

УДК 591.15:574.34:599.742.4(571.62)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЁБНЫХ СКЛАДОК У СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*) СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ

Л.В. Фрисман, Л.В. Капитонова

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН;
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: l.frisman@mail.ru, kapitonova66@yandex.ru

Исследованы интермолярные нёбные складки у 148 экземпляров соболя из 5 районов Среднего Приамурья. Обнаружена изменчивость по числу, морфологии и асимметрии расположения нёбных складок. Общее число интермолярных нёбных складок соболя варьирует от 6 до 9. Изменчивость морфологии выражалась в уменьшении размеров, дроблении, образовании лоскутных краев, бугорчатости, слиянии в центральной части нёба и у коренных зубов. Показано, что преобладающими фенотипами являются симметричные, но асимметричные фенотипы представлены более чем у 25% особей. Основной вклад в различия географических субпопуляций соболя рассматриваемой территории составляют редкие фенотипы, маркирующие своим присутствием какую-либо из субпопуляций. Проведено сравнение возрастной структуры и представленности асимметричных фенотипов как в общем пуле, так и в отдельных географических субпопуляциях.

Ключевые слова: *соболь, Martes zibellina, нёбные складки, изменчивость, Среднее Приамурье, популяционная структура.*

Введение

Ареал соболя (*Martes zibellina* Linneus, 1758) протяжен по территории России от северного Урала до Тихоокеанского побережья. Известен соболь и для отдельных регионов Монголии, Китая, Кореи и Японии. Высокая ценность пушнины и многовековой стабильный спрос привели к нерациональному промыслу соболя и в начале 20-го века практически полному исчезновению многих популяций российской материковой части ареала. Не обошло стороной это явление и популяции Среднего Приамурья. Централизованной мерой сохранения вида явились запрещение промысла и переселение животных на угнетенные территории. Интродукция животных в Приамурье проводилась из Прибайкалья и из северных районов данной территории, а именно верховьев р. Зеи и из Верхнебуреинского племенного соболяного рассадника [1,6]. Во второй половине XX в. численность соболя в стране практически восстановилась в рамках ареала XVII в. Однако на всей протяженности российской части материкового ареала сейчас представлены потомки интродуцированных животных, аборигенных форм и смешанные популяции. Проведенные подробные исследования морфологии соболя [13, 14, 20] описали изменчивость по ареалу, не привели к единому мнению о современной подвидовой структуре вида, но при этом показали, что «наблюдаемая картина изменчивости признаков на ареале повто-

ряет процесс формирования морфологического облика популяций в ходе постгляциальной радиации» [11]. Молекулярно-генетические исследования митохондриальных и ядерных локусов позволили рассмотреть географическую изменчивость в ареале, филогеографию и историю расселения [10, 15, 2], в том числе заселение тихоокеанских островных систем [18]. Анализ микросателлитных локусов позволил получить представление о генетической структуре вида в целом, с выявлением особенностей популяций крупных пространственно разобщенных географических регионов [8, 12]. В то же время сохранение и рациональное использование соболя как хозяйственно важного вида подразумевает подробное знание морфологической и генетической структуры популяций в конкретный промежуток времени, а затем последовательный анализ ее динамики во времени. Возникает необходимость рассматривать независимые полиморфные характеристики, как адаптивно нейтральные, так и адаптивно обусловленные. В настоящее время наиболее востребованными характеристиками такого исследования являются молекулярно-генетические признаки и морфотипические черепные характеристики. Нами было начато исследование микросателлитов соболя Среднего Приамурья как примера генетических адаптивно нейтральных признаков [17]. Нёбные складки – утолщения слизистой оболочки верхней части полости рта, зачастую поперечно пересе-

кающие нёбо, – пример морфотипических характеристик. Участие нёбных складок в обработке пищи в самом начале ее пути в организме указывает на их вероятную адаптивную значимость. Изучение картин (числа и структуры) нёбных складок в сравнительном аспекте у 530 видов из 117 семейств, представляющих каждый отряд млекопитающих, показало их привлекательность для решения проблем систематики и таксономии [19]. Подробное исследование картин нёбных складок ряда видов грызунов показало перспективность использования этого показателя для анализа внутривидовой изменчивости и дифференциации, а также позволило рассматривать некоторые аномалии этих структур как пример флюктуирующей асимметрии билатеральных морфологических признаков [4, 7, 16]. Изучение флюктуирующей асимметрии в природных популяциях «открывает практически уникальную возможность исследова-

ния случайной изменчивости развития как основной характеристики стабильности развития» [3].

Цель настоящей работы – провести анализ разнообразия картин нёбных складок у соболя Среднего Приамурья, обитающего в пределах, ограниченных хребтами Турана, Эзоп, Дуссе-Алинь, Буреинский и Малый Хинган. Еще одна точка исследования расположена на западном склоне Сихотэ-Алиня и отделена от остальных долиной Амура.

Материал и методы

Материалом исследования послужили замороженные головы 148 экземпляров соболей, собранных имеющими лицензии на их добычу охотниками в зимние сезоны 2014–2015 и 2015–2016 гг. Образцы были собраны в 16 локальных точках, объединенных нами в 6 географических групп: «Ниман», «Маган», «Турана», «Тырма», «Каменушка» и «Манома» (табл. 1, рис. 1)

Таблица 1

Точки сбора соболя

Table 1

Sable capture points

Номер точки на карте (рис. 1)	Точки, входящие в рассматриваемые субпопуляции	Количество исследованных особей	
		в отдельных точках	суммарно
«Ниман»			
1	Верховья р. М. Кывыты (приток р. Ниман)	1	22
2	ручей Чонхой (приток р. Ниман)	1	
3	р. Б. Амнус (приток р. Акишма)	10	
4	р. Амакан (приток р. Акишма) и руч. Герасимовский (приток р. Амакан)	6	
5	Устье руч. Токур (притока р. Акишма)	4	
«Турана»			
6	р. Б. Аимка (приток р. Ниман)	2	2
«Маган»			
8	р. Тогоюндя (приток р. Умальта-Макит)	13	46
9	р. Умальта-Макит (приток р. Буря)	18	
10	р. Серегекта (приток р. Буря)	15	
«Тырма»			
12	Ключ Алинь (приток р. Ягдынья)	8	40
13	Верховья р. Сутырь (правый берег)	27	
14	Ручьи Джангсово и Кевыты (притоки р. Гуджал)	5	
«Каменушка»			
18	р. Б. Каменушка (правый берег), ключи Амсояр и Канхой	18	20
19	Верховья р. Б. Никита (район устья кл. Темный)	2	
«Манома»			
11	Среднее течение р. Манома	18	18
Итого			148

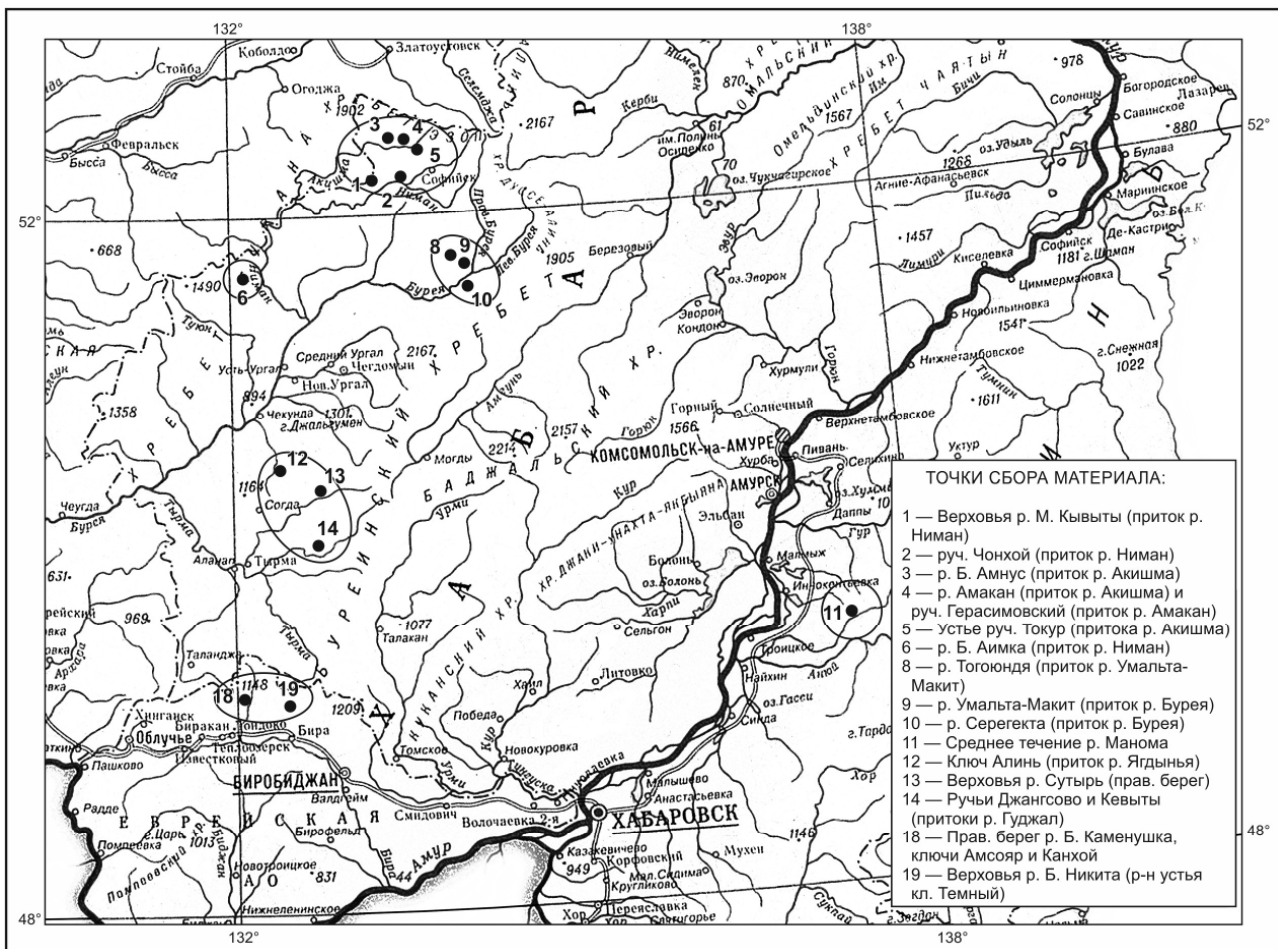


Рис. 1. Локализация выборок соболя Среднего Приамурья, используемых в исследовании: 1–5 – «Ниман»; 6 – «Турана»; 8–10 – «Маган»; 12–14 – «Тырма»; 18–19 – «Каменушка»; 11 – «Манома» (рисунок сделан Е.А. Ерофеевой)

Fig. 1. Location of the Middle Amur sable samples used for the research: 1–5 – Neeman; 6 – Turana; 8–10 – Magan; 12–14 – Tyrma; 18–19 – Kamenushka; 11 – Manoma (Graphics is made by E.A. Erofeeva)

Определение количества нёбных складок и описание их структуры проводилось по фотографиям. При подготовке к анализу у сваренных черепов отделялась нижняя челюсть. Предварительный визуальный просмотр показал, что конфигурация и положение нёбных складок относительно друг друга при варке не изменялись. Фотографирование нёбных складок проводилось с помощью фотоаппаратов Canon Power Shot A 650 IS и Canon Power Shot G 11. Черепа с поврежденной поверхностью нёба в расчеты не брались. Описывая картины нёбных складок, мы опирались на схемы Н.И. Калабухова и Н.Н. Тропинина, И.В. Картавцевой, М. Эйзентраута [5, 7, 19].

При описании возрастной структуры популяции в качестве критерия для определения возраста мы использовали положение лобных ва-

ликов (лобных гребней) на крыше черепа с подключением, в единичных спорных случаях, орбитального индекса [9]. Подавляющее большинство просмотренных нами черепов хорошо классифицировались по положению лобных валиков. Статистическая обработка полученных результатов была проведена с помощью программы Excel.

Результаты и обсуждение

Поперечно-протяженные нёбные складки соболя представлены выпуклыми валиками с ровными краями и гладкой поверхностью и обычно слабо обозначенным гребнем по всей длине складки (рис. 2). Эти складки могут быть цельными либо подразделенными по центру нёба на левую и правую половинки. Расстояние между разделенными половинками увеличивается вглубь ротовой полости. Выявлены как лево-правосторонне сим-

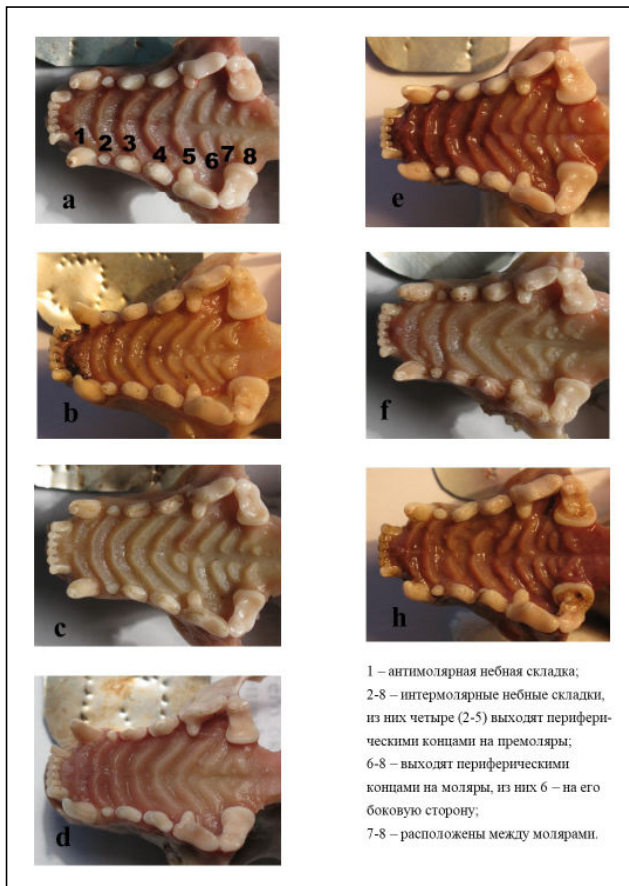


Рис. 2. Некоторые примеры индивидуальной изменчивости структуры и числа нёбных складок у соболя Среднего Приамурья. Фото Л.В. Капитоновой

а) «Турана» (номер животного в базе 51-15): интермоллярных складок – 7, из них «число нёбных складок, выходящих периферическими концами на премоляры» – 4; «число неразделенных по центру нёба интермоллярных нёбных складок» – 4; картина складчатости между молярами – I+I/I+I; б) «Каменушка» (№ 46-16): слева 7,5 справа 8,5 интермоллярных складок, из них «число нёбных складок, выходящих периферическими концами на премоляры», слева – 5, справа – 6; «число неразделенных по центру нёба интермоллярных нёбных складок» – 3; картина складчатости между молярами – Y/Y; в) «Маган» (№ 102-15): слева 8, справа 8,5 интермоллярных складок, из них «число нёбных складок, выходящих периферическими концами на премоляры», слева – 5, справа – 5,5; «число неразделенных по центру нёба интермоллярных нёбных складок» – 4; 6-я складка справа укорочена от зубов; картина складчатости между молярами – I+I/I+I; д) «Каменушка» (№ 58-16): интермоллярных складок – 7,5, из них «число нёбных складок, выходящих периферическими концами на премоляры» – 5; «число неразделенных по центру нёба интермоллярных нёбных складок» – 5; картина складок между молярами – Y/Y; е) «Тырма» (№ 4-15): интермоллярных складок – 8,5, из них «число нёбных складок, выходящих периферическими концами на премоляры» – 5; «число неразделенных по центру нёба интермоллярных нёбных складок» – 3; левая четвертая

соединена с правой пятой складкой; между молярами – I+0,5+I/I+0,5+1; ф) «Маган» (№ 72-15): «интермоллярных складок – 6,5, из них число нёбных складок, выходящих периферическими концами на премоляры» – 4; «число неразделенных по центру нёба интермоллярных нёбных складок» – 3; между молярами – 0,5+I/0,5+I (0,5 разбит на бугры); г) «Тырма» (№ 14-15): слева 7,5, справа 8,5 интермоллярных складок, из них «число нёбных складок, выходящих периферическими концами на премоляры» – 5; «число неразделенных по центру нёба интермоллярных нёбных складок» – 1; четвертая складка слева укорочена от зубов; картина складок между молярами – I+I/I+0,5+I

Fig. 2. Examples of individual variability in the structure and number of palatine ridges in the sable of the Middle Amur region (Photos by L.V. Kapitonova)

a) Turana (animal is № 51-15 in the database): intermolar ridges – 7. Of them, the number of palatine ridges peripherally extending to premolars – 4; the number of intermolar palatine ridges not separated in the center – 4; the pattern of folding between molars – I+I/I+I; b) Kamenushka (№ 46-16): The number of intermolar ridges are 7.5 on the left and 8.5 on the right. Of them: the number of palatine folds that extend peripherally to premolars are 5 on the left and 6 on the right; the number of intermolar palatine folds not separated in the center of the palate is 3; the pattern of folding between molars – Y/Y; c) Magan (№ 102-15): The number of intermolar ridges are 8 on the left and 8.5 on the right, of them: number of palatine ridges that extend peripherally to premolars are 5 on the left and 5.5 on the right; the number of intermolar palatine ridges not separated in the center of the palate is 4; the pattern of folding between molars – I+I/I+I; d) Kamenushka (№ 58-16): The number of intermolar ridges is 7.5; of them: the number of palatine ridges that extend peripherally to premolars is 5; the number of intermolar palatine ridges not separated in the center of the palate is 5; the pattern of folding between molars – Y/Y; e) «Тырма» (№ 4-15): The number of intermolar ridges is 8.5, of them: the number of palatine ridges that extend peripherally to premolars is 5; the number of intermolar palatine ridges not separated in the center of the palate is 3; the pattern of folding between molars – I+0.5+I/I+0.5+1; f) Magan (№ 72-15): The number of intermolar ridges is 6.5, of them: the number of palatine folds that extend peripherally to premolars is 4; the number of intermolecular palatine ridges not separated in the center of the palate is 3; the pattern of folding between molars – I+0,5+I/I+0,5+1 (0.5 is divided into mounds); г) Tyrma (№ 14-15): The number of intermolar ridges are 7.5 on the left and 8.5 on the right. Of them: the number of palatine ridges that extend peripherally to premolars is 5; the number of intermolar palatine folds not separated in the center of the palate is 1; the fourth ridge on the left is shortened on the side of the teeth; the pattern of folding between molars – I+I/I+0.5+I/

метричные, так и асимметричные картины нёбных складок соболя.

У особей соболя обнаруживается от 7 до 10 поперечно протяженных нёбных складок. У всех рассматриваемых животных между клыками расположена одна длинная неразделенная антимолярная складка. В её центральной части перпендикулярно отходит вперед одна коротенькая складочка. Встречаются различные варианты проявления антимолярной складки, от хорошо выявляемого валика до частичного исчезновения. Нам не удалось выявить четких вариантов изменения этой складки, поэтому ее структура была исключена из рассмотрения.

Идущие после антимолярной и расположенные между коренными зубами премолярные складки мы рассматривали в два этапа. Сначала относительно единообразные складки, выходящие своими периферийными концами на премоляры. Затем высокоизменчивые складки, выходящие на моляры.

Нёбные складки, выходящие периферийными концами на премоляры – обычно полно-размерные, дугообразные и лево-правосторонне симметричные (рис. 2а). У отдельной особи таких складок обычно пять (табл. 2, столбцы 8–12). Однако у одной из двух рассматриваемых особей с хребта Турана на премоляры выходят четыре складки (рис. 2а; табл. 2, столбец 8). Этот же вариант был представлен у шести особей из субпопу-

ляции «Маган» и у одной особи из субпопуляции «Каменушка». Доля таких особей в указанных популяциях 0,13 и 0,06 соответственно. Симметричные фенотипы с шестью складками, выходящими на премоляры, обнаружены в субпопуляциях «Каменушка» (0,06) и «Манома» (0,06). В субпопуляциях «Маган» и «Каменушка» обнаружены животные с асимметричными вариантами (столбцы 10 и 11 табл. 2; рис. 2б). Доля таких особей в субпопуляциях 0,04 и 0,06 соответственно.

Несколько складок, расположенных за антимолярной, не разделены по центру нёба на левую и правую половинки либо эти половинки очень тесно соприкасаются. Вариация признака «число неразделенных по центру нёба интермолярных складок» может быть от единицы до пяти (табл. 2, столбцы 4–7). Варианты «три и четыре неразделенные по центру нёба интермолярные складки» (рис. 2а, б, с, ф) являются преобладающими во всех рассматриваемых субпопуляциях. Иногда эти варианты невозможно подразделить, так как четвертая интермолярная складка может нести признаки неполного разделения по центру нёба. В табл. 2, столбец 6 встречаемость этих вариантов в субпопуляциях представлена суммарно. В субпопуляциях левобережья Амура обнаружены кроме того три редких варианта этого признака (табл. 2, столбцы 4–5, 7). Два из них показаны на рис. 2д, г. Наиболее полиморфной оказалась субпопуляция

Таблица 2

Вариации признаков «число неразделенных по центру нёба интермолярных нёбных складок» и «число нёбных складок между премолярами» у соболя (*Martes zibellina*) Среднего Приамурья (Л – на левой половине нёба, П – на правой половине нёба)

Table 2

Variations of characteristics «The number of intermolar palatal ridges, not divided in the center of the palate» and «The number of palatine ridges located between premolars» in the sable (*Martes zibellina*) of the Middle Amur region (Л – on the left side of the palate, П – on the right side of the palate)

№ пп	Субпопуляция	Общее количество особей	Вариации признака «число неразделенных интермолярных нёбных складок»				Вариации признака «число нёбных складок между премолярами»				
			1	2	3–4	5	4	5	Л-5 П-5,5	Л-5 П-6	6
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	«Ниман»	22	2	1	19			22			
2	«Турана»	2			2		1	1			
3	«Маган»	46		3	43		6	38	2		
4	«Тырма»	40	1		39			40			
5	«Каменушка»	20	1	2	16	1	1	17		1	1
6	«Манома»	18			18			17			1
	Всего	148	4	6	137	1	8	135	2	1	2

Изменчивость структуры нёбных складок, локализованных между премолярами у соболя Среднего Приамурья.
Л – левая половина нёба, П – правая половина нёба

Table 3

Variability in the structure of palatal ridges located between premolars of the sable in the Middle Amur region
Л – left side of the palate, П – right side of the palate

№ пп	Субпопуляция	Общее количество особей	Зоологический №	Укороченные складки		Зоологический №	Соединение несимметричных складок		Зоологический №	Разбиение одной складки на части	Лоскутный край складки от центра	
				по центру	от зубов		по центру	у зубов				
1	«Ниман»	22	103-16		Л-6,	89-16		П-4 + П-5	88-16	П-6 на 2 части	85-16	Л-6,
2	«Турана»	2										
3	«Маган»	46	78-15		П-5	110-15		Л-2+П-2 + П-3; Л-3+П-4			96-15	Л-6
			102-15		П-6							
4	«Тырма»	40				4-15		Л-5+П-6				
5	«Каменушка»	20									14-15	Л-4
6	«Манома»	18				123-15		Л-5+Л-6				

«Каменушка». Только здесь обнаружены все пять вариантов изменчивости.

Изменчивость структуры складок, выходящих периферийными концами не премоляры, обнаружена у одиннадцати особей (табл. 3). Пара соседних складок может быть объединена либо около центральной линии нёба, либо у зубов. Встречаются слияния несимметричных разносторонних складок по центру нёба, что приводит к сдвигу части складок левой и правой сторон относительно друг друга (рис. 2e). Обнаружены животные, у которых одна из складок разделена на две равные или неравные части (рис. 2h). Центральный край складки может быть разделен на несколько кусков-«лоскутков». Складка может быть усечена в размерах от зубов (рис. 2c) либо от центральной части нёба. Именно в результате такого усечения число правосторонних складок у двух особей из субпопуляции «Маган» увеличивается до 5,5 (доля в популяции 0,04). Как видно из табл. 3, каждый из указанных типов изменчивости представлен не более чем у одной особи. Однако в субпопуляции может быть обнаружено по несколько различных вариантов.

Наибольшее количество изменений структуры складок, расположенных между премолярами, обнаружено в самой северной из рассматриваемых субпопуляций – «Ниман». Их встречаемость в других субпопуляциях уменьшается с севера на юг по Буреинскому хребту. В самой южной субпопуляции «Каменушка» подобные варианты отсутствуют. Можно было бы предположить, что это определяется небольшой величиной выборки (20 экз.). Однако в выборках аналогичного объема «Ниман» (22 экз.) и «Маном» (18 экз.) эти вариации представлены значимо.

Нёбные складки, выходящие периферийными концами на моляры. Выявлено от одной до четырех таких складок. Одна из них выходит на фронтальную (переднюю) сторону моляра и до трех расположены между молярами. Та, что выходит на фронтальную (переднюю) сторону моляра, обычно полноразмерная. Изменчивость этой складки обнаружена у четырех животных из субпопуляций «Маган», «Тырма» и «Каменушка», у которых какая-либо из симметричных половинок такой складки разбита на две. Одно животное в каждой из субпопуляций «Ниман», «Тырма» и «Маном» обладает «лоскутными» центральными концами какой-либо из половинок этой складки.

Заметно большая изменчивость наблюдается в группе складок, локализованных между молярами. Кроме полноразмерных складок здесь

представлены половинчатые складки, чья длина составляет от трети до половины полноразмерной. Такие складки мы, следуя за Н.И. Калабуховым и Н.Н. Тропининым [5], обозначаем как 0,5.

Обнаруживаются три варианта половинчатых складок: 1) половинчатая складка отделена от соседней полноразмерной; 2) половинчатая складка присоединена к соседней полноразмерной; 3) две половинчатые складки объединены с одной полноразмерной. Объединение половинчатой и полноразмерной складок мы далее обозначаем как Y; двух половинчатых и одной полноразмерной – ψ. И в том, и в другом случае одиночный конец такой структуры направлен к зубам.

Обнаруживаются как лево-правосторонне симметричные, так и ассиметричные фенотипы складок, локализованных между молярами.

В симметричных фенотипах с левой и правой стороны нёба наблюдаются следующие структуры: 1) две полноразмерные складки (I+I/I+I) (рис. 2a); 2) половинчатая складка и одна полноразмерная (0,5+I/0,5+I); 3) две полноразмерные и одна половинчатая (1+0,5+1/1+0,5+1) (рис. 2e); 4) полноразмерная складка соединенная с половинчатой (Y/Y) (рис. 2b, d); 5) предыдущий вариант совместно с еще одной отдельной полноразмерной складкой (1+Y/1+Y); 6) две половинчатые складки с одной полноразмерной (0,5+0,5+1/0,5+0,5+1); 7) соединение двух половинчатых и одной полноразмерной (ψ/ψ); 8), одна полноразмерная складка (I/I); 9) «бугристость» вместо складок; 10) складчатость неопределенной формы.

Если между премолярами бугры обнаруживаются редко, то между молярами наблюдаются у большинства рассматриваемых животных, варьируя в количестве и размерах. Зачастую вблизи центральной линии нёба в вариантах Y и I+I между складками, симметрично или односторонне, обнаруживаются одиночные бугры различных размеров: от крупных до еле видимых (рис. 2a, b, d). Бугры могут быть расположены хаотично между складками или на месте складок. У трех животных обнаружены картины полного замещения складок буграми.

Симметричные картины нёбных складок, локализованных между молярами, представлены у 109 из 148 исследованных экземпляров. Как видно из табл. 4, строки 6–8, чаще представлены симметричные варианты двух складок: полноразмерных (I+I/I+I); полноразмерной и половинчатой (0,5+I/0,5+I) и объединенной структурой полноразмерной и половинчатой складок (Y/Y). Вари-

Картины нёбных складок, локализованных между молярами, у соболя Среднего Приамурья

Patterns of palatal ridges located between molars in the sable of the Middle Amur Region: distribution in subpopulations

№ пп	Вариации картин (левая сторона нёба/правая сторона нёба)	Количество образцов в субпопуляциях						Суммарно количество и доля в общем пуле n=148	
		«Ниман» n=22	«Турана» n=2	«Маган» n=46	«Тырма» n=40	«Каменущка» n=20	«Манома» n=18		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Из них симметричные фенотипы									
1	I+I/I+I+I			1					1(0,07)
2	I+0,5+I/I+0,5+I			7	2		2		13(0,09)
3	I+Y/I+Y	1		1	2		3	2	9(0,06)
4	0,5+0,5+I/0,5+0,5+I			1					1(0,007)
5	ψ/ψ				1				1(0,007)
6	I+I/I+I	7	1	6	14		3	2	33(0,22)
7	0,5+I/0,5+I	5		6	7		2		20(0,14)
8	Y/Y	4	1	9	3		2	5	24(0,16)
9	I/I				1			1	2(0,014)
10	Буристость	1		1			1		3(0,02)
11	Изогнутая складчатость			1					1(0,007)
12	Всего количество (доля)	18(0,82)	2(1)	33(0,72)	30(0,75)		13(0,65)	13(0,72)	109(0,73)
Из них ассиметричные фенотипы									
13	I+I/Y	1		2	2		1	1	7(0,05)
14	Y/I+I				1			1	2(0,013)
15	I+I/0,5+I						1		1(0,007)

№ пп	Вариации картин (левая сторона неба/правая сторона неба)	Количество образцов в субпопуляциях						Суммарно количество и доля в общем пуле n=148
		«Ниман» n=22	«Гурана» n=2	«Маган» n=46	«Тырма» n=40	«Каменушка» n=20	«Манома» n=18	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
16	0,5+I/I+I	1		2		1		4(0,03)
17	0,5+I/Y	2		2				4(0,02)
18	I+I/I+0,5+I			1	1			2(0,013)
19	I+I/I				1			1(0,07)
20	I+I/I+Y			1				1(0,007)
21	I+ Y/I+I				1			1(0,007)
22	I+I+I+Y				1	1		2(0,013)
23	0,5+I/I				1			1(0,007)
24	0,5+I/I+0,5						1	1(0,007)
25	I+Y /Y				1			1(0,007)
26	0,5+I/I+0,5+I			1				1(0,007)
27	I+0,5+I/0,5+0,5+I			1				1(0,007)
28	I+0,5+I/Y					1		1(0,007)
29	Y/I+0,5+I					1		1(0,007)
30	Y/I+I+I						1	1(0,007)
31	0,5+0,5+I/I+0,5+I			1				1(0,007)
32	I+I/ψ					1		1(0,007)
33	Y/ψ						1	2(0,014)
34	I+Y/ψ			1				1(0,007)
35	Ψ/I+Y			1				1(0,007)
	Всего количество (доля)	4(0,18)	0	13(0,28)	10(0,25)	7(0,35)	5(0,28)	39 (0,27)

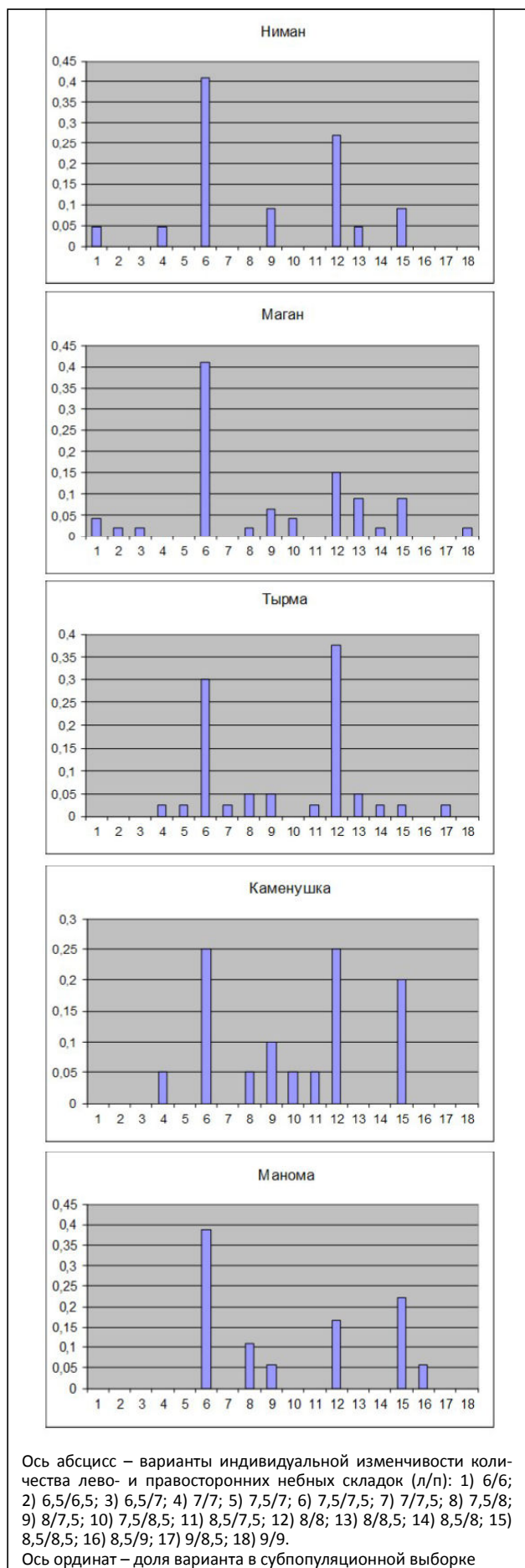
анты (I+I/I+I) и (Y/Y) встречаются во всех субпопуляциях. Остальные восемь вариантов либо обнаружены у единичных особей нескольких субпопуляций, либо маркируют какую-то одну субпопуляцию своим уникальным присутствием.

Ассиметричные объединения лево-правосторонних фенотипов небных складок в большом разнообразии представлены в исследуемом пуле образцов. Такие объединения обнаружены у 39 особей, доля которых 0,29 от общего пула. Из табл. 4 видно, что элементы I+I, Y и 0,5+I, формирующие наиболее часто встречающиеся симметричные фенотипы, относительно высоко представлены и в ассиметричных. Так, зеркальные фенотипы (I+I/Y) и (Y/I+I) обнаружены во всех субпопуляциях, кроме малочисленной выборки «Турана». Зеркальные фенотипы (0,5+I/I+I) и (I+I/0,5+I) обнаружены в субпопуляции подножья хребта Эзоп («Ниман»), субпопуляциях севера и юга Буреинского хребта («Маган» и «Каменушка»). Фенотип (I+I/1+0,5+I) (рис. 2h) обнаружен в соседних субпопуляциях Буреинского хребта «Маган» и «Тырма». В то же время большая часть ассиметричных вариантов представлена единичными экземплярами. Их набор уникален для той или иной субпопуляции. В наибольшей по численности выборке «Маган» обнаружено шесть уникальных вариантов. В два раза различающихся по объему выборках «Тырма» (40 экз.) и «Каменушка» (20 экз.) обнаружено по четыре не встречающихся в других субпопуляциях варианта. В выборке «Манома» обнаружены два, а в выборке «Ниман» не обнаружено ни одного такого варианта.

Общее число интермолярных складок. Большинство рассматриваемых особей (111 из 148) имели равные количества интермолярных складок на левой и правой сторонах неба, измеренных в количестве полноразмерных плюс половинчатых складок, независимо от того, соединены или нет половинчатая и рядом расположенная полноразмерная. Как видно из рис. 3, в субпопуляциях «Ниман», «Маган» и «Тырма» наиболее представлены симметричные фенотипы 7,5/7,5

Рис. 3. Распределение индивидуальных показателей количества интермолярных небных складок в субпопуляциях соболя Среднего Приамурья

Fig. 3. Distribution of individual indices of the intermolar palatine ridges number in sable subpopulations of the Middle Amur Region



и 8/8. Фенотип 8/8 (рис. 2а) был обнаружен и у одного из двух исследованных животных с хребта Турана. В субпопуляции «Каменушка», а также в отдаленной долиной Амура субпопуляции Сихотэ-Алиня («Манома»), кроме двух указанных значимо представлен фенотип 8,5/8,5. Фенотип наименьшего числа нёбных складок (6/6) обнаружен только в северных районах, в субпопуляциях «Ниман» и «Маган». Здесь же представлены фенотипы, имеющие с какой-либо из сторон нёба менее семи складок: 6,5/6,5 (рис. 2f) и 6,5/7. Полученные величины средних значений количества интермолярных складок (рис. 4) позволяют рассматривать гипотезу о возможном увеличении их числа с севера на юг в субпопуляциях рассматриваемой территории левобережья Амура и далее на правобережье Амура. Однако величины 95% доверительных интервалов для полученных средних значений не подтверждают наблюдаемые различия как для сравнения количества лево-правосторонних складок, так и для сравнения географических субпопуляций.

Возрастная структура популяции и асимметричные вариации складок. Определение возраста соболей по методу Г.А. Клевезаль [9] показало, что в рассматриваемом пуле 148 экземпляров наблюдается преобладание животных двух возрастных групп: первого года жизни (8–10 месяцев) – 57 экз. (доля 0,39 от размера общей выборки),

второго года жизни – 63 экз. (0,42). Кроме того, представлены животные третьего – 16 экз. (0,11) и четвертого – 12 экз. (0,08) годов жизни. При сопоставлении возраста животного и наблюдаемой у него картины нёбных складок возрастная привязка обнаружена нами только для одного фенотипа. У одной особи третьего года жизни из субпопуляции «Ниман» и двух четвертого года жизни из субпопуляций «Маган» и «Каменушка» был обнаружен фенотип, у которого складки между основаниями моляров отсутствовали, а все пространство было занято буграми. При имеющемся объеме материала невозможно однозначно определить, является ли данный фенотип результатом возрастной деструкции либо проявляющимся независимо от возраста редким вариантом. В любом случае его появление привлекает внимание, но не оказывает значимого влияния на картину изменчивости в популяции, в которой основной состав представлен более молодыми особями.

Высокая изменчивость локализованных между молярами нёбных складок у куньих отмечалась ранее, М. Эйзенраут [19] рассматривал её как результат регрессии складок. На основе имеющегося в нашем распоряжении материала мы попытались рассмотреть встречаемость асимметричных фенотипов, локализованных между молярами, по возрастным группам. Оказалось, что в двух младших возрастных группах доли особей

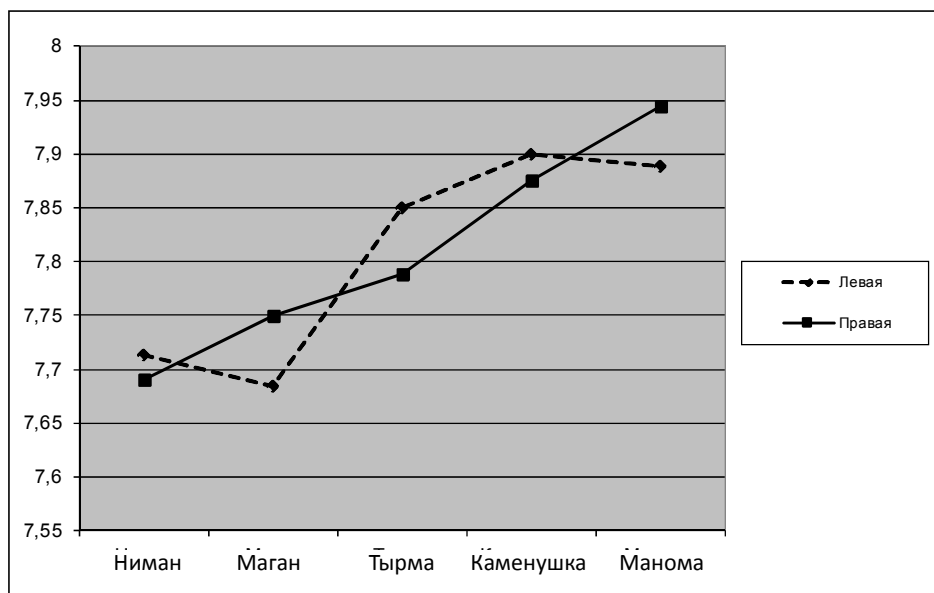


Рис. 4. Среднее количество интермолярных нёбных складок у особи в субпопуляциях соболя Среднего Приамурья

Fig. 4. Individual average number of intermolar palatine ridges in sable subpopulations of the Middle Amur Region

с асимметричными картинами между молярами практически равны и составляют 0,23 и 0,24 соответственно. В группах третьего и четвертого годов жизни их доля была несколько меньше: 0,12 в третьей возрастной группе и 0,17 в четвертой. Если рассматривать встречаемость асимметричных вариантов между премолярами, то доля таких животных одинакова в трех возрастных группах (около 0,12). В четвертой возрастной группе такие варианты отсутствуют. Насколько значимы или случайны наблюдаемые возрастные различия, может показать дальнейшее исследование.

Заключение

Количество нёбных складок, расположенных между всеми коренными зубами, определяет общее число интермолярных складок особи, которое у соболя Среднего Приамурья лежит в пределах от шести до девяти. Следует заметить, что уменьшение количества складок между премолярами не обязательно сопровождается увеличением количества складок между молярами, следовательно, общее число интермолярных нёбных складок является отдельным полиморфным признаком.

Различия в структуре и количестве лево-правосторонних нёбных складок может рассматриваться как пример флюктуирующей асимметрии. Флюктуирующая асимметрия морфотипических характеристик животных зачастую связана с их функциональным состоянием [3]. У соболя Среднего Приамурья асимметричные картины складок между молярами были обнаружены более чем у четверти исследованных животных (39 из 148). Вполне возможно, что интродукция соболя отдаленных районов стала дополнительным фактором среды, влияющим на стабильность развития нёбных складок в онтогенезе особей ныне существующих субпопуляций. Исследование нёбных складок в популяциях нетронутых территорий может внести ясность в данный вопрос.

Проведенный анализ признаков, таких как количество интермолярных нёбных складок и количество неразделенных среди них, асимметричная изменчивость структуры складок между премолярами, изменчивость числа и структуры складок, локализованных между молярами предполагает, что общей чертой географической изменчивости соболя Среднего Приамурья является преобладание встречаемости, как правило, одного и того же, либо нескольких общих фенотипов по субпопуляциям всей рассматриваемой территории. Основной вклад в различия географических субпопуляций соболя рассматриваемой террито-

рии вносят редкие фенотипы, маркирующие своим присутствием какую-либо из субпопуляций. Аналогичную картину мы наблюдали при исследовании географического распределения аллелей двух локусов микросателлитов в субпопуляциях соболя данной территории, где различия между субпопуляциями были обеспечены редкими аллелями [17]. Полиморфность субпопуляций по рассматриваемым морфотипическим характеристикам зависит от применяемого признака. Например, наибольшее число вариантов изменчивости структуры нёбных складок, локализованных между премолярами, представлено в субпопуляции «Ниман». Наибольшее число вариантов неразделенных по центру нёба складок обнаружено в субпопуляции «Каменушка». В «Каменушке» же чаще, чем в других субпопуляциях, обнаруживаются морфотипические варианты, состоящие из признаков Буреинской и Сихотэ-Алинскую субпопуляций. Последнее может быть результатом миграционных процессов, характеризующих этот высокоподвижный вид. Как например, интенсивность миграций в субпопуляции «Каменушка» предположительно выше из-за большей доступности этой территории для охотников и, следовательно, большего изъятия зверьков и поддержания их численности в большей доле, чем на других рассмотренных территориях, за счет прибытия мигрантов.

Исследование изменчивости нёбных складок, несомненно, перспективно для анализа популяционной структуры соболя и ее изменения в пространстве и во времени.

Авторы глубоко признательны П.В. Будилову за помощь в сборе материала, Е.А. Ерофеевой за помощь в оформлении базы данных и карты собранного материала.

Работа выполнена при поддержке гранта программы Дальний Восток 2018-2020 ДВО РАН № 18-5-013.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Голобокова О.А. История создания Верхнебуреинского соболиного племенного рассадника. URL: <https://komza.khabkrai.ru/Municipalnye-arhivy/Novosti-/890> (дата обращения: 25.05.2017).
2. Жигилева О.Н., Политов Д.В., Головачева И.М., Петровичева С.В. Генетическая изменчивость соболя (*Martes zibellina* L), лесной куницы (*M. martes* L.) и их гибридов в Западной Сибири: полиморфизм белков и ДНК // Генетика, 2014. Т. 50, № 5. С. 581–590.
3. Захаров В.М. Асимметрия животных (популя-

- ционно-феногенетический подход) 1989. М.: Наука, 1987. 216 с.
4. Калабухов Н.И. Адаптивное значение внутривидовой изменчивости числа нёбных складок у грызунов // Зоологический журнал. 1982. Т. 61, вып. 11. С. 1706–1717.
 5. Калабухов Н.И., Тропинин Н.Н. Отличие числа нёбных складок к двух подвидов полуденной песчанки // Экология. 1979. Т. 10, № 6. С. 50–64.
 6. Каплин А.А. Пушнина СССР. М.: Внешторгиздат, 1960. 464 с.
 7. Картавцева И.В. Изменчивость нёбных складок в популяциях краснохвостой песчанки Закавказья – *Meriones libycus* (Rodentia, Gerbillidae) // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, вып. 7. С. 871–877.
 8. Каштанов С.Н., Свищёва Г.Р., Пищулина С.Л. и др. Географическая структура генофонда соболя (*Martes zibellina* L.): данные анализа микросателлитных локусов // Генетика. 2015. Т. 51, № 1. С. 78–88.
 9. Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 283 с.
 10. Малярчук Е.А., Петровская А.В., Деренко М.В. Внутривидовая структура соболя *Martes zibellina* L. по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Генетика. 2010. Т. 46, № 1. С. 73–78.
 11. Монахов В.Г. Географическая изменчивость соболя в ареале и филогеография // Экология. 2015. № 3. С. 219–228.
 12. Монахов В.Г., Модоров М.В., Ранюк М.Н. Генетические последствия реинтродукции соболя *Martes zibellina* L в Западной Сибири // Генетика. 2018. Т. 54, № 3. С. 361–365.
 13. Монахов В.Г., Ранюк М.Н., Сафронов В.М. Размерная структура интродуцированных и нативных популяций соболя Якутии // Сибирский экологический журнал. 2011. № 4. С. 603–609.
 14. Ранюк М.Н., Монахов В.Г. Изменчивость краниологических признаков в популяциях соболя (*Martes zibellina*), возникших в результате акклиматизации // Зоологический журнал. 2011. № 1. С. 82–96.
 15. Рожнов В.В., Пищулина С.Л., Мещерский И.Г. и др. Генетическая структура соболя (*Martes zibellina* L.) Евразии – анализ распределения митохондриальных линий // Генетика. 2013. Т. 49, № 2. С. 251–258.
 16. Тиунов М.П. Изменчивость некоторых морфологических признаков географических популяций бурундуков // Экология. 1979. Вып. 3. С. 47–54.
 17. Шишацкая Д.И., Фрисман Л.В. Предварительные данные по генетической изменчивости соболя Среднего Приамурья (*Martes zibellina* L): анализ двух микросателлитных локусов // Региональные проблемы. 2014. Т. 17, № 2. С. 60–64.
 18. Gotha Kinoshita, Jun J Sato, Ilya G. Meshersky, et al. Colonization history of the sable *Martes zibellina* (Mammalia, Carnivora) on the marginal peninsula and islands of northeastern // Eurasia Journal of Mammalogy. 2015. Vol. 96, N 1. P. 172–184.
 19. Eisentraut M. Das gaumenfaltenmuster der saugtiere und seine bedeutung fur stammesgeschichtliche und taxonomische untersuchungen // Bonner zoologische Monographien. 1976. N 8. 214 p.
 20. Monakhov V.G. Morphological Peculiarities as Indicators of Natural History of Sable (*Martes zibellina*) in North-Asian Pacific Coast // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47, N 5. P. 493–500.

VARIABILITY OF PALATAL RIDGES OF THE SABLE (*Martes zibellina*) IN THE MIDDLE AMUR REGION

L.V. Frisman, L.V. Kapitonova

It has been investigated intermolar palatal ridges in 148 individuals of sable from five areas of the Middle Amur. The authors have revealed variability in the number, morphology and asymmetry of the palatal ridges location. The total number of sable intermolar palatal ridges varies from 6 to 9. The variability in morphology reveals itself in the reduction of size, crushing; the formation of patchy margins, tuberculation, and fusion in the central part of the palate or near molars. Though the dominant phenotypes are symmetrical, the authors have revealed asymmetrical phenotypes in more than 25% of individuals. Rare phenotypes determine differences in geographical sable subpopulations in the considered area as soon as they mark any of the subpopulations with their presence. The authors have compared the age structure and representation of asymmetric phenotypes in the common pool and in separate geographical subpopulations.

Keywords: *sable, palatal ridges, variation, Middle Amur region, population structure.*