

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВНУТРИВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA* L) НА ТЕРРИТОРИИ СССР

И. Я. ПАВЛИНОВ, О. Л. РОССОЛИМО

Внутривидовая дифференциация соболя с большей или меньшей подробностью освещена в ряде работ (Ognev, 1925; Кузнецов, 1941; Еремеева, 1952; Тимофеев, Надеев, 1956; Тавровский, 1959; Монахов, 1976), которые показали, что этот вид подвержен значительной географической изменчивости. Однако указанные авторы ограничивали свои исследования лишь сравнением отдельных выборок. Свойства и закономерности географической изменчивости как целостного свойства вида практически остались не изученными. Вместе с тем соболь представляет значительный интерес с точки зрения сравнительного изучения географической изменчивости. Этот вид характеризуется широким ареалом, который не выходит за пределы таежной зоны; при этом межпопуляционные контакты весьма ограничены (Гептнер и др., 1967; Насимович, 1973). Очевидно, что детальный анализ географической изменчивости соболя, определение факторов, ее регулирующих, внесет определенный вклад в познание эволюции этого вида и особенностей его реакции на варьирующую в пространстве среду. Этому анализу посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу исследования легли материалы, представленные в статье Г. И. Монахова (1976) и включающие 27 выборок (во избежание дублирования фактического материала цифровые данные указанного автора не приводятся). Кроме того, мы дополнительно отработали 5 выборок из коллекции Зоологического музея МГУ (табл. 1), что обеспечило более полное и равномерное покрытие ареала. Для характеристики географической изменчивости использовано 6 краниологических признаков: кондилобазальная длина, длина лицевой части, длина мозговой камеры, ширина лицевой части, ширина и высота мозговой камеры (см. Монахов, 1976). Самцы и самки рассматривались отдельно.

Размеры черепа соболей из пяти выборок

Выборки	Печорский заповедник		Свердловская обл.		Среднее течение Вилюя		Якутия, Жиганск		Баргузинский заповедник	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Число экземпляров	15	15	25	23	11	8	11	5	23	17
Кондилобазальная длина	82,7—90,9 85,94	73,4—81,4 78,25	82,6—89,5 85,78	75,3—80,4 77,97	81,9—86,5 84,53	75,9—79,2 77,78	83,3—88,5 85,42	56,1—80,4 78,04	77,4—83,5 80,42	72,4—77,2 73,84
Длина мозговой камеры	51,0—58,1 55,56	47,3—52,6 50,74	51,9—57,5 55,39	48,9—51,6 50,49	53,2—58,4 55,57	49,6—52,2 50,68	54,5—59,1 56,22	48,1—52,9 50,90	51,4—56,0 53,01	46,5—50,4 48,78
Длина лицевой части	36,3—40,0 37,68	33,0—35,5 34,30	36,0—40,4 37,91	31,5—36,1 34,26	35,1—38,4 36,80	32,6—35,0 33,87	35,5—39,1 37,30	32,5—35,3 34,04	33,8—37,3 36,13	31,4—33,6 32,21
Ширина мозговой камеры	35,6—40,2 36,75	33,0—35,0 34,03	33,6—37,8 35,52	31,9—35,5 34,10	36,5—38,5 34,47	31,6—34,6 33,72	33,0—36,1 34,41	32,8—34,9 33,86	31,6—37,0 33,90	31,0—33,8 32,37
Лицевая ширина	18,8—21,8 20,14	16,5—19,0 18,03	18,9—21,9 20,36	16,6—20,8 18,58	18,4—21,6 19,78	17,1—18,8 17,73	19,0—23,2 20,88	17,3—19,7 18,76	17,8—20,8 19,03	16,7—18,9 17,86
Высота мозговой камеры	29,6—33,0 31,42	27,6—31,1 29,34	30,3—33,0 31,42	27,5—30,7 29,09	29,8—33,4 31,53	27,1—30,1 29,15	30,9—33,5 32,38	28,5—31,4 29,48	29,0—33,4 31,08	26,5—29,4 28,12

Географическая изменчивость характеризовалась с точки зрения интенсивности, направленности и согласованности вариаций признаков. Для оценки общей интенсивности (диапазона) изменчивости был использован процентный показатель D , равный:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^n X_i^{(max)} - \sum_{i=1}^n X_i^{(min)}}{n} \cdot 100\%$$

где X_i — состояние i -го признака в j -й выборке, n — общее число выборок. Локальная интенсивность оценивалась с помощью индекса клины I_c (Россолимо, 1975). Для удобства работы с цифрами значения индекса умножались на 10^5 . Направленность характеризовалась словесно с помощью терминов, предложенных рядом авторов (Nuxley, 1939; Терентьев, 1961; Долгов, 1966). Графически направленность иллюстрировалась с помощью изолиний; за шаг изолинии был принят 1% от средневидовой величины данного признака. Число изолиний между соседними точками определялось методом линейного интерполирования. Согласованность географической изменчивости признаков исследовалась с помощью корреляционного анализа, для чего вычислялся коэффициент географической корреляции R_g (Россолимо, Павлинов, 1977).

Для изучения связи между географической изменчивостью и градиентом среды отдельные выборки характеризовались с помощью «точечной геометрической модели» черепа \bar{x}_p (Россолимо, 1979). В качестве индикаторов общего градиента среды рассмотрены: среднегодовое количество осадков, среднеянварская и среднеиюльская температуры (данные взяты из книги Давыдовой и др., 1966). Анализ отдельных факторов, а не гидротермического коэффициента (Даждо, 1975) позволяет исследовать их влияние на географическую изменчивость дифференцированно. Для статистической обработки материала использован дисперсионный анализ трехфакторных неравномерных комплексов распределения показателя \bar{x}_p (Плохинский, 1961). Для каждого климатического параметра, их сочетаний, а также для «случайного» фактора U вычислялось абсолютное F - и относительное f -влияние. В соответствии с применяемой методикой, в fZ -фактор входят все те параметры системы вид — среда, влияние которых на географическую изменчивость вида не связано с климатическим градиентом.

Для изучения таксономической структуры вида были исследованы закономерности межпопуляционных фенотипических отношений. С этой целью вычислялся коэффициент эвклидовой дистанции d_p (Sneath, Sokal, 1973) по формуле:

$$d_{p(i,k)} = \sqrt{\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_{kj})^2}$$

где

$$d_{i,k} = \frac{x_{i,k(i)}}{\sum_{i,k} x_{i,k(i)}} \times 100,$$

/ и & — выборки. Использование в качестве показателя \bar{X}_j относительной величины признаков весьма удобно в связи с тем, что полученные таким образом значения $d_{i,k}$ сопоставимы для всех видов, независимо от абсолютной величины признаков, их характеризующих. Фенограмма строилась методом кластер-анализа невзвешенных пар групп с использованием арифметической средней (UPGMA — см. Sneath, Sokal, 1973).

Размах (в %) географической изменчивости признаков черепа соболя достигает среднего уровня, одинаков у обоих полов.

Характеристика географической изменчивости

	Кондилобазальная длина	Длина мозговой камеры	Длина лицевой части	Ширина мозговой камеры	Лицевая ширина	Высота мозговой камеры
Самцы	12,20	11,29	11,72	9,01	14,50	9,26
Самки	12,86	13,11	13,13	9,03	13,03	9,65

Различия между минимальными и максимальными величинами признаков составляют 9,01—14,50% у самцов и 9,65—13,13% у самок. Наименее изменчивы у тех и у других ширина и высота мозговой камеры, наиболее изменчивы у самцов лицевая ширина, у самок длина лицевого и мозгового отделов. Диапазон варьирования кондилобазальной длины у обоих полов оказывается промежуточным между крайними значениями.

Локальная интенсивность в среднем невелика, значения индекса клины составляют от нуля до 0,278. Различия интенсивности изменений отдельных признаков могут как отсутствовать, так и быть весьма существенными. Например, на юго-западе Алтая для кондилобазальной длины, длины мозговой камеры и ее ширины у самцов значения ρ_c составляют соответственно 0,244, 0,244 и 0,058. Средние значения индекса клины (рассчитанные для данной пары соседних выборок по всей совокупности признаков) подвержены существенной и вполне закономерной географической изменчивости (рис. 1). Прежде всего, выделяются обширные зоны относительной стабилизации величин признаков, где значения ρ_c не превышают 0,020. У самцов это Западная Сибирь, запад междуречья Енисея и Лены, юг Якутии и север Приамурья. У самок области со столь слабой изменчивостью признаков еще более обширны, охватывая почти всю Западную и Восточную Сибирь, Забайкалье,

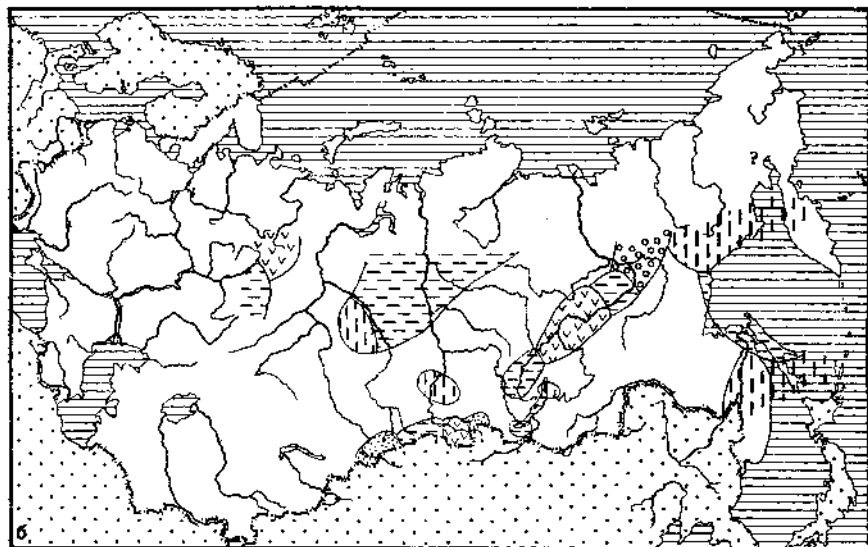
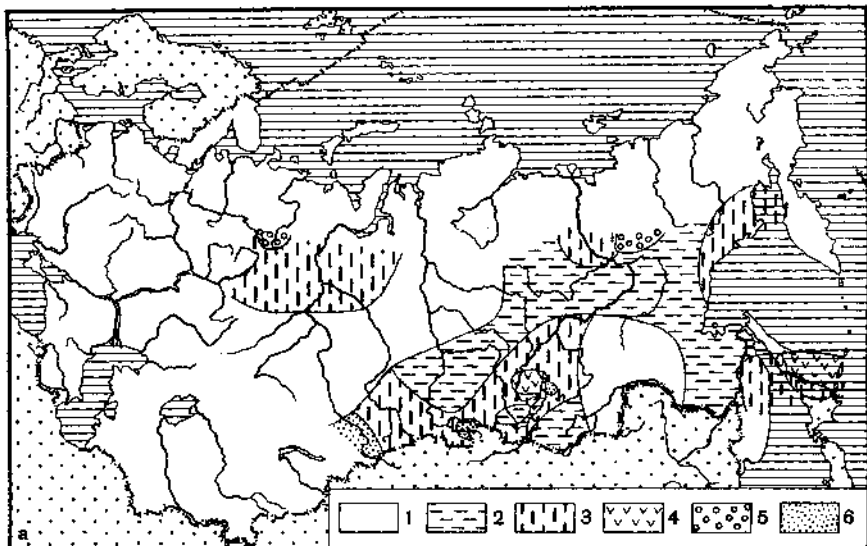


Рис. 1. Интенсивность географической изменчивости признаков черепа соболя (а — самцы, б — самки). Область со средними значениями индекса клины:
 $i < 0,020$; 2 — $0,020-0,040$; 3 — $0,040-0,060$; 4 — $0,060-0,080$; 5 — $0,080-0,100$; 6 — $> 0,100$

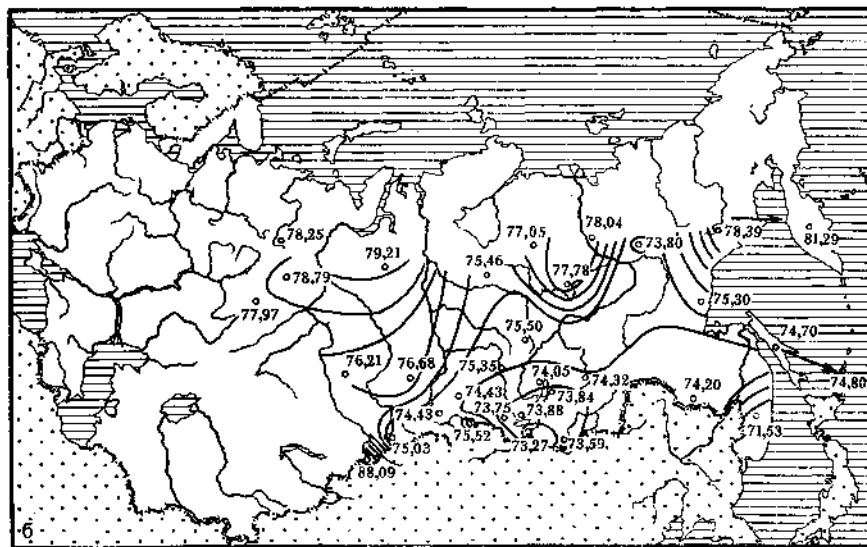
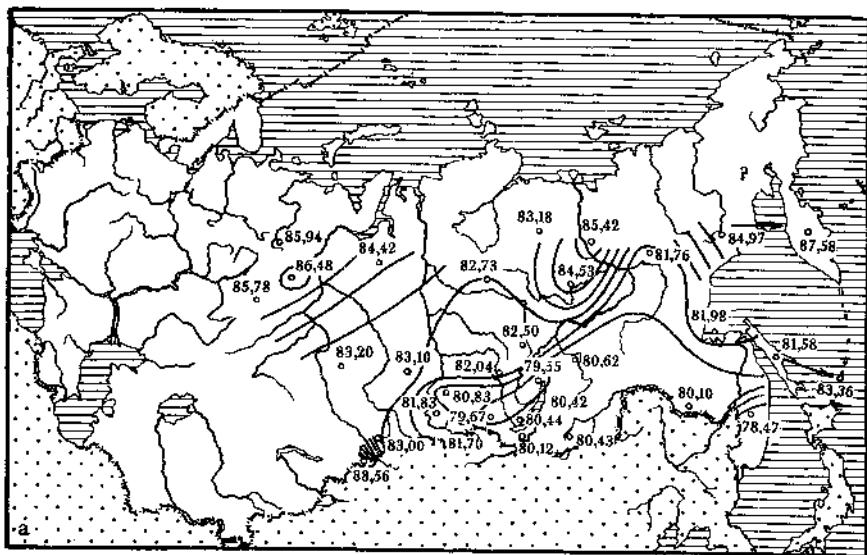


Рис. 2. Направленность географической изменчивости кондилобазальной длины черепа соболя (а — самцы, б — самки). Цифры — средневыворочные значения признака, линии — изофены

юг Якутии, Приамурье и юг Охотского побережья. Зона несколько более интенсивной изменчивости (f_c составляет 0,020—0,040) у самцов простирается широкой полосой от Енисея севернее Байкала до Охотского побережья. У них же для юга Западной и Восточной Сибири характерны зоны с умеренно интенсивной изменчивостью (индекс клины от 0,040 до 0,060). У самок области с такими значениями индекса клины (0,020—0,060) весьма незначительны, закономерности их распределения по ареалу сходны с таковыми, отмеченными у самцов. У обоих полов зоны с наиболее интенсивной изменчивостью ($f_c > 0,060$) приурочены главным образом к периферийной части ареала.

Направленность географической изменчивости признаков черепа соболя выражена достаточно четко (рис. 2), причем низкая интенсивность вариаций признаков в центральных областях ареала не препятствует фиксации последовательных геоклинальных тенденций. От области с наименьшими размерами (Приморье) происходит последовательное «веерообразное» увеличение размеров во всех направлениях — западном, северном и восточном. Популяции, характеризующиеся средними размерами черепа, населяют Якутию, юг Восточной и Западной Сибири, Забайкалье. Соболя более крупных размеров встречаются на крайнем западе ареала, в северо-восточной части Сибири и на Курилах. Наиболее крупными размерами характеризуются звери с юго-западного Алтая и Камчатки. Наравне с геоклинальными тенденциями географической изменчивости соболя присущи мозаичные колебания и микроклинальные изменения признаков, территориально приуроченные к горным областям юга западной Сибири. Наконец, в центральной части ареала, как отмечено выше, существует зона относительной стабилизации. Таким образом, в направленности географической изменчивости соболя, как показывает картина изофен, основу составляют хорошо выраженные генеральные тенденции, охватывающие значительные области ареала, т. е. макроклины. Поскольку такие клины характеризуются различным направлением, географическую изменчивость признаков черепа соболя можно охарактеризовать как поликлинальную.

Согласованность вариаций краниологических признаков весьма высока. Значения коэффициентов географической корреляции колеблются в пределах 0,57—0,97, будучи достоверными при уровне значимости 0,01 (табл. 2). Наиболее согласованна изменчивость кондилобазальной длины, длины лицевого и мозгового отделов ($R_g > 0,80$). Наименее сходно варьирование с прочими признаками ширины мозговой камеры у самцов и лицевой ширины у самок ($R_{gZO}, 80$).

Географическая изменчивость размеров черепа соболя в большой степени связана с градиентом макроклимата (табл. 3). Абсолютное влияние климатических факторов достигает 88,6—149,3, относительное—89,0—90,9%. Следовательно, роль каких-либо факторов, не связанных с общим климатическим градиентом среды,

Таблица 2

Коэффициенты географической корреляции R_g признаков черепа соболя.
Правый угол — самцы, левый угол — самки

Признаки	Кондило- базальная длина	Длина мозговой камеры	Длина лицевой части	Ширина мозговой камеры	Лицевая ширина	Высота мозговой камеры
Кондилобазальная дли- на		0,916	0,969	0,617	0,767	0,807
Длина мозговой камеры	0,971		0,819	0,645	0,737	0,741
Длина лицевой части	0,949	0,854		0,603	0,738	0,787
Ширина мозговой ка- меры	0,783	0,804	0,702		0,684	0,629
Лицевая ширина	0,682	0,698	0,648	0,568		0,764
Высота мозговой каме- ры	0,762	0,781	0,658	0,788	0,604	

Таблица 3

Абсолютное F - и относительное f -влияние факторов макроклимата на географическую изменчивость размеров черепа соболя. A — среднегодовое количество осадков, B — среднеиюльская температура, C — среднеянварская температура, U — неучитываемые факторы

Факторы		A	B	C	AB	AC	BC	ABC	u
Самцы	F	10,18	2,54	44,96	2,80	17,38	1,91	0,85	8,01
	f	11,48	2,86	50,72	3,15	19,60	2,15	0,95	9,09
Самки	F	41,82	6,73	54,50	4,10	15,30	10,46	0	12,30
	f	28,01	4,51	36,50	2,74	10,25	7,00	0	10,99

незначительна (f_u не превышает 11%). Наибольшее влияние — три четверти от суммарного — оказывают зимняя температура и, в меньшей степени, количество осадков: $f_A = 11,48-28,01\%$, $f_C = 36,50-50,72$, $f_{AC} = 10,25-19,60\%$. Градиент летней температуры на географическую изменчивость черепа соболя практически не воздействует: f_B , f_{AB} , f_{BC} составляют от **2,15** до **10,25%**. Характер реакции размеров черепа на градиент зимней температуры весьма своеобразен (рис. 3). Максимальных размеров соболей достигает как в наиболее теплых, так и в наиболее холодных участках ареала. Средними и минимальными размерами характеризуются соболя, населяющие области с умеренными зимними температурами. Таким образом, географическая изменчивость размеров соболя в наибольшей степени соответствует экогеографическому правилу «двойного оптимума». Сравнение наших данных с выводами Г. И. Монахова (1976) еще раз убедительно показывает, что

распространенный способ сопоставления географической изменчивости видов не с градиентом факторов среды, а с географическими координатами не всегда приводит к верному заключению.

Для объяснения характера географической изменчивости соболя и ее сопряженности с климатическими факторами отметим следующее. Данный вид населяет обширную площадь, характеризующуюся крутым градиентом климатических условий, прежде всего зимней температуры (в среднем от -4 до -40°) и осадков (от 100 до 1000 мм в год). Среднеиюльские же температуры умеренны по всему ареалу, изменяясь от 4 –Ю до 4 – 20° . Соболь не способен выравнять градиент среды обитания за счет каких-либо эффективных экологических приспособлений (Чернов, 1975; Россолимо, 1979), реагируя на него в «полном объеме». Сравнение исследуемого вида с другими совместно с ним обитающими и характеризующимися эффективными защитными адаптациями экологического плана (белка, бурндук, красная полевка) показывает, что соболь отличается от них более высокой зависимостью от климатического градиента. У трех названных видов абсолютное влияние климатических факторов составляет в единицах Sf от 31 до 81, их относительное влияние — 76–81% (Россолимо, 1979). В соответствии с этим общая интенсивность и выраженность клинальных тенденций у соболя выше, чем у трех других. Так, у красной полевки в изменчивости преобладают мозаичные элементы, у бурндука и белки — микроклинальные; средний диапазон географической изменчивости их краниологических признаков не превышает 10% (Россолимо, 1979). Напротив, с соболем по характеру реакции на климатический градиент и по особенностям географической изменчивости более сходен заяц-беляк. У этого вида, лишенного как и соболь, специальных защитных экологических адаптации, абсолютное влияние климатических факторов в сумме составляет 228, относительное — 88%. Примечательно, что у зайца-беляка, так же как и у соболя, географическая изменчивость размеров черепа в таежной зоне связана в большей степени с зимней температурой. Диапазон географической изменчивости зайца-беляка составляет для отдельных признаков 11–16%, варьирование, так же как у соболя, поликлинальное.

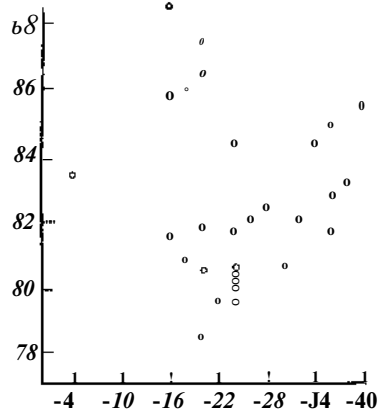


Рис. 3. Соотношения между географической изменчивостью кондилобазальной длины черепа самцов соболя (ордината) и градиентом среднеянварской температуры (абсцисса)

Данные по географической изменчивости соболя подтверждают выводы, полученные при изучении других видов (Россолимо, 1979, 1979а). Характер географической изменчивости размеров черепа (видимо, и размеров тела вообще) в основном определяется особенностями взаимодействия видов со средой. У млекопитающих, лишенных экологических защитных адаптации, в географической изменчивости преобладают макроклинные тенденции, соответствующие генеральному градиенту факторов макроклимата. При этом варьирование признаков главным образом связано с факторами среды, которые в области распространения вида характеризуются наиболее крутым градиентом. Значение любых «нейтральных» (т. е. не связанных с процессом адаптации вида к варьирующей среде) факторов в качестве механизмов регуляции географической изменчивости невелико.

Что касается частных закономерностей географической изменчивости соболя, направления вариаций признаков, их причины далеко не ясны. В настоящее время мы можем лишь предполагать, опираясь на полученные данные, что причины формирования этих аспектов географической изменчивости также необходимо искать в реакции вида на факторы среды.

Завершая общую характеристику географической изменчивости черепа соболя, необходимо отметить, что самцы и самки, несмотря на значительный половой диморфизм в размерах, варьируют на территории очень сходно. В этом убеждает как сопоставление уже изложенных данных, так и элементарные расчеты: вычисленный для самцов и самок коэффициент R_g по характеристике \bar{x}_p очень высок, будучи равным 0,96. Сходна у обоих полов и реакция на климатический градиент. Эти выводы имеют определенное значение для понимания природы полового диморфизма, который в настоящее время не поддается четкой трактовке с позиций адапциогенеза (Glucksman, 1974). Если считать, что принцип экологической детерминации уровней специфичности географической изменчивости (Россолимо, 1977) применим не только к отдельным видам, но и к любым другим эколого-физиологическим единицам (способным к географической изменчивости), — а самцы и самки несомненно являются таковыми, — можно предположить, что дивергенция полов не затрагивает всего того большого числа факторов среды, с которыми связана географическая изменчивость соболя.

Подвидовая система

Внутривидовая таксономическая дифференциация соболя исследовалась достаточно интенсивно. Существующая в настоящее время система подвидов разработана главным образом С. И. Огчевым (Ognev, 1925; Огнев, 1931), Б. А. Кузнецовым (1941), а также В. В. Тимофеевым и В. Н. Надеевым (1956). В других работах (напр., Бобринский и др., 1944; Ellerman, Morrison-Scott

1946; Новиков, 1956; Громов и др., 1963; Гептнер и др., 1967) в основном повторялись выводы более ранних исследований. Однако, по справедливому замечанию В. Г. Гептнера (Гептнер и др., 1967), предложенные подвидовые формы отражали не столько внутривидовые таксоны, сколько представления охотоведов и товароведов о кряжах. Недавняя попытка ревизии внутривидовой систематики соболя (Монахов, 1976) скорее запутала, чем прояснила картину, поскольку указанный автор исходил из неверных предпосылок о причинах формирования географической изменчивости этого вида, трактуя ее по правилу Рейнинга и ошибочно считая центром возникновения соболя юго-восток Азии. Кроме того, Г. И. Монахов неверно трактовал некоторые принципиальные положения Международного кодекса зоологической номенклатуры, 1966 (например, ст. 23). Учитывая это, мы сочли необходимым провести ревизию таксономической структуры соболя в пределах территории СССР.

Анализ фенотипических отношений между исследованными выборками (из-за ограниченного объема статьи ковариансная матрица не приводится) показал, что морфологическая дифференциация соболя по комплексу краниологических признаков выражена не очень значительно. Величины d_i не превышают единицы, тогда как для таких видов, как лиса, сибирский лемминг, серый хомячок, соответствующий коэффициент достигает 2—3 (в тех же единицах измерения — ориг. данные). Тем не менее на фенограмме (рис. 4) можно выделить несколько фенонов (*sensu* Sneath, Sokal, 1973), обозначенных буквами А, Б, В и Г. Фенон В объединяет зверей довольно крупных размеров, населяющих западные, северные, северо-восточные и, отчасти, восточные участки видового ареала. Фенон А включает выборки со средними размерами черепа из центральной и отчасти северной областей ареала. Фенону Б соответствует объединение соболей с наиболее мелкими размерами, распространенными на юге и юго-востоке СССР. Наконец, в фенон Г входят соболя юго-западного Алтая и Камчатки, отличающиеся наиболее крупными размерами.

Очевидно, что структура приведенной фенограммы не является таксономическим делением соболя в «готовом» виде. Она отражает лишь общие тенденции сходства-различия выборок по краниологическим признакам и нуждается в последующей интерпретации с точки зрения принципов таксономии. Прежде всего, при определении подвида необходимо учитывать не только фенотипические, но также и пространственные отношения между популяциями. Для того чтобы фенон можно было трактовать как подвид, необходимым условием является его территориальная целостность, поскольку подвид характеризуется вполне определенным ареалом. Сказанное относится к фенону Г, который несмотря на фенотипическую однородность нельзя считать одним подвидом. Выборки, входящие в него, представляют противоположные части ареала вида. В известной степени это справедливо для фенона В.

Кроме того, при решении вопроса: подвид — не подвид необходимо привлекать дополнительную информацию, которую по тем или иным причинам нельзя было включить кластер-анализ. Так, сахалинская популяция, сходная по краниологическим показателям с

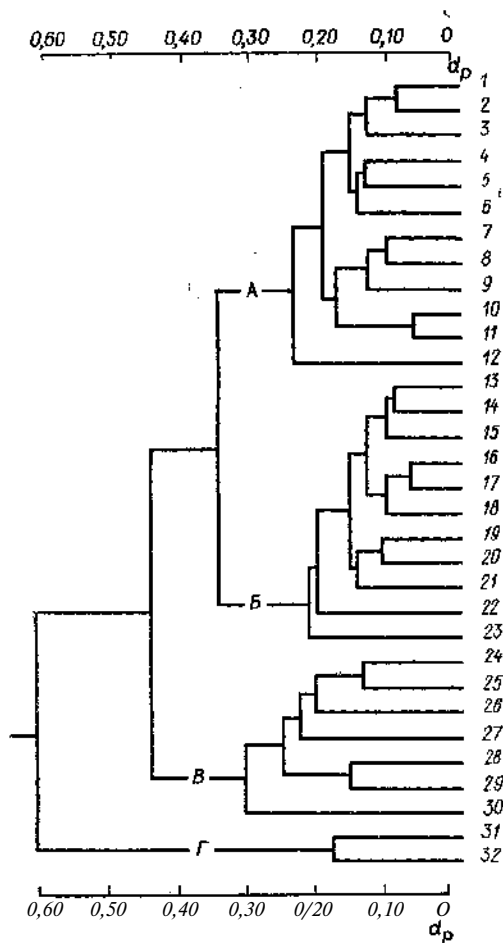


Рис. 4. Фенограмма, отражающая фонетические отношения между выборками соболя, вычисленные по шести краниологическим признакам. Л—Г — обозначения фенонов

1 — Западный Саян; 2 — Приангарье; 3 — верховья Нижней Тунгуски; 4 — северо-восточный Алтай; 5 — верховья Малого Енисея; 6 — центральная Эвенкия; 7 — Васюганье; 8 — Чулым; 9 — верховья Оленька; 10 — верховья Яны; 11 — верховья Май; 12 — среднее течение Вилюя; 13 — запад Восточного Саяна; 14 — Хамар-Дабан; 15 — Потомское нагорье; 16 — восток Восточного Саяна; 17 — северо-западное Прибайкалье; 18 — северо-восточное Прибайкалье; 19 — южное Забайкалье; 20 — Буряя; 21 — о-в Сахалин; 22 — Сихотэ-Алинь; 23 — Баргузинский заповедник; 24 — верховья Пура; 25 — верховья Колымы; 26 — Якутия, Жиганск; 27 — Зауралье; 28 — Печорский заповедник; 29 — Свердловская область; 30 — о-в Итуруп; 31 — юго-западный Алтай; 32 — Камчатка

другими из фенона Б, резко отличается от них по окраске (см. ниже). Это позволяет придать ей статус отдельного подвида.

Полученные нами данные, а также материалы по географической изменчивости окраски (Монахов, 1976) позволяют предположить следующую таксономическую структуру соболя. Первоописания таксонов см. Гептнер и др., 1967. При характеристике подвида приводятся средние для выборки значения кондилобазальной длины черепа и балл окраски по семибалльной системе.

Martes (Martes) zibellina Linnaeus, 1758

nom. inc. loc:

- 1855. *Mustela zibellina* var. *asiatica*, Brandt.
- 1855. *M. zibellina* var. *alba*, Brandt.
- 1855. *M. zibellina* var. *fusciflavescens*, Brandt.
- 1855. *M. zibellina* var. *Ochracea* seu *ferruginea*, Brandt.
- 1855. *M. zibellina* var. *maculata*, Brandt.
- 1855. *M. zibellina* var. *asiatica rupestris*, Brandt.
- 1855. (*M. zibellina* var. *asiatica*) *sylvestris*, Brandt.

Группа *zibellina*.

M. (M.) z. zibellina Linnaeus, 1758.

1758. *Mustela zibellina*, Linnaeus.

Размеры крупные: самцы 84,42—86,48, самки 77,97—79,21. Окраска очень светлая: 1,31—1,78. Распространение: Печора, Урал, Зауралье, север междуречья Оби и Енисея.

M. (M.) z. subsp?

Размер, как у предыдущего подвида: самцы 84,97—85,42, самки 78,04—78,39. Окраска очень темная: 3,31 для верховьев Колымы. Распространение: крайний северо-восток ареала (низовье Лены, Колыма, возможно, Анадырский край).

Замечания. Аборигенный соболь весь или почти весь был выбит к началу XX столетия и, вероятно, не сохранился в коллекциях. По реконструкции П. А. Тавровского (1958; Тавровский и др., 1971) колымский соболь был весьма крупным и темным. Тем более примечательно, что мелкий бурейнский соболь, акклиматизированный на северо-востоке ареала несколько десятилетий назад, достиг таких же крупных размеров, какие предполагаются для аборигенных, сохранив темную окраску. Описываемый соболь, в равной степени отличается как от камчатского, так и от более южного. Таксономический статус в настоящее время не ясен из-за отсутствия материала по крайнему северо-востоку (Анадырь).

Группа *princeps*,

M. (M.) z. yenisseensis Ognev, 1925.

1925. *Martes zibellina yenisseensis*, Ognev.

1941. *Martes zibellina tungussensis*, Kusnetzov.

1947. *Martes zibellina aliaica*, Jurgenson.

1955. *Martes zibellina tomensis*, Timofeev et Nadeev.

1955. *Martes zibellina angarensis*, Timofeev et Nadeev.

1955. *Martes zibellina ilimpiensis*, Timofeev et Nadeev.

Размеры средние: самцы 81,33—83,18, самки 74,43—77,05. Окраска варьирует от довольно светлой (2,10—2,16) на юго-западе ареала до темной (2,92—2,98) на востоке ареала. Распространение: Западно-Сибирская низменность предположительно южнее 60° с. ш., Алтай, Западный Саян, междуречье Енисея и Лены

(кроме Восточного Саяна и сев. Прибайкалья), северо-восток (верховья Май) и восток Якутии, Охотское побережье.

M. (M.) z. princeps Birula, 1922.

1922. *Mustela zibellina princeps*, Birula.

1922. *Mustela zibellina* var. *baicalensis*, Dybowsky (nom. nud.).

1922. *Mustela zibellina* var. *amurensis*, Dybowsky (nom. nud.).

1925. *Martes zibellina sajanensis*, Ognev.

1941. *M(artes) z(ibellina) sahalinensis arsenjevi*, Kusnetsov.

1941. *M(artes) z(ibellina) sahalinensis schantaricus*, Kusnetsov.

1955. *Martes zibellina obscura*, Timofeev et Nadeev.

1956. *M(artes) z(ibellina) jakutensis*, Novikov.

Размеры мелкие: самцы 78,77—80,83, самки 71,53—74,43.

Окраска темная или очень темная: от 2,49—2,74 на Восточном Саяне до 3,29—3,34 в Прибайкалье и Приамурье. Распространение: Восточный Саян, Прибайкалье, Забайкалье, юг Якутии, Амур, предположительно Шантарские о-ва. Последние включены в ареал подвида по указанию В. Г. Гептнера (Гептнер и др., 1967) об обитании на Шантарах весьма темных соболей, более темных, чем на Сахалине и прилежащих с севера материковых участках видового ареала.

M. (M.) z. sahalinensis Ognev, 1925.

1925. *Martes zibellina sahalinensis*, Ognev.

Размеры несколько крупнее, чем у предыдущего подвида: самцы 81,58, самки 74,70. Окраска довольно темная (2,50), однако светлее, чем у соседних шантарских и материковых соболей. Выделение сахалинского соболя в качестве отдельного подвида обосновано тем, что данная популяция «нарушает» общую тенденцию потемнения окраски соболя в восточном направлении.

Группа *averini*.

M. (M.) z. averini Bazhanov, 1943.

1943. *Martes zibellina averini*, Bazhanov.

Размеры очень крупные: самцы 88,56, самки 81,09. Окраска темная — 2,80. Распространение: юго-запад, Алтай.

Группа *kamtschadalica*.

M. (M.) z. kamtschadalica Birula, 1918.

1918. *Mustela zibellina kamtschadalica*, Birula.

1922. *Mustela zibellina* var. *kamtschatica*, Dybowsky (nom. nud.).

Размеры очень крупные: самцы 87,58, самки 81,29. Окраска темная — 2,80. Распространение: Камчатка. Принадлежность к этому подвиду анадырских соболей сомнительна.

M. (M.) z. subsp. inc. sed.

1844. *Muslela brachyura*, Temminck.

Размеры средние: самцы 83,36, самки 74,80. Окраска довольно темная — 2,74. Распространение: о-в Итуруп.

Замечания. Таксономический статус и номенклатура южно-курильского соболя неясны. Возможно, его следует отнести к группе *melampus* — среднего размера и крупные соболя Японии и Кореи, характеризующиеся довольно светлой окраской. Во всяком случае, непосредственные генетические связи с приморским соболем и тем более камчатским, как предполагает Е. Андерсон (Anderson, 1970), более сомнительны. Что касается наименования, то В. Г. Гептнер (Гептнер и др., 1967) не исключает возможности, что экземпляр, по которому была описана данная форма, происходит с Сахалина. В этом случае название *sahalinensis* является младшим синонимом *brachyura*, а форма соболя с о-ва Итуруп нуждается в переописании.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., «Советская наука», 1944.
- Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б. Млекопитающие Советского Союза, т. 2, ч. 1. М., «Высшая школа», 1967.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. Млекопитающие фауны СССР. Определители по фауне СССР, вып. 82. М.—Л., Изд. ЗИН АН СССР, 1963.
- Давыдова М. И., Каменский А. И., Неклюкова Н. П., Тугшинский Г. К. Физическая география СССР. М., «Просвещение», 1961.
- Дажо Р. Основы экологии. М., «Прогресс», 1975.
- Долгов В. А. О некоторых закономерностях географической изменчивости млекопитающих. «ДАН СССР», т. 171, 1966, № 5.
- Еремеева К. М. Географическая изменчивость окраски соболя.— «Труды Моск. пушно-мех. ин-та», т. 3. М., «Заготиздат», 1952.
- Кузнецов Б. А. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР. «Труды Моск. зоотех. ин-та», вып. 1. М., 1941.
- Монахов Г. И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР. «Труды ВНИИ охот, хоз-ва и звероводства», вып. 26. Киров, 1976.
- Насимович А. А. (ред.) Соболя, куницы, харза. М., «Наука», 1973.
- Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. Определители по фауне СССР, вып. 62. М.—Л., Изд. ЗИН АН СССР, 1956.
- Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии, т. 2. М.—Л., Гиз, 1931.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, СО АН СССР, 1961.
- Россолимо О. Л. К методике сравнительного изучения географической изменчивости млекопитающих. Индекс клины.— «Зоол. журн.», т. 59, вып. 9, 1975.
- Россолимо О. Л. Экологический анализ сходства географической изменчивости видов.— «Экология», 1977, № 3.
- Россолимо О. Л. Географическая изменчивость, градиент среды и адаптивная организация млекопитающих. Сб. трудов зоол. музея Моск. ун-та, 1979, т. 18.
- Россолимо О. Л. Очерк географической изменчивости черепа зайца-беляка. Сб. трудов зоол. муз. Моск. ун-та, 1979 а, т. 18.
- Россолимо О. Л., Павлинов И. Я. К методике сравнительного изучения географической изменчивости млекопитающих. Корреляционный анализ сходства географической изменчивости признаков и видов. — «Зоол. журн.», т. 61, вып. 3, 1977.
- Тавровский В. А. Некоторые вопросы географической изменчивости соболя и систематическое положение соболей в Якутии. — «Труды Ин-та биол. ЯФ АН СССР», М., 1959, вып. 6.

- Тавровский В. А., -Егоров О. В., Кривошеев В. Г. и др. Млекопитающие Якутии. М., «Наука», 1971.
- Терентьев П. В. Микроклины как форма адаптации.— «Труды ленинградск. о-ва естествоисп.», т. 72, вып. 1, 1961.
- Тимофеев В. В., Надеев В. Н. Соболь. М., Заготиздат, 1956.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., «Мысль», 1975.
- Anderson E. Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae).—«Acta zool. fenn.», 1970, N 130.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals: 1758—1946.—«Tr. Brit. Mus.» (Nat. Hist.), L., 1946.
- Glucksmann A. Sexual dimorphism in mammals.—«Biol. Rev.», 1974, v. 49, N 4.
- Hinske G. Untersuchungen an schadeln von coyoten und fraglichen bastardpopulationen.—«Zool. Anz.», 1974, v. 192, Bd 1/2.
- Huxley J. S. dines: an auxiliary method in taxonomy. Bijdr. Diirk., 1939, vol. 27, N 491.
- Maguire B. A partial analysis of the niche.—«Amer. Natur.», 1967, vol. 101, N 922.
- Ognev S. I. Systematical review of the Russian sables.—«J. Mammal.», 1925, vol. 6, N 4.
- Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman & Co., San Francisco, 1973.