

УДК 591.4:591.6:599.742.41

РЕЗУЛЬТАТЫ РЕИНТРОДУКЦИИ СОБОЛЯ (*Martes zibellina*) СООТВЕТСТВУЮТ ЭФФЕКТУ ОСНОВАТЕЛЯ

© 2018 г. В. Г. Монахов

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 04.12.2017 г.

Поступило 23.11.2017 г.

Исследовали соотношение внутрипопуляционных групп по признакам размеров черепа, окраски меха и выраженности краниального эпигенетического признака в автохтонных, реинтродуцированных и до- норских популяциях соболя. Обнаружили восстановление ресурсов вида и широкую изменчивость комплекса фенотипических свойств у образованных популяций. Имелась значительная доля животных с нехарактерным для соседних автохтонных популяций вида фенотипом: крупные размеры, тёмная окраска меха и выраженная экспрессия фена — отверстие в мышечковой ямке. Феномен наличия во вновь образованных популяциях животных необычной морфологии правомерно отнести к проявлению эффекта основателя, действию которого способствовала пространственная изоляция первичных очагов переселенцев.

DOI: 10.31857/S086956520003128-3

Термин “принцип основателя” был предложен Э. Майром [1] для объяснения причин появления организмов необычных форм (морф) при заселении видом новых территорий. В современной теории эволюции принцип основателя считается одним из факторов эволюции, законом, по которому особь-основатель нового изолированного поселения или островной популяции несёт в себе лишь незначительную часть генетической информации, заложенной в популяции или виде, откуда происходит особь-основатель. В результате новая популяция формирует свой, отличный от основной популяции, фенотипический облик. Рядом исследований найдены как отрицания [2], так и подтверждения [3, 4] действия этого принципа в природе и эксперименте.

Обсуждаемый эффект может быть связан с феноменом “бутылочного горлышка”, через которое проходит группировка особей, завоёвывающая новую территорию. Также принцип основателя не может быть реализован без изоляции новой популяции. Авторы [5] предполагали, что все эти механизмы соблюдались в филогенезе таких видов, как гепард *Acinonyx jubatus*, снежный баран *Ovis nivicola*, серна *Rupicapra rupicapra*. Это справедливо и для видов, к которым применялся такой метод прикладной биотехнологии, как интродукция (транслокация) с целью сохранения подорванных неумеренным

промыслом ресурсов ценных промысловых животных [6].

Соблюдается ли данный принцип при интродукции животных? Мы провели исследование этого вопроса на примере соболя в России, что и составило предмет настоящего сообщения.

В середине прошлого столетия учёные были озабочены катастрофическим падением численности соболя. В некоторых регионах страны он был полностью истреблён, и было решено восстанавливать ресурсы с помощью переселения зверьков из остаточных мест обитания (реинтродукция).

Считается [7, 8], что ряд популяций вида был образован именно с помощью реинтродукции в пустующие участки ареала (табл. 1). Всего по сведениям [7] в эти районы в 1940–1959 гг. было завезено 3648 соболей из пяти основных районов отлова: низовья р. Витим (1229), Баргузинский хр. (797), хр. Хамар-Дабан (1002), верховья р. Буряя (569), Камчатский п-ов (51). В большинство мест интродукции зверьки были завезены из двух–трёх районов отлова. Происхождение вселенцев в каждом из районов интродукции показано в табл. 1.

Для выявления размеров зверьков измеряли кондилобазальную длину черепа взрослых соболей. В каждой группировке выявляли количество мелких и крупных особей. Разделительные значения (средние значения этого показателя из видовой краниометрической базы данных автора, $n = 9999$) между ними были равны для самцов 82,7, для самок —

Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской Академии наук,
Екатеринбург
E-mail: mon@ipae.uran.ru

Таблица 1. Состав соболей-переселенцев по местам отлова (по материалам [7]), перевезённых в места реинтродукции

Популяции интродуцентов	Основатели (%)					Всего (3648)*
	Река Витим (1229)*	Баргузинский хребет (797)*	Хребет Хамар-Дабан (1002)*	Река Буряя (569)*	П-ов Камчатка (51)*	
Река Вах	57,8	21,1	21,1			531
Река Казым	52,1	19,0	29,0			511
Томская обл.	32,2	38,6	29,3			1141
Реки Сым-Елогуй		50,0	50,0			296
Хребет Танну-Ола			100,0			260
Река Колыма (верх.)				100,0		361
Река Колыма (сред.)	52,7			38,0	9,3	548

*в скобках общее количество отловленных для реинтродукции зверьков.

75,8 мм. Ввиду очевидного полового диморфизма данные по самцам и самкам анализировали раздельно. Данные о количестве исследованных животных в выборках представлены в табл. 2. Всего измерили 4892 черепа, из них 2607 экз. принадлежали самцам.

Также исследовали частоту встречаемости краниального эпигенетического признака — отверстия в мыщелковой ямке (foramen in fossa condyloidei inferior, FFCI [9, 10]). В общей выборке из 6709 животных (3515 ♂♂, 3194 ♀♀, табл. 2) подсчитывали долю зверьков, имеющих одно (справа или слева) либо два отверстия на черепе раздельно для самцов и самок.

При сравнении окраски меха мы проанализировали 832 153 шкурки соболя (табл. 2). Классифика-

цию шкурок по цвету проводили товароведы государственных пушно-меховых баз и заготовительных контор в 1950–1992 гг. Использовали общесоюзный “Стандарт на шкурки соболя невыделанные” ОСТ НКЗаг-414, по которому все шкурки вида делятся на 7 цветовых категорий подобно их выделению у американской куницы *Martes americana* [11]. К тёмным относили шкурки категорий “головки”, “подголовки” и “воротовые тёмные”, светлыми считали “воротовые нормальные” и “меховые”.

Сравнение по всем характеристикам проводили (табл. 1, 2) между тремя географическими макрогруппами: “основатели”, “интродуценты” и “автохтоны”. Местообитания автохтонных популяций в Западной Сибири — рр. Тапсуй, Демьянка и Юган, в Енисейской Сибири — рр. Подкаменная Тунгуска

Таблица 2. Частота встречаемости (проценты) соболей разных фенотипов в популяциях основателей, интродуцентов и автохтонов

Регионы	Пол зверей	Основатели	Интродуценты	Автохтоны
		% крупных		
Западная Сибирь	Самцы	18,4 (316)	64,7 (422)	87,4 (342)
	Самки	12,0 (301)	59,5 (378)	88,1 (319)
Енисейская Сибирь	Самцы	13,6 (220)	33,9 (183)	43,1 (195)
	Самки	11,3 (221)	36,5 (104)	38,6 (171)
Дальний Восток	Самцы	49,2 (669)	69,8 (129)	80,2 (131)
	Самки	47,1 (575)	54,4 (125)	78,0 (91)
		% особей с феном FFCI		
Западная Сибирь	Самцы	50,0 (460)	36,9 (442)	20,1 (810)
	Самки	69,4 (422)	54,2 (395)	37,7 (779)
Енисейская Сибирь	Самцы	53,2 (295)	53,4 (253)	47,9 (167)
	Самки	73,1 (312)	62,4 (178)	68,0 (169)
Дальний Восток	Самцы	37,5 (733)	51,5 (130)	40,0 (225)
	Самки	54,1 (615)	72,8 (125)	57,3 (199)
		% темных особей		
Западная Сибирь		72,4 (170 597)	51,0 (123 364)	15,6 (80 322)
Енисейская Сибирь		71,2 (73 159)	54,7 (13 623)	40,5 (121 041)
Дальний Восток		77,8 (194 601)	78,4 (31 685)	57,2 (23 761)

Уровень значимости при сравнении с параметрами интродуцентов: курсив при $p < 0,05$; полужирный курсив при $p < 0,001$. В скобках — количество животных в выборках.

и Малый Енисей, на Дальнем Востоке — рр. Оленёк и Виллой.

Из табл. 2 видно, что для исследуемых популяций соболя характерна широкая географическая изменчивость по всем признакам, которая даёт основания выделять множество подвидовых рас, как и в работе [12]. Поэтому неудивительно, что при массовых транслокациях на многие сотни и тысячи километров происходило перемешивание генофондов. Одной из основных особенностей было то, что перемещения соболей производили, как правило, в пустующие участки ареала.

Величины морфологических параметров особей из всех изученных выборок мы подвергли процедуре кластерного анализа, результаты которого представлены на рис. 1. Мы зарегистрировали следующие закономерности. Почти всех интродуцентов (потомки мелких основателей) мы классифицировали по размерам как средние, зверьков хребта Танну-Ола — как мелкие, но соболи Казыма достигли практически размеров автохтонов Приобья. При этом все они унаследовали тёмный мех основателей, которые, исключая камчатских, логично составили кластер особей с мелкими размерами, тёмным мехом и высокой частотой фена FFCI. Кластер крупных соболей также закономерно состоял из автохтонных группировок животных со светлым мехом и низкой частотой FFCI.

Итак, сравнение морфологических свойств соболя из популяций, образованных методом реинтродукции, с параметрами зверьков из популяций

основателей и автохтонов показало наличие в новых сообществах животных с нехарактерным для данной местности фенотипом. Например, в новых популяциях Западной Сибири, где местный соболь крупный, со светлым мехом и малой экспрессией фена FFCI, 15–37% зверьков имели (табл. 2) необычный фенотип: крупные размеры, тёмную окраску и среднюю частоту выраженности фена. В Енисейской Сибири зверьков подобного фенотипа — от 5 до 14%. В бассейне р. Колыма также обитают соболи с фенотипом, отличным от аборигенного (10–24% имеют крупные размеры, тёмную окраску, высокую экспрессию изученного фена).

Таким образом, можно сделать итоговый вывод, что наблюдаемый феномен наличия во вновь образованных популяциях животных необычной морфологии можно отнести к проявлению эффекта основателя, действию которого способствовала пространственная изоляция первичных очагов переселенцев. Результаты реинтродукции соболя в ряде районов ареала указывают на соблюдение принципа основателя, который создаёт предпосылки для микроэволюционных преобразований в новых популяциях, эволюционной устойчивости вида и способствует увеличению внутривидового разнообразия.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и при частичной поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований 17–04–00759а.

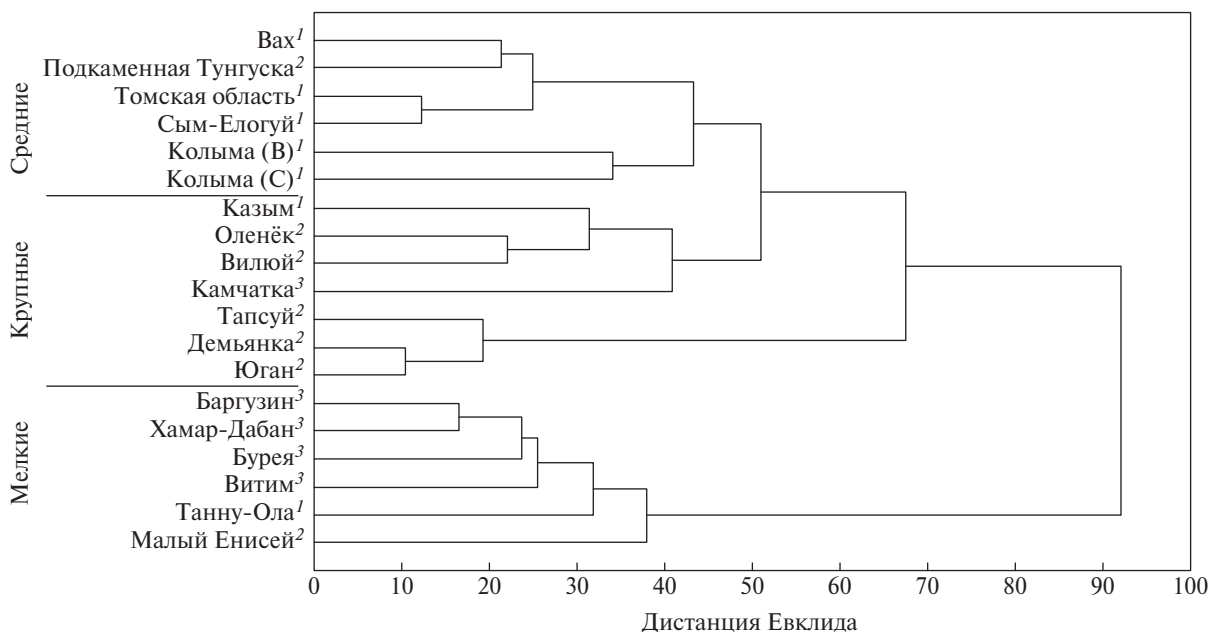


Рис. 1. Дендрограмма сходство-различия исследуемых популяций соболя по сумме фенотипических свойств, построенная с помощью кластерного анализа UPGMA. 1 — интродуценты, 2 — автохтоны, 3 — основатели.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
2. *Шварц С.С., Покровский А.В., Овчинникова Н.А.* В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск: УФАН, 1966. С. 29–34.
3. *Шварц С.С., Покровский А.В.* // Зоол. журн. 1966. Т. 45. № 1. С. 119–124.
4. *Большаков В.Н., Васильев А.Г.* // Журн. общей биологии. 1976. Т. 37. № 3. С. 378–386.
5. *Рожков Ю.И., Проняев А.В.* Микроэволюционный процесс. М.: Изд-во ЦНИЛ, 1994. 364 с.
6. *Житков Б.М.* // Пушное дело. 1929. № 5. С. 26–38.
7. *Тимофеев В.В., Павлов М.П.* В кн.: Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: ВНИИОЗ, 1973. С. 51–105.
8. *Монахов Г.И., Бакеев Н.Н.* Соболь. М.: Лесная пром-сть, 1981. 240 с.
9. *Монахов В.Г.* // Генетика. 2001. 37. В. 9. С. 1281–1289.
10. *Монахов В.Г.* // ДАН. 2010. Т. 431. № 2. С. 274–279.
11. *Obbard M.E.* Wild Furbearer Management and Conservation in North America. Ontario: Min. Nat. Resources, 1987. P. 717–824.
12. *Wozencraft W.C.* In: Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2005. P. 532–628.