

УДК 575.17:599.742. 41

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ РЕИНТРОДУКЦИИ СОБОЛЯ (*Martes zibellina* L.) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2018 г. В.Г. Монахов, М.В. Модоров, М.Н. Ранюк*

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук,
Екатеринбург 620144

*e-mail: ranjuk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 01.02.2017 г.

В середине XX в. в ряду мер по восстановлению ареала соболя проводились масштабные мероприятия по интродукции животных в районы, где численность вида была катастрофически низкой. В данной работе проводится анализ генетической изменчивости акклиматизированной популяции соболя бассейна р. Вах (Ханты-Мансийский АО, Нижневартовский район), сформированной в результате интродукции 331 соболя из районов Прибайкалья в 1952–1957 гг. По результатам анализа изменчивости пяти микросателлитных локусов яДНК акклиматизанты занимают промежуточное положение между исследованными автохтонными популяциями соболя Приобья и Прибайкалья. Вероятнее всего, генетическая структура современной популяции соболя бассейна р. Вах сформировалась в результате перемешивания генофондов прибайкальской популяции соболя, откуда брались животные для интродукции, и соседних популяций приобских автохтонов, восстановивших свою численность естественным путем. Полученные данные о генетической изменчивости акклиматизированной популяции соболя согласуются с результатами предыдущих исследований морфологической изменчивости акклиматизантов и могут быть использованы для прогнозирования последствий интродукции соболя.

Ключевые слова: соболь, интродукция, популяция, генетическая изменчивость, микросателлитные локусы

DOI: 10.7868/S0016675818030098

Соболь – ценный промысловый пушной вид, ареал которого преимущественно находится на территории России. К началу XX в. предположительно из-за интенсивного промысла вид практически полностью исчез на большей части ареала. В ряду мер, принятых для восстановления численности вида, были проведены работы по интродукции соболя (в основном из районов Прибайкалья). Всего, по данным [1], с 1901 по 1970 г. было расселено 19 187 особей соболя.

На территории Западной Сибири соболь сохранился отдельными очагами в малодоступных местах Обь-Иртышского и Кондо-Сосьвинского междуречья [2–3]. На правом берегу р. Обь к середине XX в. соболь встречался в единичных экземплярах или вовсе отсутствовал [4–7], хотя в XVII в. здесь было одно из основных “соболиных мест” Сургутского края, где добывали до 120 соболей в сезон на охотника [8–9].

Для восстановления численности соболя в Приобье с 1940 по 1959 г. было проведено 42 выпуска соболей, в ходе которых в бассейны рек Казым, Аган, Вах, Васюган, Парабель, Тым, Кеть были

выпущены 3045 зверьков, преимущественно из Иркутской области и Бурятии [1, 10]. На территории бассейна р. Вах с 1952 по 1957 г. было проведено три выпуска соболей, среди которых было 224 особи из Бурятской АССР и 107 особей из Бодайбинского района Иркутской области (низовья р. Витим). Для выпусков, как правило, отбирали животных с темной, наиболее ценной в товарооборотном отношении, окраской меха. Следует отметить, что автохтонный соболь Приобья относится к подвиду *Martes zibellina zibellina*, тогда как в районах Прибайкалья, где отлавливали животных для интродукции, обитает другой подвид соболя, *M. z. princeps* [11]. Таким образом, работы по акклиматизации прибайкальского соболя в Западной Сибири оказались своего рода масштабным экологическим экспериментом, когда соболей одного подвиды расселяли в места обитания другого подвиды, который имеет существенно отличающиеся фенотипические характеристики [1, 10, 12–15].

Морфологические исследования акклиматизированных популяций соболя показали, что через 40 лет после интродукции животные приобрели



Рис. 1. Схема географической локализации исследуемых выборок соболя.

специфические черты морфологии, отличающие их как от прибайкальских популяций, так и от автохтонов Приобья. Причем изменение морфологических черт акклиматизантов идет в направлении фенооблика автохтонных популяций [10, 14–16]. Изменение морфологических признаков в акклиматизированной популяции может быть следствием действия естественного отбора. Кроме этого морфологические изменения акклиматизантов в сторону фенотипа автохтонных животных могут быть вызваны скрещиванием интродуцентов с соболями из соседних автохтонных популяций, восстановивших свою численность естественным путем.

Цель данной работы – характеристика генетической структуры в акклиматизированной популяции соболя на основе изменчивости микросателлитных локусов яДНК.

В анализ были включены данные по 139 особям соболя из трех выборок: Вах (59 особей из бассейна р. Вах, Нижневартовский р-н, Ханты-Мансийский АО, годы сбора образцов 2011–2014), Уват (39 особей из Уватского р-на Тюменской обл., 2010–2011 гг.), Хамар-Дабан (41 особь с территории горного хребта Хамар-Дабан, Кабанский р-н, Бурятия, 2004–2005 гг.) (рисунок). Образцы мышечной ткани были собраны охотниками, имеющими лицензию на добычу соболя в исследуемых районах. Каждый образец анализировали по 5 микросателлитным локусам: *Ma2*, *Ma8*, *Ma15* [17] и *Mer41*, *Mvis72* [18]. Данные локусы ранее были успешно использованы в молекулярно-генетических исследованиях соболя [19, 20]. Условия ПЦР описаны в [20]. Длины амплифицированных фрагментов определяли на приборе Genetic

Analyzer 3130 (Applied Biosystems, США) в присутствии маркера молекулярной массы S-450 (Синтол). Хроматограммы расшифровывали в программе GeneMapper v. 4.0.

Генетическую дифференциацию (F_{ST}) считали значимой при $p < 0.01$. Соответствие наблюдаемого распределения генотипов распределению, следующему из закона Харди–Вайнберга, оценивали с использованием критерия χ^2 . При обработке данных использовали программу GenAlex 6.501 [21, 22].

В каждой из трех популяций в каждом из пяти локусов обнаружено от 6 до 10 аллелей (таблица). Максимального значения параметр эффективного числа аллелей на локус достигает в акклиматизированной популяции Вах ($N_e = 4.8 \pm 0.7$), в автохтонных популяциях Уват и Хамар-Дабан значение данного параметра ниже ($N_e = 3.7–3.8$). Максимальное число уникальных аллелей (т.е. аллелей, отсутствующих в других популяциях) обнаружено в выборке Вах (8 аллелей), в автохтонной прибайкальской популяции Хамар-Дабан выявлен один уникальный аллель, в популяции Уват уникальные аллели не обнаружены (таблица). В 11 из 15 сравнений частот генотипов наблюдаемое соотношение генотипов не отличалось от ожидаемого по Харди–Вайнбергу, выявленные отклонения не носили однонаправленного характера.

Генетическая дифференциация между тремя анализируемыми популяциями была статистически значима во всех сравнениях ($p < 0.01$). Значение F_{ST} между выборкой акклиматизантов (Вах) и прибайкальскими автохтонами (Хамар-Дабан) составило 0.041, между Вахом и автохтонной выборкой Приобья (Уват) – 0.036. Значение F_{ST} между

Параметры генетического разнообразия микросателлитных локусов в автохтонных и акклиматизированной выборках соболя

| Выборка | Параметр | Локус | | | | | |
|-------------|----------------------|-------------|------------|------------|--------------|---------------|-------------|
| | | <i>Ma15</i> | <i>Ma2</i> | <i>Ma8</i> | <i>Mer41</i> | <i>Mvis72</i> | Все локусы |
| Вах | <i>N</i> | 57 | 57 | 58 | 59 | 58 | 57–59 |
| | <i>N_a</i> | 6 | 7 | 10 | 7 | 10 | 8.0 ± 0.84 |
| | <i>N_e</i> | 2.8 | 4.4 | 6.5 | 4.5 | 6.1 | 4.8 ± 0.67 |
| | <i>G</i> | 1 | 2 | 1 | 1 | 3 | 8 |
| Уват | <i>N</i> | 39 | 39 | 39 | 39 | 38 | 38–39 |
| | <i>N_a</i> | 6 | 6 | 8 | 6 | 8 | 6.8 ± 0.49 |
| | <i>N_e</i> | 2.41 | 5.1 | 3.8 | 3.0 | 4.9 | 3.8 ± 0.52 |
| | <i>G</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Хамар-Дабан | <i>N</i> | 41 | 41 | 41 | 40 | 41 | 40–41 |
| | <i>N_a</i> | 6 | 6 | 7 | 8 | 8 | 7 ± 0.45 |
| | <i>N_e</i> | 2.8 | 3.8 | 4.5 | 4.5 | 3.0 | 3.7 ± 0.36 |
| | <i>G</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Все выборки | <i>N</i> | 137 | 137 | 138 | 138 | 137 | 45.8 |
| | <i>N_a</i> | 7 | 8 | 10 | 9 | 11 | 7.27 ± 0.36 |
| | <i>N_e</i> | 2.7 | 4.4 | 4.9 | 4.0 | 4.7 | 4.1 ± 0.31 |
| | <i>G</i> | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | 9 |

Примечание. *N* – размер выборки, *N_a* – среднее число аллелей на локус, *N_e* – эффективное число аллелей на локус, *G* – число уникальных аллелей в выборке.

прибайкальскими (Хамар-Дабан) и приобскими (Уват) автохтонами оказалось выше ($F_{ST} = 0.067$).

Генетическая структура популяции определяется сочетанным действием факторов мутации, миграции, дрейфа генов и естественного отбора [23, 24]. Со времени завершения интродукции на р. Вах прошло около 60 лет (что соответствует 8–30 поколениям животных). На наш взгляд, столь короткий срок не позволяет говорить о значимом влиянии мутации генов на генетическую структуру популяции акклиматизантов.

Две проанализированные популяции автохтонных соболей Прибайкалья и Приобья (Хамар-Дабан и Уват) относятся к разным подвидам соболя [11], проявляя значительные морфологические различия (кондилобазальная длина черепа Хамар-Дабан 80.1 мм, Уват 84.9 мм; индекс окраски меха 3.08 и 1.68 балла соответственно [10]) и также демонстрируют высокий уровень генетической дифференциации. Ранее С.Н. Каштанов с соавт. [20] с использованием микросателлитных маркеров оценили генетические дистанции между шестью материковыми популяциями соболя. Максимальное значение генетической дифференциации

популяций было найдено для популяций Северного Урала и хребта Сихотэ-Алинь ($F_{ST} = 0.058$) [20]. Таким образом, вероятнее всего, что интродуцированные в бассейне р. Вах животные из Прибайкалья имели генетические отличия от автохтонной популяции соболя Приобья.

Акклиматизированная популяция соболя (Вах) занимает промежуточное положение между автохтонными популяциями Приобья и Прибайкалья как по генетическим маркерам, так и по морфологическим характеристикам (кондилобазальная длина черепа 82.4, индекс окраски меха 2.6 балла, различия с автохтонными популяциями Приобья статистически значимы: $p < 0.0001$) [10]). При этом доля уникальных аллелей в выборке акклиматизантов (8 аллелей) существенно выше, чем у исследованных автохтонных популяций (от 0 до 1 аллелей).

Наиболее вероятной интерпретацией полученного результата является смешение генофондов приобских и прибайкальских популяций в результате интродукции прибайкальского соболя на территории бассейна р. Вах. Таким образом, на формирование облика современной популяции соболя в бассейне р. Вах оказали влияние как животные

из Прибайкалья (331 особь, выпущенная в 1952–1957 гг.), так и автохтоны Приобья. При этом в качестве автохтонов Приобья могли выступать как животные, сохранившиеся в бассейне р. Вах на момент интродукционных мероприятий, так и мигранты из соседних автохтонных популяций. Стоит отметить, что контакты акклиматизантов Ваха с местными соболями могли происходить лишь на западе (бассейны рек Демьянка и Юган, через обширную пойму р. Обь) и севере (верховья р. Таз), поскольку к югу и востоку обитают популяции, также созданные путем расселения прибайкальских соболей (бассейны рек Тым, Сым, Елогуй) [10].

Найденное высокое генетическое разнообразие в акклиматизированной популяции Вах по сравнению с исследованными автохтонными популяциями может быть связано с генетической неоднородностью населения соболя Приобья и Прибайкалья. В данном исследовании на основании морфологического сходства соболей, населяющих левый и правый берега р. Обь [10], мы допустили, что животные, обитающие на разных берегах реки, относятся к одной популяции и имеют сходные частоты аллелей микросателлитных локусов. Вполне возможно, что автохтонное население соболя с правого берега Оби (бассейн р. Таз) отличается по генетической структуре от левобережной популяции соболя. Кроме того, на территорию бассейна р. Вах выпускали животных из двух районов Прибайкалья: республики Бурятия (откуда происходит исследуемая в данной работе выборка Хамар-Дабан) и Бодайбинского р-на Иркутской обл. Есть вероятность, что уникальные аллели, найденные для акклиматизантов Вах, могут быть выявлены при более обширном географическом исследовании автохтонов Приобья и Прибайкалья. Однако предыдущие исследования изменчивости микросателлитных локусов соболя показали низкую генетическую дифференциацию соседних географических популяций Центральной Сибири [20], чему способствует высокая миграционная активность вида.

Таким образом, в настоящее время мы можем наблюдать последствия интродукции 331 особи соболя в бассейн р. Вах, проведенной в 1952–1957 гг. Данные последствия выражаются как в морфологическом, так и в генетическом своеобразии популяции соболя этого района. Как по морфологическим, так и по генетическим маркерам современная популяция соболя бассейна р. Вах занимает промежуточное положение между автохтонными популяциями Приобья и Прибайкалья. Полученные данные могут быть использованы для мониторинга и прогнозирования последствий интродукции соболя.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17-04-00759).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров, 1973. С. 51–105.
2. Попов С. Хроника // Сов. охотник. 1940. № 5. С. 48.
3. Раевский В.В. Жизнь кондо-сосвинского соболя. М.: Гл. упр. по заповедникам, 1947. 222 с.
4. Скалон В.Н., Раевский В.В. К вопросу о распространении куницы и соболя в Зауралье // Природа. 1940. № 9. С. 91–92.
5. Чесноков Н.И. Соболя в Ханты-Мансийском национальном округе // Краеведческий сб. Ханты-Мансийск, 1958. С. 43–58.
6. Чесноков Н.И. Акклиматизация баргузинского соболя на Обском Севере // Охрана, рационал. использование и воспроизводство сырьевых ресурсов Приамурья. Хабаровск, 1967. С. 145–147.
7. Полузадов Н.Б. Результаты интродукции восточно-сибирского соболя в Тюменской области // Тез. докл. I Всес. конф. “Соврем. состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР”. Киров, 1974. С. 201–202.
8. Дунин-Горкавич А.А. Тобольский Север. Т. 3. Тобольск, 1911. 210 с.
9. Чугунов С.М. Природа и люди Сургутского края // Естествознание и география. 1915. № 5. С. 35–45.
10. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
11. Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб., 2001. С. 218–225.
12. Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболя. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
13. Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Сеницын А.А. Соболя. 2-е изд., перераб. и доп. Вятка, 2003. 336 с.
14. Монахов В.Г. Соболя Урала, Приобья и Енисейской Сибири: Результаты реакклиматизации. Екатеринбург: Банк культурной информации, 1995. 156 с.
15. Монахов В.Г. Географическая изменчивость соболя в ареале и филогеография // Экология. 2015. № 3. С. 219–228. doi: 10.7868/S0367059715030075
16. Ранюк М.Н., Монахов В.Г. Изменчивость краниологических признаков в популяциях соболя (*Martes zibellina*), возникших в результате акклиматизации // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 1. С. 82–96. doi: 10.1134/S1062359011080061
17. Davis C., Strobeck C. Isolation, variability and cross-species amplification of polymorphic microsatellite loci in the family Mustelidae // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 1776–1778.

18. 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. P. 1351–1362.
19. Шишацкая Д.И., Фрисман Л.В. Предварительные данные по генетической изменчивости соболя Среднего Приамурья (*Martes zibellina* L.): анализ двух микросателлитных локусов // Регион. проблемы. 2014. Т. 17. № 2. С. 60–64.
20. 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.
21. Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Not. 2006. V. 6. P. 288–295.
22. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. P. 2537–2539.
23. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
24. Хендрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.

Genetic Effects of Translocations of Sable (*Martes zibellina* L.) in Western Siberia

V.G. Monakhov, M.V. Modorov, M.N. Ranyuk*

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch Russian Academy of Science, Ekaterinburg, 620144 Russia

**e-mail: ranyuk@ipae.uran.ru*

There are massive translocations of sables held in the middle of XX century for recovery the valuable fur species area. We studied genetic variability of acclimatized sables population from Vah River basin (Khanty-Mansi Autonomous Okrug, Nizhnevartovskiy district). This population formed by translocations of sables from Cisbaikalia in 1952–1957. Acclimatized population of sable from Vah River basin demonstrate position in between studied autochthonous populations of sable from the Ob River area and Cisbaikalia in variability of five nDNA microsatellites loci. Similar results got in previous morphologic researches for acclimatized populations of sable. We suppose genetic structure of modern sables population from Vakh River Basin formed by mixing gene pools from Cisbaikalia populations where translocated animals from and neighboring autochthonous populations from the Ob River area who recover number by natural way. Genetic markers used in this study can be useful for long-term monitoring of consequences of the sables translocations.

Keywords: sable, translocations, population, genetic structure, microsatellite loci.