

УДК 636.934.55:574.24

ВРЕМЕННАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ МЕХОВОГО ПОКРОВА СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) В ЯКУТИИ

© 2022 г. Е. С. Захаров^{a, b, *}, В. М. Сафронов^{a, **}, Н. Н. Захарова^b,
Л. П. Корякина^c, Н. С. Григорьева^d, В. В. Филиппова^{b, e}

^aИнститут биологических проблем криолитозоны СО РАН,
Якутск, 677000 Россия

^bИнститут естественных наук СВФУ имени М.К. Аммосова,
Якутск, 677000 Россия

^cАрктический государственный агротехнологический университет,
Якутск, 677007 Россия

^dФедеральный исследовательский центр “Якутский научный центр СО РАН”,
Якутск, 677980 Россия

^eИнститут гуманитарных исследований и проблем малочисленных народов Севера СО РАН,
Якутск, 677027 Россия

*e-mail: zevsable@gmail.com

**e-mail: vmsafronov28@gmail.com

Поступила в редакцию 29.01.2021 г.

После доработки 22.06.2021 г.

Принята к публикации 31.12.2021 г.

Проанализированы результаты сортировки 247922 шкурок соболя, заготовленных в Якутии в 1994–2005 гг. По литературным и собственным данным рассмотрены изменения окраски волосяного покрова в 1930–1948, 1964–1976, 1980–1990 гг. и в последние десятилетия. Охарактеризовано распределение разных цветковых форм соболя по эколого-географическим районам Якутии в XVII в. и в настоящее время. Установлена устойчивая тенденция посветления меха соболя после восстановления численности и ареала. Показана синхронность изменений окраски в нативных и интродуцированных группировках вида. Выявлена определенная последовательность в изменении цветности соболя, обусловленная полигенным наследованием. На первом этапе шло увеличение доли средних цветковых вариантов, на последующем – прогрессирующее посветление значительной части особей. При этом интродуцированные соболи ценных кражей сохранили более темную окраску меха в сравнении с автохтонным енисейским подвидом.

Ключевые слова: соболя, мех, интродукция, автохтон, популяция

DOI: 10.31857/S0044513422050087

В Якутии издавна обитали две цветковые формы соболя. Соболи со сравнительно светлым волосяным покровом населяли северо-запад региона, с темным и более ценным мехом – южные и восточные районы. В XVII–XVIII вв. численность соболя катастрофически сократилась под воздействием неумеренного промысла. В последующем только периодические запреты промысла в 1930–1950 гг. и интродукционные работы в 1948–1961 гг. позволили воссоздать популяции вида. На северо-западе Якутии их численность увеличилась в результате охраны, размножения и естественного расселения местного оленеко-жиганского соболя, относящегося к светлоокрашенному енисейскому подвиду (*Martes zibellina yeniseensis*

Ognev 1925). На остальной территории были созданы новые популяции вида путем искусственного расселения зверьков с темной окраской меха. Переселяли в основном витимских соболей (*M. z. princeps* Birula 1922) (около 4.8 тыс. особей), в бассейне р. Колыма выпущены также бурейские (*M. z. princeps* Birula 1922) и камчатские соболи (*M. z. kamtshadalica* Birula 1919) (0.3 тыс.). Доля особей наивысших цветковых категорий (“головки” и “подголовки”) достигала 67.8–77.7% от числа расселенных соболей. В Южной Якутии в формировании современных популяций участвовали местные соболи, тождественные по окраске волосяного покрова витимским соболям, что способствовало сохранению их высоких меховых

качеств в потомстве. В Северо-Восточной Якутии воспроизводство завезенных темных соболей шло “в чистоте”, без участия автохтонов, полностью исчезнувших ранее (Тавровский и др., 1958; Тавровский, 1959; Грязнухин, 1958, 1965; Мельчинов, 1958; Павлов и др., 1973).

Анализ изменений окраски соболя за прошедшее время представляет большой интерес для пушнозаготовительной и селекционно-звероводческой деятельности, для изучения феногенетических особенностей в искусственно созданных и нативных популяциях вида. Ранее колориметрические характеристики соболя в Якутии с разной степенью подробности обсуждались в ряде статей (Тавровский, 1959; Бельк, 1972; Грязнухин, Тагиров, 1977; Монахов, 2006; Захаров, 2012; Сафронов, Захаров, 2014; Осипова и др., 2019; и др.). В настоящей работе рассматривается изменчивость окраски соболя в различных эколого-географических зонах Якутии с привлечением литературных и собственных данных за весь постинтродукционный период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основу статьи составляют данные сортировки 247922 шкурок соболя на пушно-меховой базе ГУП ФАПК “Сахабулт” в 1994–2005 гг. Шкурки сортировались согласно ГОСТ 27571–87 по четырем цветовым категориям: I – цветовые формы “головка высокая”, “головка нормальная” и “подголовка высокая”; II – “подголовка нормальная”; III – “воротовой темный”; IV – “воротовой нормальный” и “меховой”. В соответствии с этим категория “головка высокая”, “головка нормальная” и “подголовка высокая” отнесена к темным соболям, “подголовка нормальная” и “воротовой темный” – к средним по окрасу, “воротовой нормальный” и “меховой” – к светлым (Тимофеев, 1970; Монахов, 2006). В работе Бакеева (1976) с учетом прежней пушной номенклатуры в группу темных соболей включены “головки” и “подголовки”, в группу средних – “воротовой темный” и “воротовой нормальный”, в группу светлых – “меховые”. По такой же схеме рассчитано соотношение этих групп в статьях Еремеевой (1952) и Бельк (1972), поэтому далее в тексте эти показатели обсуждаются отдельно.

Шкурки с сединой регистрировались с 2000 по 2005 г. Кроме того, встречаемость седины и горлового пятна определена у 93 соболей известного пола и возраста, добытых на опытном охотничьем участке по р. Алдан в промысловые сезоны 2006/2007 и 2008/2009 гг. Балльная оценка окраски соболиных шкурок рассчитана с использованием шкалы Еремеевой (1952). Шкуркам I цвета присваивалось 4 балла, II – 3, III – 2, IV – 1 балл. В цитируемых ниже работах индекс окраски определяли по семи стандартным категориям

(Еремеева, 1952; Бельк, 1972; Бакеев, 1976; Монахов, 2006), и этот показатель несколько превышает наши показатели. При статистических расчетах использован пакет анализа MS Excel. Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента, при сравнении показателей цветности использовали критерий χ^2 .

Карты территориального распределения соболей с разной окраской составлены с использованием программного продукта ArcGIS 10.4.1. ЭСРП СНГ 2016, содержащего различные ГИС-слои, из которых для привязки использовались административно-территориальные, природные и гидрографические карты. Сопоставление географической изменчивости окраски соболя за разные периоды в ArcGIS показало, что границы шкал проходят по водоразделам рек и соответствуют эколого-географическим зонам. Карты распределения соболя по окраске меха составлены на основе статистических расчетов в +ArcGIS. Средняя цена шкурок в XVII в. рассчитана по “разборной” цене (устанавливалась при сортировке в Москве и была выше приемной) в 1655–1702 гг., при устойчивой стоимости соболиной пушнины (Павлов, 1972). Восстановления пропусков в массиве данных производились с использованием аналитических моделей с применением MS Excel, методом фиктивных переменных с построением регрессионной модели.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средний балл окраски шкурок соболя изменялся по разным районам Якутии от 1.0 до 2.0 (табл. 1). Наиболее светлые шкурки со средним индексом окраски 1.3 балла ($p < 0.01$) заготавливались в северо-западных районах Якутии, населенных оленеко-жиганским соболем. Более темные шкурки (1.8 балла, $p < 0.01$) поступали из южных, центральных и северо-восточных районов, занятых интродуцированными группировками. При сходном среднем индексе окраски (1.8 балла) в центральных и северо-восточных районах вариabельность цветности шкурок была выше ($C_V = 7.3 \pm 1.7$ и $7.2 \pm 1.5\%$), чем в южной зоне ($2.9 \pm 0.94\%$) с более устойчивым преобладанием темных тонов. В зоне контактов светлых оленеко-жиганских и темных интродуцированных соболей в бассейне р. Вилюй (рис. 1), балльная оценка окраски (1.2–1.5) более сходна с оленеко-жиганскими (1.0–1.5), раньше заселившими этот район (Тавровский, 1958).

Доля шкурок с сединой, являющихся одним из признаков фенотипической изменчивости и, кроме того, имеющих повышенный покупательский спрос, колебалась по разным районам от 0.6 до 11.2%. В наименьшем количестве они отмечены в северо-западной зоне (0.9%). В вилюйской

Таблица 1. Окраска шкурок соболя в разных районах Якутии в 1994–2005 гг.

Район	Количество шкурок, шт.	Цветовая категория, %				Балл окраски	Шкурки с сединой, %
		I	II	III	IV		
Южная (Алданская и Приленская) зона							
Олёкминский	29626	3.0 ± 0.1	16.3 ± 0.2	38.8 ± 0.3	41.8 ± 0.3	1.8 ± 0.005	4.4 ± 0.1
Ленский	22715	2.4 ± 0.1	12.6 ± 0.2	34.4 ± 0.3	50.7 ± 0.3	1.8 ± 0.006	3.5 ± 0.2
Алданский	30119	3.0 ± 0.1	19.5 ± 0.2	38.0 ± 0.3	39.6 ± 0.3	1.9 ± 0.005	5.1 ± 0.2
Усть-Майский	21603	2.5 ± 0.1	18.1 ± 0.3	43.2 ± 0.3	36.2 ± 0.3	1.9 ± 0.006	4.7 ± 0.2
Нерюнгринский	9824	3.3 ± 0.2	18.1 ± 0.4	38.0 ± 0.5	40.6 ± 0.5	1.8 ± 0.01	5.3 ± 0.3
Северо-западная (Оленеко-Жиганская) зона							
Анабарский	5	0.0	0.0	0.0	100.0	1.0	н/д
Булунский	91	0.0	3.3 ± 1.9	46.2 ± 5.2	50.5 ± 5.2	1.5	н/д
Оленёкский	7664	0.2 ± 0.1	2.2 ± 0.2	12.6 ± 0.4	85.0 ± 0.4	1.2 ± 0.01	0.6 ± 0.2
Жиганский	9532	0.4 ± 0.1	4.3 ± 0.2	22.6 ± 0.4	72.8 ± 0.5	1.3 ± 0.009	1.2 ± 0.1
Северо-восточная (горная и Колымо-Индигирская) зона							
Аллаиховский	27	0.0	3.7 ± 3.6	48.1 ± 9.6	48.1 ± 9.6	1.6	н/д
Нижнеколымский	909	0.7 ± 0.3	13.9 ± 1.1	42.1 ± 1.6	43.3 ± 1.6	1.7 ± 0.03	1.8 ± 0.6
Среднеколымский	20316	2.1 ± 0.1	21.0 ± 0.3	40.2 ± 0.3	36.7 ± 0.3	1.9 ± 0.006	4.5 ± 0.2
Верхнеколымский	16572	2.3 ± 0.1	22.4 ± 0.3	47.4 ± 0.4	28.0 ± 0.3	2.0 ± 0.007	4.5 ± 0.2
Абыйский	11569	3.0 ± 0.1	20.9 ± 0.4	39.5 ± 0.5	36.6 ± 0.4	1.9 ± 0.008	2.9 ± 0.2
Томпонский	7569	3.7 ± 0.2	20.2 ± 0.5	35.9 ± 0.6	40.2 ± 0.6	1.9 ± 0.01	6.0 ± 0.3
Момский	1616	1.5 ± 0.3	13.0 ± 0.8	44.4 ± 1.2	41.2 ± 1.2	1.8 ± 0.02	10.2 ± 1.1
Верхоянский	742	1.8 ± 0.5	14.2 ± 1.3	40.7 ± 1.8	43.4 ± 1.8	1.8 ± 0.03	11.2 ± 1.3
Эвено-Бытантайский	14	14.3 ± 9.3	0.0	35.7 ± 12.8	50.0 ± 13.4	1.8	н/д
Оймяконский	63	3.2 ± 2.2	20.6 ± 5.1	42.9 ± 6.2	33.3 ± 5.9	1.9	3.3 ± 2.3
Кобяйский	4095	2.0 ± 0.2	12.2 ± 0.5	31.0 ± 0.7	54.8 ± 0.8	1.6 ± 0.01	3.2 ± 0.3
Западная (Вилуйская) зона							
Вилуйский	3404	0.5 ± 0.1	3.8 ± 0.3	12.8 ± 0.6	82.8 ± 0.6	1.2 ± 0.01	1.1 ± 0.2
Верхневилуйский	2184	0.7 ± 0.2	5.2 ± 0.5	22.1 ± 0.9	72.0 ± 1.0	1.4 ± 0.02	2.3 ± 0.4
Сунтарский	2282	1.5 ± 0.3	8.3 ± 0.6	25.0 ± 0.9	65.2 ± 1.0	1.5 ± 0.02	4.8 ± 0.5
Мирнинский	15224	0.3 ± 0.04	1.7 ± 0.1	10.9 ± 0.3	87.2 ± 0.3	1.2 ± 0.007	1.4 ± 0.1
Нюрбинский	3559	0.1 ± 0.04	2.4 ± 0.3	14.6 ± 0.6	82.9 ± 0.6	1.2 ± 0.01	0.6 ± 0.1
Центральная зона							
Амгинский	9322	3.3 ± 0.2	18.1 ± 0.4	40.7 ± 0.5	38.0 ± 0.5	1.9 ± 0.009	6.6 ± 0.3
Таттинский	3230	4.3 ± 0.4	20.3 ± 0.7	36.2 ± 0.8	39.2 ± 0.9	1.9 ± 0.01	3.2 ± 0.4
Чурапчинский	1472	5.0 ± 0.6	20.2 ± 1.0	38.8 ± 1.3	36.0 ± 1.3	1.9 ± 0.02	6.6 ± 0.8
Мегино-Кангаласский	461	3.3 ± 0.8	21.0 ± 1.9	36.7 ± 2.2	39.0 ± 2.3	1.9 ± 0.03	1.8 ± 0.8
Усть-Алданский	937	3.9 ± 0.6	12.8 ± 1.1	33.5 ± 1.5	49.7 ± 1.6	1.7 ± 0.03	5.0 ± 0.8
Хангаласский	8562	3.7 ± 0.2	15.9 ± 0.4	34.0 ± 0.5	46.5 ± 0.5	1.8 ± 0.01	5.4 ± 0.3
Горный	2386	1.3 ± 0.2	7.8 ± 0.6	34.7 ± 1.0	56.1 ± 1.0	1.6 ± 0.02	4.6 ± 0.6
Намский	83	1.2 ± 1.1	14.5 ± 3.8	28.9 ± 5.0	55.4 ± 5.5	1.6	н/д
Якутский	145	2.1 ± 1.1	17.2 ± 3.1	44.8 ± 4.1	35.9 ± 4.0	1.9	н/д

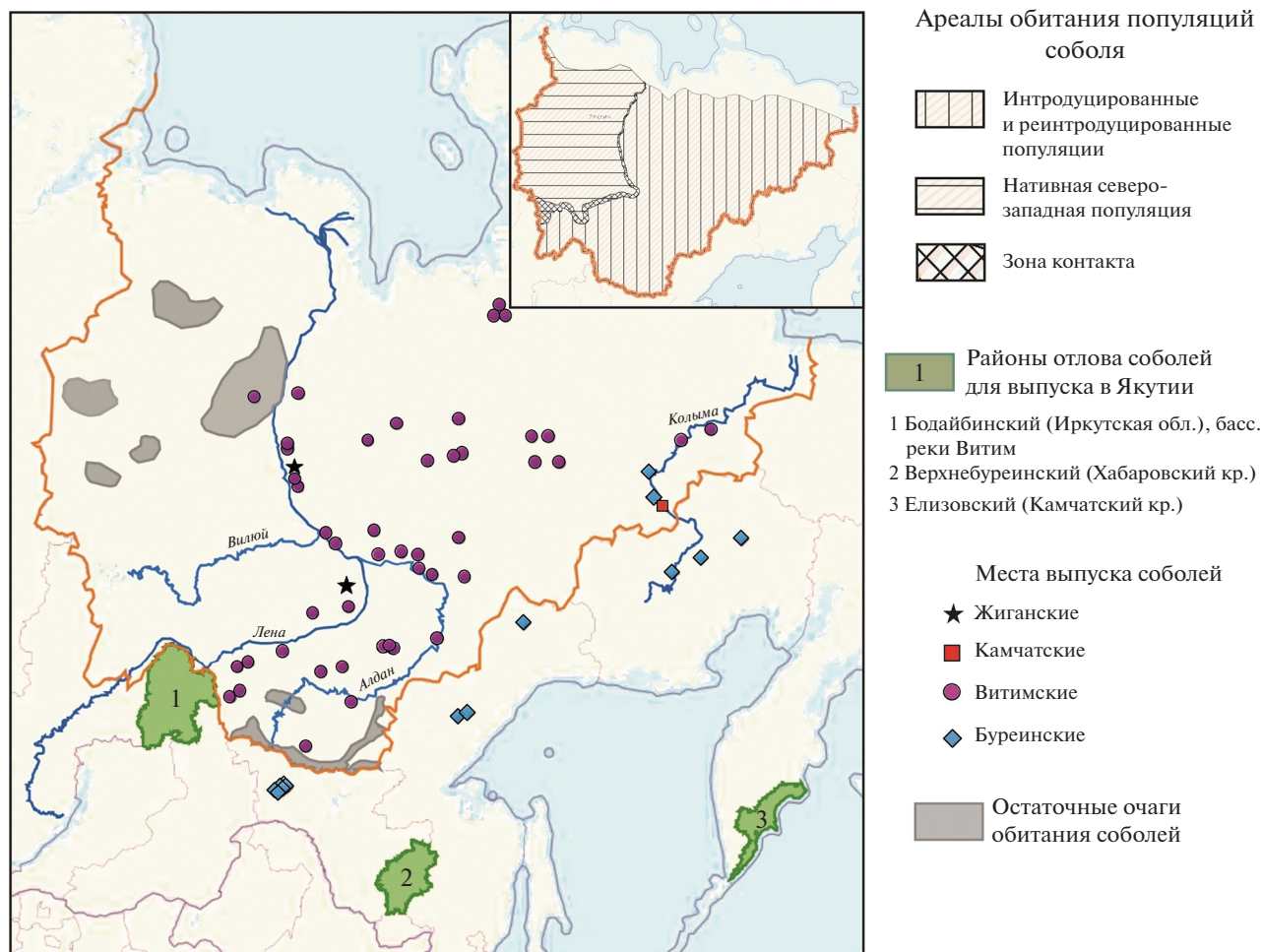


Рис. 1. Картограмма искусственного расселения соболя в Якутии в 1948–1961 гг. (Тавровский и др., 1958; Павлов и др., 1973; Грязнухин, 1980).

зоне совместного обитания оленеко-жиганских и интродуцированных соболей встречаемость шкурок с проседью выше (2.0%, $p < 0.01$), а ее изменчивость по районам ($C_V = 81.0 \pm 25.5\%$) наибольшая в Якутии. В южных, центральных и северо-восточных районах, населенных интродуцентами, доля шкурок с сединой была в среднем сходной (соответственно 4.6, 4.7 и 5.3%). При этом больше всего их заготавливалось в горных Момском (10.2%) и Верхоянском районах (11.2%, $p < 0.01$) на северо-востоке Якутии, где могут существовать относительно изолированные территориальные группировки с повышенной частотой этого признака, сочетающегося с темной окраской. Доля седых шкурок здесь существенно варьировала по разным районам ($C_V = 62.7 \pm 14.8\%$). Наименее вариабелен этот показатель в районах Южной Якутии ($C_V = 15.0 \pm 4.7\%$), где встречаемость особей с проседью, как и с темным мехом, более стабильна, чем в центральных и северных районах (табл. 1).

Наибольшее количество шкурок с сединой выявлено во II и III цветовых категориях ($r = 0.99 \pm 0.1$). Среди меньших по размерам шкурок седые встречались в среднем чаще (6.0%), чем среди крупных (3.9%) (табл. 2).

В промысловой пробе из 93 соболей, добытых в бассейне р. Алдан в сезоны 2006/2007 и 2008/2009 гг., седина отмечена у 9.7%. Половые различия по этому признаку отсутствовали. В I и II цветовых категориях особи с сединой составляли 23.1%, в III – 12.9, в IV – 4.1%. Горловое пятно имели 47.2% соболей: в I–II категориях – 55.5%, III – 54.8, в IV – 44.9% особей. Эти данные сопоставимы с данными по Западной Сибири, где в общей выборке указанный признак отмечен у 43.8% соболей, в группах с темной окраской – у 52.9–64.5% особей (Герасимова, 1958; Крючков, 1975).

Аномально окрашенные (аберрантные) особи в популяциях соболя крайне редки (0.004%) (Бакеев и др., 2003). Регистрация таких особей в раз-

Таблица 2. Встречаемость шкурок с сединой в 2000–2005 гг.

Цветовая категория	Шкурки с сединой, %	Встречаемость (%) среди	
		мелких шкурок	крупных шкурок
I	4.2 ± 0.3	6.3 ± 1.0	3.9 ± 0.3
II	7.6 ± 0.2	8.4 ± 0.6	7.5 ± 0.2
III	6.7 ± 0.1	8.6 ± 0.4	6.5 ± 0.1
IV	1.0 ± 0.04	2.2 ± 0.2	0.9 ± 0.03

ных частях ареала представляет большой интерес для популяционно-генетических исследований и практики клеточного соболеводства. В настоящее время в Якутии они известны только по музейным коллекциям (<https://sakhalfelife.ru/evgenij-zaharov-beremennost-u-sobolya-dlitsya-9-mesyaczev/>).

Распространенность разных цветовых форм соболя в XVII в. отражена в различиях цен на шкурки в разных пунктах Якутского уезда, рассчитанных по данным Павлова (1972) (рис. 2). Наиболее дорогие шкурки добывались на юге Якутии, особенно в бассейнах рек Патом, Чара, Учур (Тонторское зимовье) (4.5 ± 0.5, 4.1 ± 0.7 и 4.1 ± 0.6 руб. соответственно), а также на северо-востоке – в бассейнах верхнего и среднего течения рек Индигирка (3.89 руб.) и Колыма (3.76 руб.), что свидетельствовало о широком распространении темной формы. Наименьшую цену имели шкурки к западу от р. Лена и северу от р. Вилюй (1.85–2.04 руб.), а также в нижнем течении рек Яна и Индигирка (2.39–2.53 руб.), где исторически обитали светлоокрашенные соболя (Сабанев, 1875).

При депрессии численности соболя в XVIII–начале XX вв. в зонах обитания, как темных, так и светлых форм, сохранились лишь разрозненные очаги вида (Буякович, Корнилов, 1948; Тимофеев, Надеев, 1955; Тавровский и др., 1958; Павлов, 1972). В 1930-х гг. в добыче соболя в Южной Якутии шкурки с темной окраской составляли 53–64%, светлой окраской – 3–5% (Кузнецов, 1941). В такой же пропорции они встречались здесь в 1946–1948 гг. Темные формы (“головки” и “подголовки”) составляли 57.5%, средние (“воротовые”) – 39.1, светлые (“меховые”) – 3.4%, средний балл окраски равнялся 3.9. Лучшие шкурки поступали из бассейна р. Олекмы. На северо-западе Якутии на долю темных шкурок приходилось 29.3%, средних – 60.5%, светлых – 10.2%, индекс окраски составлял в среднем – 2.9 балла при изменении по районам от 1.6 до 3.7 (Еремеева, 1952). Природная обстановка и разобщенность поселений соболя в этот период, по всей видимости, благоприятствовали появлению темноокрашенных особей, явно преобладавших на юге и сравнительно многочисленных даже на северо-западе Якутии (рис. 3).

После завершения интродукционных работ соотношение цветовых групп изменилось. Рост численности, слияние локальных очагов, массовые миграции и перемешивание генофонда в новых популяциях привели к усреднению окраски (Бакеев, 1976). На юге Якутии уже в 1965–1969 гг. доля темных шкурок уменьшилась (29–30%), средних – возросла (67–68%), светлых, как и ранее, было мало (1.7–3.6%). Индекс окраски снизился до 3.0–3.3 баллов. В нативной популяции северо-запада этот показатель, как и два десятилетия назад, был меньше (2.4–2.6 баллов) (Бакеев, 1976). Сходные данные по Южной Якутии приводятся за 1964–1967 гг.: темные категории 27.4%, средние 70.9, светлые 1.7%, средний балл 3.1. Уменьшение выхода темных шкурок (23.1%) при увеличении средних (73.1%) и небольшой доле светлых (3.8%) наблюдалось и на северо-западе Якутии. Индекс окраски составлял в среднем 2.9 балла ($n = 26020$) (Белык, 1972).

В 1970–1980 гг. процесс посветления меха интродуцированных соболей продолжался. В период с 1974–1977 гг. по 1980–1982 гг. в бассейнах рек Олекма и Мая на юге Якутии доля темных шкурок в заготовках составляла 5.4–7.5%, светлых – 19.9–26.1%, свидетельствуя о прогрессирующем посветлении меха после 1964–1969 гг. Основными оставались средние цветовые категории (66.4–74.1%). На северо-востоке по р. Яна темные шкурки занимали 6.5–12.1%, средние – 63.6–69.7%, светлые – 23.8–24.4%. Примерно таким же образом изменилась за эти годы цветность вида на северо-западе. Доля темных и среднеокрашенных шкурок составила здесь соответственно 1.5–2.1 и 55.1–57.4%, светлых – 24.5–26.9% (Монахов, 2006) (рис. 4).

В бассейне р. Колыма с 1960–1964 по 1986–1990 гг. доля темных соболей уменьшилась с 13.2 ± 1.9 до $4.6 \pm 0.4\%$, светлых – возросла с 20.2 ± 1.9 до $34.3 \pm 0.4\%$ ($p < 0.01$), у средних этот показатель практически не изменился (66.6 ± 0.2 и $61.1 \pm 0.4\%$ соответственно) (Тавровский и др., 1971; Седалищев и др., 1992).

В том же направлении изменялись эти показатели в последующие десятилетия. По нашим данным, в Южной Якутии в 1994–2005 гг., по сравнению с 1974–1982 гг., средняя доля светлых

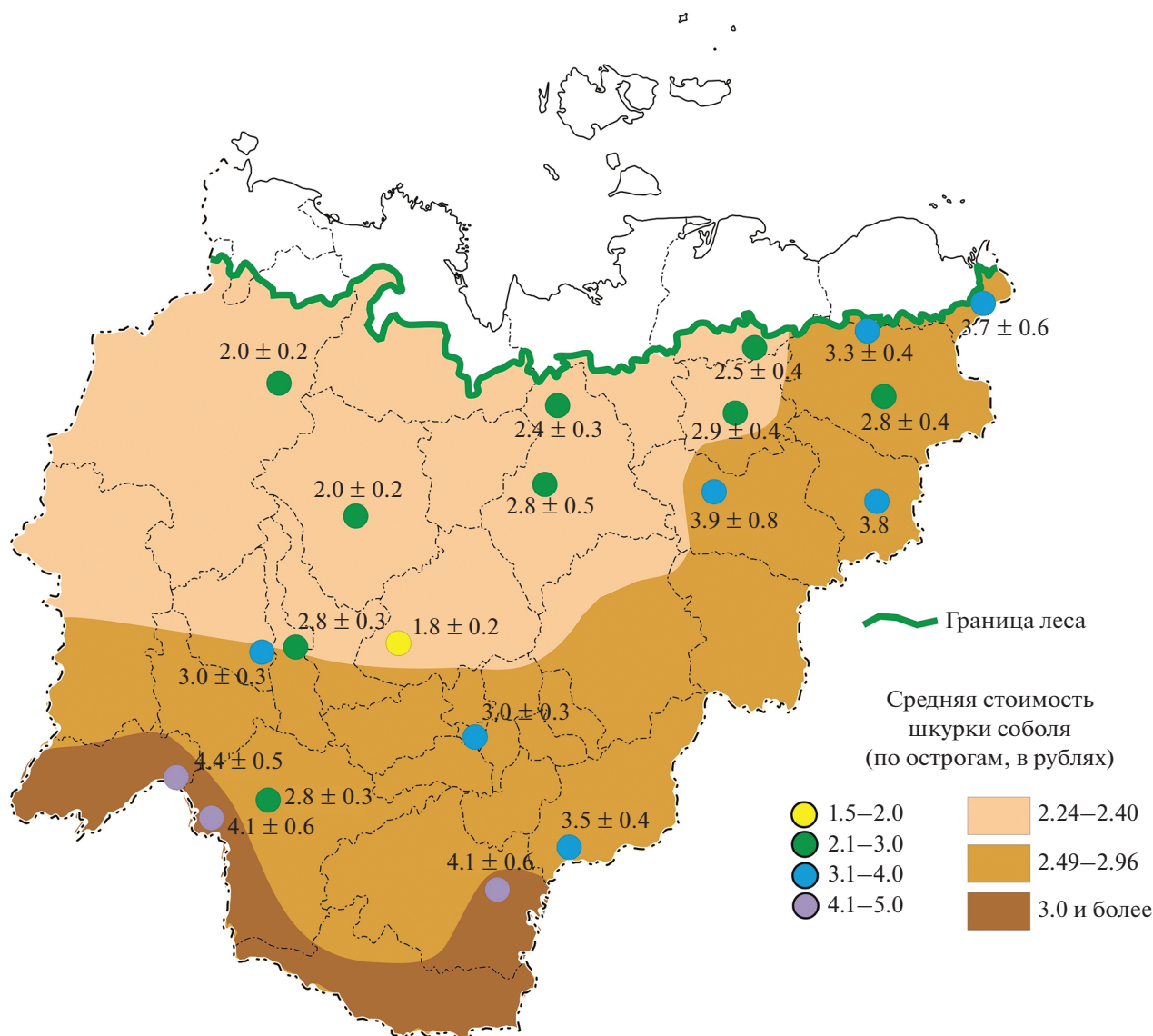


Рис. 2. Территориальное распределение соболя по качеству меха и пунктам сбора пушнины в Якутии в XVII в. (Павлов, 1972).

шкурки увеличилась ($41.4 \pm 0.1\%$, $\text{lim } 28.1\text{--}57.9\%$), среднеокрашенных уменьшилась ($55.9 \pm 0.1\%$, $40.4\text{--}68.8\%$) ($p < 0.01$). Число темных вариаций снизилось в среднем до $2.7 \pm 0.1\%$ ($1.7\text{--}3.6\%$) ($p < 0.01$). В бассейне р. Яна доля темных шкурки за этот период сократилась до $2.0 \pm 1.2\%$, светлых — возросла до $42.3 \pm 1.2\%$ ($p < 0.01$), доля средних изменилась мало ($55.7 \pm 1.2\%$). По р. Колыма распределение шкурки (светлые 32.7 ± 0.2 , средние 65.1 ± 0.2 , темные $2.2 \pm 0.2\%$) было сходным с 1986–1990 гг., но сдвинуто в сторону увеличения светлых и уменьшения темных в сравнении с 1960–1964 гг. ($p < 0.01$). Аналогичные статистически значимые изменения окраски произошли на северо-западе. Доля светлых шкурки с 1974–1982 по 1994–2005 гг. повысилась здесь в среднем

до $75.4 \pm 0.3\%$ ($48.6\text{--}89.3\%$), средних — уменьшилась до $24.1 \pm 0.3\%$ ($10.2\text{--}48.5\%$), темных — сократилась до $0.5 \pm 0.3\%$ ($0\text{--}2.9\%$) (рис. 4). На опытном участке в бассейне р. Алдан в 2006–2009 гг. средний балл окраски шкурки (1.61 ± 0.07 , $n = 93$) был статистически значимо меньше, чем в 2001 г. (2.07 ± 0.01 , $p < 0.01$). На долю светлых шкурки здесь, как и в других южноякутских районах, приходилось 46.3% , средних — 53.7% , темные отсутствовали, хотя утечка их на сторону была исключена (Сафронов, Захаров, 2014), что подтверждает реальность рассматриваемого процесса осветления соболей. В целом в ареале вида кроме осветления наблюдается противоположный процесс — потемнение меха. Разная направленность этих явлений свидетельствует об их связи с объектив-

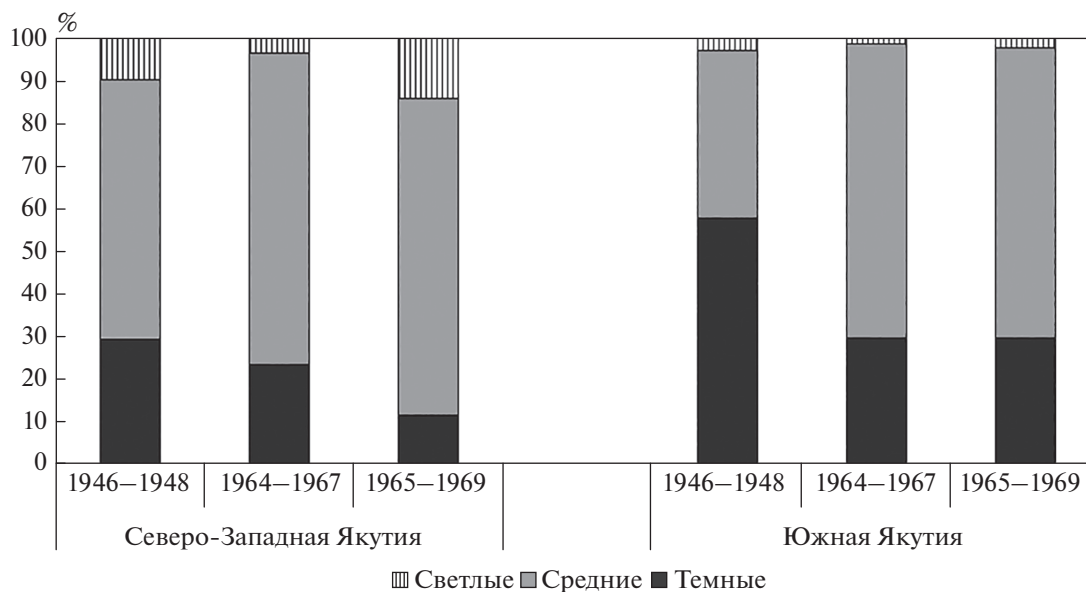


Рис. 3. Изменение цветности шкурок соболя в Южной и Северо-Западной Якутии в 1946–1969 гг. (1946–1948 гг. – Еремеева, 1952; 1964–1967 гг. – Бельяк, 1972; 1965–1969 гг. – Бакеев, 1976).

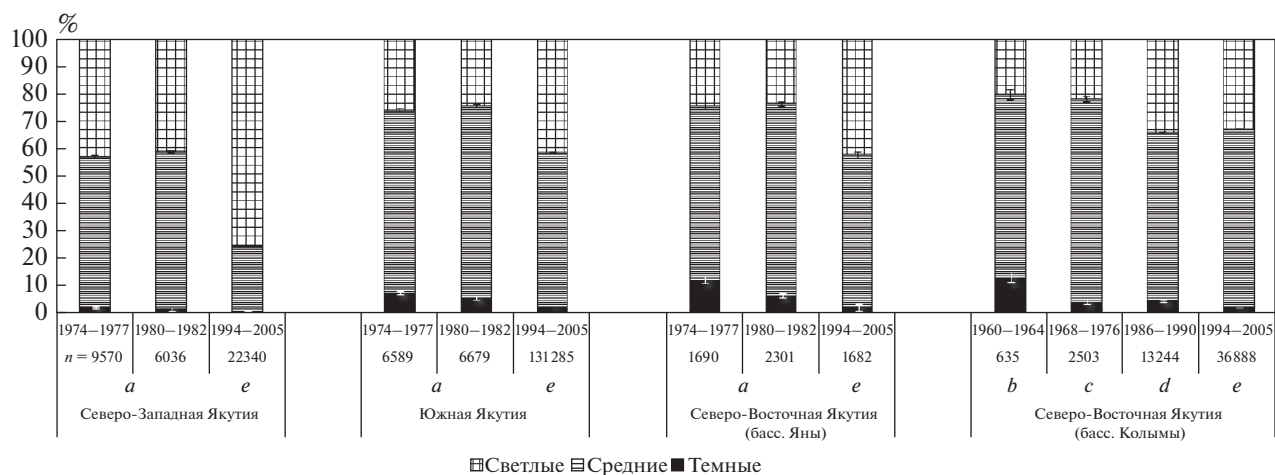


Рис. 4. Изменение цветности шкурок соболя в Южной, Северо-Западной и Северо-Восточной Якутии за период 1960–2005 гг. (a – Монахов, 2006; b – Тавровский и др., 1971; c – Грязнухин, Тагиров, 1977; d – Седалищев и др., 1992; e – наши данные). Статистическая значимость различий приведена в тексте.

ными изменениями, происходящими в популяциях (Монахов, 2006). В Якутии потемнение соболей отмечалось в 1968–1976 гг. в бассейне р. Колыма (Грязнухин, Тагиров, 1977), затем здесь начал преобладать процесс осветления (см. выше).

Таким образом, по указанным выше литературным и нашим данным в Якутии более полувек наблюдается постепенное осветление волосяного покрова как у соболей-интродуцентов, так и у оленеко-жиганского соболя, свидетельствуя о

глобальном характере процесса. При этом в интродуцированных группировках на юге, северо-востоке и в центральных районах сохраняется более темная окраска меха, чем в автохтонной популяции северо-запада, что отмечалось ранее (Монахов, 2006) и подтверждается нашими более поздними исследованиями. В зоне естественного смешения интродуцированных и автохтонных группировок в бассейне р. Вилюй в окраске соболей преобладают светлые тона, в чем проявляется

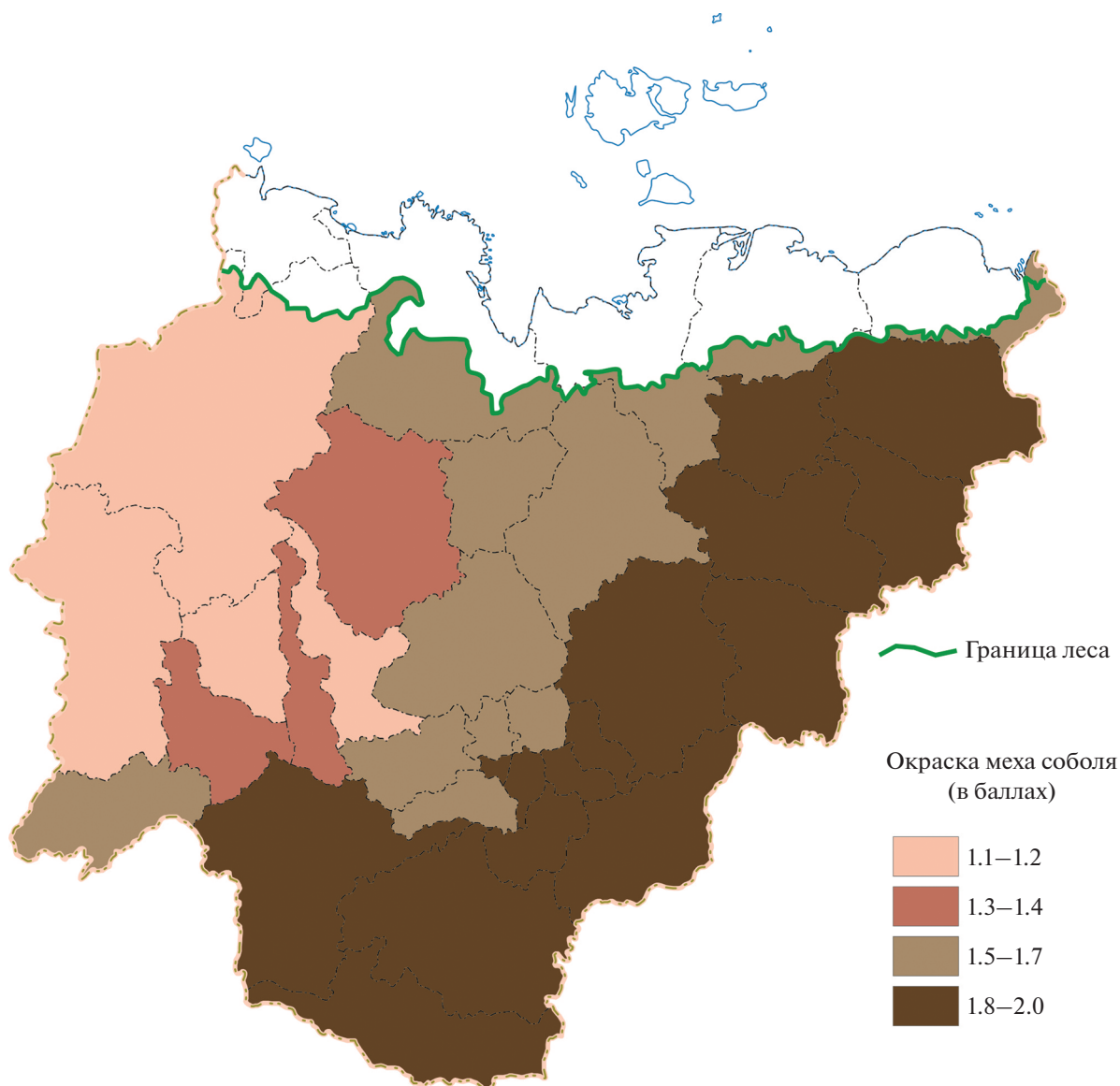


Рис. 5. Территориальное распределение соболя в Якутии по цветовым характеристикам волосяного покрова в современный период.

влияние преобладающего по численности енисейского подвида (табл. 1) (см. рис. 1).

Территориальное распределение цветовых форм соболя по эколого-географическим зонам Якутии в настоящее время немногим отличается от такового в XVII в. (рис. 5). Массовая интродукция в середине прошедшего столетия не изменила пространственную структуру ареала и географическую изменчивость вида в регионе, поскольку все выпуски соболей проводились в местах истонного обитания темной морфы (на тот период истребленной), близкой к ним по окраске меха, а также по биотопическим и трофическим связям (см. ниже). Из более 5 тыс. интродуцированных зверьков на левобережье р. Лена в пределах Цен-

тральной Якутии выпущено только 55 экз. Все остальные зверьки расселены на правобережье этой реки, в бассейнах рек Алдан, Олекма, Яна, Индигирка и Колыма (Тавровский и др., 1958; Грязнухин, 1965, 1980), что обеспечило восстановление исторического ареала темноокрашенной формы на этой обширной территории.

В настоящее время Центральная Якутия входит в зону естественного расселения темных соболей с Приленского плато и из бассейна р. Алдан. Более интенсивная, чем в прошлом, окраска соболя в нижнем течении рек Яна и Индигирка обусловлена продвижением интродуцентов до северных окраин леса. Периферийное расположение данного участка в дальнейшем, исходя из

литературных данных (Монахов, 1995), может обусловить посветление этих соболей. На левобережье р. Лены потомки витимских соболей, расселяющиеся из приленских районов к северу, достигли бассейна р. Вилюй. Однако показатели их плотности (0.5–1.2 экз./1000 га) меньше, чем в Восточной и Северо-Восточной Якутии (от 2.1–3.1 до 9.8–13.3 экз./1000 га) (Сафронов и др., 2006; Захаров, Сафронов, 2012).

Западная граница распространения темноокрашенной формы соболя к северу от устья р. Вилюй проходит по правому берегу р. Лена. По многолетним наблюдениям в Западном Предверхоянье многочисленны здесь темные соболи заселяли зимой крупные острова с ельниками в пойме р. Лена, но редко переходили на низменное левобережье (Сафронов и др., 1985). В этом проявлялась их тесная связь с горно-таежными ландшафтами Восточной и Северо-Восточной Якутии. Здесь по многочисленным хребтам, нагорьям и плоскогорьям широко распространены лиственничные леса с зарослями кедрового стланика, значительно улучшающие кормовые и защитные условия обитания вида. По характеру рельефа и растительности эти уголья более сходны с типичными местообитаниями соболя в исходном ареале, чем лиственничные редколесья севера-запада, где кедровый стланик отсутствует, кроме низовьев р. Вилюй. Можно предположить, что именно по таким преимущественно горным лиственнично-стланиковым насаждениям шло первоначальное заселение соболем Восточной Якутии из Приамурья и Забайкалья. Грязнухин (1965, 1980) при выпуске витимских соболей в западных отрогах Верхоянья отмечал, в частности, их тяготение к ландшафтам, сходным с Витимо-Патомским нагорьем.

Западноякутский соболь также редко переходит на противоположный правый берег р. Лена. Он распространен к северу до рек Пур и Уджа (около 72° с.ш.), отличается большей плотоядностью (Тавровский, Шитарев, 1957; Захаров и др., 2016) и плодовитостью (3.43 ± 0.21 против 2.78 ± 0.15 в бассейне р. Олекма, $p < 0.02$) (Zakharov, Safronov, 2017), выработавшимися в результате длительного существования в однообразных ландшафтах лиственничной тайги с обедненным составом растительных кормов. Судя по окраске и обособленному размещению в секторе между реками Лена и Вилюй к северу от 65° с.ш. расселение этого соболя на северо-запад Якутии шло не с юга, как в восточных районах, а с запада, из области распространения светлых соболей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В первой половине прошедшего столетия в полностью или частично изолированных поселениях соболя в Южной Якутии явно преобладали,

а в Северо-Западной составляли значительную долю особи темной окраски. В период постинтродукционного роста численности и перемещения особей в 1960–1970-х гг. уменьшение доли темных соболей сопровождалось увеличением количества среднеокрашенных особей, доля светлых оставалась низкой. В 1980–1990 гг. при продолжающемся сокращении количества темных, а затем и средних по окраске соболей значительно возросла доля светлых зверьков. Первоначальное усреднение окраски меха соболей, начавшееся при восстановлении численности (Бакеев, 1976), сменилось собственно процессом осветления. Таким образом, на его первом этапе шло накопление средних по цвету соболей, на последующем этапе их участвовавшее свободное скрещивание привело к увеличению количества светлых особей, что соответствует схеме полигенного наследования окраски у этого вида (Старков, 1947; Павлюченко и др., 1979). В результате многолетнего синхронизированного процесса осветления в популяциях темных и популяциях светлых соболей доля темных особей минимизировалась, средних и светлых — увеличилась.

Более темная окраска мехового покрова интродуцентов в сравнении с оленеко-жиганским соболем устойчиво сохраняется при их популяционном разобщении. В основе их пространственной дифференциации на территории Якутии лежит приспособленность к разным условиям существования. Темноокрашенный соболь, заселивший Якутию с южного направления, обитает в восточной части региона с разнообразным рельефом и лесными ассоциациями с кедровым стлаником, благоприятными для этой формы. Оленеко-жиганский соболь более адаптирован к пессимистическим условиям обитания в разреженных лиственничных лесах севера-запада. Он проник в этот регион с запада и существенно отличается от интродуцентов и, вероятно, от ранее истребленного темного соболя по ряду эколого-морфологических признаков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме FSRG-2020-0019 “Био- и хеморазнообразие экосистем, эволюция и генетические особенности биоиндикаторов Восточной Сибири и разработка технологий освоения возобновляемых растительных ресурсов” на 2020–2022 гг., по проекту “Популяции и сообщества водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий” (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР № 121020500194-9) на 2021–2025 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакеев Н.Н., 1976. Географическая изменчивость окраски меха соболя и ее динамика // Труды ВНИИОЗ. Вып. 26. Киров. С. 26–54.
- Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А., 2003. Соболя. 2-е изд., перераб. и доп. Вятка. 336 с.
- Бельк В.И., 1972. Изменение интенсивности окраски соболей на территории Якутии // Природа Якутии и ее охрана. Материалы IV Республиканского совещания. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 91–93.
- Буякович Н.Г., Корнилов Г.Ф., 1948. Соболя в Якутии. Якутск: ЯО ВО охраны природы. 26 с.
- Герасимова М.А., 1958. Качество меха баргузинского соболя, акклиматизированного в Томской области // Труды ВНИИЖП. Вып. 17. М.: Изд-во Центросоюза. С. 139–160.
- Грязнухин А.Н., 1958. Результаты выпуска витимского соболя в районе юго-западных отрогов Верхоянского хребта // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии: Труды института биологии Якутского филиала СО АН СССР. Вып. 4. М. С. 143–171.
- Грязнухин А.Н., 1965. Реаклиматизация соболя и опыт организации соболиного промысла в районе юго-западных отрогов Верхоянского хребта. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 22 с.
- Грязнухин А.Н., 1980. Результаты реаклиматизации соболя в Якутии // Фауна и экология наземных позвоночных таежной Якутии. Якутск. С. 43–78.
- Грязнухин А.Н., Тагиров Р.К., 1977. Экология и некоторые морфологические особенности верхнеколымского соболя // Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск. С. 109–120.
- Еремеева К.М., 1952. Географическая изменчивость окраски соболей // Труды Московского пушно-мехового института. Т. 3. С. 81–89.
- Захаров Е.С., 2012. Соболя Южной и Западной Якутии (морфология, экология, структура популяций). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 20 с.
- Захаров Е.С., Сафронов В.М., 2012. Экология соболя (*Martes zibellina* L.) в Западной Якутии // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 1 (17). С. 85–96.
- Захаров Е.С., Сафронов В.М., Павлова А.И., 2016. Зимнее питание соболя (*Martes zibellina* L.) Якутии // Достижения науки и техники АПК. Т. 30. № 11. С. 82–87.
- Крючков В.С., 1975. Особенности цветового и крашевого ассортимента шкурок соболя в юго-восточной части Западной Сибири // Сборник НТИ (Охота, пушнина и дичь). Вып. 49–50. Киров: Волго-Вятское книжное издательство. Кировское отделение. С. 92–98.
- Кузнецов Б.А., 1941. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР // Труды Московского зоотехнического института. Т. 1. С. 113–133.
- Мельчинов М.С., 1958. Опыт расселения витимского соболя в Верхоянском районе // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии: Труды института биологии Якутского филиала СО АН СССР. Вып. 4. М. С. 172–186.
- Монахов В.Г., 1995. Соболя Урала, Приобья и Енисейской Сибири: результаты реаклиматизации. Екатеринбург: Банк культурной информации. 154 с.
- Монахов В.Г., 2006. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации. 202 с.
- Осипова Н.Н., Черкашина А.Г., Павлова А.И., Посельская С.Н., Захаров Е.С., 2019. Особенности окраски соболя в Якутии и перспективы их использования в клеточном звероводстве // Ветеринария, зоотехния и биотехнология. № 4. С. 80–85.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафронов В.Г., 1973. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: Волго-Вятское книжное издательство. Кировское отделение. 536 с.
- Павлов П.Н., 1972. Пушной промысел в Сибири XVII в. Красноярск. 408 с.
- Павлюченко В.М., Уткин Л.Г., Григорьев М.Ю., Григорьев А.А., Имшенецкая Е.С., Кладовицков В.Ф., Куличков Б.А., Портнова А.Т., Снытко Э.Г., 1979. Клеточное разведение соболей. М.: Колос. 184 с.
- Сабанеев Л.П., 1875. Соболя и соболиный промысел. М. 72 с.
- Сафронов В.М., Николаев А.Н., Однокурцев В.А., 1985. Очерк зимней экологии соболя (*Martes zibellina* L.) в Западном Предверхоянье // Фауна и экология млекопитающих Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 24–55.
- Сафронов В.М., Захаров Е.С., Седалищев В.Т., 2006. Численность соболя в Якутии // Проблемы соболиного хозяйства. Киров: ГНУ ВНИИОЗ. С. 198–205.
- Сафронов В.М., Захаров Е.С., 2014. Изменения окраски мехового покрова соболя (*Martes zibellina*, Carnifora, Mustelidae) разных возрастных групп в бассейне среднего течения р. Алдан // Зоологический журнал. Т. 93. № 4. С. 595–599.
- Седалищев В.Т., Аникин Р.К., Плеснивец В.В., 1992. Реаклиматизация соболя в колымских районах Якутии // Рациональное использование ресурсов соболя: Материалы III Всероссийского научно-производственного совещания. Красноярск. С. 51–56.
- Старков И.Д., 1947. Биология и разведение соболей и куниц. М.: В/О “Международная книга”. 132 с.
- Тавровский В.А., 1959. Некоторые вопросы географической изменчивости соболя и систематическое положение соболей Якутии // Исследования по промысловой зоологии: Труды института биологии Якутского филиала СО АН СССР. Вып. 6. М. С. 76–96.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В., 1971. Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 660 с.
- Тавровский В.А., Иванов Д.У., Корнилов Н.А., 1958. Первые итоги реаклиматизации соболя в южных и восточных районах Якутии // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии: Труды институ-

- та биологии Якутского филиала СО АН СССР. Вып. 4. М. С. 3–49.
- Тавровский В.А., Шитарев И.С., 1957. Материалы по питанию соболя Северо-Западной Якутии // Зоологический журнал. Т. 36. Вып. 4. С. 608–616.
- Тимофеев В.В., Надеев В.Н., 1955. Соболя. М.: Изд-во технической и экономической литературы по вопросу заготовок. 403 с.
- Тимофеев В.В., 1970. Изменение меховых качеств соболей Восточной Сибири в связи с изменением численности популяций // Вопросы охотничьего хозяйства Сибири. Иркутск. С. 121–124.
- Zakharov E.S., Safronov V.M., 2017. Ecology of sable of North-Western Yakutian native population // Russian Journal of Theriology. V. 16. № 1. P. 74–85.

THE TIMING AND GEOGRAPHIC VARIABILITY OF THE SABLE (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) PELAGE COLOUR IN YAKUTIA

E. S. Zakharov^{1, 2, *}, V. M. Safronov^{1, **}, N. N. Zakharova², L. P. Koryakina³,
N. S. Grigorieva⁴, V. V. Filippova^{2, 5}

¹*Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia*

²*Institute of Natural Sciences, North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677000 Russia*

³*Arctic State Agrotechnological University, Yakutsk, 677007 Russia*

⁴*Yakut Scientific Centre, Federal Research Centre, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia*

⁵*Institute for Humanitarian Research and North Indigenous Peoples' Problems, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677027 Russia*

*e-mail: zevsable@gmail.com

**e-mail: vmsafronov28@gmail.com

Results of screening 247922 skins of sables harvested in Yakutia in 1994–2005 are analyzed. Based on literature and original data, changes in the colour of their pelage in 1930–1948, 1964–1969, 1970–1980 and in recent decades are considered. Characteristics of the distribution of different colour forms across the ecologic and geographic areas of Yakutia in the XVII century and at present are given. A steady trend for sable fur gradually brightening after the restoration of their population in the 1960s is established. Synchronism in colour changes in native and introduced groups of the species is shown. A certain sequence in sable fur chrominance changes conditioned by polygenic inheritance is revealed. At the first stage, there was an increase in average color variants, followed by a progressive brightening of a significant part of specimens at the next stage. Introduced sables were thereby retaining a darker colour of the fur in comparison with the autochthonous Yenisei subspecies.

Keywords: sable, fur, introduction, autochthon, population