86.
8. Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. (1981) Соболя. М.: Лесная промышленность, 240 с.
9. Паавер К.Л. (1966) О вековой изменчивости как форме групповой изменчивости животных во времени. Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, с. 77-82.
10. Ранюк М.Н., Монахов В.Г. (2011) Изменчивость краниологических признаков в популяциях соболя, возникших в результате акклиматизации. Зоол. журнал. 90 (1): 82-96.
11. Ранюк М.Н., Сутула В.И. Хронологическая изменчивость размеров черепа соболя хребта Хамар-Дабан (2008) Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Материалы конф. Дополнительные материалы. Иркутск: ИрГСХА, с. 17-22.
12. Смирнов В.С. (1960) Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников. Труды Ин-та биологии. УФ АН СССР. Вып. 14., с. 97-112.
13. Тимофеев В.В., Надеев В.Н. (1955) Соболя. М.: Заготиздат, 404 с.

Decade Dynamics of Sable Skull Size in the Baikal Region

Vladimir G. Monakhov^a and Gennady M. Agafonov^b

*^aInstitute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of RAS,
202, 8 Marta Str., Yekaterinburg, 620144 Russia*

*^bInstitute of Natural Resources, Ecology and Criology,
Siberian Division of RAS,
POB 521, 16a, Nedorezov Str., Chita, 672014 Russia*

For the five populations of Baikal sable evaluated long-term (up to 50 years) changes in the skull size. In different populations trends the increasing condylobasal skull length by 0,5-1,5 %, and reducing from 1,26 to 2,47 % are observed. Differences of decadal deviations in skull size are multidirectional, not significant statistically, and do not violate population morphological stability. In most cases, the dynamics of sizes between the sexes is coherent, but more expressed in males. We estimated the size status of the studied groups – all of them belong to small forms of the species.

Keywords: craniometry, carnivores, chronography, Pribaikalye.
