

УДК 599.742.41

БИВАРИАНТНОСТЬ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ СОБОЛЯ И ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ: ПОТОК ГЕНОВ ИЛИ ИНТРОГРЕССИЯ?

© 2024 г. В. Г. Монахов^a

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

Поступила в редакцию 08.06.2023 г.

После доработки 25.04.2024 г.

Принята к публикации 26.05.2024 г.

Выполнен сравнительный анализ размерной структуры 24 популяционных группировок соболя и лесной куницы по двум музейным пулам краинометрических данных: первый основан на комплексе из 17 стандартных признаков, а второй – на новом признаком Δ (“дельта”), предложенном нами для определения двух видов по черепу. Каждый пул содержит более 3 тыс. экз. Выявлены три группы признаков: четыре признака, по которым соболь всегда крупнее куницы; пять признаков, по которым куница в любой точке ареала превосходит соболя. Основная группа представлена 7 признаками с особым варьированием: в районах трансгрессии их значения больше у соболя, а в “чистых”, наоборот, – у лесной куницы. В районах гибридизации размерные параметры соболя увеличиваются, а у куницы, наоборот, уменьшаются, приводя к их частичной конвергенции. Каждый вид демонстрирует два варианта размерной структуры – один реализуется в аллопатрических группировках (у соболя размеры меньше), второй наблюдается в районах симпатрии (соболь, наоборот, крупнее), но сближение параметров неабсолютное – статистически значимые различия в размерах между видами сохраняются. Описанный феномен бивариантной размерной структуры, скорее всего, – результат ограниченной интровергессии в зоне симпатрии. Для признака Δ выявлен высокий, превышающий обычные значения в 3–4 раза, уровень межполовых различий: 28% – у куницы и 30.5% – у соболя. Куница по этому измерению превосходит соболя на 33–36%.

Ключевые слова: куница лесная, соболь, межвидовые сравнения, размеры черепа, феногеография, симпатрия, аллопатрия

DOI: 10.31857/S0367059724060069 EDN: VYISFL

Взаимоотношения видов в зонах совместного обитания – интересный и малоизученный аспект экологии. Особенно актуальны такие данные для видов-двойников, сходных по морфологии и образующих при скрещиваниях гибридные вариации. Сказанное в полной мере относится к двум представителям рода *Martes* – соболю и лесной кунице, которые на значительных пространствах Евразии образуют несколько зон наложения ареалов. Соболя и куницу, как имеющих значительное фенотипическое сходство [1, 2], считают видами-двойниками [3, 4]. Оба вида относятся к сестринской группе голарктических *Martes*, в которую входят также американская куница *Martes americana* и японская куница *Martes melampus* [5, 6]. Недавние исследования [7] подтвердили не только фенотипическое сходство, но и генетическую близость этих четырех видов.

Ряд вопросов формирования фенетического облика популяций соболя и лесной куницы Приуралья, зоны трансгрессии ареалов рассмо-

трены в работах [1, 8–10]. В частности, В.Н. Павлинин [1] изучил групповое проявление отдельных фенетических признаков и общих размеров черепа, мехового покрова, бакулума у двух этих видов в ряде районов Урала в сравнении с предыдущими исследованиями. С разной степенью тщательности фенетическую структуру видов изучали многие исследователи [5, 11–18]. Однако напрямую размерные характеристики двух видов никто не сравнивал, преобладал в основном фаунистический уклон. Решая вопрос сравнения характеристик двух видов, нельзя обойтись без межвидовых тестов в уральской зоне их совместного обитания. В связи с экспансиеи в последние десятилетия лесной куницы на восток таких зон может появиться больше, поэтому сравнение двух сестринских видов приобретает дополнительную актуальность. Важность вопросу добавляет и высокое практическое значение соболя и куницы как экспортного пушнопромыслового ресурса фауны России.

Нами был предложен [19] краинометрический признак Δ (расстояние от посторбитального сужения до линии между заглазничными отростками в сагиттальной плоскости), который позволяет хорошо (с точностью 97.5–99%) идентифицировать по черепам лесную куницу и соболя. При такой верификации для каждого черепа определяются величины трех измерений: ширины заглазничного сужения, лицевой длины и признака Δ . В процессе изучения мы обратили внимание на своеобразие формирования любой части черепа в онтогенезе двух видов. В частности, у них зафиксированы противоположные тренды соотношения заглазничной ширины и признака Δ [19, с. 1301].

Настоящая работа посвящена анализу трех измерений черепа [19], однако сравниваются и новые выборки. Основная задача – нахождение специфики варьирования возможно большего числа признаков у двух видов рода *Martes*, для чего дополнительно привлекли сведения из собственных видовых краинометрических баз данных. Кроме того, по результатам измерений пытаемся сравнить размерные параметры представителей двух видов в разных частях ареалов. При дальнейших сравнениях попытаемся выяснить, имеются ли различия в строении фронтальной части черепа (либо других признаков) у соболей и куниц в районах совместного (смешанного) обитания, где возможна их гибридизация, и в “чистых” районах ареала, где нахождение особей другого вида исключено. Исходя из типологической концепции вида за нулевую гипотезу приняли отсутствие фенотипических различий у особей в разных частях ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Краинометрический материал по соболю Баргузинского хребта (53° с.ш., 109° в.д.) и лесной кунице из окрестностей г. Мелеуз Башкортостана (52° с.ш., 56° в.д.), изученный ранее ([19]), в данном исследовании был значительно увеличен. Были привлечены новые выборки этих видов из популяций, которые расположены вдали от уральской зоны трансгрессии из районов, считавшихся взаимно “чистыми” от альтернативного вида. Это были соболи хребтов Сихотэ-Алинь (Красноармейский р-н Приморского края; 45° с.ш., 135° в.д.) и Западный Саян (Курагинский р-н Красноярского края; 54° с.ш., 95° в.д.); бассейнов р. Пур (64° с.ш., 77° в.д.) Пуровского и р. Таз (65° с.ш., 84° в.д.) Красноселькупского районов ЯНАО, а также р. Вах (Нижневартовский р-н ХМАО; 62° с.ш., 81 – 83° в.д.). Выборки лесной куницы собраны на территории Свердловской обл.: Ниж-

не-Сергинского (56° с.ш., 59° в.д.) и Талицкого (57° с.ш., 63° в.д.) р-нов, а также Алтайского края (51 – 53° с.ш., 81 – 85° в.д.). Количество материала по выборкам приведено в табл. 1 и 2, а их расположение – на рис. 1. Вместе с выборками предыдущего исследования ($n = 585$; [19]) они составили объединенный пул ($n = 1570$, в том числе 835 самцов) “чистых” выборок, где обитают зверьки одного из двух видов. Большинство из этих группировок находятся на расстоянии 400 км и более от ближайшего участка границы ареала альтернативного вида (перемещения меченых соболей и куниц на расстояния более 330 км в литературе не описаны). Отдельного комментария заслуживают две популяционные группировки, которые не отвечают данному условию.

В Талицком р-не Свердловской области охотники издавна добывают куниц, за исключением пяти фактов поимок соболей в 2009 и 2014 гг. [20, 21]. В последующие годы подобных случаев не отмечалось. Позднее было проведено генотипирование 14 зверьков из окрестностей г. Талицы – все они оказались куницами, без следов гибридизации [22]. Мы считаем, что куницы в этом районе обитают в “чистых” популяциях.

Другая популяция лесной куницы образовалась при естественном заселении пустовавших угодий Кулундинской степи и ленточных боров в Алтайском крае. К настоящему времени куница населяет и правобережную часть края, и частично Салаирский кряж. На данный момент нет сведений о контактах куницы с соболем, обитающим в Горном Алтае и Кузнецком Алатау [23], чему препятствуют долины рек Кондома, Чумыш, Бенжерек.

В качестве тестовых привлекли выборки двух видов из ряда районов Приуралья, где возможны случайные заходы другого вида, а также из тех, где виды обитают совместно. Выборки соболя были получены из Свердловской области: Ивдельский (61° с.ш., 61° в.д.) и Таборинский (58° с.ш., 65° в.д.) районы; Ямalo-Ненецкого и Ханты-Мансийского АО: Березовский (Ятрия, 62° с.ш., 64° в.д.), Кондинский (60° с.ш., 66° в.д.), Сургутский (Юган, 60° с.ш., 75° в.д.) районы; Тюменской области: Уватский район (59° с.ш., 70 – 72° в.д.). Выборки лесной куницы происходили из Пермского края: Красновишерский (Вишера, 61° с.ш., 59° в.д.) и Кунгурский (57° с.ш., 57° в.д.) районы; Свердловской области: Шалинский (57° с.ш., 59° в.д.), Ирбитский (57.6° с.ш., 62.7° в.д.) и Тавдинский (58° с.ш., 65° в.д.) районы, окрестности городов Невьянск, Н. Тагил, Кушва, Верхотурье (Урал,

58° с.ш., 60° в.д.); Тюменской обл.: Уватский (59° с.ш., 68° в.д.) и Тобольский (58° с.ш., 67.6° в.д.) районы. Суммарно они составили пул выборок ($n = 2078$, см. табл. 1 и 2, рис. 1), где два вида могут контактировать либо обитают совместно.

Коллекционный материал в итоге составил 3648 экз.: 2347 экз. соболя (в том числе 1156 самцов) и 1301 экз. лесной куницы (включая 699 самцов), хранится в музее ИЭРиЖ УрО РАН. Исходная номенклатура образцов музейная. Другой исследуемый здесь пул данных для локалитетов, описанных выше (за исключением двух по кунице, по которым не удалось найти репрезентативных выборок – Вишера и Тавда), привлечен из собственных видовых баз данных по 17 краинометрическим признакам двух модельных видов *Martes*. Объем этого пула данных

составил 3087 животных – 2349 экз. (1253 самца) соболей и 738 экз. куниц (415 самцов, см. табл. 1 и 2). В качестве размерных характеристик зверьков из изученных популяционных группировок в табл. 1 и 2 приводятся средневыборочные значения КБД и признака Δ . Расчеты средних значений всех 17 признаков для каждого из вариантов размерной структуры видов приведены в Приложении (табл. S1 и S2).

Измерения всех признаков выполнены штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, признака Δ – по методу, описанному в работе [19]. Общеупотребительные признаки брали только со взрослых животных. Возраст определяли согласно методике В.В. Тимофеева и В.Н. Надеева [24] по расположению височных линий и сформированности сагиттального гребня. Описательные статистики

Таблица 1. Состав изученных выборок лесной куницы и их краинометрические характеристики по локалитетам

№ выборки	Самцы			Самки		
	<i>n</i>	КБД (<i>n</i> = 415)	Δ (<i>n</i> = 699)	<i>n</i>	КБД (<i>n</i> = 323)	Δ (<i>n</i> = 602)
		$X \pm SE/min-max$	$X \pm SE/min-max$		$X \pm SE/min-max$	$X \pm SE/min-max$
1. Мелеуз	53/148	81.98 ± 0.17/ 79.2–85.2	8.64 ± 0.08/ 6.4–11.3	37/147	75.25 ± 0.24/ 71.8–78.3	6.81 ± 0.07/ 5.0–10.2
2. Талица	22/104	83.13 ± 0.32/ 79.3–85.6	8.48 ± 0.11/ 6.1–11.3	18/93	76.85 ± 0.39/ 73.8–79.9	6.62 ± 0.09/ 4.5–9.2
3. Нижние Серги	35/49	82.02 ± 0.24/ 78.5–84.1	7.89 ± 0.15/ 6.3–10.8	17/28	74.45 ± 0.22/ 73.2–76.0	6.31 ± 0.14/ 5.0–8.1
4. Алтай	114/84	84.57 ± 0.14/ 81.6–89.1	9.95 ± 0.11/ 7.5–12.3	84/50	77.50 ± 0.16/ 72.3–81.9	7.92 ± 0.13/ 6.0–10.0
5. Урал	21/31	82.76 ± 0.48/ 79.4–86.3	8.12 ± 0.19/ 5.9–9.8	16/19	76.45 ± 0.42/ 73.4–79.6	6.19 ± 0.19/ 4.3–8.2
6. Ирбит	26/65	82.98 ± 0.41/ 76.8–87.2	8.35 ± 0.12/ 6.2–10.7	25/71	77.14 ± 0.27/ 73.7–79.5	6.59 ± 0.11/ 4.2–9.1
7. Тобол	23/27	82.93 ± 0.37/ 79.8–86.8	8.31 ± 0.26/ 5.3–10.8	26/33	76.92 ± 0.33/ 73.1–80.2	6.77 ± 0.16/ 4.7–8.7
8. Шаля	49/76	80.62 ± 0.26/ 77.3–85.0	7.84 ± 0.11/ 5.9–10.5	47/79	74.75 ± 0.28/ 70.7–78.6	6.32 ± 0.10/ 4.3–8.2
9. Кунгур	32/32	80.42 ± 0.27/ 77.9–85.6	7.97 ± 0.14/ 6.1–9.3	23/18	73.77 ± 0.44/ 70.8–78.7	6.49 ± 0.23/ 4.4–7.9
10. Вишера	–/15	н.д.	7.87 ± 0.34/ 5.5–10.8	–/13	н.д.	6.34 ± 0.24/ 4.8–7.6
11. Тавда	–/11	н.д.	7.71 ± 0.40/ 4.5–9.1	–/14	н.д.	6.57 ± 0.34/ 4.6–9.1
12. Уват	40/57	85.44 ± 0.30/ 82.4–89.1	8.65 ± 0.18/ 5.7–11.1	30/37	78.90 ± 0.44/ 74.6–86.8	6.82 ± 0.19/ 4.0–8.8
Итого		82.96 ± 0.11/ 76.8–89.1	8.39 ± 0.05/ 4.5–12.2		76.38 ± 0.13/ 70.7–86.8	6.65 ± 0.04/ 4.2–10.2

Примечание. н.д. – нет данных. Здесь и далее: КБД – кондилобазальная длина черепа; курсивом выделены аллопатрические районы. В колонке «*n*» в числителе объем пробы для КБД (*n* = 738), в знаменателе – для признака Δ (*n* = 1301)

Таблица 2. Состав изученных выборок соболя и их краниометрические характеристики по локалитетам

№ выборки	Самцы			Самки		
	n	КБД (n = 1253)	Δ (n = 1156)	n	КБД (n = 1096)	Δ (n = 1191)
		X ± SE /min–max	X ± SE /min–max		X ± SE /min–max	X ± SE /min–max
13. Баргузин	96/133	80.73 ± 0.17/ 73.9–85.2	5.31 ± 0.07/ 3.00–8.30	99/157	73.96 ± 0.17/ 69.1–78.3	4.10 ± 0.05/ 2.50–6.10
14. Сихотэ-Алинь	193/47	77.82 ± 0.12/ 73.8–82.1	5.91 ± 0.12/ 3.80–7.50	153/38	71.36 ± 0.12/ 68.6–75.8	4.39 ± 0.09/ 3.30–5.50
15. Западные Саяны	191/171	81.82 ± 0.13/ 76.9–86.6	6.01 ± 0.08/ 3.60–9.10	162/127	74.77 ± 0.12/ 70.2–78.9	4.61 ± 0.07/ 2.40–6.80
16. Пур	20/11	84.09 ± 0.34/ 81.3–86.5	7.13 ± 0.16/ 6.1–8.0	15/10	78.25 ± 0.37/ 75.8–80.5	5.41 ± 0.17/ 4.60–6.50
17. Вах	205/45	82.56 ± 0.12/ 78.1–86.9	6.23 ± 0.15/ 4.5–8.7	159/49	75.61 ± 0.14/ 71.1–79.8	4.73 ± 0.10/ 3.50–6.50
18. Таз	41/43	83.45 ± 0.28/ 79.4–86.9	6.95 ± 0.14/ 5.00–10.40	31/36	75.95 ± 0.20/ 74.0–78.6	5.28 ± 0.14/ 3.90–7.00
19. Ивдель	53/32	85.74 ± 0.18/ 80.2–89.6	6.60 ± 0.18/ 4.6–9.3	46/31	78.59 ± 0.16/ 73.1–83.4	5.05 ± 0.17/ 3.00–7.30
20. Конда	52/20	85.98 ± 0.24/ 79.6–90.0	7.77 ± 0.25/ 5.3–10.2	52/8	78.85 ± 0.23/ 73.7–82.0	6.15 ± 0.25/ 4.90–7.30
21. Табор	33/48	85.90 ± 0.42/ 80.9–91.9	7.21 ± 0.19/ 4.9–10.4	28/36	77.95 ± 0.39/ 72.9–81.5	5.68 ± 0.17/ 4.00–7.80
22. Ятрия	25/37	85.32 ± 0.32/ 82.3–88.9	6.71 ± 0.21/ 4.20–9.20	27/31	78.21 ± 0.34/ 73.9–81.2	5.36 ± 0.14/ 3.50–6.80
23. Уват	183/389	84.78 ± 0.14/ 77.6–90.3	6.60 ± 0.06/ 4.0–10.0	163/435	77.72 ± 0.11/ 73.4–81.6	5.04 ± 0.04/ 2.9–8.3
24. Юган	161/180	84.45 ± 0.14/ 75.9–88.5	6.48 ± 0.08/ 4.1–10.6	161/233	77.47 ± 0.13/ 72.6–84.2	5.03 ± 0.05/ 3.3–7.2
Итого		82.78 ± 0.09/ 73.8–91.6	6.37 ± 0.04/ 3.0–10.6		75.97 ± 0.08/ 68.6–84.2	4.88 ± 0.02/ 2.4–8.3

Примечание. В колонке «n» в числителе объем пробы для КБД (n = 2349), в знаменателе – для признака Δ (n = 2347).

получены в пакете Microsoft Works 9. Статистические сравнения выборочных средних выполнены с применением критерия Стьюдента [25], при котором число степеней свободы определяется по формуле:

$$k = N_1 + N_2 - 2,$$

где N_1 и N_2 – объемы сравниваемых выборок. Для выявления общих тенденций и закономерностей динамики, а также межгрупповых сравнений по пулу из 17 признаков использовали значение первой главной компоненты (1ГК) факторного анализа (пакет Statistica 8).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вначале были изучены данные по комплексу краниометрических признаков двух видов. Провели процедуры факторного анализа для всего комплекса

из 17 признаков для самцов и самок. По результатам расчетов выявили, что 1ГК значимо коррелирует со всеми 17 признаками и включает 88.1% объясняемой дисперсии, а 2ГК – лишь 7.9% (табл. 3). Таким образом, для характеристики общих размеров животных в группировках мы были вправе использовать собственное значение (factor score) 1ГК для самцов и самок [26]. Полученные значения 1ГК дают представление об общих размерах черепа во всех изученных выборках (табл. 4). Ожидаемо, что наименьшие размеры свойственны соболю Сихотэ-Алиня и куница Кунгура, а самыми крупными являются соболя Конды и Таборинского р-на и куницы Увата и Алтая. Часть признаков имеют в 1ГК нагрузки менее 0.9 – это длина слухового барабана (8), наибольшая ширина черепа (10), ширина хоан (12) и ширина слухового барабана (15). Признаки 8 и 15 также имеют высокие факторные нагрузки во 2ГК.

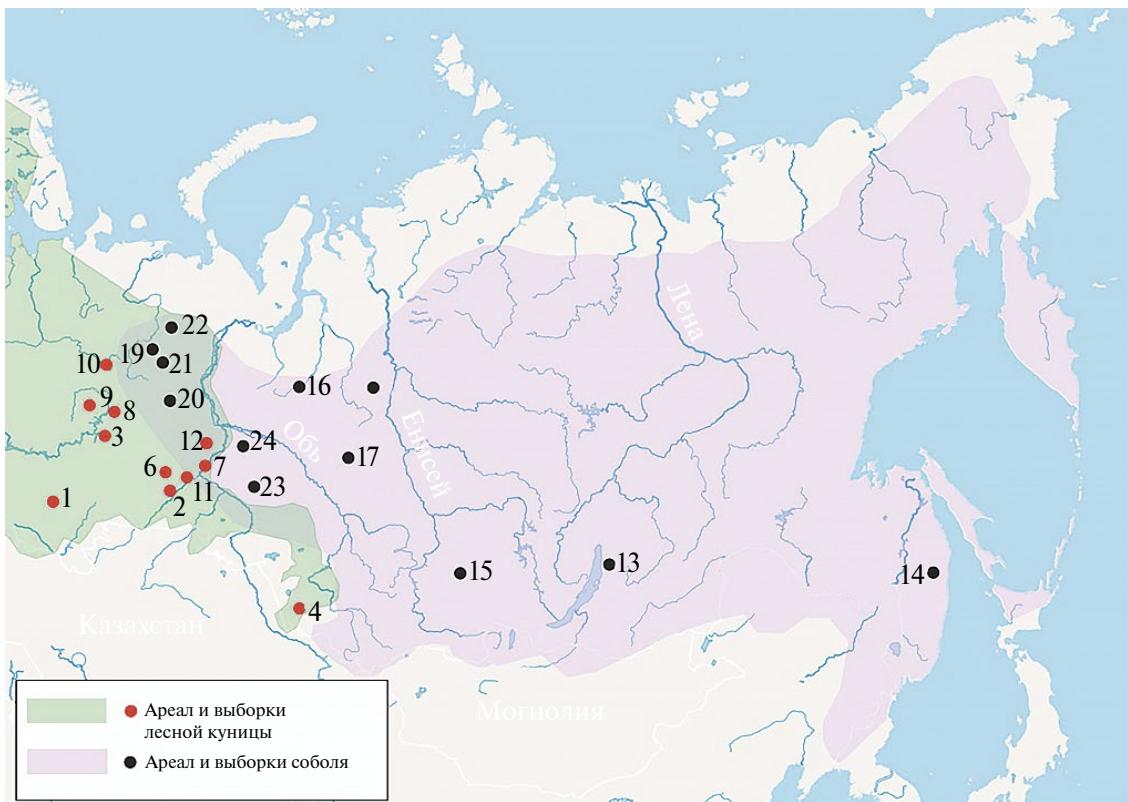


Рис. 1. Происхождение изученных выборок лесной куницы и соболя (схема – по: <https://www.iucnredlist.org/>). Номера выборок указаны в табл. 1 и 2.

На основании полученных данных можно ответить на следующий вопрос: какой из этих видов имеет более крупные размеры? Анализ средних характеристик по 17 признакам позволяет заключить, что самцы куницы крупнее по 9 признакам, самцы соболя – по 4, а по 4 признакам различия незначимы, по самкам – 12, 4 и 1 признаки соответственно (см. табл. 3). Соболь больше по следующим признакам: длина и ширина *bullae*, ширина мозговой капсулы и ширина мышцелков (признаки 8, 9, 11, 15). Обращает на себя внимание тот факт, что наибольшие различия (1.7–1.8 мм) в абсолютном выражении (см. табл. 3) фиксируются по признаку лицевой длины (5), немного уступает ему признак 6 (длина зубного ряда, 1.3–1.4 мм). Довольно сильны, около 1 мм, различия в пользу куницы в длине ряда коренных (7) и высоте в области межглазничного сужения (17).

Далее были проведены сопоставления средних размерных характеристик между группами “чистых” популяций (см. табл. 4) и из районов совместного обитания двух видов. Заметим, что на разделение ареала на участки по факту совместного или раздельного обитания соболя и куницы указывал еще В.Н. Павлинин [1] и привел ряд примеров нахождения признаков соболя у куниц из “чистых” районов обитания. Выявленные нами средние значения признаков показали, что в “чи-

стых” местообитаниях присутствуют мелкие соболи и крупные куницы, а в районах гибридизации, наоборот, мелкие куницы и крупные соболи.

Для выявления более подробной картины размерных соотношений рассмотрели значения каждого из 17 признаков в этих группировках. На рис. 2 представлены выявленные различия между одинаковыми половыми группами в указанных местообитаниях двух видов. Во всех случаях разности оказались статистически значимыми ($p < 0.01$), за исключением трех случаев, когда различия были близки к 0 (эти точки помечены на рис. 2 знаком «х», $p > 0.05$). Основная масса признаков в “чистых” и гибридных группировках проявляет противоположное варьирование (см. рис. 2), однако по промерам 5–7, 12, 17 куница превосходит соболя во всех сравнениях, а по признакам 8 и 15, наоборот, уступает.

Затем особенности размерной структуры двух видов были более подробно рассмотрены на примере 24 локалитетов с анализом трех параметров: лицевой длины, заглазничной ширины и признака Δ ($n = 3648$). Варьирование последнего признака у самцов и самок в изученных группировках отражено в табл. 1 и 2. Средние величины этого признака у куницы значительно превосходят показатели

Таблица 3. Факторные нагрузки ГК и различия в размерах черепа между соболем и лесной куницей

Краниометрические признаки	Факторные нагрузки		Различия между соболем и куницей, мм	
	1ГК	2ГК	между самцами	между самками
1. Основная длина	-0.993	-0.060	-0.30**	-0.62
2. Кондилобазальная длина	-0.992	-0.067	-0.18*	-0.42
3. Наибольшая длина	-0.995	-0.027	-0.58	-0.90
4. Длина мозговой части	-0.993	-0.072	-0.11*	0.01*
5. Лицевая длина	-0.917	0.353	-1.76	-1.82
6. Длина зубного ряда	-0.951	0.295	-1.41	-1.37
7. Длина ряда коренных зубов	-0.942	0.300	-0.98	-0.99
8. Длина слухового барабана	-0.852	-0.484	0.67	0.37
9. Ширина мозговой капсулы	-0.967	-0.129	0.18	0.15**
10. Наибольшая (мastoидная) ширина	-0.895	-0.237	0.02*	-0.19**
11. Ширина мышцелков	-0.935	-0.285	0.35	0.12
12. Ширина хоан	-0.884	0.388	-0.32	-0.34
13. Ширина между скуловыми отверстиями	-0.990	-0.049	-0.08*	-0.12
14. Ширина резцов	-0.940	0.235	-0.28	-0.32
15. Ширина слухового барабана	-0.787	-0.589	0.47	0.36
16. Наибольшая высота черепа	-0.955	0.029	-0.33	-0.30
17. Высота в области межглазничного сужения	-0.937	0.293	-0.96	-0.93

Примечание. Уровни значимости различий: * $p > 0.05$; ** $p < 0.05$; полужирный курсив – $p < 0.01$.

Таблица 4. Значения 1ГК для самцов и самок соболя и лесной куницы

<i>Martes zibellina</i>	Самцы	Самки	<i>Martes martes</i>	Самцы	Самки
Баргузин	0.28	-1.48	Мелеуз	0.79	-1.00
Сихотэ-Алинь	-0.39	-2.15	Талица	0.96	-0.69
Западные Саяны	0.65	-1.19	Нижние Серги	0.66	-1.11
Пур	1.05	-0.69	Алтай	1.50	-0.35
Vax	0.69	-1.07	Урал	0.68	-0.78
Taz	0.77	-1.10	Ирбит	0.82	-0.69
Ивдель	1.35	-0.50	Тобол	0.80	-0.79
Конда	1.54	-0.32	Шаля	0.31	-1.22
Таборы	1.56	-0.47	Кунгур	0.22	-1.46
Ятрия	1.26	-0.50	Уват	1.40	-0.30
Уват	1.21	-0.64			
Юган	1.12	-0.75			

соболя: у самцов – на 31.7%, а у самок – на 36.3%. По материалам предыдущей работы [19] в “чистых” группировках эти различия в пользу куницы были еще значительнее: 53.3% – у самцов и 62% – у самок. В табл. 5 приведены видовые средние для самцов и самок (по материалам данного сообщения) межполовые различия по признаку Δ : у куницы – 28%, у соболя – 30.5%. Во всех случаях показатели куницы значимо превосходят параметры для соболя ($p < 0.00001$). Выявлены различия в размерах

соболя и куницы в “чистых” и гибридных районах ареала – диаграммы рассеяния (рис. 3) для двух признаков наглядно демонстрируют сближение параметров размерной структуры между соболем и лесной куницей в районах трансгрессии.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оба вида в пределах своих ареалов показывают значительную изменчивость в размерах, поэтому

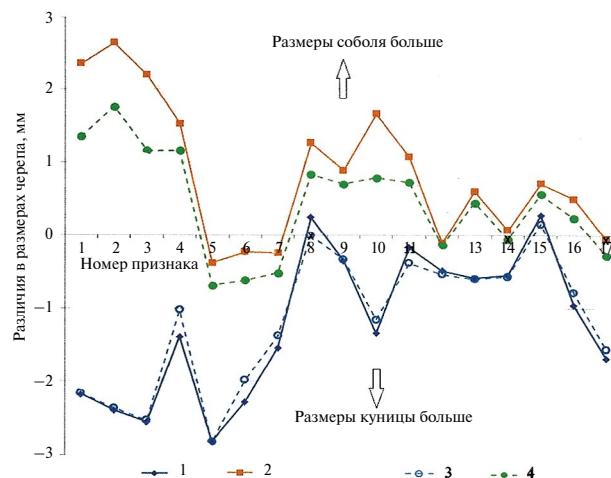


Рис. 2. Различия между соболем и лесной куницей в “чистых” (1, 3) и районах трансгрессии (2, 4) группировках видов по 17 краинометрическим признакам: 1, 2 – самцы; 3, 4 – самки.

не лишним считаем уточнить – кто же крупнее: соболь или куница? По литературным данным [27], средневыборочные показатели КБД в ареале соболя варьируют от 77.82 мм на хр. Сихотэ-Алинь до 88.25 мм на Алтае, а у лесной куницы – от 80.42 мм в Пермском крае [28] до 88.00 мм на юге Швеции [15] и 87.8 мм на о-ве Мальборка [29]. На территории России самая крупная кавказская – у самцов КБД равна 85.47 мм [30]. По нашим неопубликованным данным, КБД ($X \pm SE$) самцов лесной куницы России 82.41 ± 0.08 мм (взрослые животные, $n = 795$), самок – 75.92 ± 0.08 мм ($n = 661$), соболя – 82.77 ± 0.04 мм ($n = 4839$) и 75.79 ± 0.04 мм ($n = 4306$) соответственно. Изученные в настоящей работе выборки обоих видов можно по размерам

отнести к мелким и средним животным, поскольку они не достигают максимальных параметров, зафиксированных для этих видов.

При составлении таксономических сводок и определителей [5, 12–14, 16, 17, 24, 27, 31–36], межвидовых сравнениях с каменной куницей [15, 18, 30, 37] и гибридом кидасом [8, 38] или при изучении внутривидовой изменчивости [29, 39–44] исследователи рассматривали размеры соболя и лесной куницы по отдельности, никто не сравнивал их между собой. Ближе всех к этому вопросу подошел В.Н. Павлинин [1], который изучал комплекс признаков соболя и лесной куницы в связи с проблемой гибридизации. В частности, выборку из 17 кидасов он сравнил с выборками тобольского соболя и шалинскими, князепетровскими, башкирскими и тобольскими куницами [1, с. 63–65] по 7 промерам черепа. По этим данным можно заключить, что соболь крупнее куниц, а самая мелкая из них – шалинская. Также он пришел к заключению, что размеры кидаса крупнее, чем куницы, и приближаются к размерам соболя [1].

Подобные сведения для печорских *Martes* приводит Н.М. Полежаев ($n = 57$, [17]) в обзоре фауны млекопитающих Республики Коми. Согласно его данным, по большинству размерных признаков самым крупным является соболь, а самым мелким – куница, кидас занимает промежуточное положение. Выводы обоих авторов похожи, однако первый из них располагал более значительными выборками (около 250 экз.). Эти исследователи не подтвердили бытовавшее мнение, что кидас

Таблица 5. Средние величины трех краинометрических признаков у лесной куницы и соболя, мм

Признак	Лесная куница ($n = 1301$)		Соболь ($n = 2347$)	
	Самцы ($n = 699$)	Самки ($n = 602$)	Самцы ($n = 1156$)	Самки ($n = 1191$)
	$X \pm SE /$ min–max			
Δ	$8.51 \pm 0.05 /$ 4.5–12.3	$6.65 \pm 0.04 /$ 4.0–10.2	$6.37 \pm 0.04 /$ 3.0–10.6	$4.88 \pm 0.02 /$ 2.4–8.3
Заглазничная ширина	$18.34 \pm 0.05 /$ 13.0–22.2	$17.54 \pm 0.05 /$ 13.6–20.7	$16.18 \pm 0.04 /$ 11.8–19.6	$15.80 \pm 0.04 /$ 11.0–19.3
Лицевая длина	$37.27 \pm 0.05 /$ 33.4–41.4	$34.15 \pm 0.05 /$ 30.4–39.3	$36.00 \pm 0.04 /$ 29.6–40.4	$32.79 \pm 0.04 /$ 28.5–39.2
Районы аллопатрии ($n = 1544$)				
Δ	8.79 ± 0.06	6.78 ± 0.05	5.93 ± 0.05	4.49 ± 0.04
Лицевая длина	37.44 ± 0.06	34.31 ± 0.07	35.04 ± 0.07	31.86 ± 0.07
Районы симпатрии ($n = 2078$)				
Δ	8.17 ± 0.06	6.52 ± 0.06	6.65 ± 0.04	5.09 ± 0.03
Лицевая длина	37.05 ± 0.07	34.00 ± 0.07	36.62 ± 0.05	33.30 ± 0.04

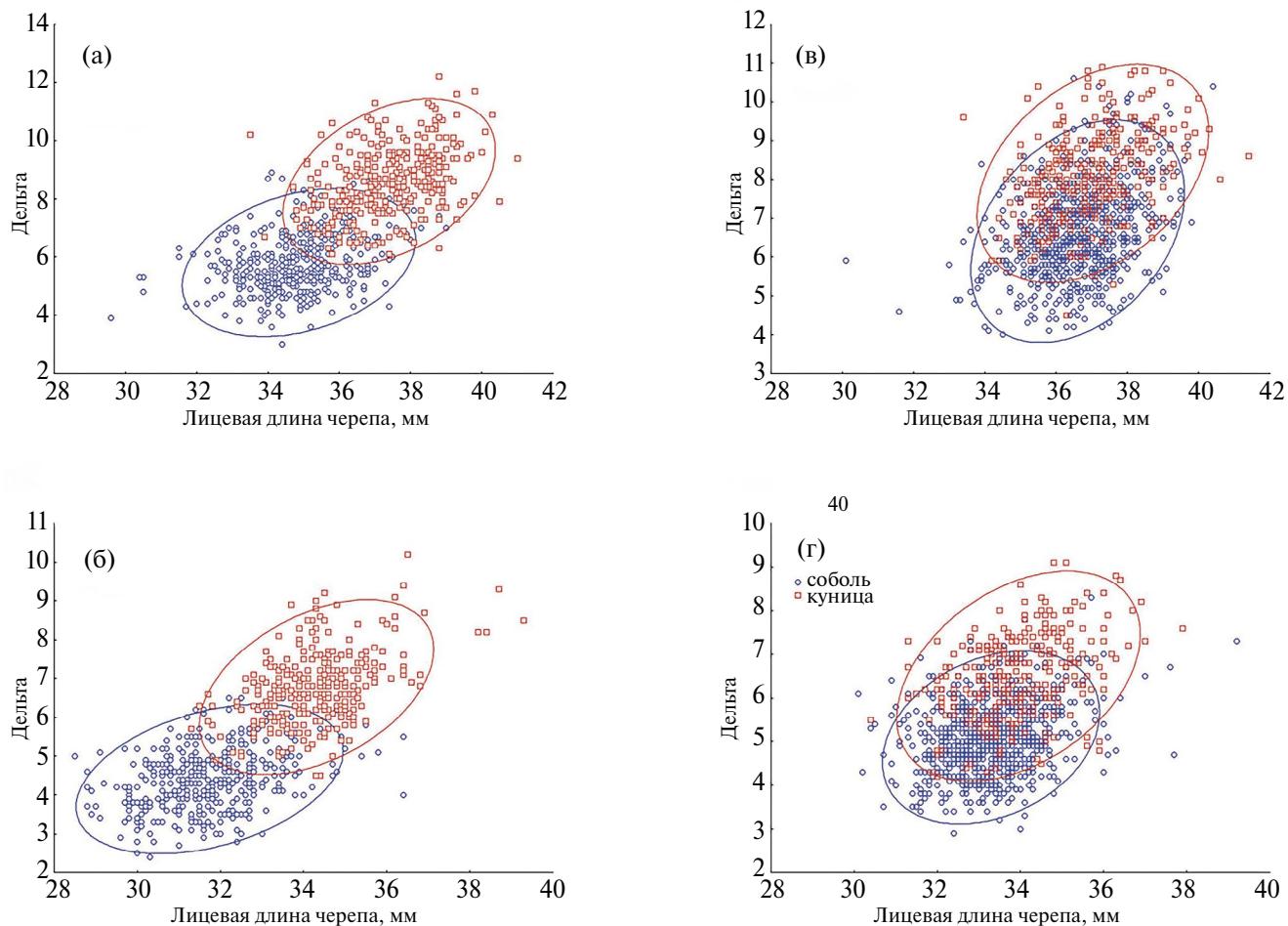


Рис. 3. Размеры (мм) самцов (а, в) и самок (б, г) соболя и лесной куницы в “чистых” (слева) районах и районах трансгрессии (справа) ареалов. Чёрные точки – центроиды, эллипсами обозначен 90%-ный доверительный интервал.

крупнее куницы и соболя. На примере этого же района ареала, окрестностей Печоро-Илычского заповедника, Л.С. Пишулина с соавт. [45] провели анализ размеров 83 экз. соболя, лесной куницы и кидаса с использованием 40 краинометрических признаков и многомерной статистики. В целом их результаты подтвердили выводы предыдущих авторов о том, что гибридная группа занимает промежуточное положение между исходными видовыми.

По итогам анализа 3087 экз. животных получены результаты, подводящие к интересным и даже неожиданным выводам. Так, по итогам анализа пул данных по 17 краинометрическим признакам мы обратили внимание на величины факторных нагрузок для каждого из них. Основная масса признаков (1–7, 9, 11, 13, 14, 16, 17) имеют факторные нагрузки выше 0.9, но варьируют по-разному. В гибридных районах признаки 1–4, 11, 13, 16 имеют большие значения у соболя, а в “чистых” – наоборот, у лесной куницы (см. табл. 3,

рис. 2), причем во всех случаях с высоким уровнем статистической значимости ($p < 0.00001$). По двум признакам (ширина мозговой капсулы и ширина мышцелков – 9 и 11) соболь превосходит куницу (см. табл. 3), а по двум признакам куница уступает соболю – это длина и ширина слухового барабана (8 и 15). Они характеризуются наименьшими факторными нагрузками на 1ГК, но проявляются в 2ГК с $r \approx 0.5$. Напомним, что величина и расположение слуховых барабанов – один из диагностических признаков при разделении лесной куницы и соболя [44], значит, наши результаты согласуются с предшествующими знаниями.

Также обратим внимание на группу признаков, которые представлены во 2ГК с нагрузками 0.2–0.4, – признаки 5–7, 12, 17. Оказалось, что это параметры, по которым, наоборот, куница в любой точке ареала превосходит соболя (см. табл. 3, рис. 2). Более того, эти признаки являются характеристиками размеров верхней челюсти и лобно-межглазничного отдела во всех

трех плоскостях черепа. Этот неожиданный факт подтверждается тем, что именно по данным параметрам черепа, за исключением ширины хоан, виды довольно хорошо дифференцированы и демонстрируют наибольшие абсолютные различия (1–2 мм, см. табл. 3, рис. 2) с высокими уровнями статистической значимости ($p < 0.00001$). Отметим, что эти результаты подтвердили вывод С.Л. Пищулиной с соавт. [45] касательно двух признаков, морфологически дифференцирующих куницу и соболя,— длина ряда коренных (5) и высота в области межглазничного сужения (17). Для других признаков, общих в указанном выше и нашем исследовании (2, 4 и 10), диагностическая значимость не подтвердилась. Заметим, что признак 4 (а соответственно и признак 5) мы измеряли по методике В.В. Тимофеева и В.Н. Надеева [24], а С.Л. Пищулина с соавт. [45] — по Г.А. Новикову [46].

Внутри зоны трансгрессии и вне ее видны различные соотношения размерных характеристик двух видов по интегральному показателю, значению 1ГК, что иллюстрирует рис. 4: в районах гибридизации размерные параметры соболя увеличиваются, а куницы, наоборот, уменьшаются, т.е. в районах совместного обитания происходит усреднение сближение размерной структуры двух видов. Налицо эффект конвергенции показателей, ранее уже продемонстрированный диаграммой на рис. 3.

Анализ размерных соотношений двух видов *Martes* мы продолжили на примере трех признаков, включая новый промер Δ . Средневидовые значения признаков из табл. 5 позволяют оценить межполовые различия (половой диморфизм) у двух видов. Оказалось, что по лицевой длине самцы крупнее самок на 9–10%. Нормальное соотноше-

ние размеров между полами характерно как для куницы [40], так и для соболя [47], однако по признаку Δ превышение самцов над самками в разы выше: у куницы — 28%, у соболя — 30.5%. В нашем предыдущем исследовании этих признаков [19] подобные показатели были примерно такими же: у куницы — 21.1–25.8%, у соболя — 28–28.8% по признаку Δ и от 6.2 до 9.8% по лицевой длине. Можно заключить, что формирование любой конструкции в онтогенезе соболя и куницы проходит по-разному.

Если вычислить межвидовые различия по каждому из признаков табл. 5 (между однополыми выборками), то получим еще большие разности: куница превосходит соболя по признаку Δ на 1.77–2.14 мм (32.2–36.3%). Аналогичные межвидовые разности фиксируются по заглазничной ширине (11–12%) и лицевой длине (3.7–4.1%), т.е. проявляются более умеренно, но в пользу куницы, что позволяет говорить о различных закономерностях в индивидуальном развитии и формировании лицевого отдела черепа у куницы и соболя. Эти различия, видимо, также лежат в основе процессов, приводящих к дифференцировке размерной структуры (они отражены на рис. 3 и 4). В районах раздельного обитания такие процессы действуют в полную силу: разница между видами достигает по лицевой длине 2.4–2.45 мм, по признаку — 2.29–2.85 мм. В районах совместного обитания различия значительно меньше — 0.43–0.7 мм и 1.43–1.52 мм соответственно. Снова приходим к заключению об эффекте конвергенции размерной структуры в районах трансгрессии ареалов двух видов и заметном ее расхождении в районах, свободных от альтернативного вида, которую не смог ранее обнаружить Н.Н. Граков [48, 49].

Таким образом, можно сделать вывод о существовании двух вариантов размерной структуры у каждого из изученных видов. Один вариант реализуется в аллопатрических популяционных группировках при отсутствии альтернативного вида: а₁) соболь демонстрирует мелкие общие размеры (в евклидовой метрике, min/Me/max): самцы 0.39/0.33/1.05, самки —2.15/—1.42/—0.69; б₁) лесная куница крупнее —0.66/1.08/1.50 и —1.11/—0.78/—0.35 соответственно (средние величины см. рис. 4). Второй вариант наблюдается в районах симпатрии, где виды обитают совместно: а₂) соболь: самцы 1.12/1.39/1.56, самки —0.75/—0.54/—0.32; б₂) куница: самцы 0.22/0.81/1.40; самки —1.46/—0.88/—0.30. По вариантам а₁ и б₁ куница превосходит соболя по медиане на 0.64–0.75, по вариантам а₂ и б₂ соболь крупнее куницы на 0.34–0.58.

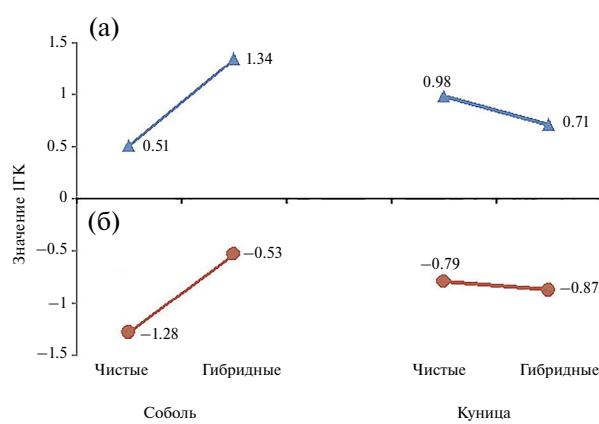


Рис. 4. Средние значения 1ГК для самцов (а) и самок (б) соболя и лесной куницы в “чистых” районах и районах трансгрессии ареалов.

Расчеты средних значений 17 признаков для каждого из вариантов размерной структуры видов приведены в Приложении (см. табл. S1 и S2). Согласно этим данным, кондилобазальная длина самцов по вариантам составила ($X \pm SE$, мм): $a_1 - 81.02 \pm 0.10$ и $b_1 - 83.42 \pm 0.13$, $a_2 - 85.07 \pm 0.08$ и $b_2 - 82.43 \pm 0.19$. По всем 17 признакам у самцов и самок соболь в гибридных районах был значимо крупнее, чем в "чистых" ($p < 0.00001$). Куница же, наоборот, в "чистых" районах значимо крупнее, чем в гибридных: по самцам в 15 сравнениях $p < 0.00001$, в одном $p = 0.013$, по самкам в 7 случаях высоко значимо ($p < 0.00001$), в двух $p < 0.01$ и в двух $p < 0.05$, т.е. сближение фенооблика (размеров) все-таки не абсолютное – статистически значимые различия в размерах между видами сохраняются.

В результате чего образовалась такая бивариантность размерной структуры у этих модельных видов? Возможна ли разнонаправленная коррекция размеров животных в районах трансгрессии (увеличение у соболя и уменьшение у куницы)? Соболь и лесная куница известны как виды давно [11, 35, 50, 51]. Однако при описаниях соболя упоминался и гибрид с куницей – кидас, которого считали более крупной формой, чем два исходных вида, и существование которого отрицал В.Н. Павлинин [1], возможно, из-за его относительной редкости в добыче охотников. Ранее исследователи [8, 17, 38, 45] отмечали слабую морфологическую дифференцированность кидаса и в сумме общую "промежуточность" его фенооблика.

Некоторые авторы считают соболя и лесную куницу конспецификами [3, 4]. Исходя из этой посылки, скрещивание таких форм должно происходить беспрепятственно, с прямым обменом генами между ними в давно существующих зонах наложения ареалов. Тогда в них и соседних с ними районах не должно существовать подвидовых группировок, имеющих значительные различия в фенотипе, в частности в размерах черепа. К тому же в результате опытов скрещивания как на заре соболеводства [52], так и в 1970-х гг. [48] установлено, что гибридизация лесной куницы и соболя весьма затруднена. Об этом свидетельствует и сравнительная редкость добычи гибридных особей охотниками, что признавал не только В.Н. Павлинин [1], но и Н.Н. Граков [53].

Реальное существование кидаса доказано не только опытами по скрещиванию, но и генетическими методами [22, 54, 55] путем анализа микросателлитных локусов яДНК. Гибридные особи этими авторами обнаружены также среди

животных, исходно считавшихся "нормальными" видами. Главным выводом здесь стало существование в зоне симпатрии ограниченной генетической интроверсии. Н.Н. Граков [49] считал, что даже существование гибридов второго поколения купируется процессами репродуктивной изоляции: самки гибридов плодовиты, но приносят приплод только от куницы-самца. Поэтому экспансия куницы на восток, в область распространения соболя, маловероятна. В зонах симпатрии могут наблюаться, кроме типичных, и переходные экологические формы животных, причем последние могут быть как сильно дивергированными, с четкими отличиями, так и промежуточными [56, 57], в разном их сочетании, как в случае кидаса.

Видовая самостоятельность, наблюдаемая у двух модельных видов *Martes*, кроме репродуктивной изоляции, может проявляться также и при подборе пар [58], как, например, в известном случае с черной и серой воронами [59]. Еще один похожий пример демонстрирует кабарга [60], образуя зону симпатрии между сибирским и расширявшим ареал дальневосточным подвидами, где гибридные особи имеют средние размеры черепа по отношению к свободно скрещивающимся исходным формам. Однако здесь, как и в случае с барсуком [61], взаимодействуют подвиды. Изученные нами лесная куница и соболь по выводам недавних исследований [34, 55, 62–64] сохраняют генетическую изоляцию и, несомненно, являются самостоятельными видами. Поэтому феномен бивариантной размерной структуры, описанный здесь, скорее всего, результат ограниченной интроверсии в зоне симпатрии. В результате данного исследования нулевая гипотеза не была подтверждена: выявлены статистически значимые различия размерной структуры лесной куницы и соболя в аллопатрических популяциях и районах, где виды обитают совместно.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000084-4.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования с участием людей или животных в качестве испытуемых. Для анализа использованы коллекционные материалы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлинин В.Н. Тобольский соболь. Свердловск: УФАН СССР, 1963. 112 с.
2. Clark T.W., Anderson E., Douglas C., Strickland M. *Martes americana* // Mammalian Species. 1987. V. 289. P. 1–8.
3. Hagmeier E.M. Variation and relationships in North American marten // Canadian Field Naturalist. 1961. V. 75. P. 122–138.
4. Гусев О.К. Восстановление соболя в СССР // Природа. 1971. № 11. С. 68–74.
5. Anderson E. Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae) // Acta Zoologica Fennica. 1970. V. 130. P. 1–132.
6. Jiangzuo Q., Gimranov D., Liu J. et al. A new fossil marten from Jinyuan Cave, northeastern China reveals the origin of the Holarctic marten group // Quaternary International. 2021. V. 591. P. 7–58.
7. Law C.J., Slater G.J., Mehta R.S. Lineage diversity and size disparity in Musteloidea: testing patterns of adaptive radiation using molecular and fossil-based methods // Syst. Biol. 2018. V. 67. P. 127–144.
8. Юргенсон П.Б. Кидас – гибрид соболя и куницы // Труды Печоро-Илычского заповедника. 1947. Вып. 5. С. 145–178.
9. Юргенсон П.Б. Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М., 1956. С. 33–71.
10. Язан Ю. П. О морфологии и экологии куницы, соболя и кидаса Печорской тайги // Зоол. журн. 1962. Т. 41. Вып. 8. С. 1241–1245.
11. Огнев С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М., Л.: ГОИЗ, 1931. Т. 2. 776 с.
12. Кузнецов Б.А. Географическая изменчивость соболов и куниц фауны СССР // Труды Моск. зоотехн. ин-та. 1941. Т. 1. С. 113–133.
13. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
14. Ansorge H. Biologische Daten des Baumarders, *Martes martes* (L., 1758) aus der Oberlausitz // Natura Lusatica 1988. № 10. P. 3–14.
15. Reig S. Morphological variability of *Martes martes* and *Martes foina* in Europe. PhD Thesis, Mammal Research Institute, Białowieża, Poland, 1989. 128 p.
16. Stubbe M. *Martes martes* (Linneé, 1758) // Handbuch der Säugetiere Europas / Eds. Stubbe M., Krapp F. Aula Verlag, Wiesbaden, Germany, 1993. P. 374–426.
17. Полежаев Н.М. *Martes martes* Linnaeus 1758 – Куница лесная // Фауна Европейского Северо-Востока России. 1988. Т. 2(2). С. 104–123.
18. Altuna J. Distinción craneal entre la Marta (*Martes martes*) y la Foina (*M. foina*) (Mammalia) // MU-NIBE Sociedad de Ciencias Naturales ARANZADI, San Sebastián. 1973. V. 25. № 1. P. 33–38.
19. Монахов В.Г. Видоспецифичность строения фронтальной части черепа у соболя (*Martes zibellina*) и куницы лесной (*Martes martes*) // Зоол. журн. 2020. Т. 99. № 11. С. 1298–1306.
DOI: 10.31857/S0044513420080073
20. Монахов В.Г. О случаях добычи соболей за пределами ареала на юге Свердловской области зимой 2009/2010 гг. // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 11. С. 1394–1397.
21. Монахов В. Г. Соболи (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) за пределами ареала на Среднем Урале: факты за период 2014–2016 гг. // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 2. С. 224–229.
DOI: 10.7868/S0044513418020101
22. Modorov M., Monakhov V., Mikryukov V. et al. Microsatellite multiplex assay for sable (*Martes zibellina*) and pine marten (*Martes martes*) // Mammal Research. 2020. V. 65. № 4. P. 855–862.
23. Батурина Е. По страницам газеты “Природа Алтая”. Лесная куница. 2 июня 2020. https://prirodasibiri.ru/show_new.php?id_new=26751 (дата обращения: 8.11.2023).
24. Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболь. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
25. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
26. Иберла К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с.
27. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
28. Monakhov V.G., Monakhova G. Diversifikation der Schädelgrößen des Baumarders (*Martes martes*) im seinem Areal // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung. 2014. V. 39. P. 241–248.
29. Lopez-Martin J.M., Ruiz-Olmo J., Padro I. Comparison of skull measurements and sexual dimorphism between the Minorcan pine marten (*Martes martes minoricensis*) and the Iberian pine marten (*M. m. martes*): a case of insularity // Mammalian Biology. 2006. V. 71. P. 13–24.
30. Рябов Л.С. Некоторые возрастные особенности морфологии кавказских лесных куниц // Зоол. журн. 1962. Т. 41. Вып. 1. С. 1731–1737.
31. Мальдженайте С.А. Куницеобразные хищники Литовской ССР, их биология, численность и хозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1963. 26 с.

32. Абеленцев В.И. Куница лісова *Martes martes* L. // Фауна України. Київ: Наукова думка, 1968. Т. 1. Вып. 3. С. 91–128.
33. Ansorge H. Craniometric variation and nonmetric skull divergence between populations of the Pine marten, *Martes martes* // Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz. 1992. V. 66. № 7. Р. 9–24.
34. Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А. Соболь. Вятка: ВНИИОЗ, 2013. 336 с.
35. Ognev S.I. A systematical review of the Russian sables / J. of Mammalogy. 1925. V. 6. P. 276–280.
36. Alcover J.A., Delibes M., Gosálbez J., Nadal J. *Martes martes* Linnaeus, 1758 a les Balears // Miscel·lània Zoològica. 1986. V. 10. P. 323–333.
37. Gerasimov S. Specific peculiarities and sexual dimorphism of the cranial meristics of *Martes martes* L. and *Martes foina* Exrl. (Mammalia, Mustelidae) from Bulgaria // Acta Zoologica Bulgarica. 1983. V. 22. P. 9–25.
38. Пономарев А.Л. Кидас // Бюлл. МОИП. 1946. Т. 51. № 4–5. С. 79–83.
39. Павлинин В.Н. Заметки по морфологии уральских лесных куниц // Труды Уральск. отдел. МОИП. 1959. Вып. 2. С. 23–42.
40. Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia, Mustelidae) // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1974. Т. 79. Вып. 6. С. 23–35.
41. Данилов П.И., Туманов И.Л. Куны Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.
42. Монахов Г.И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Труды ВНИИОЗ. 1976. Вып. 26. С. 54–86.
43. Павлинов И. Я. Возрастные изменения черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia: Mustelidae) в позднем постнатальном периоде развития // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 33–50.
44. Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика соболя (*Martes zibellina* L.) на территории СССР // Млекопитающие: Исследования по фауне Сов. Союза. М., 1979. Т. 18. С. 241–256.
45. Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Рожнов В.В. Сравнительно-краинометрическая характеристика соболя, лесной куницы и кидаса Северного Урала // Животный мир горных территорий. М.: КМК, 2009. С. 412–416.
46. Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М., Л.: АН СССР, 1956. 294 с.
47. Монахов В.Г. Возрастные изменения размерного полового диморфизма у соболя в природе и неволе // Онтогенез. 2012. № 4. С. 287–298.
48. Граков Н.Н. О видовой самостоятельности лесной куницы и соболя // Сб. научн.-техн. инф. ВНИИ-ОЗ. 1974. Вып. 46. С. 11–14.
49. Граков Н.Н. Лесная куница. М.: Наука, 1981. 107 с.
50. Radde G. Reisen im Süden von Ost-Sibirien in den Jahren 1855–1859, incl. B. 1. Die Säugetierfauna. 1862. St. Petersburg: Buchdruckerei der K. Akademie der Wissenschaften. 327 р.
51. Сабанеев Л.П. Соболь и соболиный промысел. М.: Типография В. Готье, 1875. 72 с.
52. Портнова А.Т. Размножение кидуса // Кролико-водство и звероводство. 1941. № 6. С. 22–23.
53. Граков Н.Н. О гибридизации соболя и лесной куницы // Сб. научн.-техн. инф. ВНИИОЗ (Охота, пушнина, дичь). 1969. Вып. 26. С. 8–15.
54. Рожнов В.В., Мещерский И.Г., Пищулина С.Л., Симакин Л.В. Генетический анализ популяций соболя и лесной куницы в районах совместного обитания на Северном Урале // Генетика. 2010. Т. 46. № 4. С. 553–557.
55. Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Рожнов В.В. О соотношении фенотипа и генотипа соболя и лесной куницы в зоне симпатрии на Северном Урале // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. 2013. С. 23–26.
56. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Л.: Наука, 1967. 214 с.
57. Стекольников А.А. Внутривидовая изменчивость и симпатрия близкородственных видов клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* (Acar: Trombiculidae) // Паразитология. 2003. Т. 37. Вып. 4. С. 281–297.
58. Мюнцинг А. Генетические исследования. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. 487 с.
59. Poelstra J.W., Vijay N., Bossu C.M. et al. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows // Science. 2014. V. 344. P. 1410–1414.
60. Приходько В.И. Межвидовая симпатрия у ка-барги, *Moschus moschiferus* L. (Moschidae, Cetartiodactyla) // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 2018. Т. 123. Вып. 5. С. 3–9.
61. Абрамов А.В., Пузаченко А.Ю. Симпатическое распространение и гибридизация палеарктических барсуков рода *Meles* // Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация): Мат-лы конф. М., 2010. С. 2–3.
62. Grakov N.N. Kidus – a hybrid of the sable and the pine marten // Lutreola. 1994. V. 3. P. 1–4.
63. Рожнов В.В., Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Симакин Л.В. О соотношении фенотипа и генотипа соболя и лесной куницы в зоне симпатрии на Северном Урале // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. 2013. № 3. С. 23–26.
64. Monakhov V. *Martes martes* (Carnivora, Mustelidae) // Mammalian species. 2022. V. 54(1022). P. 1–22.

BIVARIANCE IN THE SIZE STRUCTURE OF SABLE AND PINE MARTEN POPULATIONS: GENE FLOW OR INTROGRESSION?

V. G. Monakhov^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Russia 620144
Ekaterinburg*

Abstract – A comparative analysis of the size structure of 24 population groups of sable and pine marten is performed using two museum pools of craniometric data: the first is based on a set of 17 standard features, and the second is based on a new feature Δ (“delta”), proposed by us to determine the two species by the skull. Each pool contains more than 3 thousand specimens. Three groups of features have been identified: four features by which the sable is always larger than the marten; five features by which the marten surpasses the sable at any point of the range; the main group is represented by 7 features with special variation: in transgression areas their values are higher for sable, and in “pure” areas, on the contrary, for pine marten. In hybridization areas, the size parameters of sable increase, and, on the contrary, for marten decrease, leading to their partial convergence. Each species demonstrates two variants of the size structure: one is realized in allopatric groups (the sable has smaller sizes), the second is observed in sympatry areas (the sable, on the contrary, is larger), but the convergence of the parameters is not absolute – statistically significant differences in size between the species are preserved. The described phenomenon of bivariant size structure is most likely the result of limited introgression in the sympatry zone. For the Δ trait, a high level of intersexual differences was revealed, exceeding the usual values by 3–4 times: 28% in the marten and 30.5% in the sable. In this dimension, the marten exceeds the sable by 33–36%.

Keywords: pine marten, sable, interspecific comparisons, skull size, phenogeography, sympathy, allopatry