

УДК 575.174.015.3:599.742.4

ЭКСПАНСИЯ СОБОЛЯ (*Martes zibellina* L.) СЕВЕРА СРЕДНЕСИБИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ В ЭКОСИСТЕМЫ ТУНДРЫ

© 2022 г. С. Н. Каштанов^{1, *}, Е. С. Захаров², О. А. Беглецов³, Г. Р. Свищева^{1, 4}, С. Ю. Рычков¹, П. А. Филимонов¹, А. А. Онохов¹, Е. С. Левенкова⁵, И. Г. Мещерский⁵, В. В. Рожнов⁵

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

²Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, Якутск, 677890 Россия

³ФГБУ “Заповедники Таймыра”, Норильск, 663305 Россия

⁴Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия

⁵Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

*e-mail: snkashtanov@mail.ru

Поступила в редакцию 28.02.2022 г.

После доработки 14.03.2022 г.

Принята к публикации 15.03.2022 г.

С помощью 16 STR-маркеров исследовалась генетическая структура популяций соболя севера Среднесибирского плоскогорья и правобережья р. Лена. Из типичных для данного вида таежных мест обитаний и нетипичных тундровых, непосредственно примыкающих к побережью Северного Ледовитого океана. В настоящее время вид находится в стадии расселения, за последние годы соболю глубоко проник в зону тундры. С 2000 гг. в указанном регионе фиксируется увеличение численности соболя и повышение миграционной активности, в связи с этим исследовался уровень дифференциации между “историческими” популяциями соболя. Данные географического распределения генотипов соболей показывают, что в тундровой зоне обитают группы, родственные популяции “оленёкский соболю”. Выявлены свидетельства формирования субпопуляционной структуры соболя в новой среде обитания. Другой вывод: “исторические” популяции Среднесибирского плоскогорья не подверглись перестройке генетической структуры под действием миграционных потоков и значимо генетически дифференцированы. Появление соболей в тундре свидетельствует об активном освоении новых территорий ранее не типичных для вида.

Ключевые слова: географические популяции соболя, микросателлитные локусы, филогенетический анализ, генетическая структура.

DOI: 10.31857/S0016675822080033

Обширный ареал соболя (*Martes zibellina* L.) простирается от Предуралья до Дальнего Востока, на котором отдельные крупные популяции чередуются с относительно мелкими. Большая часть популяций соболя к середине XX в. была восстановлена после значительного снижения численности, вызванного воздействием нерегулируемого промысла.

Центральная часть ареала вида – Среднесибирское плоскогорье. Здесь сформировалось несколько крупных региональных популяций, в пределах которых были выделены: саянский, тунгусский, илимпийский, баргузинский, витимский и якутский подвиды [1–3]. Среднесибирское плоскогорье является основным регионом, из которого в прошлом веке брали соболей для искусственного расселения в других регионах.

Всего было изъято для интродукции более 18500 животных [4]. Плотность заселения Среднесибирского плоскогорья соболями – неравномерная: она увеличивается с севера на юг от 0.1 до 4.0 особей на 1000 га при протяженности этой территории около 3000 км [2].

Стоит отметить, что северная часть Среднесибирского плоскогорья заселена популяциями соболя, различающимися по фенотипическим признакам. Тунгусский соболю распространён на гористом правобережье р. Енисей, на высокогорном плато Путорана, где вид населяет озёрные и речные долины, в которых сохраняется более мягкий микроклимат. В начале прошлого столетия соболю здесь встречался в виде небольших разрозненных групп, особенно в верховьях рек Кето, Хантайка, Хотэ, Аякли, Котуйи Мойеро [1, 5]. Это позволя-

ет предположить существование в этом горном массиве аборигенной популяции. Оленёкский соболь населяет обширные пространства северо-запада Якутии, ограниченные с востока р. Леной, с юга – р. Вилюй, с севера – морем Лаптевых [6]. Наиболее активно вид на территории Якутии изучался в период восстановления его запасов в 1950–1960-х гг. [7–11]. Современные научные исследования в данном регионе немногочисленны и посвящены некоторым аспектам экологии и географической изменчивости [6, 12, 13].

В последние десятилетия на Среднесибирском плоскогорье отмечаются рост численности соболя и повышенная миграционная активность животных, что может быть следствием благоприятных климатических факторов, значительно улучшивших кормовую базу вида [14]. Почти по всему ареалу здесь зафиксировано широкое естественное расселение соболя, освоение новых ранее малозаселенных территорий; наблюдается проникновение животных в тундровую зону. Особенно заметны эти процессы в последние десятилетия [15]. Современная активизация процесса колонизации под действием климатических факторов выявлена и у других видов из семейства куньих: каменной куницы (*Martes foina*), обитающей в Северо-Восточной Европе [16] и американской куницы (*Martes americana*), продвигающейся на Аляску [17].

Настоящая работа является первым исследованием генетической структуры популяций соболя севера Среднесибирского плоскогорья, где не проводилось широкомасштабных интродукционных работ, вид восстановил свою численность за счет сохранившихся очагов нативной формы [1, 5, 18]. Совершенно по-другому, за счет интенсивных интродукций, проводившихся в середине прошлого века, восстанавливались популяции, обитающие к востоку от р. Лены [4, 9, 19]. Генетическая структура популяций соболя этого региона остается неизученной, и вопрос объединения генофонда нативного соболя и интродуцентов остается открытым. Цель работы – определить происхождение новых популяций в тундровой зоне и оценить влияние активизации миграционных процессов на уровень дифференциации исторических популяций соболя Среднесибирского плоскогорья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор биологического материала

Территория сбора биологического материала включала северную часть Среднесибирского плоскогорья, правобережные притоки р. Лены, бассейны рек Яна и Колыма. Образцы тканей получали от соболей, добытых лицензионным промыслом из типичных для вида таежных местобитаний и нетипичных тундровых (рис. 1, табл. 1). Всего исследовано

десять выборок вида *Martes zibellina* L., собранных на территории, расположенной между 60° и 72° с.ш. (табл. 1) с представленностью трех природных зон: тайга, лесотундра (Среднесибирское плоскогорье) и тундра (Северо-Сибирская низменность, непосредственно примыкающая к побережью Северного Ледовитого океана). Самыми северными являются три выборки: из низовья р. Оленёк (выборка “Таймылыр”), долины р. Анабар (“Анабар”) и нижней части р. Лены (“Усть–Лена”). К северным популяциям соболя также относятся выборки “Путорана”, “Оленёк”, “Яна” и “Колыма” (табл. 1). Для проведения сравнительного анализа с северными выборками в анализ были включены три выборки из центральной части ареала: “Тура” (бассейн р. Нижняя Тунгуска), “Нюрба” (среднее течение р. Вилюй) и восточная выборка “Усть–Мая” (среднее течение р. Алдан).

Популяции соболя, обитающие на Среднесибирском плоскогорье, являются нативными, в отличие от популяций, населяющих районы правобережья р. Лены и бассейнов рек Яны, Индигирки и Колымы, куда зверьки были интродуцированы из Прибайкалья, бассейна р. Буряя и п-ова Камчатка [4].

Места обитания исследуемых северных популяций характеризуются резко континентальным климатом с большими амплитудами температур теплого и холодного сезонов года. Эти места обитания – одни из самых холодных территорий Северного полушария, находящиеся в зоне вечной мерзлоты, где зимой температура воздуха может опускаться до минус 62°С (табл. 1).

Микросателлитный анализ

Биологическим материалом являлись невыделанные шкуры животных. Выделение ДНК, проведение полимеразной цепной реакции со специфическими праймерами, а также идентификация аллелей восьми микросателлитных локусов ядерной ДНК (*Ma1*, *Ma3*, *Ma8*, *Ma15*, *Ma18*, *Ma19*, *Mvis072* и *Mer041*) [20, 21] проводили методами, описанными нами ранее в работах [22, 23]. Используемые микросателлиты уже показали высокую эффективность для исследования генетической структуры популяций соболя. Для данного исследования нами дополнительно выбрано еще восемь микросателлитов: один тетра- и семь динуклеотидных локусов (*Mf3.7*, *Mar08*, *Mar21*, *Mar36*, *Mar43*, *Mar53*, *Mar58* и *Mar64*), описанных в работах по исследованию каменной куницы (*Martes foina*) [24] и лесной куницы (*Martes martes*) [25]. Эти локусы были протестированы на эффективность специфичной амплификации и полиморфизм получаемых продуктов.

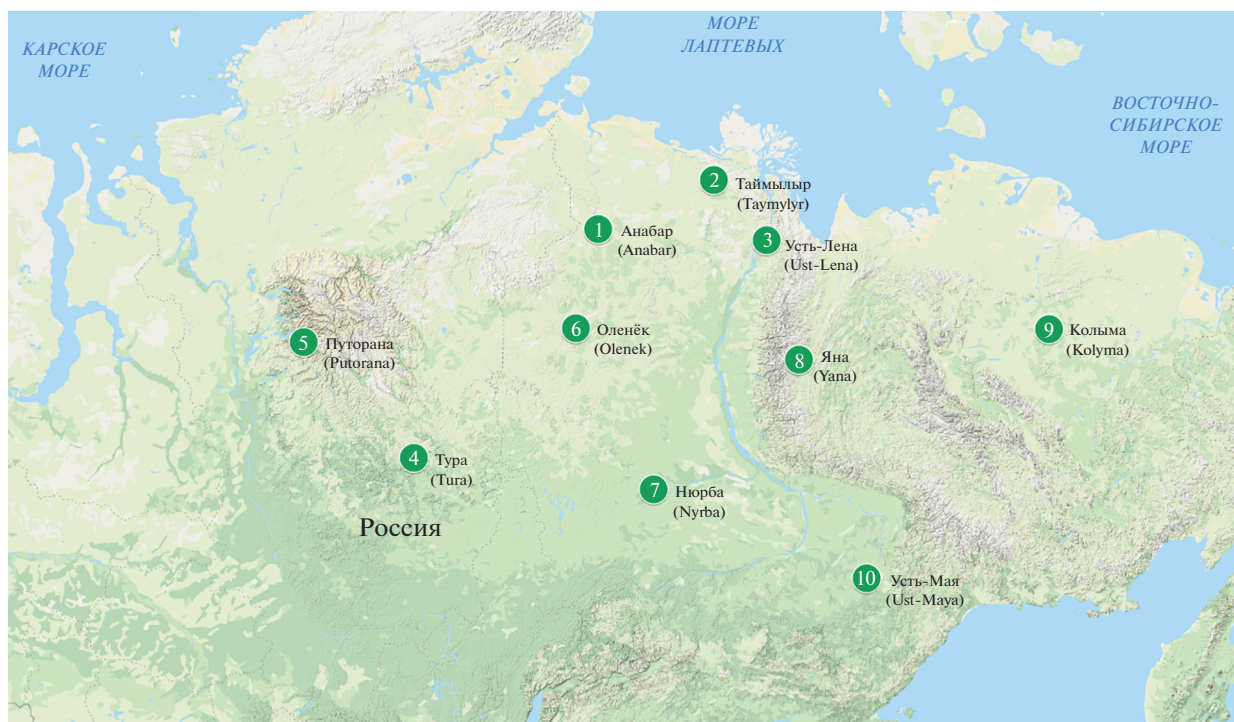


Рис. 1. Места сбора биологического материала. 1 – Анабар (Anabar), 2 – Таймылыр (Taimylyr), 3 – Усть-Лена (Ust-Lena), 4 – Тура (Tura), 5 – Путорана (Putorana), 6 – Оленёк (Olenek), 7 – Нюрба (Nurbа), 8 – Яна (Yana), 9 – Колыма (Kolymа), 10 – Усть-Мая (Ust-Maya). Названия выборки даны также на английском (так, как на рис. 2 и 3).

Популяционно-статистический анализ

Статистический анализ микросателлитных данных выполнен в программной среде R [26]. Основные популяционно-генетические показатели вы-

числены с помощью R-пакета diveRsity [27]. Индекс информационного полиморфизма (PIC) для каждой комбинации “локус–выборка” вычислен по формуле, предложенной в [28], на основе частот-

Таблица 1. Районы сбора биологического материала

Природная зона	n	Название выборки	Место сбора биоматериала	Координаты		Температура воздуха в январе (°C)	
				с.ш.	в.д.	ср.	мин.
Тундра	1	Анабар	Северо-Сибирская низменность	71.10°	114.09°	–26.8	–64.7
	2	Таймылыр		72.27°	122.84°	–35	–61
	3	Усть-Лена		70.82°	126.88°	–35	–61
Тайга	4	Тура	Северо-западная часть Среднесибирского плоскогорья	64.50°	100.22°	–36.2	–58.9
	5	Путорана		68.08°	91.80°	–35	–61
	6	Оленёк	Северо-восточная часть Среднесибирского плоскогорья	68.50°	112.45°	–36.1	–62.9
	7	Нюрба		63.55°	118.33°	–35.1	–61
	8	Яна	Правый берег р. Лены, бассейн рек Яны, Индигирки и Колымы	67.60°	129.39°	–35	–61
	9	Колыма		68.45°	148.37°	–35	–61
10	Усть-Мая	Среднее течение р. Алдан (правый приток р. Лены)	60.38°	134.45°	–37.4	–60.2	

Примечание. ср. – средняя температура за январь, мин. – минимальная температура января.

Таблица 2. Популяционно-генетическая характеристика выборок соболя Среднесибирского плоскогорья

Выборка	<i>N</i>	<i>A</i>	%	<i>Ar</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>HWE</i>
Анабар	5	64	39.92	3.29	0.61	0.6	0.811
Таймылыр	5	67	39.65	3.41	0.68	0.6	0.9189
Усть-Лена	18	100	61.39	3.98	0.69	0.68	0.9238
Тура	22	109	65.29	4.13	0.69	0.68	0.0206
Путорана	28	104	62.5	4.12	0.7	0.69	0.0727
Оленёк	24	105	62.03	4.17	0.68	0.7	0.8597
Нюрба	21	118	71.94	4.28	0.69	0.72	0.3986
Яна	5	73	45.06	3.74	0.76	0.67	0.2841
Колыма	12	98	62.37	4.23	0.72	0.72	0.0199
Усть-Мая	28	123	74.46	4.38	0.74	0.74	0.8792

Примечание. *N* – размер выборки, *A* – количество аллелей в выборке, % – средний процент общих аллелей, *Ar* – аллельное богатство, *H_o* – наблюдаемая гетерозиготность, *H_e* – ожидаемая гетерозиготность, *HWE* – равновесие Харди–Вайнберга.

ты аллелей в локусе с помощью R-пакета *polysat* [29]. Тест на соответствие равновесию Харди–Вайнберга (*HWE*) для каждой комбинации “выборка–локус” выполнен с использованием поправки Бонферрони, где номинальный уровень значимости $\alpha = (0.05/160) = 3.1 \times 10^{-4}$ (PopGenReport) [30]. Поиск собственных, т.е. присущих только одной популяции аллелей (приват-аллелей), осуществляли с помощью того же пакета PopGenReport. Филогенетическое дерево построено методом UPGMA на генетических расстояниях Нея [31] с бутстреп-поддержкой 20000 повторов с помощью R-пакета *pprrg* [32].

Для оценки популяционной структуры соболя выполнили кластеризацию популяций Байесовским методом, основанным на моделировании цепи Маркова методом Монте-Карло (MCMC), реализованным в программе STRUCTURE v. 2.3.4 [33]. Моделирование проводилось с использованием модели Admixture с коррелированными частотами аллелей при 1000000 итераций (MCMC), выжиганием 100000 и 50 независимых прогонов для каждого значения *K* (предполагаемого количества популяций), *K* = 1–6. Оптимальное количество кластеров определено с использованием метода Эванно [34], основанного на специальной статистике Delta*K*, и программ Structure Harvester и Clumpak [35, 36].

Карты географического распространения особей, носителей аллелей микросателлитных локусов, построены с помощью метода анализа главных компонент (PCA principal component analysis), описанного в работе [37]. Парные статистики *Jost's D* [38] и соответствующие *p-values* вычисляли с помощью DEMETicsR-package [39]. Необходимо отметить, что мера генетической дифференциации *Jost's D* имеет преимущество перед *F_{st}* заключается в том, что ее максимальные значения независимы от субпопуляционной гетерозиготности [40] и

лучше отражают генетическую дифференциацию в полиморфных локусах с более чем двумя аллелями.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генетическая изменчивость

Всего исследовано 168 соболей из десяти выборок, генотипированных по 16 микросателлитным локусам; общее число аллелей составило 158. Число аллелей на локус, оцененное по всем выборкам, варьировало от трех (*Ma3*) до 20 (*Ma18*), среднее количество аллелей на локус составило 9.9. Средние значения PIC для 16 полиморфных локусов варьировались от 0.19 (*Ma3*) до 0.83 (*Ma18*). Сравнительно невысокие значения PIC получены для локусов *Ma3* и *Mf37*.

Максимальное количество аллелей выявлено в популяциях “Усть-Мая” (*A* = 123 при *n* = 28) и “Нюрба” (*A* = 118 при *n* = 21), расположенных в центральной части исследуемого ареала. В этих популяциях выявлена и максимальная доля общих, т.е. присутствующих во всех десяти популяциях, аллелей среди исследованных выборок (табл. 2). Выборки северной и восточной частей исследуемого ареала отличались меньшим аллельным разнообразием (табл. 2). Нарушений *HWE* не было выявлено ни для одной из комбинаций “выборка–локус”. В десяти выборках выявили 18 приват-аллелей; максимальное их количество обнаружено в выборке “Усть-Мая” (6), в самой восточной выборке “Колыма” (4) и в самой западной “Путорана” (3). Для первых двух выборок это можно объяснить влиянием миграций из смежных неисследованных регионов, а для выборки “Путорана” – ее изолированностью.

Результаты оценки уровня генетической дифференциации между выборками представлены в табл. 3. Максимальная дифференциация (*D* =

Таблица 3. Парные значения генетической дифференциации (D) и соответствующие p -значения между исследуемыми выборками Среднесибирского плоскогорья и правого берега р. Лены

	Анабар	Таймыльыр	Усть-Лена	Тура	Путорана	Оленёк	Нюрба	Яна	Колыма	Усть-Мая
Анабар		0.686	0.587	0.056	0.062	0.628	0.572	0.001	0.002	0.001
Таймыльыр	0.000		0.707	0.050	0.009	0.869	0.634	0.008	0.003	0.001
Усть-Лена	0.000	0.000		0.001	0.001	0.341	0.002	0.001	0.001	0.001
Тура	0.046	0.047	0.064		0.013	0.001	0.003	0.001	0.001	0.001
Путорана	0.049	0.083	0.094	0.033		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Оленёк	0.000	0.000	0.004	0.068	0.083		0.001	0.001	0.001	0.001
Нюрба	0.013	0.000	0.067	0.058	0.073	0.061		0.085	0.016	0.034
Яна	0.215	0.114	0.189	0.195	0.172	0.176	0.044		0.004	0.058
Колыма	0.129	0.107	0.134	0.125	0.133	0.169	0.058	0.115		0.005
Усть-Мая	0.200	0.111	0.168	0.127	0.148	0.198	0.029	0.046	0.054	

Примечание. Нижняя часть таблицы – $Jost D$, верхняя – соответствующие p -значения, значимые различия выделены жирным ($p \leq 0.05$).

= 0.129–0.215) выявлена между выборками из зоны тундры и тайги левого берега р. Лена (“Анабар”, “Усть-Лена” и “Оленёк”) и выборками из зоны тайги правого берега (“Колыма”, “Яна” и “Усть-Мая”). Сходные коэффициенты дифференциации ($D = 0.125–0.195$) обнаружены между выборками западной части Среднесибирского плоскогорья (“Тура” и “Путорана”) и выборками правого берега р. Лены (“Колыма”, “Яна”, “Усть-Мая”). Между выборками левого берега р. Лены (“Нюрба”) и правого (“Яна”) значимой дифференциации не обнаружено ($D = 0.044$, $p = 0.085$).

Популяции правого берега р. Лены между собой оказались генетически дифференцированы. Максимальные значения наблюдали у пар выборок “Колыма–Яна” ($D = 0.115$, $p = 0.004$) и “Колыма–Усть-Мая” ($D = 0.054$, $p = 0.005$). Выборка “Оленёк” значимо не дифференцирована с тремя выборками соболя из зоны тундры (“Анабар”, “Усть-Лена” и “Таймыльыр”). Вероятно соболи в этих районах являются мигрантами из популяции “Оленёк”, обитающей в зоне тайги. С расположенной южнее выборкой “Нюрба” различия значимы ($D = 0.061$, $p = 0.001$). Между северными выборками “Путорана” и “Оленёк”, локализованными на одной широте, также выявлены значимые различия: $D = 0.083$ ($p = 0.001$). Еще большие различия имеет выборка “Путорана” с тундровой выборкой “Усть-Лена” ($D = 0.094$, $p = 0.001$).

Филогенетический анализ

Анализ, основанный на генетических расстояниях Нея, продемонстрировал высокую степень

сходства между двумя выборками северо-западной части Среднесибирского плоскогорья “Путорана” и “Тура” (тунгусский соболь), между двумя выборками зоны тундра “Усть-Лена” и “Оленёк” (оленёкский соболь), а также двумя выборками из восточной части исследуемого ареала – “Нюрба” и “Усть-Мая”. Отношение этих выборок к другим выборкам из зоны тундры (“Таймыльыр” и “Анабар”) и с правобережья Лены (“Колыма” и “Яна”) остается неопределенным (рис. 2).

Анализ популяционной структуры

Для байесовской кластеризации мы выбрали Admixture – модель с коррелированными частотами аллелей, которая предполагает, что животное может иметь смешанное происхождение. Используя метод Дж. Эванно с соавт., основанный на специальной статистике DeltaK, оптимальное количество кластеров равно двум (табл. 4). Первый кластер состоит из выборок севера Средне-Сибирского плоскогорья, как исторических (“Тура”, “Путорана” и “Оленёк”), так и новых тундровых (“Анабар”, “Таймыльыр” и “Усть-Лена”). Второй кластер состоит из выборок с правобережья р. Лены (“Яна”, “Колыма”, “Усть-Мая”) (рис. 3).

При оценке популяционной структуры с использованием функции максимального правдоподобия ($L(K)$) оптимальное количество кластеров равно трем (рис. 4, табл. 4). Первый состоит из западных выборок Среднесибирского плоскогорья “Тура” и “Путорана”, второй включает “Оленёк” и тундровые выборки (“Анабар”, “Таймыльыр” и “Усть-Лена”). Третий объединяет по-

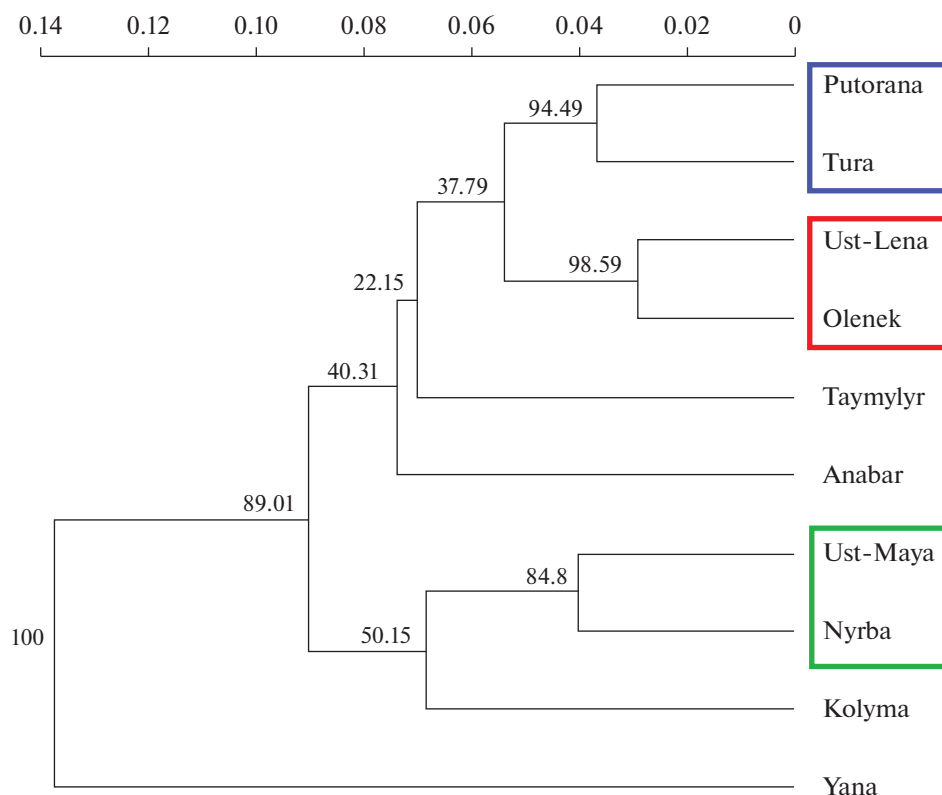


Рис. 2. Кластеризация выборок соболя северной и центральной частей Среднесибирского плоскогорья с помощью метода UPGMA. Значения бутстрепа, приведены в узлах ветвления и, показывают частоту появления связанной ветки при бутстреп-поддержке 20000.

пуляции правобережья р. Лены (“Яна”, “Колыма” и “Усть-Мая”) (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Современное популяционно-генетическое разнообразие соболя, обитающего на Среднесибирском плоскогорье, сложилось вследствие естествен-

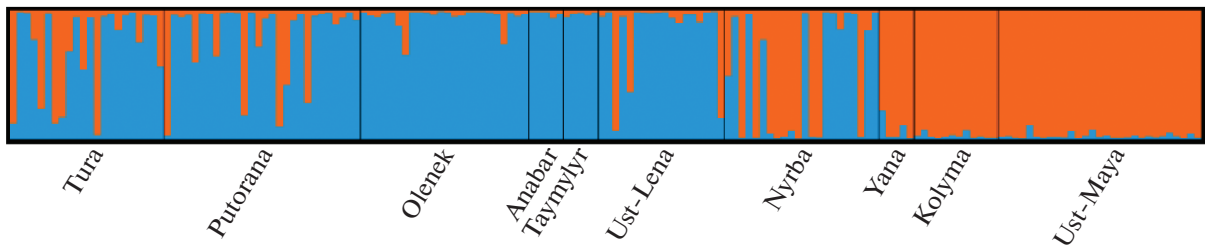
но-эволюционных процессов и антропогенного влияния. В XVII–XIX вв. нерегулируемый промысел и лесные пожары привели к глубокой депрессии численности вида и сильной фрагментации ареала [5, 41]. В XX в. ресурсы соболя были восстановлены; в 1961 г. лицензионный промысел был введен повсеместно. По данным административных структур региона Республики Саха

Таблица 4. Результаты обработки данных анализа STRUCTURE методом Эванно для определения оптимального количества кластеров популяций соболя

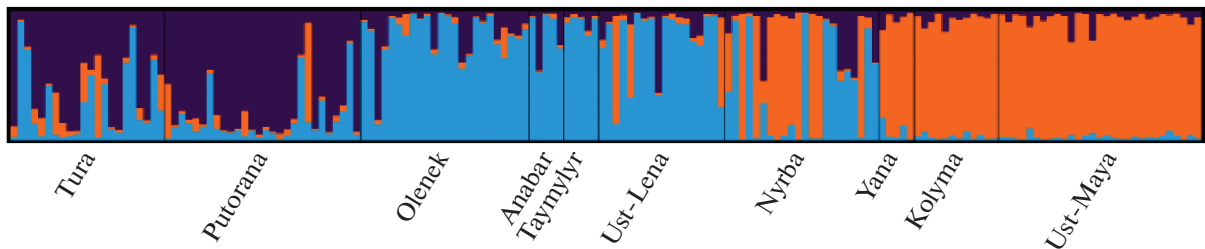
K	Reps	MeanLn(K)	StdevLn(K)	Ln'(K)	Ln''(K)	DeltaK
1	50	-9142.983824	0.549249	—	—	—
2	50	-8829.268852	6.006234	313.714971	249.991431	41.621993
3	50	-8765.545313	151.681066	63.723540	186.288227	1.228157
4	50	-8888.110000	38.019432	-122.564688	446.725312	11.749921
5	50	-9457.400000	153.101902	-569.290000	792.590000	5.176879
6	50	-9234.100000	87.921451	223.300000	—	—

Примечание. K – количество кластеров, Reps – количество повторных запусков, MeanLn(K) и StdevLn(K) – среднее значение и стандартное отклонение функции правдоподобия Ln(K) по всем повторным запускам для каждого K соответственно, Ln'(K) – средняя скорость изменения распределения правдоподобия, рассчитанное как: Ln(K) – Ln(K – 1), |Ln''(K)| – абсолютное значение второго порядка скорости изменения распределения правдоподобия, рассчитанное как: |Ln'(K + 1) – Ln'(K)|, DeltaK – hoc-статистика, рассчитанная как: |Ln''(K)|/StdevLn(K). Жирным выделены значения статистик, соответствующие оптимальному числу кластеров согласно критерию максимального правдоподобия и критерию DeltaK.

$K = 2$



$K = 3$



$K = 4$

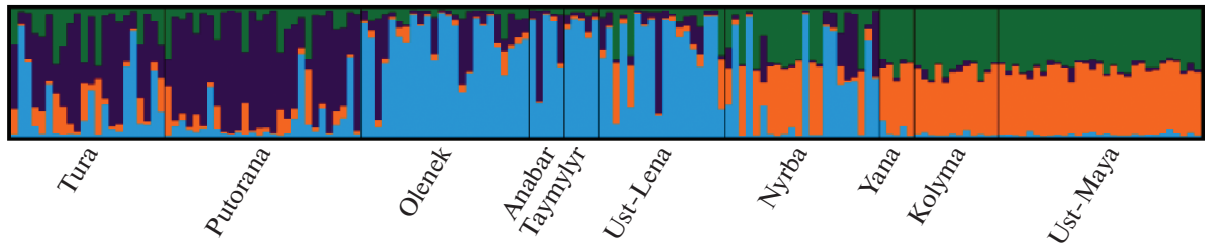


Рис. 3. Байесовская кластеризация методом Монте-Карло (MCMC).

(Якутия) к концу 1980-х гг. объемы добычи соболя составляли 56.4–56.7 тыс. особей в год. В последние десятилетия наблюдается рост объемов добычи, превысивший прежний уровень 1980-х гг., до 65 тыс. особей к 2011 г.

Современная возрастная структура популяций соболя в Якутии характеризуется высокой долей молодняка (60–70%) [14], что свидетельствует об увеличении сезонной миграционной активности. Ранее, в 1958–1960 гг., молодые зверьки составляли 19–37% [11], а в 1973–1984 гг. – 47% [42]. Рост численности соболя приводит к повышенной территориальной конкуренции. Молодняк текущего года увеличивает сезонный миграционный пробег в поисках собственных участков обитания. Исследования миграционных возможностей вида показывают, что дальность сезонных миграций (расселение молодняка) может превысить 200 км [43]. Эти расстояния близки к миграционным возможностям американской куницы (*Martes americana*) [44–46]. Повышение численности вследствие изменений климатических условий и активизация миграционных процессов могут привести к стиранию генетических различий между историческими популяциями этого региона.

Северную часть Среднесибирского плоскогорья, включающую бассейны рек Енисея и Хатанги, населяют нативные популяции, в разной степени изолированные от основного ареала вида.

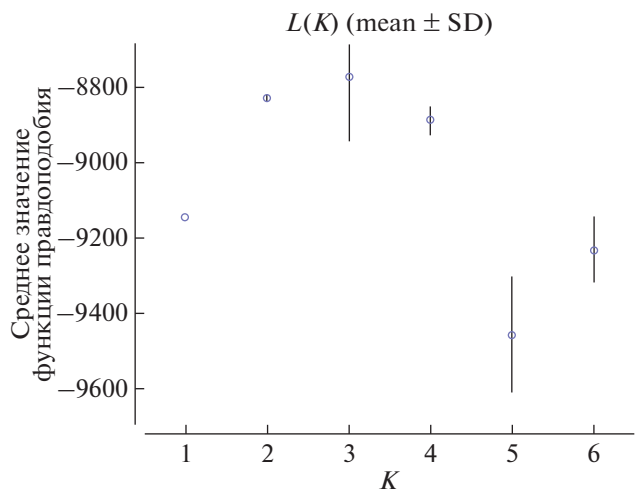


Рис. 4. График функции правдоподобия от количества кластеров $L(K)$.

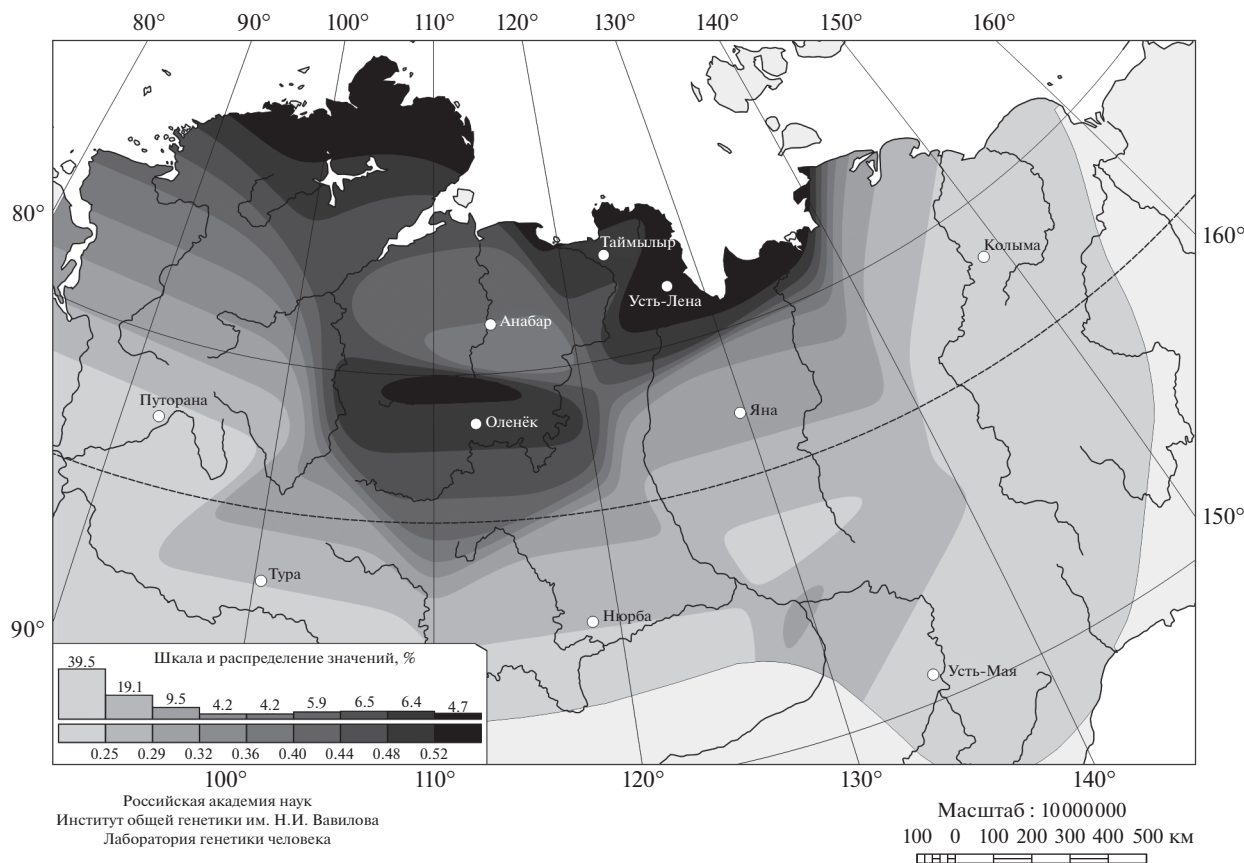


Рис. 5. Карта распределения особей выборки зоны тундры, носителей аллеля 162 (локус *Mer041*), показывает что, в тундровой зоне обитают родственные группы, о чем свидетельствует повышенная (по сравнению с сопредельными выборками) частота ряда локусов и проявление эффекта основателя (черный цвет – максимальная частота аллеля, серый – минимальные значения).

Известно, что эти популяционные группировки вида восстановились естественным расселением из отдельных сохранившихся очагов. Наиболее крупные очаги соболя сохранялись в горной части правобережья р. Енисей (“Путорана” и “Тура”), откуда и происходило расселение. Несмотря на сравнительно небольшое географическое расстояние между локациями выборок “Путорана” и “Тура” (530 км), выборки оказались, хотя и слабо, но статистически значимо дифференцированы ($D = 0.033$, $p = 0.013$). Помимо этого мы наблюдали значимые отличия выборки “Путорана” с восточной выборкой “Оленёк” (850 км, $D = 0.083$, $p = 0.001$). Следовательно, популяция плато Путорана сохраняет изоляцию от генных потоков из популяций центральной и восточной частей Среднесибирского плоскогорья. Кроме того, существуют некоторые морфологические особенности путоранского соболя по сравнению с тунгусским соболем [1].

В северо-восточной части Среднесибирского плоскогорья и в равнинных лесах левобережья р. Лены обитает популяция оленёкского соболя, которая морфологически достаточно сильно от-

личается от популяций соседних регионов [6, 10, 15]. В этом исследовании мы обнаружили, что выборка “Оленёк” из популяции оленёкского соболя значимо генетически дифференцирована как от выборок запада Среднесибирского плоскогорья (“Путорана” и “Тура”), так и от более южной выборки “Нюрба” (табл. 3). Необходимо отметить, что в районе сбора “нюрбинских” проб проходит зона контакта (“гибридизации”) оленёкского соболя с обитающим южнее витимским соболем [15]. Оленёкский соболь распространен вплоть до притундровых лесов.

Отдельные особи встречаются глубоко в тундровой зоне, проникая по долинам рек, здесь в современной северной периферии ареала собраны три выборки “Анабар”, “Таймылыр” и “Усть-Лена”, которые показали отсутствие генетической дифференциации с исторической популяцией “Оленёк”, что позволяет предположить их относительно недавнее происхождение за счет миграций с юга (табл. 3, рис. 5).

Данные карт географического распределения генотипов особей, носителей аллелей, показывают

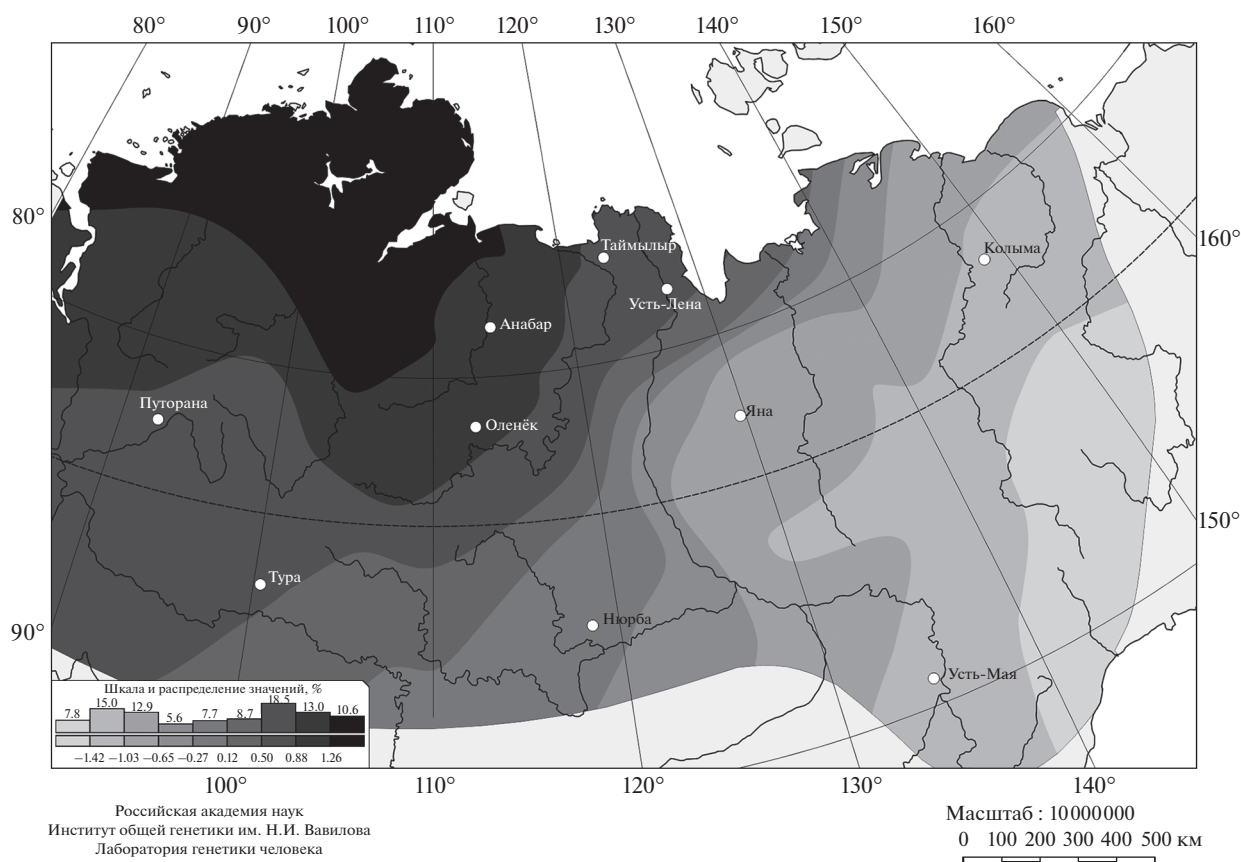


Рис. 6. География генетического разнообразия по первой главной компоненте (РСА 9Pc1) – 35.22% разнообразия 158 аллелей 16 микросателлитных локусов. Основные тенденции расселения соболя в новой зоне обитания – тундра. Выборки Анабар, Таймыльр и Усть-Лена являются мигрантами исторической популяции Оленёк. Р. Лена является препятствием для миграционных потоков с юго-восточной части ареала.

что, в тундровой зоне обитают группы, родственные оленёкскому соболю, о чем свидетельствует повышенная по сравнению с сопредельными выборками частота ряда аллелей определенных локусов и проявление эффекта основателя (рис. 5). Частоты аллелей в выборках, отклоняющиеся от средних характерных для популяций исследуемого региона, свидетельствуют о формировании субпопуляционной структуры в зоне тундры. Это проявляется как по отдельным локусам, так и по данным анализа первой главной компоненты, объединяющей 30% от генетической дисперсии выявленного пула аллелей (рис. 5–7).

Выборки из новой для соболя зоны обитания – тундры (“Анабар”, “Таймыльр” и “Усть-Лена”), не дифференцированы между собой (табл. 3), что позволяет провести объединение в одну группу, состоящую из 28 особей. В этой группе обнаружено высокое аллельное разнообразие ($A = 104$), что сопоставимо с данными аллельного разнообразия исторических популяций севера среднесибирского плоскогорья (“Тура”, “Путорана”, “Оленёк”, табл. 2). Это позволяет предположить не только существование постоянных миграционных пото-

ков из более южных популяций, но существование меридиональных миграций в зоне тундры (рис. 7).

Анализ значений дифференциации популяции левого берега р. Лены “Оленёк” с популяциями, обитающими восточнее р. Лены, выявил максимальные различия с выборками “Усть-Мая” ($D = 0.198, p = 0.001$), “Яна” ($D = 0.176, p = 0.001$) и “Колыма” ($D = 0.169, p = 0.001$) (табл. 3). Эти данные позволяют сделать вывод, что миграционные возможности популяции “Оленёк” ограничиваются северными территориями, севернее р. Лены миграционные потоки из этой популяции пока не распространяются (рис. 6). Согласно карте географического распределения генных потоков (рис. 6), построенной по объединенным данным 158 аллелей 16-ти локусов, генные потоки, идущие с юго-восточной части ареала на запад, ограничены р. Леной и Верхоянским хребтом. Это одна из причин высоких значений коэффициента дифференциации ($Jost's D$). Другая причина – в истории восстановления правобережной части ареала вида. Известно, что восточнее р. Лены (Верхоянский хребет, хребет Черского и Колым-

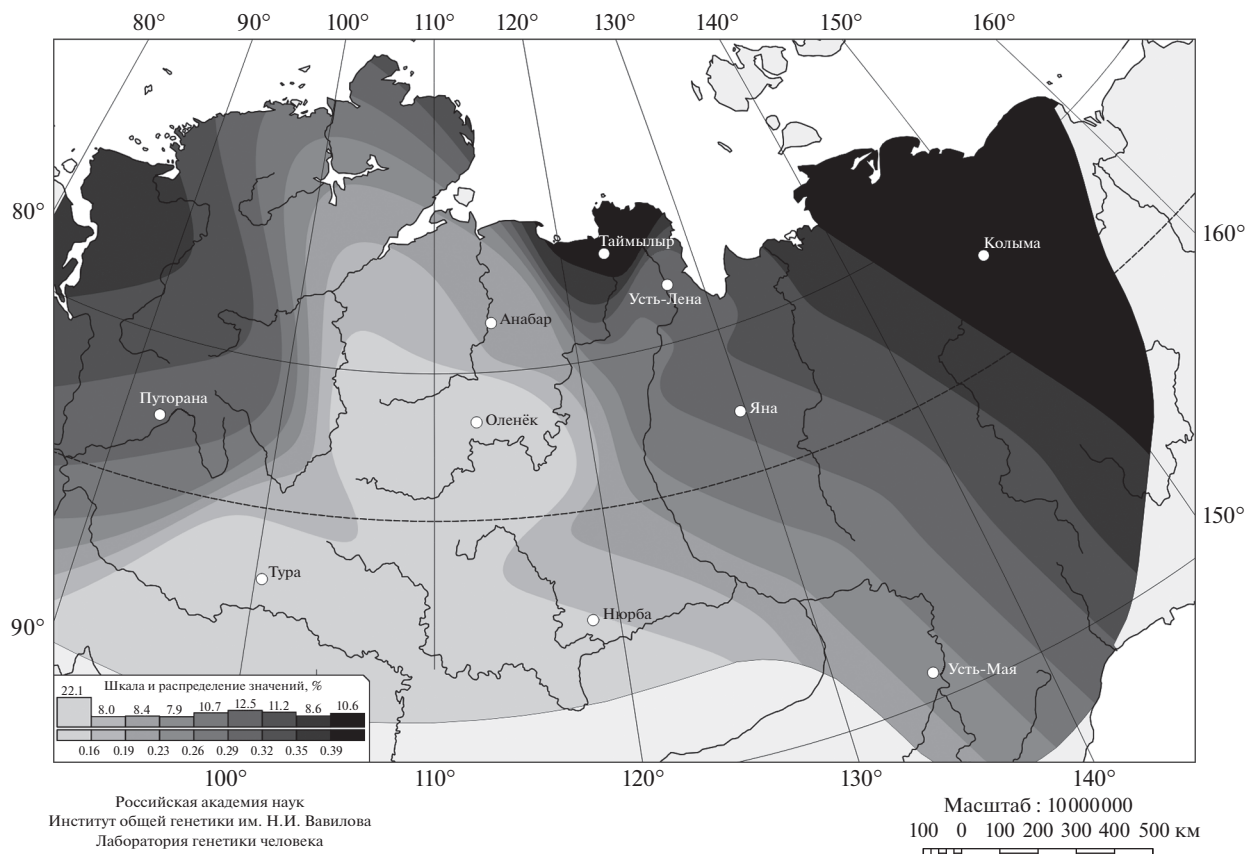


Рис. 7. Карта распределения особей носителей аллеля 214 (локус *Ma19*) в популяциях зоны тундры. Это – наглядное подтверждение меридианальных миграций в зоне тундры (черный цвет – максимальная частота, серый цвет – минимальные значения частот аллеля 214).

ская низменность) восстановление численности проходило за счет интродукций из нескольких регионов [4]. Результаты настоящего исследования показывают, что на правом берегу р. Лены выборки “Яна”, “Колыма” и “Усть-Мая” достаточно изолированы от основного региона обитания нативных популяций Среднесибирского плоскогорья.

Наиболее важные результаты настоящего исследования – это вывод о том, что популяции, как находящиеся на Среднесибирском плоскогорье, так и на правом берегу р. Лены, не подверглись перестройке генетической структуры под действием миграционных потоков и значимо генетически дифференцированы (табл. 3). Применяемые методы кластеризации указывают на существование на исследуемом ареале нескольких кластеров, определяющим фактором создания которых являются ландшафтные препятствия и географические расстояния между популяциями (рис. 2–4, табл. 4).

В настоящее время вид находится в стадии расселения. За последние годы соболь глубоко проник в зону тундры, где он вступает в межвидовые отношения с основным по численности хищником

тундровой экосистемы – песцом (*Alopex lagopus* L.). Появление соболя далеко за пределами типичных мест обитания может свидетельствовать об активном освоении новых территорий, что подтверждает благополучное состояние северных притундровых популяций вида. В тундровой зоне животные предпочитают держаться пойменных участков с кустарниковой растительностью, где защитные условия более благоприятны. Характер межвидовых отношений соболя с песцом, численность которого подвержена резким колебаниям в зависимости от обилия кормов, не ясен, а основу питания обоих видов составляют мелкие грызуны, в частности лемминг (*Arvicolinae*). С появлением в тундровой экологической системе нового хищника–соболя, устойчивое состояние биоценоза этой системы может оказаться под угрозой.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболь. Москва: Заготиздат, 1955. 403 с.
2. Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболь. 2-е изд. Москва: Лесная промышленность, 1981. 240 с.
3. Зырянов А. Соболь Средней Сибири / Под ред. Смирнова М.Н. Красноярск: Сибирские промыслы, 2009. 256 с.
4. Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров: Волго-Вят. кн. изд-во, 1973. 536 с.
5. Романов А.А. Пушные звери Ленско-Хатангского края и их промысел / Под ред. Доппельмайра Г.Г. Ленинград: Изд-во Главсевморпути, 1941. 140 с.
6. Zakharov E.S., Safronov V.M. Ecology of sable of North-Western Yakutian native population // Russ. J. Theriol. 2017. V. 16. № 1. P. 74–85. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.16.1.07>
7. Тавровский В.А. Соболь Северо-Западной Якутии и пути восстановления его промысла // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии. Тр. ин-та биол. Якутск. ф-ла СО АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1958. № 4. С. 50–142.
8. Тавровский В.А., Шитаев И.С. Материалы по питанию соболя Северо-Западной Якутии // Зоол. журн. 1957. Т. XXI. № 4. С. 608–616.
9. Тавровский В.А. О прошлом распространении и численности соболя в Якутии // Исследования по промысловой зоологии. Тр. ин-та биол. Якут. ф-ла СО АН СССР. 1959. № 6. С. 47–75.
10. Тавровский В.А. Некоторые вопросы географической изменчивости соболя и систематическое положение соболей Якутии // Исследования по промысловой зоологии. Тр. ин-та биол. Якут. ф-ла СО АН СССР. 1959. № 6. С. 76–96.
11. Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривашев В.Г. и др. Млекопитающие Якутии. Москва: Наука, 1971. 660 с.
12. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО, 2006. 202 с.
13. Захаров Е.С., Сафронов В.М., Павлова А.И. Зимнее питание соболя (*Martes zibellina* L.) в Якутии // Достижения науки и техники АПК. 2016. Т. 30. № 11. С. 82–87.
14. Сафронов В.М. Изменение климата и млекопитающие Якутии // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 12. С. 1459–1474. <https://doi.org/10.7868/S004451341612014X>
15. Захаров Е.С., Сафронов В.М. Экология соболя (*Martes zibellina* L.) в западной Якутии // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. Т. 1. № 17. С. 73–84.
16. Wereszczuk A., Leblois R., Zalewski A. Genetic diversity and structure related to expansion history and habitat isolation: Stone marten populating rural-urban habitats // BMC Ecol. 2017. V. 17. <https://doi.org/10.1186/s12898-017-0156-6>
17. Baltensperger A.P., Morton J.M., Huettmann F. Expansion of American marten (*Martes americana*) distribution in response to climate and landscape change on the Kenai Peninsula, Alaska // J. Mammal. 2017. V. 98. № 3. P. 703–714. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx011>
18. Бельк В.И. О распространении соболя в Якутии // Природа. 1948. № 6. С. 64–65.
19. Грязнухин А.Н. Результаты реакклиматизации соболя в Якутии // Фауна и экология наземных позвоночных таежной Якутии. 1980. С. 43–78.
20. Davis C.S., Strobeck C. Isolation, variability, and cross-species amplification of polymorphic microsatellite loci in the family mustelidae // Mol. Ecol. 1998. P. 1776–1778. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00515.x>
21. Fleming M.A., Ostrander E.A., Cook J.A. Microsatellite markers for American mink (*Mustela vison*) and ermine (*Mustela erminea*) // Mol. Ecol. 1999. V. 8. № 8. P. 1352–1355. https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00701_2.x
22. Каушанов С.Н., Свищева Г.Р., Лазебный О.Е. и др. Влияние антропогенных факторов на генетическое разнообразие вида соболя (*Martes zibellina* L.) // Мол. биология. 2015. Т. 49. № 3. С. 449–454.
23. Каушанов С.Н., Столповский Ю.А., Мецкерский И.Г. и др. Таксономический статус и генетическая идентификация соболя Алтая (*Martes zibellina* averini Bazhanov, 1943) // Генетика. 2018. Т. 54. № 11. С. 1327–1337. <https://doi.org/10.1134/S0016675818110073>
24. Basto M.P., Rodrigues M., Santos-Reis M. et al. Isolation and characterization of 13 tetranucleotide microsatellite loci in the Stone marten (*Martes foina*) // Conserv. Genet. Resour. 2010. V. 2. P. 317–319. <https://doi.org/10.1007/s12686-010-9217-2>
25. Natali C., Banchi E., Ciofi C. et al. Characterization of 13 polymorphic microsatellite loci in the European pine marten *Martes martes* // Conserv. Genet. Resour. 2010. V. 2. P. 397–399. <https://doi.org/10.1007/s12686-010-9282-6>
26. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Austria: Vienna, 2014.
27. Kevin Keenan, Philip McGinnity, Tom F. Cross et al. DiveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors // Methods Ecol. Evol. 2013. V. 4. P. 782–788. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
28. Botstein D., White R.L., Skolnick M., Davis R.W. Construction of a genetic-linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms // Am. J. Hum. Genet. 1980. V. 32. P. 314–331.
29. Clark L.V., Jasieniuk M. POLYSAT: An R package for polyploid microsatellite analysis // Mol. Ecol. Resour. 2011. V. 11. P. 562–566. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.02985.x>
30. Adamack A.T., Gruber B. PopGenReport: Simplifying basic population genetic analyses in R // Methods Ecol. Evol. 2014. V. 5. P. 384–387. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12158>
31. Nei M. Genetic distance between populations // The Am. Nat. 1972. V. 106. № 949. P. 283–292. <https://doi.org/10.1086/282771>

32. *Kamvar Z.N., Tabima J.F., Grünwald N.J.* Poppr: An R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction // *Peer J*. 2014. V. 2. <https://doi.org/10.7717/peerj.281>
33. *Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.* Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. 2000. V. 155. № 2. P. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
34. *Evanno G., Regnaut S., Goudet J.* Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. № 8. P. 2611–2620.
35. *Earl D.A., VonHoldt B.M.* STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // *Conservation Genet. Resources*. 2012. V. 4. № 2. P. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
36. *Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M. et al.* Clumpak: A program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // *Mol. Ecol. Resources*. 2015. V. 15(5). P. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
37. Генофонд и геногеография народонаселения // Под ред. Рычкова Ю.Г.: Том II. Генофонд населения России и сопредельных стран. СПб.: Наука, 2003. 671 с.
38. *Jost L.* GST and its relatives do not measure differentiation // *Mol. Ecol.* 2008. V. 17. № 18. P. 4015–4026. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x>
39. *Jueterbock A., Kraemer P., Gerlach G. et al.* Package “DEMEtics” // *Mol. Ecol.* 2012. P. 3845–3852.
40. *Alcala N., Rosenberg N.A.* GST, Jost’s D, and FST are similarly constrained by allele frequencies: A mathematical, simulation, and empirical study // *Mol. Ecol.* 2019. V. 28. № 7. <https://doi.org/10.1111/mec.15000>
41. *Мухель Н.М.* Промысловые звери Северо-Восточной Якутии. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1938. 96 с.
42. *Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л. и др.* Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.
43. *Черников Е.М.* Экология соболя (*Martes zibellina* Lunneus, 1758) в Баргузинском заповеднике. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та, 2006. 266 с.
44. *Thompson I.D., Colgan P.W.* Numerical responses of martens to a food shortage in Northcentral Ontario // *J. Wildl. Manage.* 1987. V. 51. № 4. P. 824–835. <https://doi.org/10.2307/3801748>
45. *Slough B.G.* Movements and habitat use by transplanted marten in the Yukon Territory // *J. Wildl. Manage.* 1989. V. 53. № 4. P. 991–997. <https://doi.org/10.2307/3809600>
46. *Fecske D.M., Jenks J.A., Smith V.J.* Field evaluation of a habitat-relation model for the American marten // *Wildl. Soc. Bull.* 2002. V. 30. № 3. P. 775–782.

Expansion of the Sable (*Martes zibellina* L.) from the North of the Central Siberian Plateau into Tundra Ecosystems

S. N. Kashtanov^{a, *}, E. S. Zakharov^b, O. A. Begletsov^c, G. R. Svishcheva^{a, d}, S. Yu. Rychkov^a, P. A. Filimonov^a, A. A. Onokhov^a, E. S. Levenkova^e, I. G. Meschersky^e, and V. V. Rozhnov^e

^aVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^bInstitute of Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677890 Russia

^cFederal State Budgetary Institution “United Directorate of Reserves of Taimyr” Norilsk, 663305 Russia

^dFederal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

^eSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: snkashtanov@mail.ru

Using 16 STR markers, the genetic structure of sable populations in the north of the Central Siberian Plateau and the right bank of the Lena River was studied. From typical taiga habitats and atypical tundra habitats directly adjacent to the coast of the Arctic Ocean. At present, the species is in the stage of settlement; in recent years, the sable has deeply penetrated into the tundra zone. Since 2000, an increase in the number of sable and an increase in migratory activity have been recorded in this region, in connection with this, the level of differentiation between the “historical” sable populations was studied. Data on the geographical distribution of sable genotypes show that groups related to the Olenek sable population inhabit the tundra zone. Evidence of the formation of a sable subpopulation structure in a new habitat has been revealed. Another conclusion: the “historical” populations of the Central Siberian Plateau did not undergo a restructuring of the genetic structure under the influence of migration flows and are significantly genetically differentiated. The appearance of sables in the tundra indicates the active development of new territories that were not previously typical for the species.

Keywords: geographic populations of sable, population increase, microsatellite loci, phylogenetic analysis, genetic structure.