

На правах рукописи

Сомова Мария Михайловна

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СОБОЛЯ (*MARTES
ZIBELLINA*) ЮЖНОГО КРАЯ АРЕАЛА.
АНАЛИЗ ПОСЛЕДСТВИЙ ДОМЕСТИКАЦИИ ВИДА**

Специальность 1.5.7 – Генетика

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2022

Работа выполнена в лаборатории сравнительной генетики животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, г. Москва

Научный руководитель:

Кандидат биологических наук,

Каштанов Сергей Николаевич,

главный научный сотрудник лаборатории сравнительной генетики животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института общей генетики им. Н. И. Вавилова

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук,

Баклушинская Ирина Юрьевна,

главный научный сотрудник лаборатории эволюции генома и механизмов видообразования, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова, г. Москва

Кандидат биологических наук,

Землемерова Елена Дмитриевна,

научный сотрудник лаборатории микроэволюции млекопитающих, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, г. Москва

Ведущее учреждение:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии — МВА имени К. И. Скрябина

Защита диссертации состоится «__» _____ г. в __ часов на заседании диссертационного совета _____ на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН по адресу: 119991, ГСП-1, г. Москва, ул. Губкина, дом 3. Факс: (499)132-89-62, тел.: (499)135-14-61, e-mail: aspirantura@vigg.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН.

Автореферат разослан «__» _____ г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук

Горячева И. И.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Соболь (*Martes zibellina*, Linnaeus 1758) – ценный промысловый вид семейства куньих, распространенный преимущественно в таежной зоне России, имеющий огромный непрерывный ареал от Уральского хребта до Дальневосточного побережья. Несмотря на domestикацию и разведение в условиях звероводческих хозяйств, в природе соболь также продолжает добываться в больших объемах.

Соболиный мех занимает значительную часть рынка пушнины в России, а его высокая ценность привела к почти полному уничтожению природных популяций соболя к началу 20 века. Оставшиеся небольшие очаги представляли собой сильно фрагментированный ареал с образованием отдельных небольших изолированных популяций, что сопровождалось резким снижением генетического разнообразия популяций и, как следствие, потерей их адаптационного потенциала и вымиранием за счет отрицательных генетических процессов (Дубинин, 1931; Макеева, 2003).

Мероприятия по реинтродукции соболя, начавшиеся в 30-х годах прошлого столетия и продолжавшиеся более 30 лет, а также многолетний запрет на промысел позволили восстановить фрагментированный ареал до первоначального размера. В настоящее время географические (природные) популяции соболя вновь находятся под интенсивным промыслом, несмотря на разведение вида в условиях фермерских хозяйств. Огромное количество шкурок ежегодно добываются и экспортируются, как и четыреста лет назад. И хотя на сегодняшний день ресурсы природных популяций соболя стабильны, необходимо тщательно следить за состоянием вида во избежание повторения ситуации прошлого столетия. Мониторинг состояния генетических ресурсов соболя в этой связи представляется одной из особенно актуальных для России задач, решение которой вызывает как теоретический, так и практический интерес.

Несмотря на высокую экономическую ценность соболя, пушнина которого пользуется стабильным спросом, в т.ч. за рубежом, исследования в области генетики вида остаются ограниченными. Отчасти это является следствием особенностей распространения соболя, ареал которого находится в основном в территориальных границах Российской Федерации и имеет огромную протяженность. Отдельные исследования зарубежных ученых, посвященных этому вопросу, охватывают лишь небольшие выборки, находящиеся за пределами нашей страны.

На сегодняшний день применение молекулярно-генетических маркеров в популяционной генетике является одним из наиболее действенных методов в изучении структуры популяций и взаимодействиях между ними. Исследования

полиморфизма ДНК позволили прояснить генетическую изменчивость и структуру популяций многих видов млекопитающих, в т. ч. семейства куньих. Выявление закономерностей распределения частот аллелей позволит получить ценную информацию о внутри- и межпопуляционных взаимодействиях такого широко распространенного вида как соболь. Помимо этого, накопление базы генетических данных соболя позволит решить такие практические задачи как определение популяционной принадлежности особи с неизвестным популяционным происхождением. Это особенно важно для Алтае-Саянского региона, где разрешенные к промыслу территории соседствуют с особо охраняемыми и заповедными, охотничья деятельность в пределах которых запрещена. Также отдельный интерес представляет исследование генетического разнообразия и структуры фермерской популяции соболя, разведение которого в условиях зверохозяйства началось не более ста лет назад, поскольку дает возможность анализировать популяционно-генетические последствия доместикиации практически «в режиме реального времени»

Цель работы: изучить генетическую структуру соболя (*Martes zibellina*), населяющего южные районы Западной и Центральной Сибири (южный край ареала), оценить последствия доместикиации вида с точки зрения популяционно-генетических и селекционных процессов.

Задачи исследования:

1. Расширить и протестировать панель микросателлитных локусов, используемую в популяционно-генетических исследованиях соболя в лаборатории сравнительной генетики животных.
2. Оценить генетическое разнообразие и проанализировать генетическую структуру популяций соболя Западной Сибири, Алтае-Саянской горной страны и Забайкалья по микросателлитным маркерам.
3. Оценить возможности идентификации особей неизвестного популяционного происхождения из природных популяций с помощью различных наборов микросателлитных маркеров на основе имеющейся референтной базы данных генотипирования.
4. Провести сравнительный анализ генетической структуры доместицированной (промышленной) популяции соболя с исследуемыми природными популяциями по микросателлитным маркерам.
5. Проанализировать изменчивость экономически-значимых признаков в доместицированной популяции соболя новой породы «Салтыковская серебристая».

б. Оценить селекционно-генетические параметры и проанализировать генетические тренды экономически-значимых признаков доместичированной популяции.

Научная новизна

Впервые из более чем 60 микросателлитных локусов, описанных в мировой литературе и используемых для характеристики генетической структуры некоторых видов кунных, были выбраны и апробированы 7 локусов, ранее не применявшиеся в исследованиях соболя. Установлено, что используемые локусы пригодны для изучения популяционно-генетической структуры вида.

Впервые проанализированы генетическое разнообразие и структура популяций соболя южного края ареала вида. Установлено наличие значительной дифференциации между популяциями северо-западной и восточной частей Алтая. На основе полиморфизма 15 микросателлитных локусов подтверждена генетическая обособленность популяции соболя северо-восточного Алтая, выделенного в 1943 г в алтайский подвид *Martes zibellina averini* (Бажанов, 1943).

Впервые на основе базы данных частот аллелей 15 микросателлитных локусов проанализирована возможность идентификации популяционной принадлежности особей соболя с неизвестным популяционным происхождением. Было установлено, что тестируемая референтная база генотипов соболя по 15 микросателлитным локусам обеспечивает в среднем 76,15% точности и 88,74 % надежности прогноза популяционной принадлежности.

Впервые рассмотрена генетическая структура доместичированной популяции в сравнении с географическими популяциями исследуемой части ареала на основе микросателлитных маркеров. Установлена редукция аллельного разнообразия в доместичированной популяции соболя по сравнению с природными популяциями южного края ареала. Установлены значимые отличия между географическими и доместичированной популяциями по совокупности генетических характеристик.

Впервые рассмотрена изменчивость некоторых селекционных признаков в новой породе доместичированной популяции соболя «Салтыковская серебристая». Установлено, что выраженные тенденции в динамике признаков «длина тела» и «число живых щенков при рождении» за 2000-2017 и 1996-2016 гг соответственно отсутствуют. Установлено, что оценки размеров тела особей, полученные при бонитировке, практически не взаимосвязаны с фактической длиной тела. Установлено, что многоплодие самок достоверно коррелирует с возрастом щенения, что свидетельствует о стабильности этого показателя в течение репродуктивной жизни самки.

Впервые разработаны и апробированы смешанные линейные модели для оценки селекционно-генетических параметров и генетической ценности соболя промышленного разведения по экономически значимым признакам. Впервые

проведена оценка особей соболя породы «Салтыковская серебристая» на основе разработанных моделей методом BLUP Animal Model. Установлено, что оценки генетической ценности животных характеризуются низкими значениями и уровнем достоверности, что может указывать на необходимость как дальнейшей оптимизации моделей оценки, так и на низкое качество данных первичного учета и необходимость их расширения.

Впервые на основе полученных оценок племенной ценности проанализированы генетические тренды в доместифицированной популяции по рассматриваемым признакам, показавшие, что селекционная программа, применяемая в популяции соболя породы «Салтыковская серебристая», не способствовала генетическому прогрессу как по размеру тела, так и по многоплодию.

Теоретическая и практическая значимость работы

Работа посвящена комплексному изучению генетической структуры популяций соболя как природных, так и разводимых в условиях зверохозяйства. Изучение принципов построения популяционно-генетической структуры – одна из возможностей развития теории популяций. Уникальным объектом для этих исследований является соболь (*Martes zibellina*), природные популяции которого занимают огромный ареал, а фермерские – прошли начальные этапы доместикации. При этом особый интерес представляют его краевые популяции, поскольку пограничные для видовой экологической ниши условия окружающей среды способствуют особенно выраженному проявлению генетических процессов, обуславливающих дивергенцию форм и являющихся основой видообразования.

Полученные результаты позволяют предложить используемые в работе микросателлитные маркеры для мониторинга и при разработке стратегий рационального использования ресурсов соболя на территории Российской Федерации. Результаты анализа идентификационной способности имеющейся базы генотипов соболя по 15 микросателлитным локусам позволяют заключить, что она пригодна для установления популяционного происхождения особи. В условиях исследуемого ареала, в частности, Саяно-Алтайского региона и Забайкалья, где разрешенные к промыслу территории чередуются с заповедными, это позволит проводить экспертизу поступившей на аукционы пушнины и пресекать браконьерскую деятельность в указанных районах. Помимо этого, идентификация особей соболя позволит устанавливать миграционную активность зверей и прояснять вопросы межпопуляционных взаимодействий.

Разработка линейных моделей и последующая оценка на их основе особей соболя по экономически значимым признакам методом BLUP в модификации Animal Model позволит оценивать эффективность и рационализировать подходы к

селекционно-племенной работе, создать задел для ускорения генетического прогресса в доместичированных популяциях соболя. Полученные оценки племенной ценности могут быть непосредственно использованы зверохозяйством в племенной работе и служить основанием совершенствования программ отбора и подбора пар для скрещивания. Помимо этого, апробация методологии BLUP в звероводстве, проведенная в работе, позволяет сделать шаг в направлении наиболее современных методов оценки генетических качеств пушных зверей, таких как маркер-ассоциированная и геномная селекция.

Положения, выносимые на защиту

1. Популяция соболя северо-западной части Алтая по данным анализа микросателлитных маркеров генетически дифференцирована от остальных популяций исследованной части ареала и формирует отдельный кластер в общей популяционно-генетической структуре соболя южного края ареала вида. Это свидетельствует в пользу обоснованности точки зрения о выделении соболя, населяющего северо-западную область Алтайской горной страны, в подвид – *Martes zibellina averini* (Бажанов, 1943).
2. Генотипирование соболя юга Западной и Центральной Сибири по микросателлитным локусам позволило создать референтную базу, пригодную для индивидуальной идентификации особей, обитающих на промысловых и охраняемых территориях. Был апробирован алгоритм идентификации особей неизвестного популяционного происхождения.
3. Современная промышленная популяция соболя з/х «Салтыковский» представляет собой консолидированную группу, значимо отличающуюся от всех исходных географических популяций. Несмотря на привлечение при ее формировании значительной части генофонда природных популяций, начальные этапы доместикации и последующий направленный отбор по экономически важным признакам сопровождались значительной потерей генетической изменчивости, фиксацией некоторых аллелей и проявлением эффекта основателя.
4. Фенотипические и генетические тренды, выявленные на основе анализа изменчивости показателей собственной продуктивности и рассчитанных оценок племенной ценности (BLUP AM), свидетельствуют об отсутствии стабильных изменений в доместичированной популяции соболя породы «Салтыковская серебристая» по размеру тела и количеству живых щенков при рождении. Селекционная программа, применяемая в соболеводстве, не способствовала генетическому прогрессу в популяции по обоим рассматриваемым признакам.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов обеспечена использованием современных молекулярно-генетических, биоинформатических и математико-статистических методов обработки данных. Основные результаты диссертационного исследования были представлены на Международной научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (Звенигород, 2017).

Публикации по теме диссертации

По материалам работы опубликовано 5 печатных работ, в том числе 3 – в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК, 1 – в прочих рецензируемых научных журналах, 1 – в материалах международных конференций.

Декларация личного участия автора

Диссертация написана автором лично с использованием собственных результатов. Обсуждение, основные положения и выводы диссертации сформулированы лично автором. Автором лично выполнены все этапы лабораторной работы, связанной с выделением ДНК из биологического материала, ПЦР-амплификацией микросателлитных локусов и последующим их разделением с помощью капиллярного электрофореза. Полученные данные о длинах амплифицированных фрагментов вошли в референтную базу, сформированную диссертантом для проведения популяционно-генетического анализа полученных молекулярных данных. Биоинформатическая и математико-статистическая обработка данных проводилась совместно и под руководством Г. Р. Свищёвой. Автором лично произведены расчеты индексов генетического разнообразия в популяциях, межпопуляционной дифференциации, дискриминантный анализ главных компонент. Автором лично проведен кластерный анализ данных, включая построение дендрограмм. Автором лично выполнен математико-статистический анализ данных о фенотипических показателях селекционируемых признаков соболя, выполнен факторный анализ и построены смешанные линейные модели для оценки признаков. Автором лично проведена оценка селекционно-генетических параметров популяции, оценка племенной ценности животных методом BLUP. Все публикации по теме диссертации подготовлены при непосредственном участии автора.

Структура и объем работы

Диссертационная работа изложена на 153 страницах, содержит 22 таблицы, 32 рисунка и состоит из следующих глав: введение, обзор литературы, материалы

и методы, результаты и обсуждение (2 раздела), заключение, выводы, благодарности, список литературы. Список литературы включает 241 источник, из них 129 на иностранном языке.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность к.с.-х.н. Екатерине Евгеньевне Мельниковой за ценные советы, наставничество, помощь в математико-статистической обработке данных и общую моральную поддержку. Автор выражает благодарность к.б.н. Гульнаре Рустамовне Свищёвой за помощь в освоении методов статистической и биоинформатической обработки результатов, внимание к работе и поддержку. Автор выражает благодарность к.б.н. Илье Григорьевичу Мещерскому за помощь в освоении молекулярно-генетических методов. Автор признателен всем коллегам, принимавшим участие в обсуждении диссертационной работы за их рекомендации по ее улучшению.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Обзор литературы

В диссертационной работе глава «Обзор литературы» состоит из трех разделов. Первый раздел посвящен общей биолого-экологической характеристике *Martes zibellina*: происхождению, внутривидовой структуре и географической изменчивости, особенностям динамики ареала. Во втором разделе описаны популяционно-генетические исследования соболя *M. zibellina* и близкородственных ему видов (*M. martes*, *M. foina*, *M. americana*, *M. melampus* и др.) с использованием различных генетических маркеров. В третьем разделе рассматриваются история создания промышленных популяций соболя, этапы domestikации и особенности селекции вида в условиях звероводческих хозяйств, а также современные методы оценки генетических качеств, применяемых у различных видов пушных зверей.

Материалы и методы

Изучаемые выборки представляют материковые популяции соболя южного края ареала вида, а также доместцированную популяцию соболя из звероводческого хозяйства Московской области «Салтыковский». Выборки включают 9 географических областей и выборку из фермерской популяции (табл. 1).

Источником биологического материала для молекулярно-генетического анализа послужили тушки соболя, добытые охотниками в промысловые сезоны 2014-2018 гг. Сборы образцов тканей соболей з/с «Салтыковский» были проведены в 2017-2018 гг.

Таблица 1. Районы сбора биологического материала

Выборка	Условное обозначение	Количество образцов	Географическое положение	Координаты (с.ш., в.д.)
Томск-1	TMSK1	24	Васюганская равнина	59.07° 81.22°
Томск-2	TMSK2	30	Чулымская равнина	58.16° 86.34°
Саяны	SAYA	23	Западные Саяны	53.89°, 92.67°
Алтай-1	ALT1	33	Алтайская ландшафтная область	50.27°, 85.62°
Алтай-2	ALT2	10	Алтайская ландшафтная область	50.93°, 84.76°
Алтай-3	ALT3	14	Алтайская ландшафтная область	50.63°, 87.96°
Алтай-4	ALT4	24	Алтайская ландшафтная область	51.79°, 87.26°
Алтай-5	ALT5	28	Алтайская ландшафтная область	51.39°, 83.56°
Баргузин	BRGZ	32	Забайкалье, Становое нагорье	56.07° 111.45°
Ферма	FARM	94	МО, з/с «Салтыковский»	55.78° 37.95°

ДНК из образцов сухой шкуры и мягких тканей выделяли с использованием коммерческих наборов для выделения «Magna DNA Prep» и «Diatom DNA Prep» (ООО «Лаборатория Изоген», Россия) по инструкции производителя.

Аmplификация проводилась с использованием коммерческих наборов для проведения ПЦР «Gene Pak PCR Core» (ООО «Лаборатория Изоген», Россия) в соответствии с инструкцией производителя. Условия амплификации: 3 мин предварительной денатурации при 96°C, далее – 8 циклов: денатурация – 1 мин при 94°C, отжиг праймеров – 30 сек при X°C, элонгация – 30 сек при 72°C; затем – 21 цикл: денатурация – 30 сек при 94°C, отжиг – 30 сек при X°C, элонгация – 15 сек при 72°C; завершающий синтез - 3 мин при 72°C. X – температура отжига для пары праймеров (табл. 2).

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов

Локус	Повтор	T отжига, C°	Длины фрагментов	ID в GenBank	Источник
<i>Ma1</i>	(TG) ₄ TA(TG) ₁₉	54	206–219	AF075137	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma3</i>	(TG) ₄ C(TG) ₁₀	56	136–142	AF075139	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma8</i>	(TG) ₂₁	54	120–130	AF075143	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma15</i>	(TG) ₉	54	195–197	AF075148	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma18</i>	(TG) ₄ (TA) ₁₂	54	151–165	AF075149	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma19</i>	(TG) ₁₆	54	201–211	AF075150	Davis, Strobeck, 1998
<i>Mvis072</i>	(CA) ₁₅	60	249–281	AF132104	Fleming et al., 1999
<i>Mer041</i>	(CA) ₁₁	50	141–164	AF132111	Fleming et al., 1999
<i>Mar08</i>	(CA) ₂₂	55	144–158	HM626373	Natalie et al., 2010
<i>Mar21</i>	(CA) ₂₄	55	159–183	HM626377	Natalie et al., 2010
<i>Mar36</i>	(CA) ₂₄	55	218–248	HM626378	Natalie et al., 2010
<i>Mar43</i>	(CA) ₂₆	55	123–169	HM626379	Natalie et al., 2010

<i>Mar53</i>	(CA) ₁₈	52	238–254	HM626380	Natalie et al., 2010
<i>Mar58</i>	(CA) ₁₂ G(CA) ₇	50	231–257	HM626382	Natalie et al., 2010
<i>Mar64</i>	(CA) ₂₁	55	171–191	HM626383	Natalie et al., 2010

Оценка полиморфизма микросателлитных локусов и генетического разнообразия исследуемых популяций выполнялась с помощью различных программных пакетов, разработанных в среде R. Для оценки попарной генетической дифференциации между выборками рассчитывался индекс F_{st} . Для получения корректных результатов, основанных на множественных сравнениях, использовали поправку Бонферрони и поправку Бенжамини–Хочберга. Корреляция межпопуляционных генетических дистанций и географических расстояний (модель изоляции расстоянием, *isolation by distance*, IBD) оценивалась с помощью теста Мантеля. Кластеризация популяций выполнялась с применением алгоритма Монте-Карло по схеме марковских цепей (MCMC), реализованным в программном пакете STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) со следующими параметрами: на первом этапе количество запусков до стабилизации параметров модели – 10000, количество симуляций MCMC для оценки параметров – 50000; на втором этапе количество запусков до стабилизации параметров модели – 500000, количество симуляций MCMC для оценки параметров – 750000. Определение количества кластеров выполнялось на основе вычисления байесовского информационного критерия (BIC) и ΔK по методу Эванно (Evanno et al., 2005). Построение дендрограмм выполнялось методами невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA) и присоединения ближайших соседей (NJ) по матрице попарных генетических дистанций между популяциями, рассчитанных по методологии Нея (Nei, 1972) в пакете poppr (Kamvar et al., 2014, 2015). Для оценки надежности выполнялся бутстреп-анализ (100000 итераций).

Анализ селекционно-генетических параметров и построение генетических трендов выполнялся по данным результатов бонитировок и первичного племенного учета недавно утвержденной (зарегистрирована 22.03.2021, патент №11489) породы «Салтыковская серебристая», предоставленных АО «Салтыковский». Коэффициенты корреляций вычислялись методами Пирсона и Спирмана с оценкой достоверности по t -критерию Стьюдента. Для разработки смешанных линейных моделей проводился дисперсионный анализ изменчивости признаков. Долю аддитивной генетической, постоянной средовой и остаточной компонент в общей дисперсии каждого из рассматриваемых признаков оценивали методом ограниченного максимального правдоподобия с использованием пакета «REMLF90» (Misztal et al., 2002). Коэффициенты наследуемости вычислялись как отношение аддитивной генетической дисперсии к сумме всех дисперсионных компонент изменчивости. Расчет оценок генетической ценности проводился методом BLUP AM (наилучший линейный несмещенный прогноз, модель

животного (Henderson, 1975)) на основании разработанных моделей оценки. Для оценки по количеству живых щенков при рождении учитывалось влияние систематических эффектов среды, действующих на животное (модель повторяемости).

Результаты и обсуждение

Раздел 1. Генетическая структура соболя Алтае-Саянского региона

Полиморфизм используемых в работе локусов

Панель из 15 микросателлитных локусов, используемых в исследовании (табл. 2), была проанализирована с точки зрения аллельного и генетического разнообразия для совокупности исследуемых выборок (218 образцов) (табл. 3). Анализ показателей полиморфизма показал, что некоторые локусы не являются достаточно информативными для исследований популяций соболя. Наименее информативными с точки зрения показателя PIC являются локусы *Ma3* и *Mvis072*. Применять такие маркеры в популяционно-генетических исследованиях следует с осторожностью, поскольку большое их количество может приводить к потере информативности панели в целом и снижению ее дифференцирующей способности. С этой точки зрения в качестве наиболее предпочтительных для исследований популяций соболя можно выделить локусы *Ma18*, *Ma1*, *Mar53*, *Ma19*, *Ma8*, *Mer041*, *Mar36*, характеризующиеся наиболее высокой средней численностью эффективных аллелей и индекса информационного полиморфного содержания.

Таблица 3. Изменчивость локусов, используемых в исследовании популяций соболя южной части ареала

Локус	A	Ne	Ho	He	PIC	F(Null)	HW
<i>Ma1</i>	12	6,236	0,849	0,874	0,859	0,015	NS
<i>Ma3</i>	3	2,033	0,431	0,548	0,460	0,118	**
<i>Ma8</i>	14	4,935	0,784	0,818	0,795	0,022	NS
<i>Ma15</i>	8	2,870	0,638	0,670	0,629	0,028	NS
<i>Ma18</i>	22	7,589	0,826	0,902	0,893	0,043	NS
<i>Ma19</i>	12	4,197	0,697	0,785	0,758	0,059	NS
<i>Mer041</i>	9	4,636	0,771	0,817	0,791	0,028	NS
<i>Mvi072</i>	11	4,382	0,702	0,816	0,792	0,078	**
<i>Mar08</i>	10	3,645	0,679	0,765	0,729	0,062	NS
<i>Mar21</i>	5	2,801	0,592	0,657	0,605	0,060	NS
<i>Mar36</i>	13	4,541	0,716	0,827	0,802	0,074	NS
<i>Mar43</i>	11	5,218	0,748	0,846	0,826	0,062	NS
<i>Mar53</i>	12	5,962	0,729	0,867	0,851	0,085	***
<i>Mar58</i>	14	3,908	0,706	0,766	0,747	0,047	NS
<i>Mar64</i>	10	3,751	0,665	0,785	0,751	0,083	***
Mean	166	4,447	0,702	0,783	0,753	0,058	-

Примечание: A – число выявленных аллелей, Ne – число эффективных аллелей (с частотой >0,05), Ho – наблюдаемая гетерозиготность, He – ожидаемая гетерозиготность, PIC – критерий полиморфного информационного содержания, F(Null) – частота нулевого аллеля, HW

– значимость отклонения от равновесия Харди-Вайнберга (NS – незначимо, ** - значимо при $p < 0,0005$, *** - значимо при $p < 0,0001$).

Генетическое разнообразие и структура природных популяций соболя южного края ареала

С использованием панели из 15 микросателлитных маркеров исследовано генетическое разнообразие в популяциях соболя южного края ареала. Общий объём выборки составил 218 особей из 9 регионов (табл. 4). Анализ изменчивости выборок показал, что аллельное разнообразие, рассчитанное по 16 локусам, варьирует от 5,6 в выборке «Томск-2» до 6,33 в выборке «Алтай-3». Наибольшим разнообразием отличаются выборки «Баргузин» - 6,15 и «Саяны» - 6,08, а также близкие к ним выборки восточного Алтая («Алтай-3» - 6,33, «Алтай-4» - 6,11), наименьшим – выборка «Томск-2». Большинство исследуемых популяций характеризуется наличием собственных аллелей, не встречающихся в других популяциях, исключение составляет популяция восточного Алтая. Для 4 выборок было установлено значимое отклонение популяций от равновесного состояния, в связи с чем можно предполагать проявление эффекта Валунда.

Таблица 4. Показатели генетического разнообразия выборок соболя южной части ареала вида

Выборка	N	Na	Ar	%	I	Ho	He	Fis	HWE
<i>Томск-1</i>	24	7,867	6,096	72,32	1,593	0,694	0,711	0,021	**
<i>Томск-2</i>	30	7,400	5,613	71,32	1,551	0,698	0,721	0,024	NS
<i>Алтай-1</i>	33	7,733	5,912	74,95	1,590	0,671	0,718	0,054	**
<i>Алтай-2</i>	10	6,133	6,133	59,79	1,508	0,700	0,718	0,033	NS
<i>Алтай-3</i>	14	6,933	6,332	64,32	1,606	0,714	0,738	0,040	NS
<i>Алтай-4</i>	24	7,533	6,110	70,42	1,648	0,739	0,751	0,024	NS
<i>Алтай-5</i>	28	7,933	6,09	74,48	1,659	0,695	0,753	0,072	***
<i>Саяны</i>	23	7,800	6,077	74,65	1,650	0,733	0,757	0,041	**
<i>Баргузин</i>	32	7,933	6,146	72,96	1,650	0,696	0,739	0,057	NS

Примечание: N - количество образцов в выборке, Na – среднее количество аллелей в выборке, Ar - аллельное богатство, % - процент общих аллелей, I – индекс разнообразия Шеннона, Ho - наблюдаемая гетерозиготность, He - ожидаемая гетерозиготность, HWE – отклонение от равновесия Харди-Вайнберга (NS – не значимо, ** - значимо при $p < 0,05$, *** - значимо при $p < 0,005$).

Подразделенность для совокупности исследуемых популяций на основе коэффициентов F_{st} составила 0,46. Для анализа уровня генетической дифференциации между популяциями были рассчитаны попарные индексы F_{st} с оценкой значимости по значению p (p -value) (табл. 5). Были обнаружены существенные отличия соболей, обитающих в северо-западной части Алтая от остальных выборок. Выборка из Забайкалья («Баргузин») характеризуется значительной обособленностью от выборок западной части исследуемого ареала. Также в значительной степени дифференцированы друг от друга выборки из западной части исследуемого ареала соболя «Томск-1» и «Томск-2».

Таблица 5. Попарные значения коэффициентов F_{st} между исследуемыми выборками

	Томск-1	Томск-2	Алтай-1	Алтай-2	Алтай-3	Алтай-4	Алтай-5	Саяны	Баргузин
Томск-1		0,003	0,001	0,001	0,005	0,001	0,001	0,002	0,005
Томск-2	0,033		0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,002	0,002
Алтай-1	0,046	0,044		0,008	0,001	0,002	0,011	0,001	0,001
Алтай-2	0,043	0,036	0,025		0,001	0,002	0,172	0,001	0,009
Алтай-3	0,027	0,034	0,038	0,037		0,047	0,002	0,001	0,006
Алтай-4	0,032	0,040	0,030	0,026	0,016		0,004	0,010	0,035
Алтай-5	0,038	0,046	0,023	0,015	0,028	0,027		0,001	0,001
Саяны	0,031	0,027	0,036	0,031	0,030	0,022	0,034		0,040
Баргузин	0,035	0,036	0,049	0,030	0,028	0,022	0,040	0,022	

Примечание: под диагональю попарные значения F_{st} , над диагональю – соответствующие значения p-value.

На основе теста Мантеля была установлена высокая степень корреляции генетических дистанций с географическим расстоянием ($r = 0,64$, $p < 0,001$), что свидетельствует о значительном влиянии изоляции расстоянием на формирование межпопуляционных различий.

Анализ генетической структуры популяций соболя с применением кластеризации Монте-Карло по схеме цепей Маркова выявил наличие 6 генетических кластеров. Результаты кластеризации, выполненной в Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), представлены на рисунке 1.

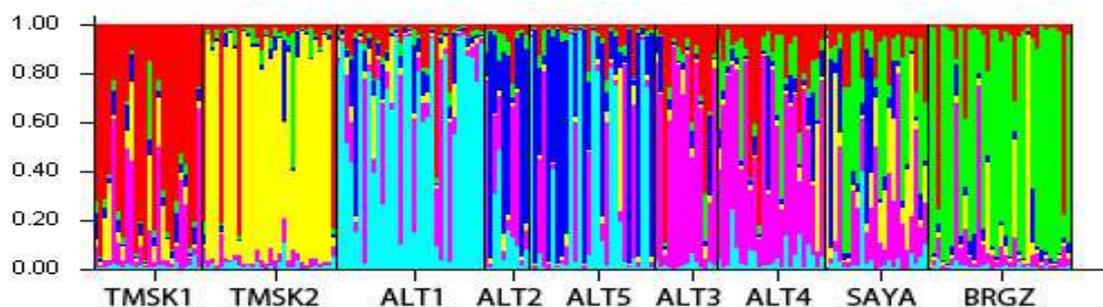


Рисунок 1. Результаты кластеризации по алгоритму МСМС выборок соболя Алтая и смежных регионов

Наблюдается значительная обособленность выборки «Томск-2», а также в значительной мере выборки «Баргузин». Менее консолидированы особи северо-западного Алтая («Алтай-1», «Алтай-2», «Алтай-5»). Выборки северо-восточного Алтая («Алтай-3» и «Алтай-4»), а также выборка «Саяны» не имеют выраженной генетической структуры, что подтверждает предположение о том, что Саяны находятся на пересечении миграционных путей соболя (Каштанов и др., 2015).

Кластеризация методом присоединения ближайших соседей (NJ) и построение соответствующей дендрограммы с проведением бутстреп-тестирования (10000 итераций) так же подтверждает эти результаты (рис. 2).

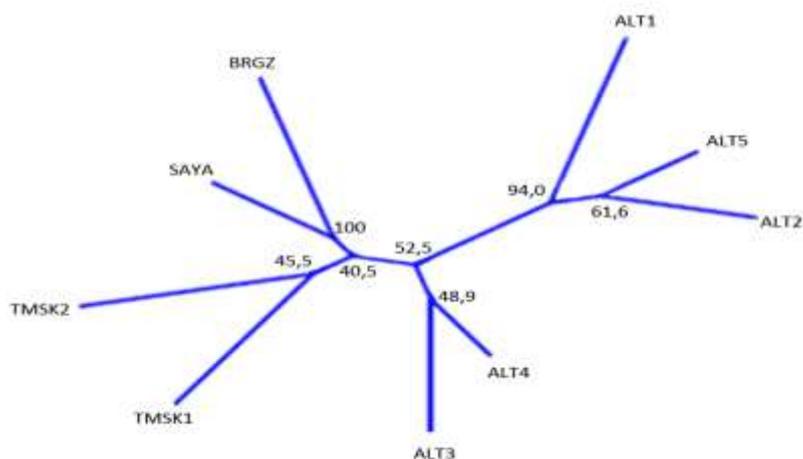


Рисунок 2. Кластеризация выборок соболя исследуемой части ареала методом NJ. Значения бутстреп-поддержки приведены в узлах ветвления.

На дендрограмме, построенной присоединением ближайших соседей, выборки формируют три группы: восточный Алтай («Алтай-3», «Алтай-4»), северо-западный Алтай («Алтай-1», «Алтай-2», «Алтай-5»), и остальные популяции. Среди популяций северо-западного Алтая в отдельную ветвь выделяется выборка «Алтай-1». Популяции юго-западной и юго-восточной частей ареала выделяются в соответствующие группы: баргузинская популяция присоединена к популяции Саян, «Томск-1» - к «Томск-2». Характерно, что группа восточного алтайского региона («Алтай-3», «Алтай-4») находится ближе к группе популяций юго-западной и юго-восточной частей ареала, чем к выборкам северо-западного Алтая. Это свидетельствует о том, что поток генов между разными частями алтайского региона незначителен и обуславливается ландшафтной структурой региона.

Генетическая идентификация соболя южного края ареала

Для оценки возможности идентификации соболя Алтае-Саянского региона по имеющейся референтной базе была оценена ее разрешающая способность на основе двух параметров: точности идентификации и ее надежности.

На первом этапе был проведен статистический анализ для определения оптимального числа маркеров, необходимых для идентификации. За основу анализа была взята база частот аллелей 8 микросателлитных локусов, используемая при изучении соболя в Лаборатории сравнительной генетики животных ранее (Каштанов и др., 2015, Каштанов и др., 2018а). При увеличении количества локусов в анализе использовались все возможные комбинации

оставшихся маркеров. Сравнение результатов идентификации особей с известным происхождением по разным наборам микросателлитных маркеров показало, что точность идентификации для панели из 15 локусов возрастает не менее чем на 10% по сравнению с панелью из восьми локусов (рис. 3).

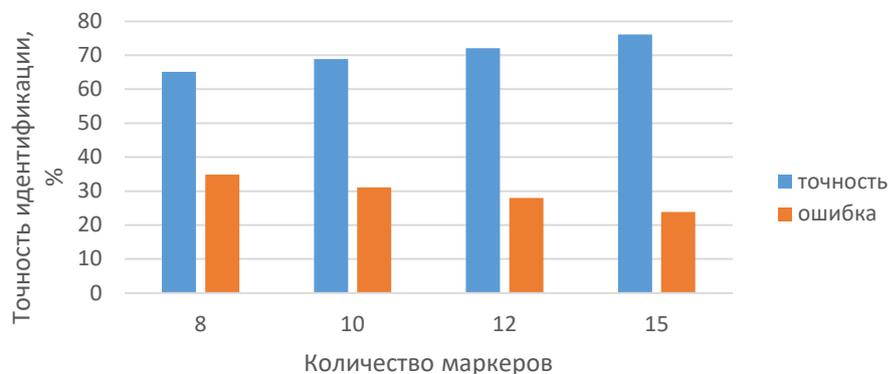


Рисунок 3. Средняя точность и ошибка идентификации особей по референтной базе частот 8, 10, 12, 15 микросателлитных локусов соболя

Оценка точности отдельно для каждой из шести популяций соболя проводилась с учетом ошибок первого и второго рода. Было установлено, что для популяций Саян, восточного Алтая, востока Томской области (нативной) и Забайкалья точность идентификации значительно возрастает с увеличением количества применяемых маркеров, тогда как для популяций северо-восточного Алтая и запада Томской области (интродуцированной) точность не увеличивается или увеличивается незначительно с учетом ошибок как I (рис. 4а), так и II (рис. 4b) рода, что обусловлено высокой степенью обособленности этих популяций.

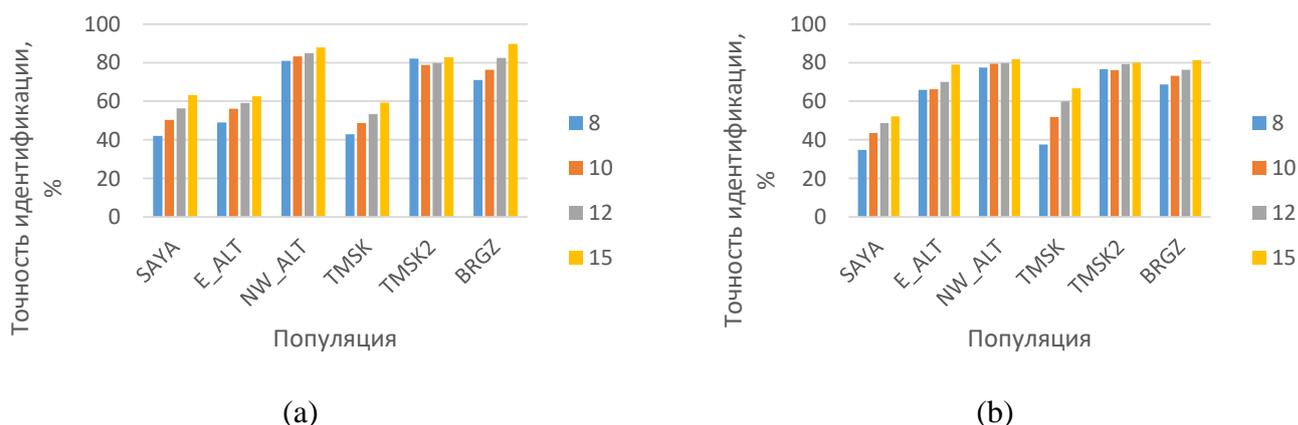


Рисунок 4. Точность идентификации особей соболя по 8, 10, 12, 15 маркерам для каждой популяции с учетом ошибок I (a) и II (b) рода

Средняя надежность прогноза принадлежности для верно идентифицированных животных составила 91,65% для панели из 15 микросателлитных маркеров. Это достаточно хорошая характеристика используемой референтной базы. Более низкая оценка надежности для группы

неверно идентифицированных особей может быть следствием сложности их идентификации (их генотип не может быть однозначно отнесен к какой-либо популяции). Причиной этому может быть отсутствие их фактической популяции в референтной базе, низкая степень дифференциации или гибридное происхождение (от особей двух разных популяций). Для анализируемой референтной базы не исключены все эти три причины.

Таблица 6. Средние оценки надежности идентификации для объединенной популяций южной части ареала соболя

	Неверно идентифицированные особи	Верно идентифицированные особи
8 локусов	67,18±2,16	82,94±1,51
15 локусов	79,46±2,63	91,65±1,15

Следует также отметить, что для некоторых из неверно идентифицированных особей была получена высокая оценка надежности – эти особи могут являться фактическими мигрантами.

Раздел 2. Генетическая структура соболя промышленной популяции и анализ последствий доместикиции вида

Генетическое разнообразие доместицированной популяции соболя

Для выяснения особенностей формирования генетической структуры вида в условиях доместикиции был проведен сравнительный анализ доместицированной и географических (природных) популяций соболя на основе полиморфизма 8 (базовая панель) микросателлитных локусов (табл. 7).

Таблица 7. Аллельное и генетическое разнообразие промышленной популяции соболя по сравнению с природными популяциями южной части ареала

Выборка	N	Na	Ar	I	Ho	He	Fis	HWE
<i>Томск-1</i>	24	7,625	5,947	1,524	0,672	0,675	-0,002	**
<i>Томск-2</i>	30	7,500	5,820	1,603	0,708	0,736	0,025	NS
<i>Алтай-1</i>	33	8,000	6,010	1,613	0,682	0,730	0,064	**
<i>Алтай-2</i>	10	6,250	6,250	1,488	0,700	0,703	0,006	**
<i>Алтай-3</i>	14	6,625	6,183	1,618	0,759	0,751	0,002	NS
<i>Алтай-4</i>	24	7,500	6,129	1,641	0,740	0,744	0,026	NS
<i>Алтай-5</i>	28	8,000	6,019	1,624	0,719	0,736	0,018	***
<i>Саяны</i>	23	8,250	6,324	1,693	0,728	0,762	0,063	***
<i>Баргузин</i>	32	7,875	6,345	1,709	0,723	0,759	0,049	NS
<i>Ферма</i>	94	8,500	5,532	1,528	0,673	0,688	0,011	NS

Примечание: N - количество образцов в выборке, Na – среднее количество аллелей в выборке, Ar - аллельное богатство, I – индекс разнообразия Шеннона, Ho - наблюдаемая гетерозиготность, He - ожидаемая гетерозиготность, HWE – отклонение от равновесия Харди-Вайнберга (NS – не значимо, ** - значимо при $p < 0,05$, *** - значимо при $p < 0,005$)

Было установлено, что существование популяции в условиях направленного отбора по экономически значимым признакам влечет снижение аллельного богатства. На сегодняшний день после 100 лет селекции вида сохранилось 58% общего аллельного разнообразия природных популяций южной части ареала.

Генетическая дифференциация природных и domestцированной популяций соболя

Анализ дифференциации на основе попарных коэффициентов F_{st} показал максимальные различия domestцированной популяции с популяциями юго-западного Алтая («Алтай-1», «Алтай-5»): $F_{st} = 0,049$ и $F_{st} = 0,044$ соответственно. Выборка «Томск-2» также характеризуется значительными различиями с фермерской популяцией ($F_{st} = 0,037$). Наименьшими значениями коэффициента F_{st} с промышленной популяцией характеризуются выборки «Томск-1» и «Алтай-3».

При дискриминантном анализе главных компонент было установлено, что большая часть различий может быть объяснена первой компонентой, разделяющей природные и фермерскую популяции (рис. 5). При этом по второй - популяции северо-западного Алтая четко отличаются от остальных природных популяций южного края ареала, так же, как это было показано при анализе только природных популяций по 15 микросателлитным локусам.

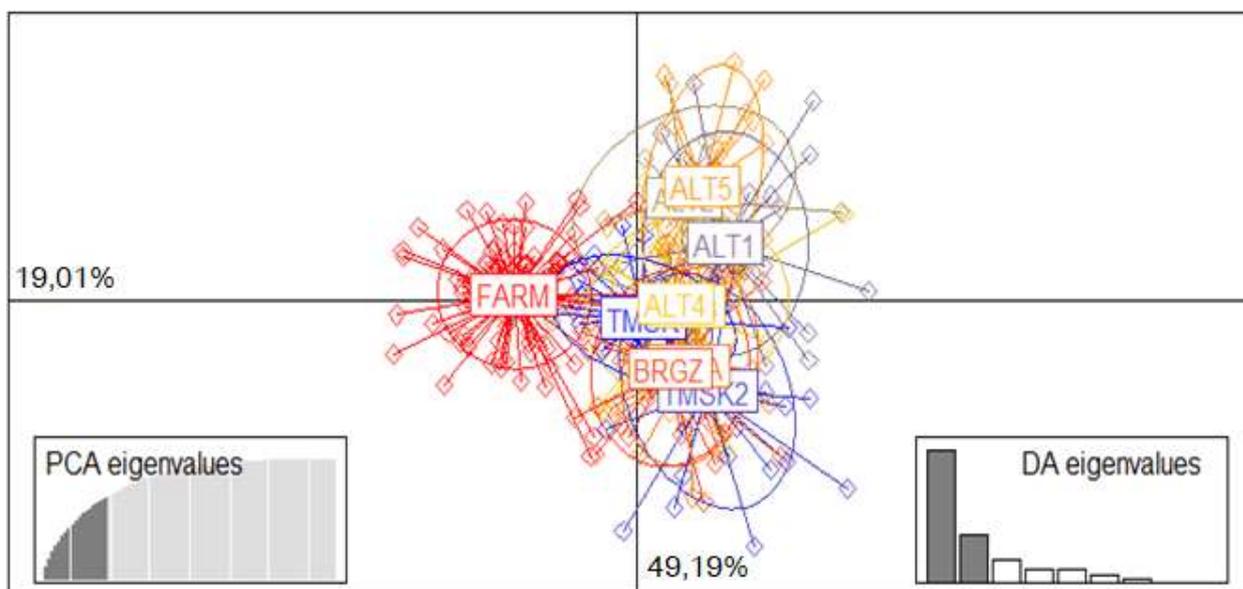


Рисунок 5. Распределение особей исследуемых популяций на плоскости первых двух главных компонент по данным дискриминантного анализа главных компонент (точками соответствующих цветов указаны особи, расположенные в пространстве двух главных компонент, числа на осях указывают долю изменчивости, объясненную каждой из компонент, на врезках отражены

показатели собственных значений анализа главных компонент (PCA) и дискриминантного анализа (DA))

При выполнении кластерного анализа генетической структуры соболя фермерской и природных популяций согласно значению байесовского информационного критерия (BIC) было установлено наличие 7 генетических кластеров в общей структуре вида. Однако при анализе значения ΔK по методу Эванно удалось выделить только два кластера. Результаты кластеризации, выполненной в Structure 2.3.4 при различных K , представлены на рисунке 6 (a – 2, b – 3, c – 4, d – 7).

При значении $K=2$ с большой четкостью выделяются кластеры промышленной популяции и природных популяций. При выделении трех кластеров относительно четко выделяются популяции фермы и северо-западного Алтая. Однако при дальнейшем увеличении количества кластеров, четкой генетической структуры не обнаруживается.

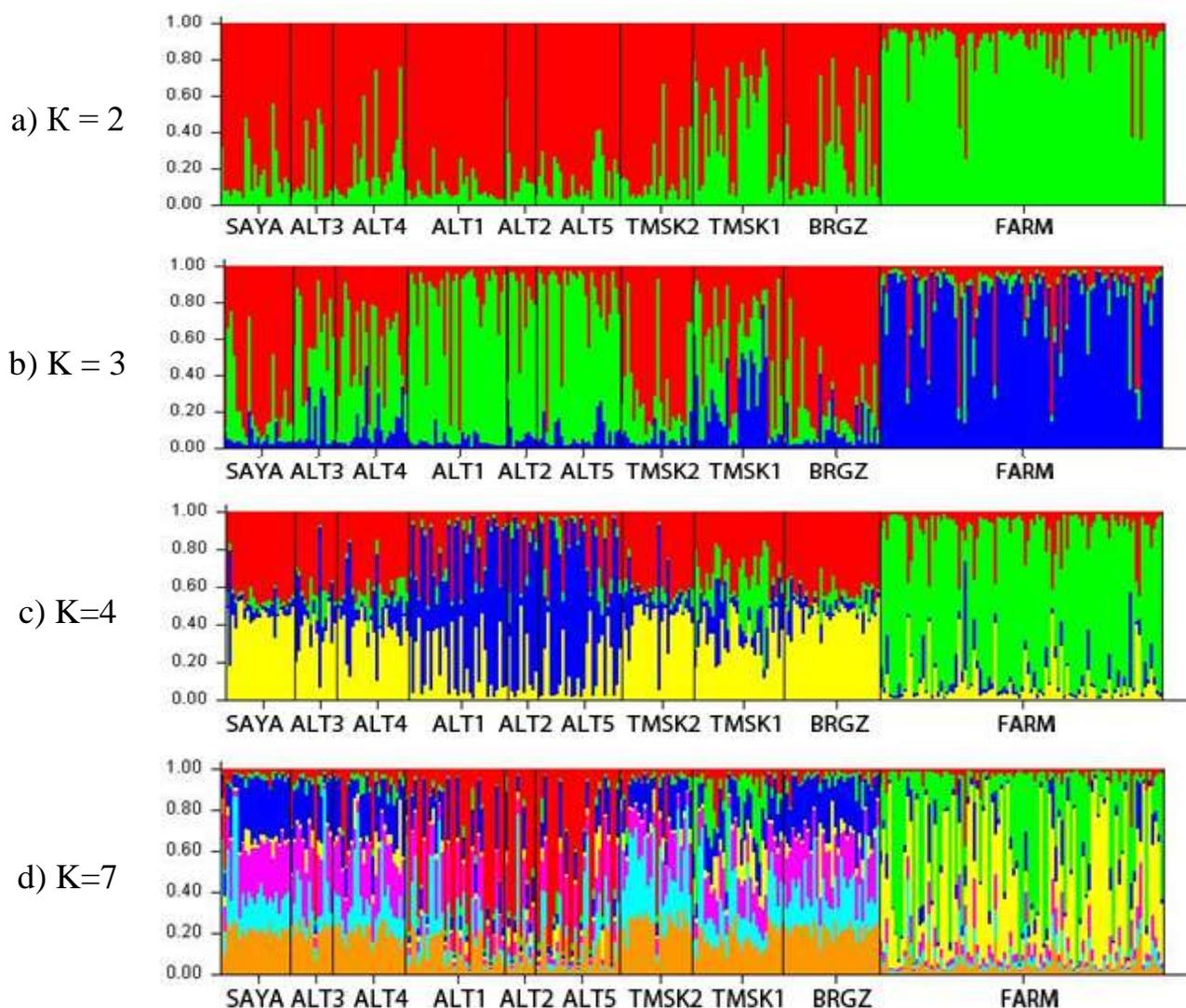


Рисунок 6. Структура природных и фермерских популяций соболя на основе результатов кластеризации

На дендрограмме на основе генетических дистанций Нея (UPGMA) (рис. 7а) первую группу составляют популяции юго-западного Алтая, вторую – промышленная популяция, а в третью группу входят все остальные популяции. При этом фермерская популяция составляет (при поддержке 51,94 процентов реплик) единый узел с популяциями восточного Алтая, Саян, Забайкалья и Томской области, в то время как популяции северо-западного Алтая по-прежнему образуют отдельную обособленную ветвь.

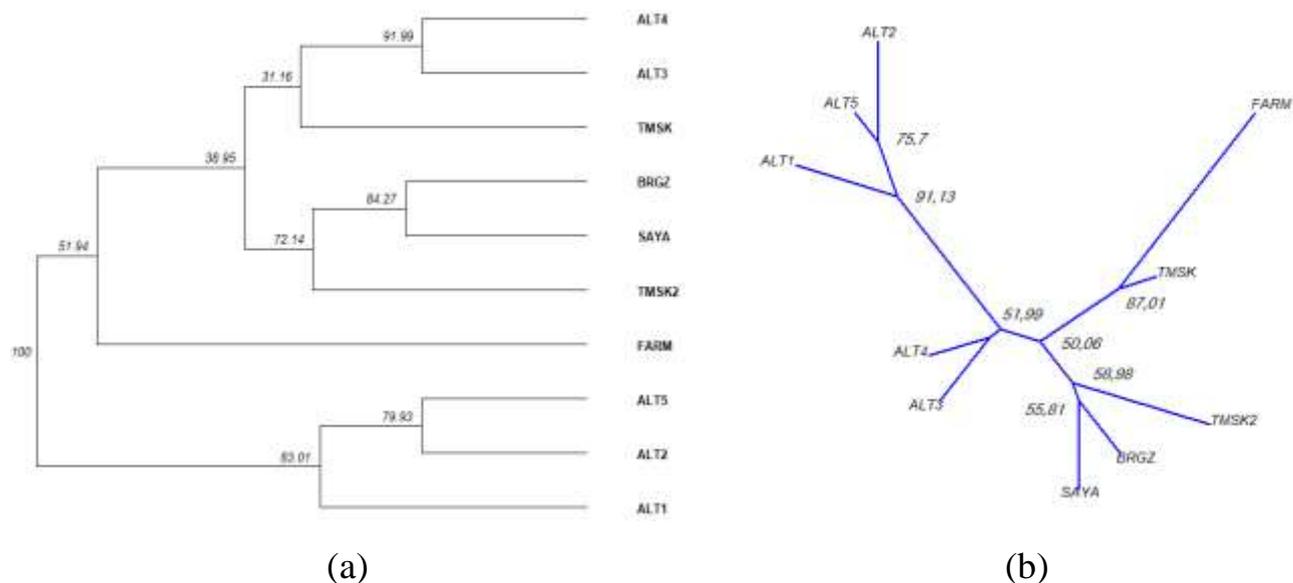


Рисунок 7. Кластеризация выборок доместичированной и географических популяций соболя южного края ареала методом UPGMA (а) и NJ (б) (значения бутстреп-поддержки приведены в узлах ветвления)

При кластеризации методом присоединения соседей (рис. 7б) наряду с популяциями северо-западного Алтая, в отдельные группы выделяются популяции восточного Алтая, популяции Саян и Забайкалья с нативной популяцией Томска, а популяция фермы при поддержке в 87% реплик составляет единый узел с популяцией «Томск-1».

Изменчивость некоторых селекционных признаков в современной промышленной популяции соболя

Анализ изменчивости двух экономически значимых признаков выполнялся по данным результатов бонитировок и первичного племенного учета соболей породы «Салтыковская серебристая», предоставленных АО «Салтыковский». Московской области. Массив данных о результатах бонитировок содержал после подготовки к анализу 3219 записей с 2000 по 2017 гг. Анализ показателей репродуктивных способностей соболя проводился на основании 5267 записей о результатах щенений 1942 самок соболя за 2001 – 2018 гг. Общая характеристика признаков представлена в таблице 8.

Таблица 8. Основные статистические показатели исследуемых выборок соболя по признаку длина тела (2000-2017 гг) и репродуктивным показателям (2001-2018 гг).

Признак	Самцы					Самки				
	Min	Max	M	SD	Cv, %	Min	Max	M	SD	Cv, %
Длина тела, см	41,00	52,00	46,10	1,55	2,98	37,00	47,00	41,49	1,27	3,06
Живых щенков, гол	-	-	-	-	-	0	8	3,67	1,22	33,24
Мертворожденных, гол	-	-	-	-	-	0	4	0,06	0,30	-
Всего щенков, гол	-	-	-	-	-	1	8	3,73	1,19	31,90
Возраст щенения, лет	-	-	-	-	-	2	8	4,82	1,71	35,48

Примечание: Min – минимальное значение, Max – максимальное значение, $M \pm SE$ – среднее с ошибкой среднего, SD – стандартное отклонение, Cv – коэффициент вариации.

Анализ изменчивости некоторых селекционных признаков (порода «Салтыковская серебристая») не показал какой-либо значительной тенденции в динамике размера тела за исследуемый период, при этом фенотипическая изменчивость признака была невелика ($Cv = 5,8\%$). Репродуктивные качества самок (число живых щенков при рождении), напротив, характеризовались достаточно высоким коэффициентом вариации ($31,9\%$). Корреляционный анализ позволяет заключить, что оценки размеров тела особей, полученные при бонитировке, слабо взаимосвязаны с фактической длиной тела ($r = 0,16$, $p < 0,001$). Анализ взаимосвязи репродуктивных признаков показал, что многоплодие самок слабо ($r = 0,15$), но достоверно ($p < 0,001$) коррелирует с возрастом щенения самки, что свидетельствует о стабильности этого показателя в течение репродуктивной жизни самки.

Селекционно-генетические параметры и генетические тренды в современной доместцированной популяции соболя

Дисперсионный анализ изменчивости длины тела и количества живых щенков при рождении позволил разработать наиболее оптимальные для имеющихся данных линейные смешанные модели для расчета оценок племенной ценности путем проведения процедуры BLUP. Общий матричный вид моделей:

$$y = Xb + Za + e \quad (1)$$

$$y = Xb + Za + Wpe + e, \quad (2)$$

где y – вектор показателей продуктивности животных, b – вектор фиксированного эффекта среды, a – вектор случайного эффекта оцениваемого животного, pe – вектор случайного эффекта среды, e – вектор остаточной вариации, X , Z , W – матрицы, связывающие соответствующие эффекты с записями продуктивности.

На предварительном этапе общей методологии определения племенной ценности особей с использованием метода ограниченного максимального правдоподобия производилась оценка компонент дисперсий и анализ селекционно-генетических параметров анализируемой популяции животных (табл. 9).

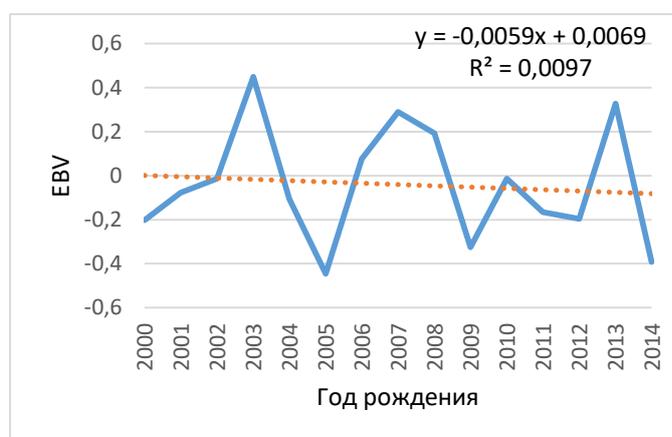
Таблица 9. Селекционно-генетические параметры популяции серебристого соболя по оцениваемым признакам

Признак	σ_A^2	σ_{PE}^2	σ_E^2	h^2
Длина тела	0,45	-	1,17	0,27
Число живых щенков при рождении	0,05	0,25	1,03	0,03

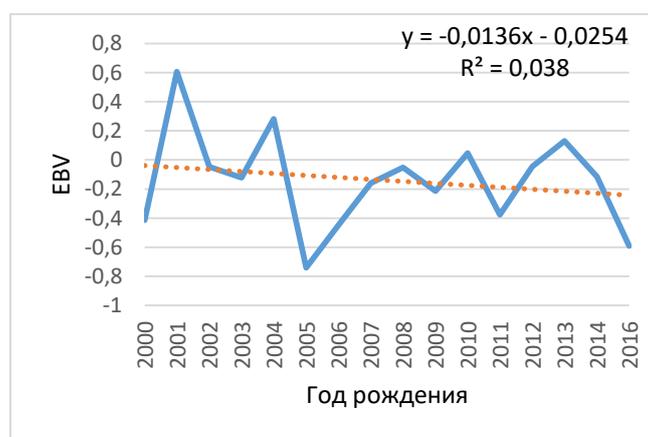
Примечания: σ_A^2 – варианса аддитивных генетических эффектов, σ_{PE}^2 – варианса постоянно действующих эффектов среды, σ_E^2 – варианса остаточных эффектов, h^2 – коэффициент наследуемости

Исследуемая популяция соболя характеризуется достаточно высоким значением коэффициента наследуемости длины тела, чтобы при направленном отборе по этому признаку относительно быстро (2-3 поколения) добиться видимых изменений в популяции. Наследуемость признака «Количество живых щенков при рождении», напротив, низкая, что обусловлено преимуществом влияния постоянной средовой и остаточной компонент дисперсии.

Оценки племенной ценности по признаку «Длина тела», рассчитанные на основе методологии BLUP Animal Model варьировали от -1,46 до +1,61. При этом средняя достоверность полученных оценок составила 28,3%. Построение трендов для группы достоверно оцененных самцов и самок свидетельствует о том, что генетически популяция практически не меняется по признаку «Длина тела» (рис. 8).



(a)



(b)

Рисунок 8. Динамика средних оценок племенной ценности достоверно оцененных ($REL > 50\%$) самцов (а) и самок (б) по длине тела по годам рождения (сплошная линия) и генетический тренд (пунктирная линия).

Оценки племенной ценности самок по признаку «Число живых щенков при рождении» также свидетельствуют об отсутствии значимых изменений по этому признаку (рис. 9). Значения оценок варьировали от $-0,142$ до $+0,287$. Средняя надежность прогноза составила $18,1\%$. Самок, оцененных с достоверностью выше 50% не оказалось в исследуемой выборке. Максимальное значение достоверности оценки составило всего лишь $32,3\%$.

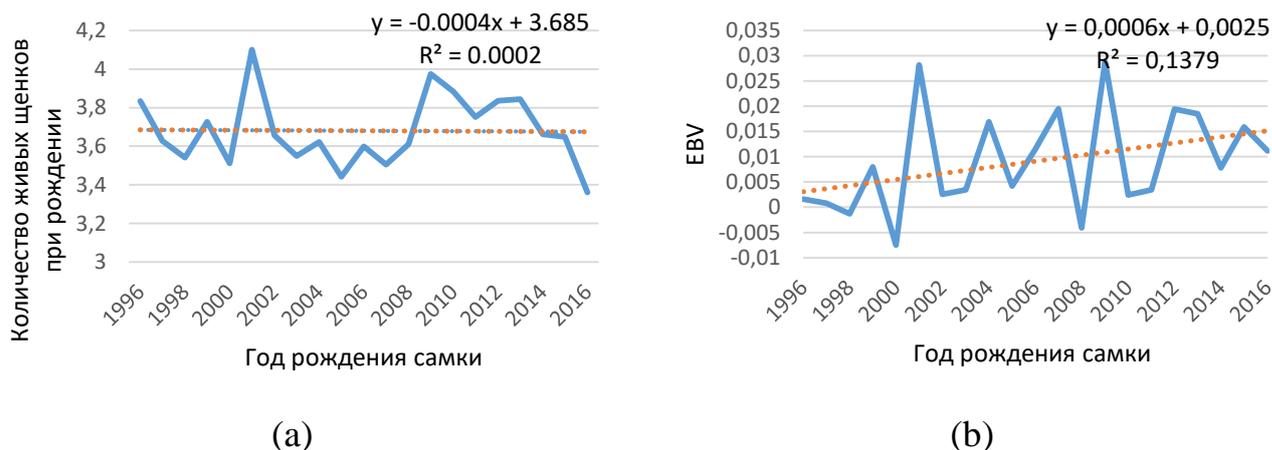


Рисунок 9. Динамика средних фенотипических значений (а) и оценок племенной ценности самок (б) по числу живых щенков при рождении (сплошная линия) с соответствующими трендами (пунктирная линия).

Генетический тренд по годам рождения самок свидетельствует, что генетический прогресс популяции за 20 лет селекции по количеству живых щенков при рождении был незначителен. Примечательно, что такие тенденции по двум оцениваемым признакам обусловлены в одном случае – отсутствием целенаправленного интенсивного отбора по признаку (длина тела), а во втором – низким селекционным ответом на отбор из-за слабой наследуемости признака (число живых щенков при рождении).

Анализ оценок племенной ценности позволяет заключить, что селекционная программа, применяемая в популяции серебристого соболя, не способствовала генетическому прогрессу популяции как по размеру тела, так и по многоплодию. Низкие показатели надежности прогноза аддитивной генетической ценности животных могут быть связаны с низким качеством данных племенного учета и недостаточным их объемом.

Результаты оценки показывают фактическое селекционное состояние популяции, в которой на протяжении последних 15 лет формировалось стадо с новым признаком окраски меха. Именно этому признаку уделялось наибольшее внимание при отборе особей для племенного разведения. Такое положение в селекционно-племенной работе с породой сохраняется до сих пор, поскольку

совершенствование новой структуры окраски меха имеет первостепенное значение.

Выводы

1. Популяции соболя южного края ареала вида в разной степени генетически дифференцированы. Изоляция расстоянием в значительной мере обуславливает дифференциацию исследуемых популяций.
2. Популяция соболя северо-западной части Алтая по микросателлитным маркерам значительно дифференцирована от остальных популяций исследованной части ареала и формирует отдельный кластер в общей популяционно-генетической структуре соболя южного края ареала. Это свидетельствует в пользу обоснованности точки зрения о выделении соболя, населяющего северо-западную область Алтайской горной страны, в подвид – *Martes zibellina averini* (Бажанов, 1943).
3. Полученная база микросателлитных профилей соболя, населяющего юг Сибири, может быть использована для идентификации популяционной принадлежности особей, обитающих на промысловых и заповедных территориях региона. Тестируемая референтная база по 15 микросателлитным локусам обеспечивает в среднем 76,15% точности и 88,74 % надежности прогноза популяционной принадлежности.
4. Современная промышленная популяция соболя з/х «Салтыковский» представляет собой консолидированную группу, значимо отличающуюся по совокупности генетических характеристик от всех исходных географических популяций. Начальные этапы domestikации и последующий отбор по ряду количественных признаков сопровождались снижением генетического разнообразия, фиксацией некоторых аллелей и проявлением эффекта основателя, несмотря на привлечение к ее созданию большей части генофонда природных популяций.
5. Существующая селекционная программа не способствовала генетическому прогрессу популяции соболя породы «Салтыковская серебристая» как по размеру тела, так и по выходу живых щенков на самку. Ускорению генетического прогресса может способствовать внедрение современных методов оценки племенной ценности особей на основе процедуры BLUP. Однако практическое ее применение требует существенного расширения набора данных и возможностей учета различных факторов при оценке, а также проведения дальнейших исследований по этой теме.

Список публикаций по теме диссертации (из перечня рекомендуемых ВАК)

1. Каштанов С.Н., **Сомова М.М.**, Николаева Э.А. Особенности формирования генетической структуры соболя (*Martes zibellina* L.) в доместифицированной среде // Кролиководство и звероводство. – 2018. – № 3. – С. 11-14.

2. Каштанов С.Н., Столповский Ю.А., Мещерский И.Г., Свищева Г.Р., Вепрев С.Г., **Сомова М.М.**, Шитова М.В., Мещерский С.И., Рожнов В.В. Таксономический статус и генетическая идентификация соболя Алтая (*Martes zibellina averini* Vazhanov, 1943) // Генетика. – 2018. – Т. 54. – № 11. – С. 1327-1337. (In English: Kashtanov, S. N., Stolpovsky, Y. A., Meshchersky, I. G., Svishcheva, G. R., Veprev, S. G., **Somova, M. M.**, Shitova M. V., Meshchersky S. I., Rozhnov, V. V. Taxonomic status and genetic identification of Altai sable (*Martes zibellina averini* Vazhanov, 1943) // Russian Journal of Genetics. – 2018. – Т. 54. – № 11. – С. 1342-1351.

3. С. Н. Каштанов, М. В. Шитова, **М. М. Сомова**, П. А. Филимонов, О. Ю. Тютеньков, А. А. Ходырева, Г. Р. Свищева, И. Г. Мещерский, Ю. А. Столповский, В. В. Рожнов Идентификация популяций соболя (*Martes zibellina* L.) южной части ареала вида // Генетика. – 2021. – Т. 57. – № 10. – С. 1–11. (In English: Kashtanov, S. N., Shitova, M. V., **Somova, M. M.**, Filimonov, P. A., Tyutenkov, O. Y., Khodireva, A. A., Svishcheva G.R., Meshchersky I.G., Stolpovsky Y.A. Rozhnov, V. V. Identification of Sable (*Martes zibellina* L.) Populations in the Southern Part of the Species Range // Russian Journal of Genetics. – 2021. – Т. 57. – №. 10. – С. 1179-1188.

Список прочих публикаций по теме диссертации:

1. **Сомова М.М.**, Мельникова Е.Е., Филимонов П.А., Каштанов С.Н. Генетические тенденции размеров тела и репродуктивных качеств в популяции серебристого соболя (*Martes zibellina*) // Ветеринария, зоотехния и биотехнология. – 2022. – № 6. – С. 75-88.

Тезисы докладов

Сомова М.М. Геногеография и особенности таксономической структуры вида соболь (*Martes zibellina* L.) / С.Н. Каштанов, Г.Р. Свищёва, М.М. Сомова, И.Г. Мещерский, В.В. Рожнов // сборник «Генетика популяций: прогресс и перспективы. Материалы Международной научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (1936-2006) и 45-летию основания лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН». – Москва. – 2017. – С. 126-127