

УДК 591.156:599.742.4(470.5)

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗМЕРНОГО ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА У СОБОЛЯ В ПРИРОДЕ И НЕВОЛЕ

© 2012 г. В. Г. Монахов

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: mon@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 29.03.11 г.

Окончательный вариант получен 17.05.11 г.

Исследовали межполовые различия краниометрических признаков у соболей разного пола и возраста в природных ($n = 2338$) и зверосовхозной ($n = 516$) популяциях. Различия между размерами черепа у природных самцов и самок, как правило, высокосignификантны ($p < 0.001$). Динамика размеров хорошо коррелирует с возрастом. В клеточной популяции различия между полами в размерах черепа также статистически значимы ($p < 0.01$), но корреляция размеров с возрастом отсутствует. В природных популяциях показатели ПД положительно коррелируют с возрастом, при максимуме в 9 лет и минимуме — у сеголетков. Значительное увеличение индекса ПД идет до 3 лет, далее динамика напоминает циклический процесс с повторением максимальных значений на каждый 4-й год при общем тренде к росту показателя. Наивысшие значения показателя ПД у клеточных соболей отмечаются в 3–5 лет, а минимальные — в возрастных группах 6–9 и 13–14 лет. Сеголеткам 6–10 месяцев возраста в природе свойственны тенденции к общему росту (не выраженные в интродуцированной популяции бассейна р. Вах) и к увеличению индекса ПД с возрастом, в ваховской — к его уменьшению. Удельная скорость роста черепа у самцов в 1.8 раза выше, чем у самок. Возрастная динамика размеров и векторы скоростей между полами, как правило, не согласованы. Результаты исследования согласуются с теорией Геодакяна (1991) о дихроморфизме. Различия в возрастных проявлениях полового диморфизма и постнатального роста черепа в природных и совхозной популяциях соболя обусловлены, на наш взгляд, различной направленностью отбора.

Ключевые слова: возрастные группы, краниометрия, половой диморфизм, промысловые выборки, совхозная популяция, *Martes*.

Половой диморфизм как частный случай полиморфизма привлекает внимание зоологов довольно давно. Феномен различия размеров у самцов и самок, в частности у млекопитающих, известен с начала накопления подробных сведений о морфологии отдельных видов.

В классе млекопитающих Mammalia половой диморфизм (ПД) в размерах — явление не всеобщее, поскольку у некоторых представителей (семейства землероек Soricidae, бобровых Castoridae, мышинных Muridae, хомяковых Scurtidae, гиеновых Hyenidae) различия между самцами и самками почти не выражены, а у некоторых китообразных (Cetacea) наоборот, самки крупнее самцов. В то же время в ряде таксономических групп Mammalia самцы по размерам ощутимо превосходят самок (отряды Pinnipedia, Carnivora).

Среди кунцеобразных (семейство Mustelidae) явление размерного полового диморфизма (преобладание самцов в размерах) имеет широкое распространение. Данной теме посвящено значительное количество исследований (Шубин, Шубин,

1975; Erlinge, 1979; Moors, 1980; Wiig, 1982; Герасимов, 1983; Dayan, Simberloff, 1994; Holmes, Powell, 1994; Abramov, Tumanov, 2003; Abramov, Puzachenko, 2005; Zalewski, 2007). Однако на примере важного в практическом отношении пушного вида — соболя *Martes zibellina* L. — таких примеров немного и практически все они сосредоточены в книжных изданиях (Тимофеев, Надеев, 1955; Гептнер и др., 1967; Монахов, Бакеев, 1981; Бакеев и др., 2003; Монахов, 2006). Журнальных статей по данному вопросу практически нет (Шубин, Шубин, 1975; Монахов, 2009). Между тем, в последние десятилетия накоплен значительный объем данных по морфологии этого вида, позволяющий отразить многие стороны его биологии. В частности, пул данных по краниометрии, который накоплен нами, охватывает практически весь ареал вида (47 популяционных группировок от Сахалина и Камчатки на востоке до Печоры на западе, от Южного Забайкалья на юге до р. Дудинка на севере. Кроме того, ведутся исследования морфологии со-

боля, разводимого специально для получения ценных шкурок в условиях звероферм.

Не так давно опубликован материал (Монахов, 2009) о географической и хронографической изменчивости размерного полового диморфизма, хронодиморфизме, соболя в западной части ареала. В данном сообщении мы хотим огласить результаты изучения возрастной изменчивости полового диморфизма соболя на примере природных популяций и зверьков, разводимых на звероферме. Этот вопрос ранее не исследовался.

В отношении возрастной динамики различий между самцами и самками предложено “онтогенетическое правило полового диморфизма”: “если по какому-либо признаку существует популяционный половой диморфизм, то в онтогенезе (с возрастом) этот признак меняется, как правило, от женской формы к мужской” (Геодакян, 1983, 1991). Автор теории объясняет ее сущность, употребляя термин “дихронизм” (дихроморфизм), понимая его как возрастное запаздывание в развитии признака у женского пола, т. е. доминирование женской формы диморфного признака в начале онтогенеза и мужской в конце. Другими словами в онтогенезе (с возрастом) половой диморфизм должен усиливаться. Проверку данного утверждения В.А. Геодакян (1983) проводил на примере антропометрических признаков.

В литературе по диким хищным млекопитающим (Carnivora) крайне мало данных о динамике размеров самцов и самок на протяжении всей жизни животных (Россолимо, Павлинов, 1974; Павлинов, 1977; Hartova et al., 2010), что напрямую связано с точным определением их возраста методом Клевезаль-Клейненберга (1967), который дает необходимый результат, однако при значительном объеме материала его применение связано с известными трудностями. В настоящее время мы имеем возможность проанализировать такие данные на примере краниометрических признаков соболя в природе и неволе, оценить межполовые различия в размерах для разных возрастных групп, т. е. возрастную динамику полового диморфизма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучены значительные по объему выборки черепов соболя из региона Урала-Зауралья за 1979–2002 гг. ($n = 2127$, хранится в зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург) и Западного Саяна, бассейн р. Кизир, 1977–1981 гг. ($n = 211$, хранится в ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства, Киров). Для сравнений привлечена выборка животных, разводимых на соболеферме Салтыковского племенного зверосовхоза Московской области за 2001–2009 гг. ($n = 516$, коллекция зоомузея ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург). Всего исследовано 1921 экз. сеголетков и 933 экз. зверьков возраста 1–18 лет. Возраст животных из природных выборок определяли методами В.С. Смирнова

(1960) и Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейненберга (1967), возраст соболей зверосовхоза известен из племенных книг.

Каждый череп с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм измеряли по 18 промерам: 1) основная длина; 2) кондилобазальная длина (КБД); 3) общая длина; 4) длина мозговой части; 5) длина лицевой части; 6) длина зубного ряда верхней челюсти; 7) длина ряда коренных зубов; 8) диаметр затылочного отверстия; 9) длина слуховых барабанов; 10) ширина мозговой капсулы; 11) наибольшая ширина черепа (НШ); 12) ширина затылочных мышечков; 13) ширина хоан; 14) лицевая ширина по линии между скуловыми отверстиями; 15) ширина ряда резцов верхней челюсти; 16) ширина слуховых барабанов; 17) высота в области слуховых барабанов (наибольшая высота, НВ); 18) высота в области межглазничного сужения.

Для оценки величины полового диморфизма применяли показатель I_{SD} , предложенный Россолимо и Павлиновым (1974): $I_{SD} = 100 (X_{\sigma} - X_{\varphi}) / X_{\varphi}$, где: I_{SD} – величина (индекс) полового диморфизма (ИПД), выраженный в процентах; X_{σ} и X_{φ} – средние величины признаков для самцов и самок. Подобный показатель, апробированный многими исследователями (Holmes, Powell, 1994; Abramov, Tumanov, 2003; Рожнов, Абрамов, 2006), использовался нами ранее (Монахов, 2009).

Для оценки интенсивности возрастных изменений размеров черепа между двумя возрастными половыми группами применяли показатель удельной скорости роста s по Шмальгаузену (1935) для стандартных промежутков времени: $s = (\lg v - \lg v_0) / \lg e$; где: v_0 и v – величины признаков в начале и в конце наблюдаемого периода роста, e – основание натурального логарифма.

В работе для выявления различий и закономерностей применяли статистические возможности пакета STATISTICA 5.5 для Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вначале были высчитаны ИПД для всех животных приуральской выборки и определены величины межполовых различий. Оказалось, что эти величины не одинаковы для всех изученных признаков. При цифровой обработке данных было выявлено, что признак 8 (диаметр затылочного отверстия) варьирует в выборках хаотично. Подробное изучение показало, что это происходит по причине разрушения краев затылочного отверстия при очистке черепов после выварки. Вследствие этого данный признак исключен из анализа.

Исследованные краниометрические признаки вносят разный вклад в межполовые различия. Так, у приуральских взрослых соболей (рис. 1а; $n = 788$) наивысшие значения ИПД демонстрируют не только промеры, имеющие наибольшие величины (1–5), но и характеризующие длину зубного ряда (6–7) и высоту черепа (№ 18). Минимальные

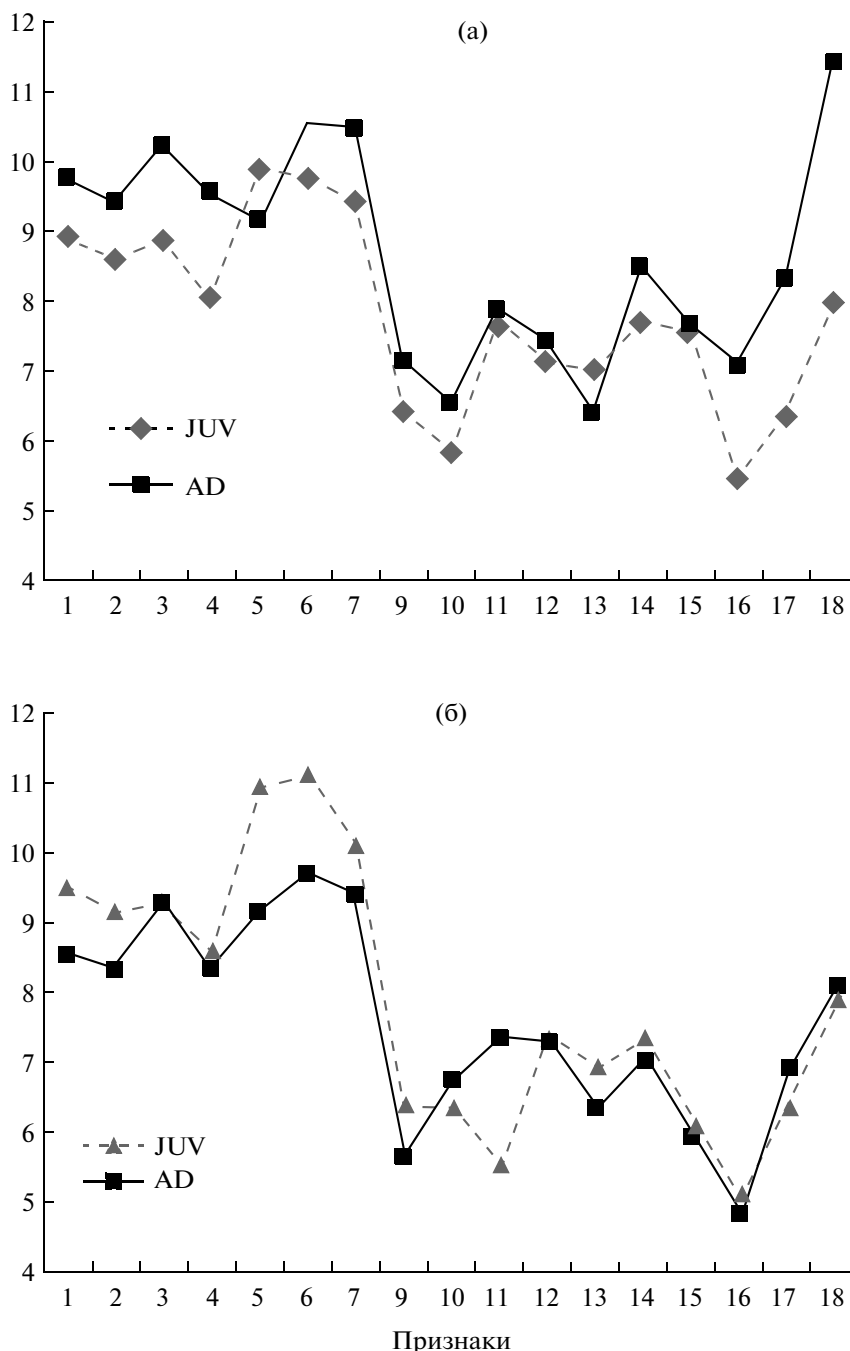


Рис. 1. Значения индекса полового диморфизма (%) у сеголетков и взрослых соболей Приуралья (а) и клеточной популяции (б).

I_{SD} отмечены для признаков 13 (ширина хоан), 10 (ширина мозговой части), 16 (ширина bullae) и 9 (длина bullae). Варьирование среднего ИПД (8.67%) фиксируется в пределах от 5.34% (признак 16) до 11.49% (признак 18). Абсолютный минимум показателя 2.49% (признак 13; группа 5+), абсолютный максимум 14.98% (признак 7; группа 9+).

Наивысшие значения ИПД в совхозной популяции среди взрослых показали (рис. 16; $n = 145$) те же признаки, что и в приуральской (№ 1–7, 18).

Минимальными были значения признаков 16, 9, 15 и 13. Значения остальных – ниже среднего уровня (7.60%). Варьирование среднего I_{SD} находится в пределах от 4.84% (признак 16) до 11.16% (признак 6).

Варьирование ИПД у сеголетков в Приуралье (рис. 1, $n = 1339$) идет, в целом, также как среди взрослых, однако у первых средний ИПД ниже ($I_{SD-JUV} = 7.79\%$). Обратим внимание, что по двум признакам 5 (длина мозговой части) и 13 (ширина

Таблица 1. Размеры самцов и самок приуральского аборигенного соболя и их различия

Возраст, годы	КБД, мм				ИПД %	Число зверьков ($n = 1601$)		
	♂	±SE	♀	±SE		♂	♀	Всего
6 мес.	83.43	0.12	76.99	0.10	7.48	334	344	678
9 мес.	83.97	0.19	77.10	0.15	8.03	143	142	285
1	84.25	0.20	77.60	0.17	8.21	111	116	227
2	84.54	0.28	77.34	0.28	8.73	57	35	92
3	85.42	0.33	77.85	0.60	9.25	28	19	47
4	84.75	0.40	78.08	0.41	7.90	27	27	54
5	84.38	0.44	77.46	0.29	8.14	23	31	54
6	85.47	0.33	77.87	0.42	9.30	33	29	62
7	84.85	0.50	77.99	0.41	8.68	14	13	27
8	85.56	0.55	77.99	0.34	8.99	14	15	29
9	86.14	0.60	77.35	0.60	10.14	12	6	18
10	85.32	0.60	77.33	0.52	8.86	6	6	12
11	85.05	0.79	78.60	0.78	8.44	6	2	8
12	87.18	1.46	78.85	0.77	9.77	4	4	8

хоан) показатель для сеголетков выше. В клеточной популяции средний ИПД у сеголетков выше (7.90%, $n = 371$) и по 10 признакам из 17 их показатели превосходят значения для взрослых, при равенстве в трех случаях.

Что касается возрастных изменений размеров черепа самцов и самок, то их можно оценить по данным табл. 1. В ней представлены материалы по всем изученным приуральским (бассейны рек Лозьва, Демьянка, Юган) популяциям, за исключением ваховской, образованной байкальскими интродуцентами, размеры которых существенно меньше, чем в остальных. По представленным в таблице данным хорошо различимо увеличение размеров, в частности, КБД, с возрастом как у самцов ($r = 0.79$; $F_{1,12} = 20.54$; $p = 0.00069$), так и у самок ($r = 0.65$; $F_{1,12} = 8.65$; $p = 0.0124$). При этом соответствие величин КБД в возрастных группах самцов и самок оказалось довольно высоким при $r = 0.65$ ($F_{1,12} = 8.77$; $p = 0.011$). По остальным признакам статистически значимые положительные корреляции размеров были отмечены ($r = 0.56-0.91$; $p = 0.038-0.0003$) по семи признакам. Наивысшим коэффициент корреляции был по признаку 14 (ширина между скуловыми отверстиями, $r = 0.907$), а минимальным по признаку 5 (длина лицевой части, $r = 0.558$). В одном случае вариация размеров (признак 18, высота в области межглазничного сужения) по возрастным группам у самцов и самок проявила статистически значимую отрицательную корреляцию $r = -0.59$ ($p = 0.027$). Остальные признаки не показали значимых взаимосвязей ($r < 0.49$; $p > 0.05$), т.е. динамика значений

признаков между полами, в основном, не проявляет согласованности.

Различия между размерами черепа самцов и самок высокозначимы ($p < 0.001$): величины критерия t варьируют, к примеру, по КБД, в возрастных группах: 6 мес. 41.99; 9 мес. 28.72; 1+ 25.46; до 5.05 в группе 12+. По признаку 11 (НШ) значения t были: в группе 6 мес. 31.32; 9 мес. 23.24; 1+ года 19.78; до 4.47 в группе 12+ ($p < 0.001$). По наибольшей высоте черепа (№ 17) различия между половыми группами также высокозначимы: значения t были 26.95; 17.7; 20.18 и 2.41 соответственно.

Переходя к возрастной динамике I_{SD} (табл. 1), надо заметить, что его связь с возрастом в природной популяции оказалась достаточно тесной и значимой ($r = 0.60$; $F_{1,12} = 6.78$; $p = 0.023$), что можно интерпретировать, как положительный возрастной тренд величины ПД. Наивысших значений I_{SD} достигают в 9-м возрастном классе: 10.14% (табл. 1).

Обратившись к материалу по клеточной популяции (данные по возрастным классам, из-за малого количества животных в каждом из них, пришлось объединить в группы, включающие по два-пять возрастов) заметили динамику размерных показателей, отличную от наблюдавшейся в природных группировках вида. Оказалось, что увеличение размеров совхозных соболей происходит у самцов до возраста 3–5 лет, у самок – 6–9 лет, а в последующих возрастных группах идет закономерное снижение размеров черепа (табл. 2, рис. 26). Корреляции динамики размеров (КБД) с возрастом: у самцов $r = -0.54$, у самок $r = -0.079$, т.е. процесс уменьшения размеров превалирует над

Таблица 2. Размеры самцов и самок соболя в клеточной популяции и их различия

Возраст, годы	КБД, мм				ИПД %	Число зверьков (n = 509)		
	♂	±SE	♀	±SE		♂	♀	Всего
0	83.31	0.16	76.28	0.14	7.92	197	170	367
3–5	85.53	0.60	75.95	0.39	12.18	16	4	20
6–9	84.02	0.37	78.24	0.71	7.31	14	10	24
10–12	83.55	0.39	76.84	0.32	8.02	16	30	46
13–14	83.00	0.61	76.62	0.29	7.36	8	29	37
15–19	82.73	0.51	75.70	0.54	8.68	12	3	15

Таблица 3. Изменения размеров черепа у сеголетков разных популяций соболя в период с октября по февраль

Месяц года (возраст в мес.)	Самцы							Самки						
	n	КБД	±SE	НШ	±SE	НВ	±SE	n	КБД	±SE	НШ	±SE	НВ	±SE
Зап. Саян (р. Кизир) 1977–1981 N = ♂99/112♀														
10 (6)	15	78.83	0.59	36.47	0.28	31.63	0.27	25	73.73	0.34	34.83	0.25	29.83	0.18
11 (7)	27	79.05	0.41	36.64	0.16	31.61	0.25	20	74.19	0.73	35.04	0.33	29.99	0.26
12 (8)	20	79.43	0.18	36.58	0.18	31.71	0.20	10	73.21	0.49	34.32	0.21	29.53	0.20
1 (9)	32	80.07	0.33	36.59	0.13	31.38	0.15	45	73.45	0.18	34.60	0.20	29.36	0.10
2 (10)	5	80.18	0.82	36.86	0.19	31.28	0.42	12	73.49	0.53	34.61	0.27	29.61	0.26
р. Вах 1979–1989 N = ♂100/101♀														
10 (6)	10	81.81	0.55	37.67	0.22	32.07	0.21	10	75.48	0.39	34.09	0.23	30.23	0.22
11 (7)	78	81.40	0.22	36.87	0.12	32.11	0.11	83	74.93	0.19	34.09	0.10	30.06	0.08
12 (8)	3	81.95	0.04	36.33	0.40	30.87	0.31	6	74.43	0.29	33.90	0.28	30.40	0.21
1–2(9–10)	9	82.34	0.39	36.67	0.39	30.71	0.26	2	75.05	1.80	34.25	0.25	28.90	0.42
Приуралье 1979–1989 N = ♂228/259♀														
10 (6)		–	–	–	–	–	–	7	76.46	0.50	34.73	0.34	30.57	0.29
11 (7)	98	83.41	0.23	36.93	0.11	32.35	0.11	108	77.01	0.18	34.47	0.09	30.47	0.08
12 (8)	54	83.45	0.27	36.91	0.13	32.23	0.13	63	76.51	0.23	34.18	0.12	30.42	0.10
1 (9)	34	84.77	0.33	37.21	0.16	32.57	0.15	41	77.29	0.24	34.70	0.13	30.38	0.13
2 (10)	42	83.63	0.27	37.35	0.17	32.26	0.12	40	77.00	0.27	34.53	0.14	30.18	0.16
Зверосовхоз 2001–2007 N = ♂197/170♀														
10 (6)	197	83.31	0.16	36.41	0.07	32.65	0.07	170	76.28	0.14	34.49	0.07	30.71	0.07

увеличением, наблюдаемым в первые годы жизни. По данным этой же табл. 2, у клеточных соболей значение I_{SD} (12.18%) наивысшее в 3–5 лет. Причем, что совсем не характерно для диких соболей, наименьшие величины показателей межполовых различий в совхозной популяции отмечаются не у сеголетков, а в возрастных группах 6–9 и 13–14 лет ($I_{SD} < 7.36$). Взаимосвязь индекса ПД с возрастом низкая отрицательная ($r = -0.287$; $F_{1,4} = 0.36$; $p = 0.581$).

Имеющийся у нас материал позволил провести сравнения размеров черепа среди сеголетков разных сроков добычи, а значит, и возраста. В табл. 3 для примера используются только три размерных признака из восемнадцати изученных. Оказалось, что тренды увеличения размеров характерны в большей степени самцам. Самки же демонстрируют либо уменьшение, либо хаос. Мы оценили соответствие показателей размеров прибылых между половыми группами. По признаку 2, КБД, корреляция размеров самок и самцов высокая ($r = 0.92$;

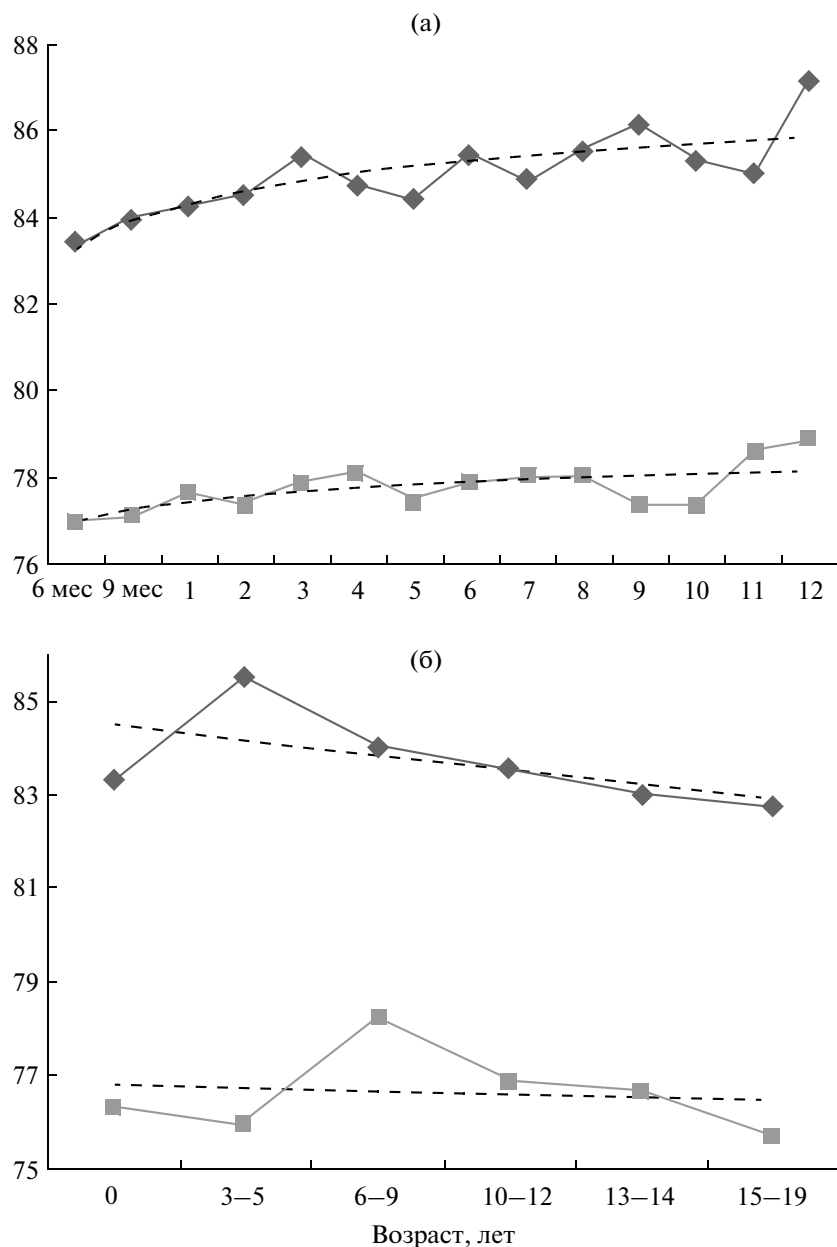


Рис. 2. Соотношение размеров черепа (КБД, мм) и возраста самцов и самок в природных (а) и клеточной (б) популяциях. Тренды обозначены прерывистыми линиями.

$R^2 = 0.86$; $F_{1,12} = 64.95$; $p = 0.00001$). По ширине черепа корреляция между полами оказалась низкой и отрицательной ($r = -0.094$; $p = 0.76$), что свидетельствует об отсутствии связи в возрастной динамике признака у самцов и самок. Сравнения по высоте черепа показало положительную и значимую корреляцию ($r = 0.67$; $R^2 = 0.45$; $F_{1,12} = 8.85$; $p = 0.0126$) между размерами черепа самцов и самок (табл. 3).

Если сравнить размеры одновозрастных самцов и самок прибылых из природных популяций, то самыми мелкими оказываются зверьки Зап. Саяна, самыми крупными — приуральские, а интроду-

центы Ваха имеют промежуточные показатели (табл. 3). Сеголетки в клеточной популяции (забой зверьков на товарную продукцию производится только в октябре, когда возраст прибылых равен 6 месяцам) по размерам ближе к приуральским.

После вычислений ИПД (I_{SD}) сравнили его динамику у сеголетков в трех природных выборках. В целом выраженность показателя в них различается: средний I_{SD} выше в Приуралье (7.7%), немного ниже в бассейне Ваха (7.5%) и самый низкий (6.6%) в Западном Саяне. Это заметно и по диаграммам рис. 3. Во всех трех выборках возрастную тенденцию к увеличению показателя ПД демон-

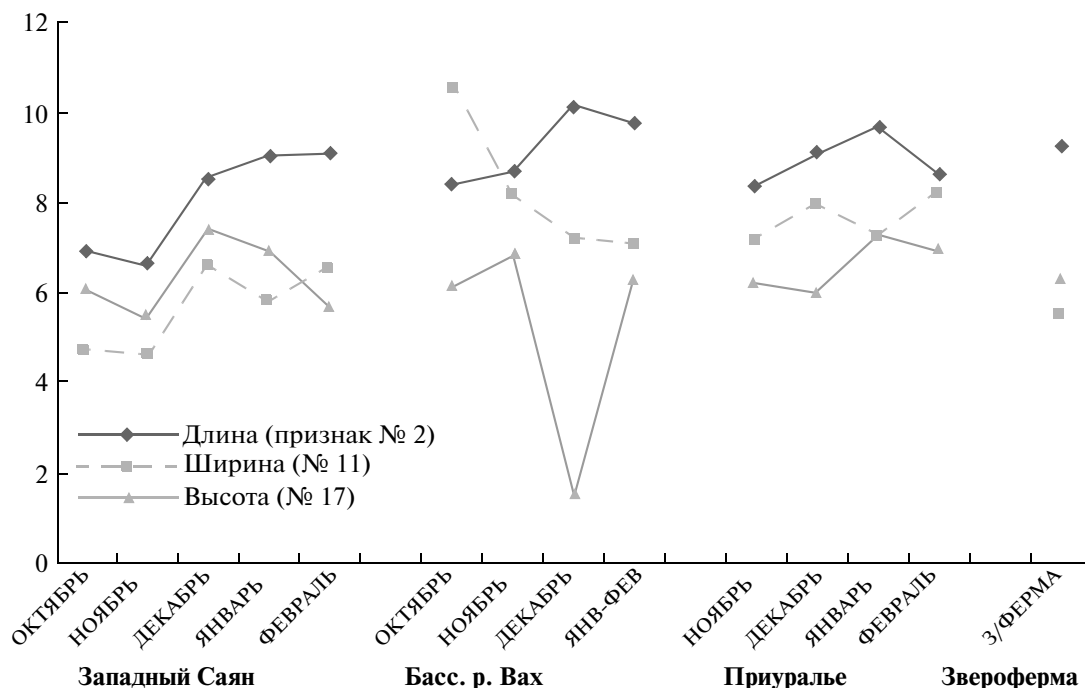


Рис. 3. Динамика индекса полового диморфизма (I_{SD} , %) по трем краниометрическим признакам у сеголетков разного срока добычи в западном Саяне, бассейне реки Вах, Приуралье, а также совхозной популяции.

стрирует признак длины (КБД, № 2) черепа. Такую же тенденцию, но только для саянской и приуральской выборки, показали ширина (НШ, № 11) и высота (НВ, № 17), но ваховские сеголетки проявили тенденцию к уменьшению I_{SD} по ширине и нечеткую — по высоте черепа.

Мы вслед за Россолимо и Павлиновым (1974), сделавшим это для лесной куницы, имеем возможность оценить возрастные изменения удельной скорости роста в природных группировках соболя. Рис. 4 отображает средние удельные скорости изменения размеров по 17 краниометрическим признакам для каждой группы возраста до 12+ лет у самцов и самок соболя, а также их разности ($c_{\sigma} - c_{\text{♀}}$). Среди сеголетков от 6 до 9 месяцев удельная скорость роста значительно выше у самцов. В следующем интервале (от 9 мес. до 1 года) она резко снижается, причем у самцов значительно, а у самок снижение продолжается до 2 лет. Далее у самцов идет повышение темпов роста черепа до 3 летнего возраста, у самок же до 4 лет. В последующих возрастных интервалах в скорости роста для обоих полов фиксируются чередующиеся положительные и отрицательные тренды, совпадающие лишь в интервалах 5–6 и 7–8 (повышения), 6–7 и 8–9 лет (понижения).

Также нами были рассчитаны средние для двенадцати возрастных групп темпы изменений отдельных краниометрических признаков (рис. 5) у самцов и самок соболя Приуралья. Самцы демонстрируют положительную направленность изме-

нений (рост) по всем признакам, за исключением наибольшей высоты черепа (которая с возрастом непрерывно уменьшается), единственный признак, демонстрирующий (также и у самок) постоянно отрицательный средний тренд. Наибольшие коэффициенты роста (более 0.003) показали признаки 1, 2, 3, 4 (длин черепа и мозгового отдела), 14 (ширина между скуловыми отверстиями) и 15 (ширина ряда резцов). Низкие (но положительные) скорости изменений у самцов отмечены для 7 (длина ряда коренных), 10 (ширина мозговой капсулы) и 18 (высота в области межглазничного сужения) признаков.

У самок картина возрастных изменений признаков в значительной мере отлична от самцов (рис. 5). Для шести признаков фиксируются отрицательные тренды: по трем из них (№№ 7, 10, 18) минимальные скорости имеют также и самцы (см. выше). Признаки 9 (длина bullae) и 12 (ширина мышелков) показали самые низкие отрицательные тренды. В список признаков с наибольшими коэффициентами роста (более 0.003) у самок попадают лишь два: 5 (длина лицевого отдела) и 13 (ширина хоан).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для изучаемого в данной работе региона известно исследование Павлинина (1963), который нашел межполовые различия у тобольских (*M. zibellina zibellina*) соболей, равными 8.7%. В монографии Г. Монахова и Бакеева (1981) показано, что

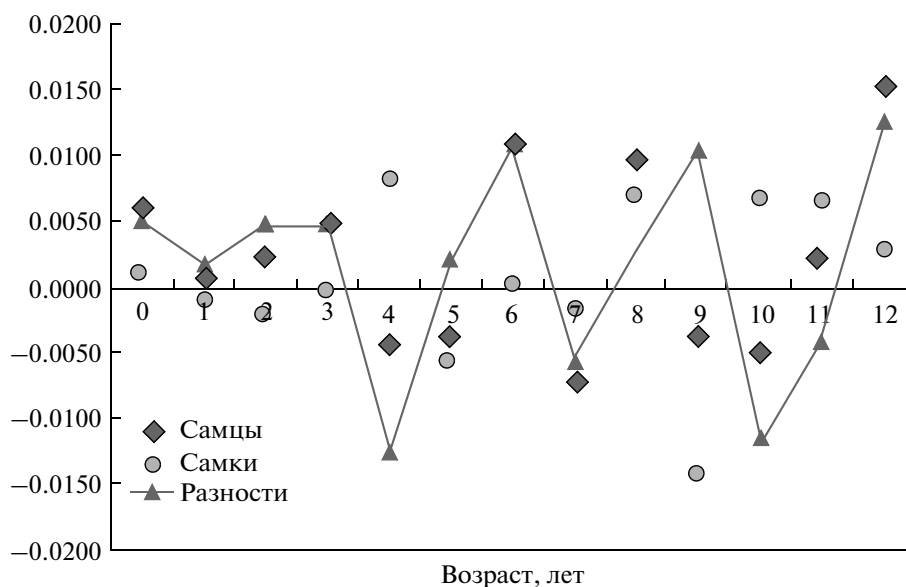


Рис. 4. Возрастные различия в удельной скорости изменения размеров черепа (c) у самцов и самок соболя в природе. В возрастной группе 0 показаны изменения от 6 до 9 месяцев, в группе 1 – от 9 месяцев до 1 года.



Рис. 5. Средние удельные скорости (c) изменения краниметрических признаков у самцов и самок соболя в природе.

в трех урало-приобских популяциях вида межполовые различия варьировали от 6.6 до 9.8%. Сведения о ПД в двух приуральских популяциях соболя есть также в статье Павлинова и Россолимо (1979): для Печоры межполовые различия составили 9.8%, для Свердловской области – 10.0%.

По результатам наших исследований (Монахов, 2009) межполовые различия по КБД в 10 приуральских выборках соболей варьировали от 8.58 до 10.26%, а в шести выборках лесных куниц *Martes martes* L. – от 7.64 до 9.11%. Усредненные по десяти

признакам различия I_{SD} по всем изученным выборкам равнялись соответственно 9.03% у соболя и 8.39% у куницы лесной.

Анализ полученных разными авторами данных о проявлениях ПД у соболя, позволил предположить также и многолетнюю временную (хронографическую) изменчивость ПД, которую можно назвать проявлением хронодиморфизма, а также и возрастную изменчивость феномена. Многолетняя динамика ПД была показана нами на примере ряда десятилетних выборок XX в.: большинство

хронотрендов имели возвратно-поступательную динамику (Монахов, 2009). В отношении возрастных различий в показателях ПД у соболя сведений в литературе не найдено.

Имеются сведения о размерном ПД у другого представителя рода — куницы лесной, обитающей в Приуралье в зоне трансгрессии ареалов совместно с соболем. Так, в упоминавшейся работе Павлинина (1963) различия в кондилобазальной длине у самцов и самок куниц составили 5.7% для шалинской, 7.2% — тобольской, 8.9% — башкирской и 9.7% — для челябинской популяций. В этом же источнике имеются данные для расчета ИПД по соболям тобольского подвида: басс. Сев. Сосьвы — 7.24%, Тапсуя — 9.57%, Кондо-Сосьвинского заповедника — 9.03%, Ивдельского (8.88%) и Гаринского районов Свердловской области (8.52%).

Межполовые различия размеров черепа у зверьков разного возраста изучали на примере печорских куниц Россолимо и Павлинов (1974). Они установили, что возрастная динамика ПД по КБД демонстрировала слабую тенденцию к уменьшению, по лицевой длине — уменьшение и снова рост к возрасту 2+ с дальнейшей стабилизацией. Половой диморфизм по большинству остальных признаков имел тенденцию к возрастанию до 5 лет со снижением в старших возрастных группах. Данные о различиях ИПД по кондилобазальной длине для печорских куниц представлены в работе Павлинова (1977), который обнаружил их наибольшими у сеголетков (9.41%), а у взрослых животных варьирующими от 8.03 до 8.71%.

Для сравнения с результатами Россолимо и Павлинова (1974), уточним данные по возрастной динамике показателей полового диморфизма (рис. 6) у соболя, полученные нами. В природных выборках заметен общий тренд к увеличению ПД с возрастом. Однако он не равномерен: самые высокие значения показателей ПД приходятся на группы возраста 3, 6, 9 и 12 лет. Значительное увеличение ПД идет до возраста 3 года, далее динамика напоминает циклический процесс с повторением максимальных значений на каждый 4-й год. Причем каждый последующий максимум больше предыдущего, исключая последний (рис. 6а). Эта динамика весьма сходна с возрастным трендом КБД самцов на рис. 2а. Сходные результаты получены при исследовании краниометрии и ПД лисицы обыкновенной *Vulpes vulpes* в Чехии (Hartova et al., 2010).

Зависимость ПД от возраста соболей в совхозной популяции в корне иная. К сожалению, мы не можем оценить размеры зверьков возрастов 1 и 2 года, поскольку в преднамеренный забой на товарную продукцию они не попадают и остаются на племя до выявления их репродуктивных способностей. Если по воспроизводству (или другим параметрам) они дисквалифицируются, то на забой пойдут уже в возрасте 3 и более лет. В результате, к

трем годам зверьки демонстрируют увеличение ПД, но оно сменяется уменьшением до уровня, даже более низкого, чем у сеголетков. В последующих возрастных группах показатели ПД колеблются в пределах 1.3% (рис. 6б) при общем тренде уменьшения ИПД.

Отличия в динамике размерного ПД у куницы (по данным Россолимо и Павлинова, 1974) и соболя в природе существенны: у куницы I_{SD} по КБД резко снижается к 1 году и выходит на “плато”, у соболя же имеет общую тенденцию роста вплоть до возраста 12 лет, со снижениями в группах возраста 4, 7 и 11 лет.

В большинстве случаев направленность изменений размеров между полами рассогласована (см. рис. 5), что видно также по результатам оценки корреляции размеров самцов и самок по отдельным признакам (см. выше). Для ряда видов *Maternalia* исследователи отмечали 3, 4 и более фаз постнатального роста (Мина, Клевезаль, 1976). У самцов и самок соболя также видны подобные фазы, но, как указывали Мина и Клевезаль (1976), такие проявления “фазовости” в росте биологически трудно интерпретируемы. Возможно, на наш взгляд, они связаны с принадлежностью соболей к поколениям животных, родившихся на разных фазах популяционных циклов.

Сравнивая возрастную динамику размеров черепа у куницы (по данным Россолимо и Павлинова, 1974) и соболя, отметим, что кунице свойствен высокий темп роста сеголетков (вдвое выше у самок), который у самцов снижается в 2 раза в интервале 1–5 лет, а у самок в 6 раз к 4 годам, далее у обоих полов наблюдаются тренды роста со скоростями 0.002–0.013. У соболя также самый высокий прирост у сеголетков, но от 6 до 9 месяцев, причем у самцов в 5 раз выше, чем у самок (рис. 4). В последующие интервалы у самцов он продолжается со скоростями от 0.0007 (1 год) до 0.0044 (3 года), чтобы смениться уменьшением в 4 и 5 лет (–0.0043; –0.0036). У самок же в группах 1–3 и 5 лет наблюдается деградация размеров, прерывающаяся в 4 года значительным ростом (0.0081). В последующие возрастные интервалы до 12+ лет у соболей обоего пола наблюдается смена положительных и отрицательных трендов, иногда значительных ($c = \pm 0.0100$ –0.0150, рис. 4). Средние удельные скорости роста у самцов 0.0009; у самок 0.0005.

По нашим данным, момент окончания роста черепа у соболя нами не установлен, увеличение КБД происходит вплоть до последней, 12-й возрастной группы (табл. 1, рис. 1). Возможно, это происходит и в возрастных группах старше 13 лет. Но поскольку у нас данная группа составная, т.е. включает зверьков нескольких возрастов (8 самцов 12–17 лет, 9 самок 12–18 лет), то достоверно об этом говорить нельзя: нужно иметь репрезентативное количество зверьков в возрастных классах по-

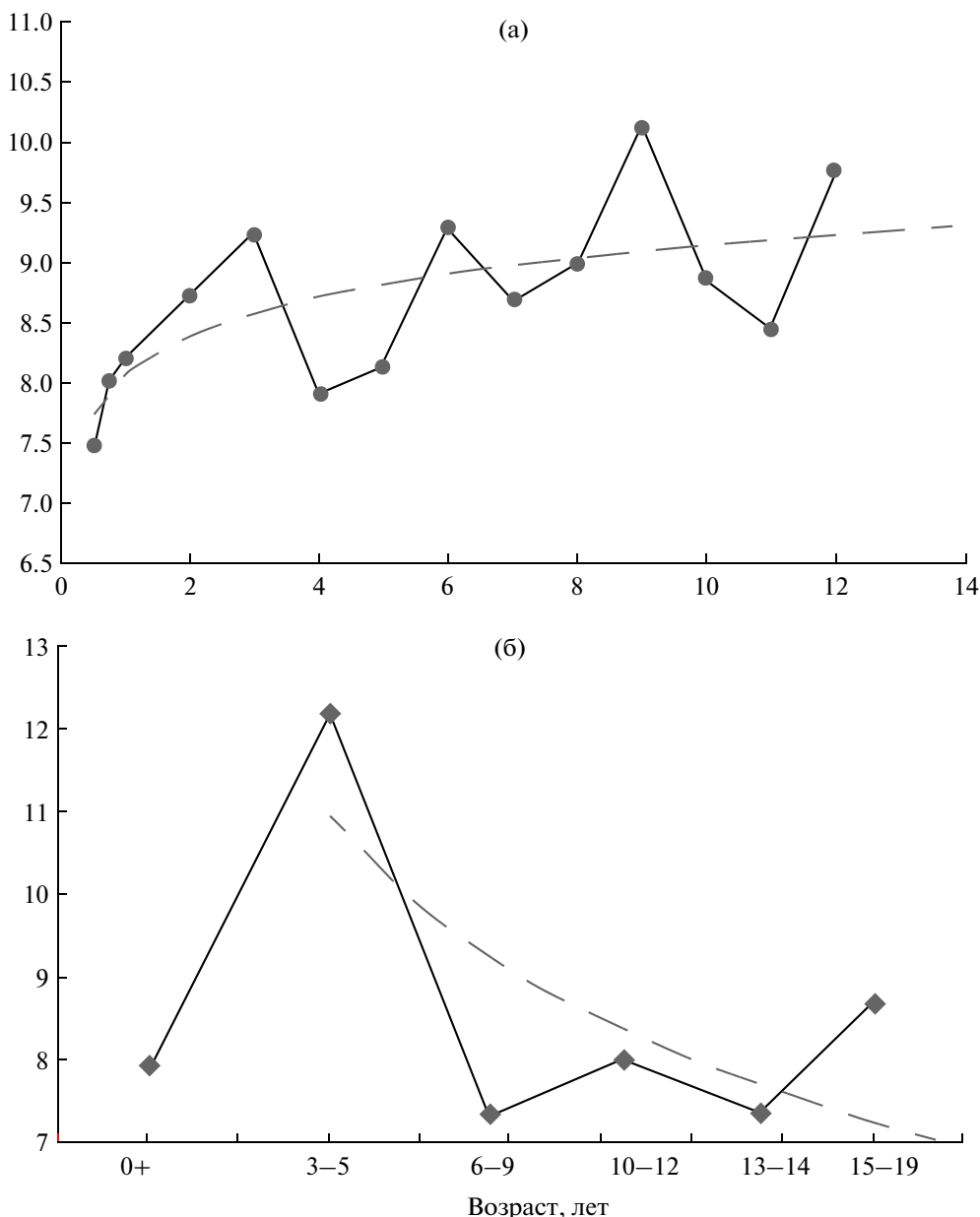


Рис. 6. Возрастная динамика показателя полового диморфизма I_{SD} (%) соболя в природных (а) и совхозной (б) популяциях. На графике (а) в интервале 0–1 указаны значения точек для групп возраста 6 и 10 месяцев и 1+ лет. Тренды обозначены прерывистыми линиями.

сле 12-го, чего достичь трудно — их в популяциях крайне мало.

Для соболя, как хорошо видно по рис. 6, проявление ПД отмечается уже с 6-месячного возраста, хотя Мина и Клевезаль (1976) указывают на отсутствие либо слабую выраженность его на более ранних стадиях постнатального онтогенеза, что также можно было бы предположить из теоретических положений Геодакьяна (1991) о дихронизме. По комплексу из 17 краниометрических признаков самцы Приуралья превосходят самок на 8.71%. С 6 месяцев до престарелого возраста межполо-

вые различия ярко выражены, однако, им присуща возрастная динамика (от -1.23 до 2.66%), которая между полами во времени практически не согласована.

Таким образом, исследовав межполовые различия краниометрических признаков у соболя, мы можем заключить следующее.

1. Превосходство в размерах черепа самцов над самками отмечено по признакам длины, имеющим наибольшие величины (№№ 1–7 и в высоте черепа в области межглазничного сужения. Мини-

мальные значения показали признаки 9, 16 (длина и ширина bullae) и 13 (ширина хоан).

2. Различия между размерами черепа у природных самцов и самок, как правило, высокосignификантны ($p < 0.001$). Динамика размеров (по КБД) хорошо коррелирует с возрастом. В совхозной популяции межполовые различия в размерах черепа также статистически значимы ($p < 0.01$), однако корреляция размеров с возрастом у них отрицательная: $r_{\sigma} = -0.54$; $r_{\text{♀}} = -0.079$ ($p > 0.05$). Размеры клеточных самцов увеличиваются до возраста 3–5 лет, а самок до 6–9 лет, далее идет снижение размеров.

3. Для природной популяции характерна положительная связь показателей ПД с возрастом, наивысшие их значения регистрируются в 9-м возрастном классе, а минимальные — у сеголетков. Значительное увеличение ПД идет до возраста 3 года, далее динамика напоминает циклический процесс с повторением максимальных значений на каждый 4-й год при общем тренде к росту показателя. Положение В.А. Геодакяна (1991) о том, что с возрастом межполовые различия должны усиливаться, подтверждается на примере природных популяций соболя. Наоборот, в совхозном стаде связь ПД с возрастом отсутствует. Наивысшие значения I_{SD} у клеточных соболей отмечаются в 3–5 лет, а минимальные — в возрастных группах 6–9 и 13–14 лет.

4. Сеголеткам 6–10 месяцев возраста в природе свойственна общая тенденция к росту, однако практически не выраженная в интродуцированной популяции бассейна р. Вах. В саянской и приуральской выборках у сеголетков отмечается четкая тенденция к увеличению ИПД с возрастом, а в ваховской — тренд к уменьшению.

5. Средняя удельная скорость роста черепа у сеголетков 6–9 месяцев значительно выше у самцов. Она резко снижается в следующем интервале (9 мес. — 1+ лет), но увеличивается к 3 летнему возрасту. У самок в группах 1–3 года скорости отрицательные, но в 4 года сменяются увеличением темпа. В дальнейшем скорости роста для обоих полов испытывают положительные и отрицательные тренды, меняющиеся у самок через год, у самцов с периодичностью 2–4 года. Средняя удельная скорость роста у самцов 0.0009; у самок 0.0005. В большинстве случаев направленность изменений размеров самцов и самок не согласована.

6. Практически по всем признакам (за исключением наибольшей высоты, которая с возрастом непрерывно уменьшается) у самцов удельные скорости изменений черепа положительны. Наибольшие коэффициенты роста (более 0.003) у них фиксируются для длин черепа и мозгового отдела, ширине между скуловыми отверстиями и ширине ряда резцов (№№ 1–4, 14, 15). У самок наивысшие темпы отмечены для трех признаков: длины лицевого отдела, ширины хоан и ширины между скуловыми отверстиями (№№ 5, 13, 14). У них отрицательные скорости роста получены по шести при-

знакам: оба признака высоты показали самые низкие значения, < -0.002 ; выше этого порога (но отрицательными) были темпы изменений у признаков: длина коренных, длина bullae, ширина мозговой части и ширина мышечков.

7. Различия в возрастных проявлениях постнатального роста черепа и полового диморфизма в природных и совхозной популяциях соболя обусловлены, на наш взгляд, различной направленностью отбора. В природных популяциях Приуралья естественный отбор выступает, в аборигенных группировках, как стабилизирующий, а в интродуцированной — как движущий, благодаря чему в ней сохраняются мелкие (по сравнению с обскими аборигенами) размеры прибайкальских переселенцев-основателей. В совхозном стаде человек поддерживает особую структуру производственного поголовья (на одного самца приходится 4–5 самок, в природе 1 : 1). При этом формирование его сочетается с отбором на плодовитость и темный мех.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана Президиумом РАН, проект 12-П-45-2002. Автор выражает благодарность за помощь в работе с коллекциями А.А. Сеницыну, Ю.М. Лисенкову (Киров), М.Н. Ранюк (Екатеринбург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Сеницын А.А. Соболя. Вятка (Киров): ВНИИОЗ, 2003. 336 с.
- Геодакян В.А. Онтогенетическое правило полового диморфизма // Доклады РАН. 1983. Т. 269. № 2. С. 477–481.
- Геодакян В.А. Эволюционная теория пола // Природа. 1991. № 8. С. 60–69.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высш. шк., 1967. 1004 с.
- Герасимов С. Видово специфични особенности и полов диморфизъм на размерите черепните признаци при *Martes martes* и *Martes foina* от България // Acta zoologica bulgarica. 1983. № 22. С. 9–25.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.С. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
- Монахов В.Г. Изменчив ли половой диморфизм? Факты по приуральским видам рода *Martes* // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 1. С. 55–63.
- Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболя. М.: Лесная промышленность, 1981. 240 с.
- Павлинин В.Н. Тобольский соболя. Свердловск: УФ АН СССР, 1963. 112 с.

- Павлинов И.Я. Возрастные изменения черепа лесной куницы в позднем постнатальном периоде развития // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 33–50.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика соболя (*Martes zibellina* L.) на территории СССР // Млекопитающие: Исслед. по фауне Сов. Союза. М.: МГУ, 1979. С. 241–256.
- Рожнов В.В., Абрамов А.В. Половой диморфизм перевязки *Vormela peregusna* (Carnivora, Mustelidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 2. С. 183–187.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 6. С. 23–35.
- Смирнов В.С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников // Тр. Ин-т биологии. УФ АН СССР. 1960. Вып. 14. С. 97–112.
- Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболя. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
- Шубин И.Г., Шубин Н.Г. Половой диморфизм и его особенности у куньих // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 283–290.
- Abramov V.A., Puzachenko A.Yu. Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badger, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae) // Zool. Anzeiger. 2005. V. 8. № 2. P. 365–402.
- Abramov V.A., Tumanov I.L. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* from NW part of Russia // Acta Theriol. 2003. V. 48. № 2. P. 239–246.
- Dayan T., Simberloff D. Character displacement, sexual dimorphism and morphological variation among British and Irish mustelids // Ecology. 1994. V. 75. P. 1063–1073.
- Erlinge S. Adaptive significance of sexual dimorphism in weasel // Oikos. 1979. V. 33. P. 233–245.
- Hartova-Nentvichova M., Andera M., Hart V. Sexual dimorphism of cranial measurements in the red fox *Vulpes vulpes* (Canidae, Carnivora) from the Czech Republic // Folia Zool. 2010. V. 59 (4). P. 285–294.
- Holmes T., Powell R.A. Morphology, ecology, and the evolution of sexual dimorphism in North American *Martes* // Martens, sables and fishers: biology and conservation. Eds. Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G., Powell R.F. / N.-Y.: Cornell University Press, 1994. P. 72–84.
- Moors P.J. Sexual dimorphism in body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems // Oikos. 1980. V. 34. P. 147–158.
- Wieg O. Sexual dimorphism in the skull of the feral american mink (*Mustela vison* Schreber) // Zoologica Scripta. 1982. V. 11. № 4. P. 315–316.
- Zalewski A. Does size dimorphism reduce competition between sexes? The diet of male and female pine martens at local and wider geographical scales // Acta Theriol. 2007. V. 52. № 3. P. 237–250.

Age Changes in the Sexual Size Dimorphism in Sables in Nature and Captivity

V. G. Monakhov

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia

e-mail: mon@ipae.uran.ru

Abstract—Inter-sexual differences in craniometric parameters were studied in sables of varying sex and age in natural ($n = 2338$) and farm ($n = 516$) populations. In nature, the differences between the skull size in males and females are, as a rule, high ($p < 0.001$) and the size dynamics correlate well with age. In the cell population, the difference in the skull size between the sexes is statistically significant ($p < 0.01$), but the correlation of sizes with age is absent. In natural populations, parameters of sexual dimorphism (SD) correlate positively with age, with a maximum correlation found in the animals aged nine and a minimum found in yearlings. The index of sexual dimorphism grows considerably until three years of age, after which the dynamics resemble a cyclical process with a repetition of maximum values each fourth year with a general trend of growth in the parameter. The highest values of SD in cell sables are registered at 3–5 years of age, while the minimum ones are noted in the age groups of 6–9 and 13–14 years of age. In nature, yearlings aged 6–10 months are characterized by a tendency to general growth (which is not manifested in the introduced population from the basin of the Vakh River) and increase in the SD index with age. The Vakh population is characterized by a decrease in the SD index. The specific rate of skull growth in males is 1.8-fold higher than in females. The age dynamics of the sizes and the vectors of rates between the sexes are not in accordance, as a rule. The results of our study correspond to the theory by Geodakyan (1991) about dichromorphism. In our opinion, the differences in age manifestations of sexual dimorphism and postnatal skull growth in natural and farm sable populations are determined by the different directions of selection.

Keywords: age groups, craniometry, sexual dimorphism, commercial samplings, farm population, *Martes*.