

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова

Российской академии наук

На правах рукописи

СОМОВА МАРИЯ МИХАЙЛОВНА

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

Специальность 1.5.7 – Генетика

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук
Каштанов С.Н.

Москва 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1. Общая характеристика соболя <i>Martes zibellina</i>	12
1.1.1. Особенности биологии и экологии соболя	12
1.1.2. Происхождение и ареал соболя	15
1.1.3. Таксономическая структура и географическая изменчивость соболя	18
1.1.4. Динамика ареала в XVIII-XX вв и мероприятия по реинтродукции	22
1.2. Популяционно-генетические исследования соболя и близкородственных видов	26
1.2.1. Исследования семейства куных на основе генетических маркеров	27
1.2.2. Исследования молекулярно-генетической изменчивости соболя	34
1.3. Доместицированные популяции соболя	40
1.3.1. История создания промышленных популяций	41
1.3.2. Этапы доместикации и особенности селекции соболя	43
1.3.3. Современные методы оценки генетических качеств в пушном звероводстве	48
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	51
2.1. Характеристика районов сбора биологического материала	51
2.2. Выделение ДНК	56
2.3. Фрагментный анализ микросателлитных локусов	57
2.4. Оценка популяционно-генетических параметров	60
2.5. Оценка селекционно-генетических параметров	62
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	65
Раздел 1. Генетическая структура популяций соболя Алтае-Саянского региона	65
3.1.1. Полиморфизм используемых в работе локусов	65
3.1.2. Генетическое разнообразие природных популяций соболя южного края ареала	69

3.1.3. Генетическая структура природных популяций соболя южного края ареала	73
3.1.4. Генетическая идентификация соболя южного края ареала вида	83
Раздел 2. Генетическая структура соболя промышленной популяции и анализ последствий доместикиции вида	94
3.2.1. Генетическое разнообразие доместицированной популяции соболя	95
3.2.2. Генетическая дифференциация природных и доместицированной популяций соболя	100
3.2.3. Изменчивость некоторых селекционных признаков в современной доместицированной популяции соболя	106
3.2.4. Селекционно-генетические параметры и генетические тренды в современной доместицированной популяции соболя	113
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	122
ВЫВОДЫ	126
Благодарности	128
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	129

ВВЕДЕНИЕ

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, природные ресурсы соболя также продолжают 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 XX 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 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 domestikации 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 domestikации 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 domesticiрованной (промышленной) популяции соболя с исследуемыми природными популяциями по микросателлитным маркерам.
5. Проанализировать изменчивость экономически-значимых признаков в domesticiрованной популяции соболя новой породы «Салтыковская серебристая».
6. Оценить селекционно-генетические параметры и проанализировать генетические тренды экономически-значимых признаков domesticiрованной 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 15 микросателлитных локусов проанализирована возможность идентификации популяционной принадлежности особей соболя с неизвестным 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 domestцизированной популяции в сравнении с географическими популяциями исследуемой части ареала на основе микросателлитных маркеров. Установлена редукция аллельного разнообразия в domestцизированной популяции соболя по сравнению с природными популяциями южного края ареала. Установлены значимые отличия между географическими и domestцизированной популяциями по совокупности генетических характеристик.

Впервые рассмотрена изменчивость некоторых селекционных признаков в новой породе domestцизированной 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 в баллах, полученные при бонитировке, практически не взаимосвязаны с фактической длиной тела, измеренной в сантиметрах. 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 одомашнированных 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. 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

совокупности генетических характеристик 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.

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.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Общая характеристика соболя *Martes zibellina*

1.1.1 Особенности биологии и экологии соболя

Соболь (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) – млекопитающее из семейства куньих (*Mustelidae*), рода куниц (*Martes*) – широко распространенный вид, занимающий огромную территорию Евразии от Уральских гор до Дальнего Востока, а также некоторые острова Тихого океана. Соболь – представитель таежных биоценозов, населяющий как равнинные, так и горные хвойные леса Сибири и Дальнего Востока, а также лесотундру в северо-восточной части России (Гептнер и др., 1967).

Морфологически соболь очень близок к другим видам голарктических куниц – *Martes martes* (европейская лесная куница), *Martes americana* (американская куница), *Martes melampus* (японская куница или японский соболь). Характеризуется бóльшими размерами, чем эти виды, но уступает в размерах *Martes pennanti* (фишер) и *Martes flavigula* (харза), а также более темным окрасом мехового покрова (Hagmeier, 1961; Anderson, 1970; Clark et al., 1987).

Размер индивидуального участка обитания соболя может составлять от 4 до 30 км². На двигательную активность влияют такие факторы как пол, возраст, пищевые ресурсы, плотность популяции и климат. У взрослых особей, как правило, размеры участка в 2–3 раза больше, чем у молодых, и могут увеличиваться при истощении пищевых ресурсов, в то время как молодняк в подобных условиях может покинуть первичное место обитания (Гептнер и др., 1967; Вакеев, Sinitsyn, 1994). Одновременно с постоянными индивидуальными участками сободем могут использоваться несколько временных (Гусев, 1966). Соболь предпочитает сильно захламленные высокоствольные леса, пересеченные речками и ручьями, но может занимать и другие типы угодий: в Западной Сибири встречается в смешанном редколесье, в Восточной Сибири в чистых

лиственничниках, на Камчатке – в лиственных (березовых) и пойменных лесах. В горных районах может занимать заросли кедрового стланика, каменистые россыпи, иногда гольцы (Кучеренко, Даренский, 1977).

В качестве убежищ соболям используются естественные укрытия: корни и полые стволы упавших деревьев, дуплистые колодины, иногда каменная россыпь. Количество убежищ, как правило, соответствует количеству охотничьих участков. Убежища могут использоваться в течение нескольких лет. Постоянным кочевкам соболя способствует легкая приспособляемость к новым местам пребывания (Гусев, 1966).

Основная суточная активность соболя приходится на ночное время суток. Ведет преимущественно наземную жизнь, залезая на деревья лишь в редких случаях. В зимний период часто передвигается в толще снега. Среднее расстояние, проходимое сободем за день, составляет от 7 до 10 км для самцов и от 6 до 12 км для самок (Гусев, 1966). Максимальные дистанции, которые были зарегистрированы методом ушного мечения для самцов соболя, составили около 200 км (Бакеев и др., 1980; Черников, 2006). Упоминаются случаи отлова соболей в 130–160 км за пределами ареала вида (Монахов, 2010).

Соболь – всеядный хищник (Тимофеев, Надеев, 1955; Гептнер и др., 1967; Монахов, Бакеев, 1981; Бакеев и др., 2003). Его всеядность оценивается исследователями как один из механизмов адаптации к меняющимся условиям существования (Калабухов и др., 1931; Фолитарек, 1947; Абрамов, 1967). Наиболее полно его питание изучено для зимнего периода в связи с промысловым сезоном. В исследованиях желудков и проб экскрементов соболя сообщается о присутствии в их содержимом до от 60% до 80% кормов животного происхождения (млекопитающих и птиц), от 30% до 77% кормов растительного (кедровых орехов, стланика, ягод) (Монахов, Бакеев, 1981). Такие пропорции наблюдались для соболя горной тайги, Зауралья, равнинной тайги Западной Сибири. Существует несколько публикаций, освещающих спектры питания соболя и близкородственных ему видов, в особенности – лесной куницы –

симпатрического соболю вида, с ареалом, перекрывающемся с сободем в Приуралье (Гептнер и др, 1967; Бакеев, 1973; Монахов, 2016).

С июня до августа у соболя длится сезон размножения (Афанасьев, Перельдик, 1966). Овуляция у самок соболей провоцируется спариванием (Павлюченко и др., 1979) и отмечается в этот же период (Старков, 1939; Клер, 1941). Беременность характеризуется наличием длительного латентного периода (7,5 – 8,0 месяцев) и длится в среднем от 245 до 298 дней (Клер, 1941). После имплантации собственно эмбриональное развитие длится 30–35 дней (Павлюченко и др., 1979). Щенение происходит весной с конца марта по начало мая (Клер, 1941).

Для соболя характерно позднее наступление половой зрелости. *M. zibellina* способен размножаться начиная с 2-хлетнего возраста (Монахов, Бакеев, 1981), однако более точное определение возраста репродуктивной зрелости остается дискуссионным вопросом, как для диких, так и для domestцированных зверей. С наступлением сезона размножения возраст молодняка текущего года составляет всего 2–3 месяца, и к следующему году (14 – 15 месяцев) этот молодняк также не всегда достигает половозрелости, поэтому их репродуктивный потенциал не реализуется в полной мере (Мантейфель, 1934; Раевский, 1947; Залекер, 1950). Мнения исследователей в этом вопросе разнятся. Одни авторы сообщают, что со второго года жизни подавляющее большинство особей участвуют в размножении (Раевский, 1947; Залекер, 1950; Тимофеев, Надев, 1955). Другие – что репродуктивная зрелость у соболя наступает несколько позже, в 27 месяцев (Мантейфель, 1934, 1947; Тавровский, 1958). Также подчеркивал распространенность позднего наступления половой зрелости соболей И. Д. Старков (1947): у клеточных соболей созревание происходило в возрасте от 15 до 51 месяца. Стоит, однако, отметить, что объективная методика определения возраста дикого соболя была разработана несколько позднее, поэтому не исключено возникновение погрешности в этих исследованиях (Клевезаль, Кляйненберг, 1967).

Martes zibellina трофически взаимосвязан с 36 видами млекопитающих, 220 видами птиц и 21 видом растений (Гусев, 1966; Бакеев и др., 2003; Монахов, 2016). Межвидовая конкуренция у соболя наблюдается с 28 видами млекопитающих и 27 видами птиц (Монахов, Бакеев, 1981; Черников, 2006;).

Martes zibellina в значительной мере подвержен влиянию антропогенных факторов, основным из которых является промышленное освоение ресурсов соболя. Имеются упоминания о том, что в отсутствие преследования он легко уживается вблизи человека (Раевский, 1947; Тимофеев, Надев, 1955).

1.1.2. Происхождение и ареал соболя

Как и большинство субарктических млекопитающих, виды рода *Martes* – представители миграционных фаун, древние формы которых предположительно формировались в период миоцена (Терновская, 2006). Дифференциации рода *Martes* способствовало повышение интенсивности видообразования, вызванное смещениями ценозов вследствие геологических изменений. Предком соболя и других видов куньих (*M. martes*, *M. americana*, *M. foina*, *M. melampus*) был *M. vetus*-подобный раннеплейстоценовый вид (Anderson, 1970). Предполагается, что формирование вида соболь происходило в восточной (Anderson, 1970) или западной (Абрамов, 1967, Монахов, 2006) частях северной Евразии. В большинстве популяционно-генетических исследований в качестве ближайшего родственного вида соболю рассматривается лесная куница (*Martes martes*) (Sato et al, 2003; Koenfli et al., 2008; Wolsan, Sato, 2010). Предполагается, что линии этих двух видов разошлись около 400 тысяч лет назад.

По мнению большинства авторов, соболь сформировался как вид одним из последних среди куньих (Hosoda et al.; 2000, Koenfli et al., 2008; Sato et al., 2009). При этом одни исследователи полагают, что дивергенция соболя и лесной куницы произошла уже после формирования видов *M. americana* и *M. melampus* (Hosoda et al., 2000; Koenfli et al., 2008). Тогда как Sato с соавторами (Sato et al., 2009) в своих исследованиях пришли к выводу, что современные настоящие куницы произошли

от лесной куницы, тогда как *M. americana*, *M. zibellina* и *M. melampus* сформировались позже, в соответствии с гипотезой Х. Андерсон (1970).

Современный ареал соболя сложился между плейстоценом и голоценом, когда быстрое распространение лесов после отхода ледников позволило соболю покинуть рефугиумы и занять пригодные места обитания (Абрамов, 1967; Мензбир, 1934; Монахов, 1976). Предметом дискуссий остается ареал *M. zibellina* в позднеплейстоценовый период, а именно его присутствие в Европе (Абрамов, 1967) или отсутствие к западу от Урала (Монахов, 2006). Не вызывает сомнений тот факт, что на протяжении гляциальных периодов соболь сохранялся в рефугиуме на юге Дальнего Востока. Впервые предположение о расселении отсюда соболя после последнего гляциального максимума было сформировано Абрамовым К.Г. (1967), и позже подтверждено другими исследователями – на основании распределения гаплотипов мтДНК в популяциях соболя восточной части ареала (Inoue et al., 2010; Sato et al., 2011; Li B. et al., 2013). Ряд исследователей предполагал, что соболь сформировался как вид именно в условиях холодного климата Сибири и Дальнего Востока (Абрамов, 1967; Бакеев и др. 2003; Монахов, 2006).

Вместе с тем, в последнее время высказываются предположения о существовании и другого – западного – рефугиума. Так, Рожнов В.В. с соавторами (2013) предположил, что высокое по сравнению с другими популяциями разнообразие линий мтДНК соболя Южного Урала может свидетельствовать о древности и устойчивости этой популяции. Представляется, что сохранение таежного ядра на территории Южного Урала с плейстоцена (Пидопличко, 1954; Кузьмина, 1966) могло в значительной мере способствовать сохранению вида, сформировавшегося в северной части Евразии (Рожнов и др., 2013). В пользу этого предположения говорят и результаты палеоботанических реконструкций (Гричук, Борисова, 2010). Ряд филогеографических исследований показал наличие северных рефугиумов у различных видов, например, бурого медведя (*Ursus arctos* L.), ласки (*Mustela nivalis* L.) и др. (Saarma et al., 2007; Valdiosera et al., 2007; McDevitt et al., 2012). Что касается исторического

(голоценового) времени, мнения исследователей о динамике ареала *M. zibellina* расходятся. Одни считают, что соболь, наряду с Северо-Восточной, проникал и в Западную Европу (Юргенсон, 1947; Юргенсон, 1956; Кириков, 1966), другие (Павлинин, 1963; Кузьмина, 1966) оспаривают это мнение.

Современный ареал *M. zibellina* занимает обширную территорию от Уральского хребта до дальневосточного побережья Тихого океана, включая некоторые острова. Соболь встречается в России, Китае, Монголии, Северной Корее, Казахстане и Японии (Бажанов, 1943; Кузнецов, 1948; Тимофеев, Надеев, 1955; Афанасьев, 1960; Buskirk et al., 1994; Proulx et al., 2005). Северная граница ареала проходит по границе таежной зоны Сибири. С западной стороны ареал ограничен западным склоном Уральского хребта, где перекрывается с ареалом лесной куницы (Гептнер и др., 1967; Bakeyev, Sinitsyn, 1994; Grakov, 1994). На юге граница ареала пролегает немного южнее государственной границы Российской Федерации вдоль Алтайской и Саянской горных систем, достигая 55° широты в Западной Сибири и 42° широты в Восточной Азии. На востоке материковая часть ареала ограничена восточным побережьем Сибири, а за его пределами также простирается на некоторые острова Тихого океана, включая о. Сахалин и о. Итуруп (Гептнер и др., 1967; Proulx et al., 2004). Общая площадь обитания соболя в России составляет порядка 7 млн. км² (Bakeyev, Sinitsyn, 1994).

В Монголии соболь обитает на северо-западном хребте монгольской части Алтайской горной области, а также населяет окрестности озера Хубсугул (Гептнер и др., 1967, Clark et al., 2006), которое граничит с бореальными лесами Забайкалья, где добываются наиболее ценные по окраске шкурки *M. zibellina* (Сабанеев, 1875; Огнев, 1931). В восточном Казахстане соболь обитает в бассейнах р. Бухтарма и р. Уба (Тимофеев, Надеев, 1955; Гептнер и др., 1967; Терновский, 1977; Монахов, Бакеев, 1981; Лобачев, Афанасьев, 1982).

В Китае населяет район Синьцзянь-Уйгур (Xinjiang Uygur) (Zhu et al., 2011). В северо-восточном направлении ареал ограничивается горами Большого Хингана в провинции Хейлунцзян и Внутренней Монголии. В горах Малого Хингана (Xiaoxinganling) в восточной части Хейлунцзян (Heilongjiang) присутствие *M.*

zibellina фактически не подтверждено, но предполагается (Ma, Xu, 1994; Sheng et al., 1999). Помимо этого, соболь населяет горы Чанбайшань (корейское название – Пэктусан) на границе КНР и КНДР. Ранее предполагалось, что соболь обитает на всем Корейском полуострове (Бобринский и др., 1944; Гептнер и др., 1967; Anderson, 1970), однако позже было показано, что *M. zibellina* встречается в провинции Северный Хамген в КНДР, но не южнее (Won, Smith, 1999). На японском архипелаге соболь населяет исключительно о. Хоккайдо (Anderson 1970; Hosoda et al., 1997; Proulx et al. 2004).

По всему своему ареалу соболь использует широкий высотный диапазон, зависящий в любой конкретной местности от распределения лесной растительности. Так в бассейне р. Оби соболь обитает на высотах 20-200 м над уровнем моря, на Северном Урале – в пределах 200-650 м. В Алтайской и Саянской горных системах соболь населяет леса, находящиеся в 350-1100 м и в 900-2100 м над уровнем моря соответственно. На Баргузинском хребте и хребте Черского обитает на высоте 600-1600 м, а на Верхоянском хребте достигает 2100-2200 м над уровнем моря.

1.1.3. Внутривидовая структура и географическая изменчивость соболя

Соболь относится к отряду Carnivora (хищные), семейству Mustelidae (куны), род *Martes* (куницы). Помимо соболя, к роду *Martes* относятся 7 существующих в настоящее время видов (Anderson, 1970; Wozencraft, 2005). Внутривидовой структуре и изменчивости соболя по морфологическим признакам посвящено большое количество исследовательских работ. Обладающий значительной морфологической изменчивостью, соболь имеет сложную внутривидовую структуру, представлен несколькими подвидами (также исторически называемых кряжами), количество и сам факт выделения которых являются объектами научных дискуссий (Павлинов, Россолимо, 1979).

Несмотря на значительное количество работ, посвященных вопросам таксономической и морфологической структуры соболя, исследования

современной таксономической структуры вида затруднены из-за высокого уровня полиморфизма на протяжении всего ареала, а также многочисленных интродукционных мероприятий XX века (Гептнер и др., 1967; Монахов, Бакеев, 1981; Larivière, Jennings, 2009). Подвидовая систематика соболя, существующая в настоящее время, разрабатывалась в основном С. И. Огневым, Б. А. Кузнецовым, В. В. Тимофеевым и В. Н. Надеевым (Ognev, 1925; Огнев, 1931; Кузнецов, 1948; Тимофеев, Надеев, 1955). Авторы более поздних исследований преимущественно повторяли выводы предыдущих работ (Бобринский и др., 1944; Новиков, 1956; Гептнер и др., 1967). Данные о количестве выделяемых подвидов также разнятся: встречаются упоминания от 2 (Бируля, 1922) до 30 (Larivière, Jennings, 2009) подвидов соболя, в т. ч. 4 – у Монахова (1976), 7 – у Аристова и Барышникова (2001), а также Павлинова и Россолимо (1979), 17 – у Гептнера с соавторами (1967), а также Wozencraft (2005).

Следует заметить, что предложенные подвидовые системы отражали главным образом охото- и товароведческие представления о кряжах, а не существующие таксоны. Неоднократно отмечалась необходимость ревизии подвидовой таксономии соболя (Гептнер и др., 1967; Монахов, 1976; Павлинов, Россолимо, 1979), предпринимались попытки уточнения подвидовой структуры (Nosoda et al., 1997; Балмышева, Соловенчук, 1999; Монахов, 2001; Monakhov, Ranyuk, 2010).

Wozencraft (2005) выделял следующие 17 подвидов: *M. z. zibellina* (Linnaeus, 1758); *M. z. angarensis*, *M. z. ilimpiensis*, *M. z. obscura*, *M. z. tomensis* (Тимофеев, Надеев, 1955); *M. z. arsenjevi*, *M. z. schantaricus* (Бобринский и др., 1944); *M. z. averini* (Бажанов, 1943); *M. z. altaica* (Юргенсон, 1947); *M. z. brachyura* (Temminck, 1844); *M. z. jakutensis* (Новиков, 1956); *M. z. kamtschadalica* (Бируля, 1918); *M. z. linkouensis* (Ma, Wu, 1981); *M. z. princeps* (Бируля, 1922); *M. z. sahalinensis*, *M. z. sajanensis*, *M. z. yeniseensis* (Ognev, 1925); *M. z. tungussensis* (Кузнецов, 1941).

Что касается исследований морфологической структуры популяций соболя, наиболее известные из них были опубликованы более 30 лет назад (Монахов, 1976; Павлинов, Россолимо, 1979). Более или менее подробно изменчивость

морфологических признаков соболя описана в ряде работ (Ognev, 1925; Кузнецов, 1941; Еремеева, 1952; Тимофеев, Надеев, 1955; Тавровский, 1958; Монахов, 1976), которые показали значительные фенотипические различия между географическими популяциями из разных климатических зон. Значительная изменчивость морфологических признаков у соболя (размеров тела, окраски и качеств меха) коррелирует с географическими координатами: в направлении с запада на восток наблюдается уменьшение размеров тела и постепенное затемнение окраски (Тимофеев, Надеев, 1955; Монахов, Бакеев, 1981; Монахов, 2006). Помимо этого, популяции со светлым окрасом сформировались также на севере ареала и в областях с неблагоприятными зимними климатическими условиями (Доппельмаир, 1926; Пономарев, 1938, 1944; Крючков, 1971). Установлено, что самые темноокрашенные животные населяют Прибайкалье, Якутию и Приамурье, а самые светлоокрашенные – Приуралье. Наиболее крупные же соболя населяют Урал, Алтай и Камчатку, а наименее крупные – бассейн р. Уссури и р. Амур (Тимофеев, Надеев, 1955; Монахов, 1976; Монахов, Бакеев, 1981; Монахов, 2006). Вариативность окраски часто описывается в соответствии с охотоведческой традицией следующими названиями от светлого к темному: “головка”, “подголовка”, “воротовой”, и “меховой” (Гептнер и др., 1967; Тавровский, 1971).

Соответствие изменчивости морфологических признаков соболя географическому положению показал Н. Н. Бакеев (1976), описав потемнение окраски меха у соболя с запада на восток. Г. И. Монахов (1976) соотнес данные географического положения 27 выборок соболя с данными краниальных промеров и окраски (использовался средний балл окраски по К. М. Еремеевой (1952) и рассчитывалось значение среднего арифметического для 18 краниальных промеров). Он установил увеличение размеров и осветление окраски с юга на север, и в меридиональном направлении.

Позже изменчивость краниальных признаков в зависимости от географии и климатических условий исследовали И. Я. Павлинов и О. Л. Россолимо (1979). Они выявили факторы, в наибольшей степени влияющие на географическую

изменчивость размеров черепа соболя, среди которых средняя температура января, среднегодовое количество осадков, а также их совместное воздействие, а также ввели термин «поликлинальность» для описания неоднородности признаков в некоторых областях ареала.

В 2015 Монахов соотнес средневыборочные характеристики по нескольким признакам (размер черепа, окраска меха и краниальный фен) с географическими координатами и различными климатическими факторами (среднегодовой температурой воздуха, высотой местности над уровнем моря) для 57 выборок из популяций российской части ареала соболя. Было установлено, что в популяциях соболя существуют значительные прямые и обратные связи морфологических характеристик с факторами среды. Был показан градиентный характер этих взаимосвязей, в частности увеличение размеров черепа и осветление окраски меха со значением географической широты, уменьшение размеров черепа и потемнение меха со значением географической долготы. Было сформировано предположение о соответствии наблюдаемой картины изменчивости признаков процессу формирования морфологического облика популяций в ходе постгляциальной радиации (Монахов, 2015). Это предположение согласуется с предыдущими данными об изменчивости окраски меха у соболя: значительном сокращении по сравнению с Прибайкальем и Приамурьем темноокрашенных особей на краях ареала (особенно в западной его части) (Кузнецов, 1941; Тимофеев, Надеев, 1955; Гептнер и др., 1967 и др.), и может быть объясняться различным направлением естественного отбора в центре ареала и на его краях, где преимущество получают светлоокрашенные особи (Павлинин, Шварц, 1961).

В целом, картина изменчивости фенотипа *M. zibellina* согласуется с данными, полученными для других видов (напр., Россолимо, 1979) и отражает макроклинальные тенденции, соответствующие климатическому градиенту. Это особенность взаимодействия со средой видов (млекопитающих), лишенных экологических защитных адаптаций (Павлинов, Россолимо, 1979)

1.1.4. Динамика ареала в XVIII-XX вв и мероприятия по реинтродукции

Промысловое освоение популяций соболя, начиная с XVII века, вызвало значительные изменения в динамике его ареала. Естественные процессы были сильно искажены антропогенным воздействием, а численность соболя начала быстро снижаться. Промысел соболя начался с Западной Сибири, и уже к концу XIX века здесь сохранились лишь отдельные небольшие очаги. Высокая интенсивность промысла привела к нарушению географической целостности большей части ареала и катастрофическому снижению численности вида. Ситуация усугублялась обширными пожарами в Сибири во второй половине XVIII – начале XIX вв. (Тимофеев, Надеев, 1955). К XX веку на фоне общего сокращения численности соболя, усилилось влияние последствий индустриализации: строительство Транссибирской магистрали, рост народонаселения, рост спроса на соболиный мех и использование при отлове более совершенных орудий. Все вышеописанное привело к тому, что к началу XX века от прежде непрерывного огромного ареала соболя сохранились лишь небольшие изолированные друг от друга очаги, а сам вид оказался на грани уничтожения.

Освоение пушных ресурсов началось, как уже упоминалось, в Западной Сибири, одним из первых районов промысла стала Тюменская область, откуда в сезон поступало более тысячи шкурок (Кириков, 1966). Такая интенсивность не могла не привести к катастрофическому снижению численности вида в этом районе (Раевский, 1947). Аналогичная картина сложилась в Новосибирской области, где в конце XVII в ареал соболя занимал более 6 млн га (Телепнев, 1998), а к 1913 г. уменьшился в четыре раза. К 1920-м годам соболь в этой области полностью исчез и появился только в 1962 г. в результате естественных миграционных процессов. Практически полное исчезновение вида произошло не только в Западной Сибири, но также и в районах сибирского Крайнего Севера (Тимофеев, Надеев, 1955; Монахов, Бакеев, 1981; Зырянов, 2009) и горной системы Сихотэ-Алинь (Абрамов, 1967). Небольшие по численности популяции

сохранились в Центральной и южной Сибири, в Саянах и на Алтае. (Тимофеев, Надеев, 1955; Монахов, Бакеев, 1981). Влиянием человека оказалась не затронута лишь популяция полуострова Камчатка, где сохранилась как основная предковая популяция (Монахов, Бакеев, 1981).

Восстановление ареала соболя началось с 1930-х годов, когда был установлен государственный запрет на добычу соболя, а также принят ряд иных мер по восстановлению численности. В их числе создание заповедников и реализация программы реинтродукции, в процессе которой с 1930 г по 1962 г было выпущено около 20 тыс. особей (Павлов и др., 1973; Каштанов, Лазебный, 2011). Масштабные интродукционные мероприятия сыграли огромную роль в восстановлении численности соболя, а их успех был в значительной степени обусловлен тщательной оценкой мест выпуска, начиная с анализа кормовых ресурсов и заканчивая оценкой гнездовых условий и возможной конкуренции (Тимофеев, Надеев, 1955; Гусев, 1971; Монахов, Бакеев, 1981).

Основным регионом-донором при отлове особей для расселения стало Прибайкалье, поскольку здесь (в средней части Восточной Сибири) процесс восстановления ареала и численности соболя происходил наиболее интенсивно (с 1935 по 1940 гг. площадь заселения увеличилась в 3 раза). На Баргузинском хребте, в бассейне р. Киренги, на Патомском нагорье сформировались крупные очаги обитания соболя с высокой плотностью заселения. Искусственные выпуски в Читинской области и южных районах Якутии (4750 особей) позволили воссоздать на базе сохранившихся естественных очагов популяцию, в которой ежегодно добывались звери для дальнейшего расселения (Павлов и др., 1973). Всего из северо-восточного и западного Прибайкалья было взято более 60% особей. Помимо этого, около 22 % соболей было изъято из популяции в верховьях р. Бурен и 2% – из Камчатской популяции. Остальные особи отлавливались в тех районах, где ранее уже проводились выпуски баргузинских или других соболей (Бакеев, Бакеев, 1973). Всего по сведениям (Павлов и др., 1973) в пустующие районы в 1940–1959 гг. было завезено 3648 соболей из пяти основных районов отлова: низовья р. Витим (1229), Баргузинский хребет (797), хребет Хамар-Дабан

(1002), верховья реки Бурен (569), Камчатка (51). Известно также о единственной попытке использовать клеточных соболей для акклиматизации в Кемеровской области в 1987 г. (Дорофеев, Чалышев, 1989).

Для восстановления численности соболя в Приобье с 1940 по 1959 гг. было проведено 42 выпуска (3045 особей), преимущественно из Иркутской области и Бурятии (Павлов и др., 1973; Монахов, 2006). Три выпуска было произведено в бассейне р. Вах с 1952 по 1957 г., среди которых было 224 особи из Бурятии и 107 – из Иркутской области (низовья р. Витим). В тех же регионах отлавливали особей для выпусков на Северном Урале: в Свердловской и Пермской областях было выпущено 322 соболя. Всего объем выпусков от Урала до Дальнего Востока за весь период реинтродукционных работ составил почти 20 тыс. особей (Павлов и др., 1973).

Как уже упоминалось, соболь южной и юго-восточной Сибири имеет наиболее ценную темную окраску меха, поэтому в процессе реализации программы реинтродукции значительным успехом пользовались взгляды П. А. Мантейфеля (1934, 1941), считавшего возможным улучшить фенотипические качества других популяций путем переселения особей баргузинского подвида. Предпринимались попытки «усовершенствовать» таким образом популяции Томской области, Алтая, Урала (Топорков, Спангенберг, 1939; Денисов, 1941 и др.).

Неоднократно отмечалось, что при транслокациях млекопитающих зачастую возникают зоологические проблемы из-за вселения животных одного подвида в ареал другого (Граков, 1992). Так произошло и при массовых интродукциях соболя (Тимофеев, Надеев, 1955; Монахов, Бакеев, 1981; Монахов 1995; Монахов, 2006). В местах интродукций образовались новые популяции со своими морфологическими и экологическими особенностями. Так В. Г. Монахов с соавт. (2011) при исследовании размеров черепа девяти якутских популяций соболя обнаружили дифференциацию между автохтонными и интродуцированными группировками. Анализ последствий выпусков баргузинских соболей позволил установить, что потомки этих особей в Средней

Сибири и Приобье постепенно приобретали отличные от обоих (аборигенных и интродуцированных) популяций специфические черты (Павлинин, 1963; Монахов и др., 1976). Отмечалось, что данные о скорости формообразования у соболя сопоставимы с таковыми и для интродуцированных популяций других видов (Монахов, 1995)

На сегодняшний день численность соболя на российской части ареала не вызывает опасений: соболь занимает все пригодные территории, в том числе ранее не колонизированные. По данным международного пушно-мехового аукциона «Союзпушнина», добыча соболя в России (предложение в охотничий сезон 2021-2022 г составило 341202 животных, из которых 326789 заявлено как «баргузинский соболь»). Общая же численность популяции в России на 2021 г оценивается в 1,6 миллиона животных (данные ФГБУ «Федеральный центр развития охотничьего хозяйства»). Численность соболей в Китае оценивалась в 6000 особей в 1990-х годах (Ma, Xu, 1994) и 18 000 особей в 2010-х годах (Zhu et al., 2011). Популяция соболя в Монголии оценивалась по меньшей мере в 10 000 особей для Центрального горного хребта Хэнтэй в 1970-х годах (Clark et al., 2006). Оценки для Японии, Кореи или Казахстана отсутствуют; населенные части каждой из этих стран составляют лишь небольшую часть глобального ареала вида (Монахов, 2016)

В России, после критического спада численности, продолжавшегося до 1940-х годов, соболь охраняется в государственных природных заповедниках, национальных парках и заказниках. За пределами охраняемых территорий лицензионный промысел, добыча соболя в России строго регламентирована охотничьими квотами для каждого региона и ограничена 15 октября - 29 февраля. Основными районами охраны соболя являются 41 государственный природный заповедник общей площадью 164 960 км².

В Китае охота запрещена на всей территории площадью 215 678 км², где обитает этот вид (Zhu et al., 2011); вид относится к первой категории охраны. Он обитает в восьми национальных заповедниках общей площадью 8122 км² (Ma, Xu, 1994). В Монголии он классифицируется как уязвимый (Clark et al., 2006). В

Южной Кореи соболь классифицируется как находящийся под угрозой исчезновения (Won, Smith, 1999). В Японии (Хоккайдо) соболь охраняется с 1920 года (Murakami, Ohtaishi, 2000) и в настоящее время занесен в список находящихся под угрозой исчезновения (Murakami, 2009).

1.2. Популяционно-генетические исследования соболя и близкородственных видов

Развитие молекулярно-генетических методов значительно расширило возможности изучения генетических процессов в популяциях различных видов. Их использование позволяет существенно дополнить морфологические данные, решать множество задач прикладного и фундаментального характера. Молекулярно-генетические маркеры незаменимы при исследовании генетического разнообразия и генетической структуры, анализа генных потоков и установления филогенетических отношений, а также позволяют прояснить характер взаимоотношений симпатрических видов и идентификации особей в природных и фермерских популяциях.

Одним из наиболее удобных инструментов для исследования генетических процессов в популяциях являются микросателлитные локусы. Это короткие, не больше тысячи пар нуклеотидов, участки ядерной ДНК или ДНК органелл, содержащие большое количество tandemно повторяющихся пар нуклеотидов, где один «повтор» содержит, как правило, 2 – 6 пар нуклеотидов (Tautz, 1993). В задачи, решаемые с помощью анализа микросателлитных локусов, входит выявление генетической структуры внутри и между популяциями, выявление путей расселения видов, выяснения связей между популяциями и видами, оценки эффективной численности и генетического разнообразия популяций.

Микросателлиты получили широкое распространение в роли молекулярных маркеров в связи удобством их использования: применимость метода полимеразной цепной реакции, высокая воспроизводимость результатов, а также отсутствие необходимости большого количества ДНК для генотипирования, что дает возможность выделять ДНК из деградированного биологического материала

(Weber, May, 1989). Микросателлиты присутствуют во всех эукариотических организмах в большом количестве, и в настоящее время используются как в фундаментальных исследованиях (при изучении популяционно-генетических и эволюционных процессов, при анализе генетического сцепления), так и в прикладных (судебно-медицинская экспертиза, установление родственных связей, идентификация) (Степанов и др., 2011). Помимо этого, микросателлиты являются селективно нейтральными, за исключением локусов, тесно сцепленных с кодирующими участками ДНК, а также вследствие высокой скорости мутаций характеризуются высоким уровнем гетерозиготности и полиморфизма, что делает их очень удобным инструментом генетического анализа (Животовский, 2006).

Широкое применение получили микросателлиты при изучении популяционной генетики рода *Martes*. Разработано большое количество праймеров для амплификации микросателлитных локусов, для семейства куньих в целом и рода *Martes* в частности: «Ma» для *Martes americana*, «Gg» для росомахи (*Gulo gulo*) и «Tt» для американского барсука (*Taxidea taxus*) (Davis и Strobeck, 1998); «Mvis» для американской норки (*Mustela vison*) и «Mer» для горностая (*Mustela erminea*) (Fleming et al. (1999). Также разработаны праймеры для ильки (*Martes pennanti*) (Kyle et al., 2001), обыкновенного барсука (*Meles meles*) (Domingo-Roura, 2002). Эти работы легли в основу исследований популяционной структуры соответствующих видов. Для некоторых из этих локусов была показана эффективность использования для других видов куньих, например, лесной куницы (Kyle et al., 2003) и соболя (Каштанов и др., 2010).

1.2.1. Исследования семейства куньих на основе генетических маркеров

Представители семейства куньих, и в частности, рода куниц, считаются высококомобильными видами, о чем свидетельствуют низкие значения генетических дистанций при значительных географических расстояниях по сравнению с другими млекопитающими (Kyle, Strobeck, 2003).

Так Carr и Hicks (1997), а позже и Stone с соавт. (2002) при исследовании гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК американской куницы (*Martes americana*) установили, что в пределах Северной Америки существуют две клады куниц: широко распространенная *M. a. americana* и *M. a. caurina*, распространенная от юго-западной Аляски до Орегона и Вайоминга (в настоящее время *M. americana* и *M. caurina* признаются самостоятельными видами). В обоих исследованиях было обнаружено, что, за исключением популяций, составляющих в настоящее время вид *M. caurina*, популяция *M. americana* практически не имеет выраженной генетической структуры на всем протяжении исследуемой части ареала. Схожие результаты получил McGowan с соавт. (1999) при определении генетической структуры четырех популяций куниц Канады с использованием в качестве маркера случайно амплифицированной полиморфной ДНК (RAPD). Они обнаружили, что популяция о. Ньюфаундленд значительно отличается от трех популяций западной части Британской Колумбии и востока Скалистых гор, в то время как эти западные популяции были относительно генетически похожи друг на друга. Также исследование генетической структуры популяций американской куницы из провинции Юкон и Северо-Западных территорий Канады по микросателлитам (Kyle et al., 2000) показало, что, несмотря на огромные расстояния, разделяющие популяции, их дифференциация незначительна. При этом изоляция расстоянием на севере Канады при относительно однородном ландшафте прежде считалась основным фактором, определяющим разрыв в потоке генов в этом регионе. Аналогичным образом было подтверждено, что в североамериканской популяции росомы (*Gulo gulo*), для которых задокументировано расселение на большие расстояния, действительно наблюдается высокий уровень потока генов. При этом авторы установили постепенно увеличивающуюся генетическую структуру от центра к периферии в южном и восточном направлениях распространения (Kyle, Strobeck, 2002).

Отмечается, что причины высокого уровня генных потоков, наблюдаемых в этих исследованиях, остаются неясным, поскольку, как было показано ранее, миграция американских куниц ограничивается фрагментацией среды в их ареале:

безлесными участками и дорогами. Предполагается (Kyle, Strobeck 2003), что такие результаты могут объясняться высокой эффективной численностью популяций, замедляющей дрейф генов. Вместе с тем была поставлена под сомнение и предполагаемая специфичность среды обитания куниц (Bowman, Robitaille, 1997), и также было высказано предположение, что при достаточной эффективной численности популяции *M. americana* могут быть более устойчивы к антропогенным изменениям среды обитания (Mowat, Paetkau, 2002). То есть низкие уровни дифференциации могут быть вызваны высокими темпами миграции на короткие расстояния через относительно непрерывный ландшафт, как это было обнаружено для колумбийского суслика (*Spermophilus columbianus*) (Dobson, 1994).

В то же время для симпатрического американской кунице вида *Martes pennanti* (илька) была обнаружена высокая степень генетической дифференциации между популяциями в канадских провинциях (Kyle et al., 2001). Также S. M. Wisely с соавторами (2004) с помощью микросателлитного анализа обнаружили, что популяции ильки характеризуются высокой дифференциацией и ограниченным потоком генов в пределах ареала США. Отмечается, что это может быть следствием антропогенных изменений среды обитания. При этом снижение генетического разнообразия и высокая степень генетической дифференциации популяций в южной части Сьерра-Невады могут свидетельствовать об их уязвимости (вплоть до исчезновения) (Wisely et al., 2004). Vergara с соавторами (2015) отмечали, что современная генетическая структура лесной куницы в Европе характеризуется значительным паттерном изоляции расстоянием и дифференциацией популяций в направлении с северо-востока на юго-запад.

Исследования Т. N. Wasserman с соавт. (2010) показали, что поток генов между популяциями американской куницы (*Martes americana*) в северной части Скалистых гор (США) может определяться, в том числе, перепадами высот. Было обнаружено, что степень дифференциации популяций находится в зависимости от высотности и при этом мало зависит от географического расстояния в северо-западной части исследуемой области. Согласно модели, определенной в этой

работе, устойчивость потока генов оптимальна в районах с высоким зимним снежным покровом и влажными горными лесами. Аналогичные результаты были получены и для других видов. Например, R. A. Short Bull с соавт. (2011) также обнаружили, что только структура ландшафта существенно влияет на поток генов у американского черного медведя (*Ursus americanus*). Помимо этого, T. N. Wasserman с соавт. (2013) спрогнозировали потенциальное влияние глобальных климатических изменений на дифференциацию и генетическое разнообразие популяций американских куниц в Скалистых горах. Было показано, что в нынешних климатических условиях поток генов, ограничивается в первую очередь расстоянием, а структура ландшафта существенно не ограничивает поток генов. Прогнозируемое потепление климата существенно увеличит дифференциацию популяций куниц в западной и северо-западной частях района исследований, тогда как в высокогорных массивах, напротив, не приведет к фрагментации ареала.

В исследованиях зарубежных ученых значительное место занимает изучение влияния антропогенных факторов на генетическую структуру природных популяций. Установлено, что фрагментация среды обитания из-за развития городов, дорог и другой инфраструктуры, а также промыслового освоения лесных ресурсов, приводит к ослаблению интенсивности миграций и увеличению степени дифференциации популяций (Wilcove et al., 1986; Frankham et al., 2002). При этом отмечается возможное возникновение изолятов, для которых вследствие снижения потока генов характерны потеря генетической изменчивости, увеличение инбридинга и генетического дрейфа (Frankham et al., 2002).

В настоящее время накопилось достаточно работ, свидетельствующих о влиянии антропогенных ландшафтных структур на расселение видов, причем как снижающих поток генов, так и, наоборот, обеспечивающих связь. Было показано, что фрагментация среды обитания негативно влияет на природные популяции куниц (Broquet et al., 2006). Участки безлесной земли (природные или антропогенные) протяженностью более 5 км могут выступать в качестве полной

преграды для миграции куниц (Gibilisco et al., 1994). То же касается и автомобильных трасс (Robitaille, Aubry, 2000). Тем не менее, было замечено, что куницы могут использовать дренажные водопропускные трубы для пересечения дорог (например, Трансканадское шоссе, Clevenger et al., 2001).

В то же время исследования других видов североамериканских хищных с использованием микросателлитов показали, что куницы в той же среде менее генетически дифференцированы, чем бурые медведи (*Ursus arctos*, Paetkau et al., 1998), волки (*Canis lupus*, Roy et al., 1994) и ильки (Kyle et al., 2001), но имеют сходную картину генетической структуры с росомахами (*Gulo gulo*, Kyle, Strobeck, 2002) и рысями (*Lynx canadensis*, Schwartz et al. 2002).

При исследовании 13 выборок лесной куницы (*Martes martes*) на юге Франции также была обнаружена значительная генетическая дифференциация между ними (Mergey et al., 2017). Несмотря на то, что, по мнению ряда авторов, этот вид способен адаптироваться и нормально существовать в фрагментированных ландшафтах (Ruiz-González et al., 2015; Larroque et al. 2016), M. Mergey с соавт. (2017) установили, что модель изоляции расстоянием не поддерживается статистически после исключения влияния факторов ландшафта на дифференциацию. Они предположили, что такие антропогенные структуры как большие площади сельскохозяйственных угодий, транспортные системы или их комбинации, могут влиять на миграцию лесной куницы. Это подтверждает предыдущие работы, свидетельствующие о том, что лесная куница избегает открытых участков сельхоз назначения (Ruiz-González et al., 2015).

Также J. Larroque с соавт. (2016) в качестве основных факторов генетической дифференциации лесной куницы обнаружили, помимо высотных барьеров в горных ландшафтах, фрагментацию растительного покрова в местах сельскохозяйственного использования. Эти данные согласуются с выводами A. Ruiz-Gonzalez et al. (2015), которые описали существующую пространственную генетическую структуру лесной куницы как следствие совокупности факторов: изоляции расстоянием и естественных и искусственных ландшафтных барьеров для потока генов.

М. Mergey с соавторами (2017) также выделили несколько ландшафтных структур, которые могут совместно препятствовать расселению лесной куницы. В их числе судоходный канал, шоссе, высокоскоростная железнодорожная линия с ограждениями и дорога с интенсивным движением в этом районе. При этом единственной моделью в этом исследовании с высокой поддержкой была модель, определяющая водные пути в качестве основного фактора генетической дифференциации.

Отдельный интерес представляют исследования, рассматривающие различные модели при определении факторов, влияющих на дифференциацию куниц. В некоторых исследованиях отмечается, что поток генов популяций куниц в пределах их ареала лучше прогнозируется изоляцией расстоянием, чем ландшафтными эффектами (Kyle et al., 2000; Kyle, Strobeck, 2003; Broquet et al., 2006; Koen et al., 2012).

Установлено, что ландшафтные условия, которые влияют на поток генов между популяциями, могут отличаться от тех, которые влияют на локальные миграции внутри субпопуляций. Также исследования показали, что результаты, полученные в разных частях ареалов видов, не обязательно совпадают (Short Bull et al., 2011). С. М. Aylward с соавторами (2019) сравнивали региональный, субрегиональный и местный масштаб при оценке взаимосвязи между генетической дифференциацией популяций и характеристиками ландшафта на северо-востоке Соединенных Штатов. Было установлено, что на уровне региона поток генов обуславливался наличием лесного покрова, высотой над уровнем моря и степенью уклона. В субрегиональном и местном масштабах влияние факторов среды было специфичным для каждого конкретного участка и могло включать температуру, высотную поясность, почвенный покров и уклон. Отмечалось также, что наблюдаемые субпопуляции стали изолированными в конце XIX или начале XX вв и, вероятно, сохранялись в условиях изоляции и ограниченной численности в течение нескольких поколений (Aylward et al., 2019). Случайная потеря аллелей в изолированных реликтах может неравномерно увеличивать наблюдаемое генетическое расстояние между местными

популяциями в исследуемой области. Чуть позже С. М. Aylward с соавт. (2020) в своей работе также подтвердили, что география исследования, пространственный масштаб и метод моделирования могут давать разные результаты. При этом был использован иерархический подход для параметризации предсказательных моделей влияния ландшафтных условий на поток генов.

Одним из важнейших направлений исследований остается оценка последствий реинтродукции животных после снижения их численности до критического уровня. С. J. Kyle и С. Strobeck (2001) было обнаружено, что генетическое разнообразие в реинтродуцированных популяциях ильки (*M. pennanti*) несколько ниже, чем в соседних коренных популяциях. Кроме того, эти популяции характеризовались гораздо большей генетической дифференциацией, чем популяции двух других близкородственных видов: американских куниц (Kyle et al., 2000) и росомах (Kyle, Strobeck, 2001). Кроме того, было обнаружено, что реинтродуцированные популяции имеют несколько сниженный уровень генетической изменчивости по сравнению с нативными популяциями. (Kyle, Strobeck, 2001).

Было выполнено исследование демографической структуры и генетической изменчивости реинтродуцированной популяции американской куницы в штате Мичиган, США (Swanson et al., 2006). При этом для интродукции использовались животные из Канады. В результате работы был обнаружен более высокий уровень аллельного разнообразия реинтродуцированной популяции Мичигана, чем во всех канадских популяциях (Kyle, Strobeck, 2003). Предположительно, это объясняется влиянием аллелей двух особей, привезенных из Британской Колумбии, а также особей, оставшихся от изначальной популяции Мичигана. Также отмечается возможность влияния на разнообразие размеров выборок для реинтродукции и несколько этапов этого процесса. Несмотря на ожидания, различия в уровне гетерозиготности не обнаружили между популяцией Мичигана и канадскими популяциями (Kyle, Strobeck, 2003).

Также проводятся исследования возможности дифференциации видов *Martes* на базе микросателлитных маркеров и поиск конкретных маркеров для

этого. Так при анализе 22 образцов и 36 образцов *Martes martes* и *Martes foina* (соответственно) было установлено, что полиморфизм локуса *Mel10* можно применять для дифференциации этих видов (Domingo-Roura, 2002). Также в Великобритании микросателлитный анализ позволил прояснить вопросы возможной гибридизации американской и лесной куниц (Kyle et al., 2003). Пищулиной С. Л. (2013) была выполнена работа по выявлению межвидовых гибридов соболя и лесной куницы в зоне симпатрии с помощью анализа микросателлитных локусов.

Помимо этого, анализ микросателлитных локусов используется в работах по прояснению генетического происхождения (идентификации). Известны подобные работы для русского волка (Aspi et al., 2009), норки (Michaux et al., 2005), хорька (Pertoldi et al., 2006). Кроме того, исследования генетической структуры популяций соболя на основе анализа микросателлитных локусов описан в ряде работ (Murakami, Ohtaishi, 2000; Каштанов С.Н. и др., 2015; Zhu et al., 2017).

1.2.2. Исследования молекулярно-генетической изменчивости соболя

Соболь (*Martes zibellina*) занимает огромный непрерывный ареал в пределах таежной зоны на территории Евразии, его изменчивость по морфологическим признакам значительна (Каштанов, 2006). Однако в то время как морфологической изменчивости соболя посвящено достаточно большое число работ, исследования в области молекулярно-генетической изменчивости остаются ограниченными. Первые работы, посвященные молекулярно-генетической изменчивости соболя, появились более двух десятилетий назад, и рассматривали в основном филогеографические взаимоотношения соболя с другими видами *Martes* на основе изменчивости гена цитохрома b (*cytb*). В частности, наиболее активно исследовались взаимоотношения японской куницы (*Martes melampus*) и соболя (*Martes zibellina*) японского архипелага (Nosoda et al., 1999; Murakami et al., 2004; Sato et al., 2009; Inoue et al., 2010). Исследование последовательностей цитохрома b митохондриальной ДНК (мтДНК) у видов семейства Mustelidae, населяющих японские острова, показало, что их различия между *M. melampus* и *M. zibellina* в

целом меньше, чем межвидовые отличия других исследуемых видов (Masuda, Yoshida, 1994). Также было установлено, что изменчивость полной последовательности цитохрома *b* *M. zibellina*, населяющего о. Хоккайдо ниже, чем у *M. melampus* с о-вов Хонсю, Сикоку и Кюсю, при этом отмечалось, что корреляция между генетическими дистанциями и географическим расстоянием популяций в пределах каждого из островов отсутствует (Kurose et al., 1999). Чуть позже на основе анализа изменчивости *cytb* был установлен порядок филиации в пределах родов *Martes* и *Mustela*, показавший, что формирование вида *Martes zibellina* произошло около миллиона лет назад одним из последних среди кунных (наряду с *Martes martes* и *Martes melampus*) (Hosoda et al., 2000).

Были также предприняты попытки установить наличие гибридизации между этими двумя видами. Т. Murakami с соавторами (2004) на основе кластерного анализа последовательностей мтДНК соболя и японской куницы о. Хоккайдо выявил наличие двух кластеров, в пределах каждого из которых встречались как гаплотипы *M. zibellina*, так и гаплотипы *M. melampus*. Авторы предположили, что одним из объяснений этого результата может быть гибридизация между *M. zibellina* и *M. melampus*, однако также не исключались сходная гетероплазмия мт-ДНК и наличие ошибок генотипирования (Murakami et al., 2004). Позже Т. Inoue с соавторами на основе анализа последовательности D-петли опровергли наличие гибридизации этих видов (Inoue et al., 2010). Также ими была показана слабая степень дифференциации между островной (о. Хоккайдо) и материковыми популяциями соболя и высказано предположение, что соболь заселил японские острова примерно 16 тыс. лет назад, после последнего оледенения (Inoue et al., 2010).

Отдельно стоит отметить постепенное расширение используемых в исследованиях ДНК-маркеров. Исследование филогенетических отношений *Mustelidae* и рода *Martes*, позволило определить наиболее подходящие для реконструкции филогенеза гены (Koenfli et al., 2008). Помимо гена цитохрома *b* анализировались последовательности 21 гена ядерной ДНК. Результаты в отношении рода *Martes* не показали расхождений с полученными при анализе *cytb*

длиной 402 пн и точно соответствовали результатам Т. Hosoda с соавт. (2000). Вместе с тем было установлено, что ген *cytb*, подходящий для исследований на уровне рода, неэффективен при анализе внутривидовой структуры. Так при изучении островной популяции соболя ген *cytb* характеризовался низким уровнем полиморфизма, было установлено лишь несколько нуклеотидных замен (Sato et al., 2009). Имеются также сведения, что фрагменты *cytb* у *Martes zibellina* могут присутствовать не только в митохондриальном, но и в ядерном геноме, и являться источником ошибок (Murakami et al., 2004). Наиболее информативной с точки зрения внутривидового филогенетического анализа оказалась последовательность Д-петли (*D-loop*) митохондриального генома (Sato et al., 2009).

В то же время начали проводиться исследования материковых популяций соболя, первыми из которых были работы, охватывающие небольшие выборки восточной части ареала (Hosoda et al., 1999; Inoue et al., 2010; Балмышева, Соловенчук, 1999). При анализе мтДНК соболя из популяций Магаданской области была установлена высокая степень полиморфизма гена цитохрома *b*. Было установлено, что общее разнообразие митохондриальных линий соболя может быть описано по крайней мере тремя гаплотипами (Балмышева, Соловенчук, 1999). В продолжение этого исследования была также установлена достаточно высокая степень дифференциации популяций в Магаданской области, что, по предположению авторов, может обуславливаться историей их формирования путем интродукции соболей из Камчатки и Хабаровского края (Петровская, 2007). При этом по разным оценкам, аборигенные и интродуцированные митохондриальные линии разошлись друг от друга в течение позднего плейстоцена (Sato et al., 2011; Li et al., 2013).

Несколько позже появились работы, охватывающие значительную часть материкового ареала соболя. Так при анализе изменчивости Д-петли мтДНК было идентифицировано 2 основных гаплогруппы среди выборок соболя из природных популяций, охватывающих большую часть ареала (Андрианов и др., 2012). Однако, позже, при анализе, включающем также данные предыдущего исследования, отмечалось, что, несмотря на выделение двух гаплогрупп при

построении медианной сети, статистическая поддержка такого разделения отсутствовала (Рожнов и др., 2013). Помимо этого, анализ изменчивости контрольного региона мтДНК выборок соболя, охватывающих большую часть ареала, позволил установить высокую степень разнообразия в популяциях Урала и Дальнего Востока (Рожнов и др., 2013). Это легло в основу предположения о возможном существовании рефугиумов на этих территориях в течение ледниковых периодов (Sato et al., 2011; Рожнов и др., 2013; Li et al., 2013). Напротив, популяция п-ова Камчатка характеризовалась сниженным уровнем генетического разнообразия, по сравнению с континентальными популяциями. Помимо этого, в ней обнаружена только одна из 3-х основных линий мтДНК (Петровская, 2007; Рожнов и др., 2013). Это наблюдение согласуется с результатами Малярчука с соавт. (2010), которые установили в своей работе, что камчатская популяция состоит почти исключительно из одной доминантной линии. Аналогичным образом, более низкое генетическое разнообразие наблюдалось в популяции японского о. Хоккайдо (Sato et al., 2011). Позже к таким же выводам пришел G. Kinoshita с соавт. (2015) при исследовании гена 2 субъединицы НАДФ-дегидрогеназы (*ND2*).

При изучении генетической изменчивости соболя Западной Сибири были описаны гаплотипы мтДНК разных подвидов соболя (Жигилева и др., 2014). Было установлено, что гаплотипы соболя восточного подвида *M. z. princeps*, интродуцированного в XX в., оказались редки в современном генофонде соболя Западной Сибири, в то время как разнообразие гаплотипов было на высоком уровне. Было высказано предположение, что это связано с интрогрессивной гибридизацией между соболем *M. zibellina* и лесной куницей *M. martes* (Жигилева и др., 2014).

Исследование генетической изменчивости семи континентальных популяций по микросателлитным маркерам позволило установить, что популяции находятся в состоянии генетического равновесия. Было показано, что три выборки Центральной Сибири характеризуются низкой дифференциацией между собой, обусловленной влиянием естественных миграций, в то время как

популяции, находящиеся на краях ареала – максимальной (Каштанов и др., 2015). Предполагается, что центральносибирские популяции формировались на базе генофондов рефугиальных районов, одним из которых было Приморье, уже после окончания ледниковой эпохи (Абрамов, 1967; Каштанов и др., 2015). Отмечается также, что популяция полуострова Камчатка обособлена и существует как самостоятельная филогенетическая группа (Каштанов и др., 2015). Предыдущие исследования также сообщали о более низкой генетической изменчивости в популяциях Камчатки и Хоккайдо по сравнению с другими континентальными популяциями (Петровская, 2007; Inoue et al., 2010; Малярчук и др., 2010; Sato et al., 2011; Рожнов и др., 2013).

После публикации полной последовательности митохондриального генома соболя (NC_011579) длиной 16523 п.н. (Xu et al., 2012) на основе полных сиквенсов мтДНК было построено филогенетическое древо трех подвидов соболя на северо-востоке Китая, а также других 10 видов куньих (Hua et al., 2017), показавшее, что исследуемые подвиды соболя (*M. z. linkouensis*, *M. z. princeps*, *M. z. hamgyenensis*) были в основном генетически сходны. Помимо этого, было установлено, что росомаха (*Gulo gulo*) более близок к другим видам рода *Martes*, чем *Martes pennanti*, что совпадает с результатами предыдущих исследований (Masuda, Yoshida, 1994; Sato et al., 2003). Позже на основе полной последовательности мтДНК был выполнен анализ филогеографии и внутривидовой структуры соболя России, Монголии и Китая, который показал, что у соболя отсутствует филогеографическая структура по всей Евразии, за исключением частично монофилетической линии в горах Чанбайшань (Маньчжуро-Корейская горная система) (*M. z. hamgyenensis*) и на полуострове Камчатка (*M. z. kamtschadalica*). Предполагается, что это может быть результатом таких факторов как антропогенная транслокация и значительные миграционные способности вида (Li et al., 2021). Высокая миграционная активность соболя также подтверждается прямым мечением животных (Черников, 2006) и предположительно приводит к отсутствию выраженной пространственной генетической структуры популяции, определяемой с помощью анализа мтДНК.

Установлена также тенденция к снижению генетического разнообразия от центра ареала к периферии (Li et al., 2021).

Отдельные работы были посвящены генетической структуре популяций соболя, населяющих зону симпатрии с другим видом *Martes* – лесной куницей (*M. martes*). На основе анализа участка контрольного региона мтДНК было показано, что несмотря на высокий уровень различий между видоспецифичными линиями мтДНК в симпатрических популяциях этих видов (Северный Урал), в целом индивидуальные нуклеотидные последовательности не коррелируют с видовой принадлежностью, что свидетельствует о высоком уровне взаимной интрогрессии митохондриального генома у этих видов (Рожнов и др., 2010). Чуть позже было выполнено успешное разграничение соболя и куницы и обнаружение их межвидовых гибридов с помощью микросателлитного анализа 10 локусов (Пищулина, 2013).

Также в последнее десятилетие активно ведутся работы по исследованию генетической структуры не только природных, но и клеточных форм соболя (Каштанов и др., 2010; Андрианов и др., 2012). В связи с проблемой сохранения высокоценных и исчезающих видов и пород с ограниченной численностью и закрытой системой воспроизводства молекулярный анализ часто применяют как дополнительный инструмент при построении плана племенной работы, что позволяет наиболее рационально использовать генетические ресурсы популяции. Микросателлитный анализ в фермерских популяциях предполагает, как правило, два подхода. Первый состоит из практических задач, решаемых с помощью анализа – это установление достоверности происхождения особей, отбор желательных генотипов, оценка аллельного разнообразия для дальнейшего подбора. Второй заключается в общей генетической оценке популяций с целью выявления общего генетического разнообразия, оценки эффективной численности популяции, а также оценке интенсивности селекционного процесса.

При анализе изменчивости D-петли мтДНК была установлена общность материнского генома и незначительные различия двух domestikированных популяций соболя: «Русский соболь» и «АО Салтыковский» (Каштанов и др.,

2018a). Это подтверждается и анализом по высокополиморфным микросателлитным маркерам: генетическая дифференциация двух рассматриваемых популяций, несмотря на почти 100 лет искусственного отбора, оказалась невысокой. Это может свидетельствовать о параллельности процессов, влияющих на генетическую структуру данных популяций (Каштанов и др., 2011). Помимо этого, было установлено, что в сравнении с животными природных популяций Якутии и Амурского бассейна генетическая изменчивость разводимого на фермах соболя значительно ниже (Каштанов и др., 2016).

В последнее время появляются также работы, рассматривающие, помимо селективно-нейтральных маркеров, полиморфизм кодирующих последовательностей яДНК (Koenfli et al., 2008; Nishita et al., 2018). Было идентифицировано 16 аллелей *DRB*, а также восемь псевдогенных последовательностей, что соответствует таковому у других ранее проанализированных видов куньих (Nishita et al., 2018). При этом различные филогенетические анализы, например, основанные на унаследованных от отца генах *SRY* и *ZFY*, гене митохондриального цитохрома *b*, а также аутосомных и X-сцепленных генах, показали различные взаимосвязи между подсемействами куньих (Koenfli et al., 2008). Также в 2020 г была опубликована первая сборка полного генома соболя (Liu et al., 2020).

Стоит отметить, что краевые популяции соболя остаются практически неизученными. Некоторые исследования рассматривают генетическую структуру отдельных популяций восточного (Sato et al., 2011; Петровская, 2007) и западного (Рожнов и др., 2010; Пищулина, 2013; Каштанов и др., 2015) краев, однако молекулярно-генетическая изменчивость популяций, населяющих юг ареала, остается неизученной.

1.3. Доместицированные популяции соболя

Мех соболя – один из наиболее дорогих среди всех видов пушных зверей, и спрос на него остается стабильно высоким на международных аукционах. При этом соболь остается одним из видов пушных зверей, шкурки которого

поставляются не только со звероферм, но и из природных популяций. Длительное время монополистом в области поставок клеточной пушнины соболя оставалась Россия, на территории которой имеется 8 звероводческих хозяйств, разводящих соболя. Однако на сегодняшний день в странах-лидерах по производству клеточной пушнины (Дания, Финляндия и Китай) соболиные фермы также существуют.

1.3.1. История создания фермерских популяций

История промышленного соболеводства началась в двадцатых годах XX века, и первоначально выступала в качестве одной из мер по сохранению природных популяций соболя. Разведение соболей в неволе первое время осложнялось отсутствием достаточных знаний репродуктивного процесса, в частности – длительной диапаузы при эмбриональном развитии. С 1926 г. под руководством П. А. Мантейфеля на базе Московского зоопарка, а также под руководством Н. И. Дергунова на станции юных натуралистов велась работа по изучению биологии соболя, в результате которой были прояснены особенности репродукции соболя (гон в летний период и наличие диапаузы) (Мантейфель, 1928). Именно эти результаты позволили в апреле 1929 года Мантейфелем и К. Туомайненом получить первый приплод от соболей в искусственной среде и начать разведение соболей в условиях зверохозяйства. К моменту открытия в 1928 году первой соболиной фермы на базе з/с «Пушкинский» (сегодня носит название «Русский соболь») уже были разработаны основы технологии разведения других видов пушных зверей, лисиц и песцов, начинала разрабатываться схема для норок и куниц.

В 1928 г в подмосковный зверосовхоз «Пушкинский» была завезена первая партия диких соболей численностью около 100 особей. Среди животных, составлявших эту группу, оказались представители 9 природных популяций, в т. ч. амурского, енисейского, минусинского, алтайского и тобольского кряжей (Куличков, Портнова, 1967; Снытко, 1972; Портнова, 1941). К 1930 г. численность соболя в «Пушкинском» выросла вдвое, однако основной рост поголовья был

обусловлен новыми завозами животных, отловленных в природных популяциях. К 1934 году численность стада соболей возросла в 5 раз и составила 256 самок и 207 самцов (Снытко, 1972).

С установлением стабильности в отношении получения приплода от соболей в условиях фермы была начата работа по совершенствованию экономически значимых признаков, в частности - улучшения окраски волосяного покрова. Для этого в 1935 г. в Баргузинском заповеднике были отловлены 13 самок и 22 самца, а спустя год – еще 35 и 36 самок и самцов соответственно для разведения в «Пушкинском». Помимо этого, в 1936 г. в «Пушкинский» пополнился поголовьем 3-х других соболиных ферм: туда были переведены все животные из «Повенецкого», «Байкальского» и «Сахалинского» зверохозяйств (Милованов, 2001). Так было сформировано стадо соболей на соболиной ферме «Пушкинского», состоящее из 549 самок и 480 самцов. Последний завоз сюда соболей, отловленных в географических популяциях, состоялся в 1991 г. и составлял 4 самца с Камчатки, три из которых стали родоначальниками новых линий (Каштанов, 2014).

После начала успешного разведения соболя в «Пушкинском» зверохозяйстве было принято решение о создании на базе поголовья «Пушкинского» новых стад в других зверосовхозах. Всего было создано 10 новых соболиных ферм, основой для которых стал молодняк «Пушкинской» популяции. На сегодняшний день функционируют 8 из них. Стоит отметить, что при ликвидации хозяйств, стада соболей сохранялись путем перевода их в другие хозяйства.

Первыми дочерними хозяйствами стали две сибирских зверофермы. Первая из них – «Красноярская» (1939 г.) – стала местом «Пушкинских» соболей во время войны. Вторая – з/с «Лесной» (1944 г., Алтайский край), популяция которого была сформирована дикими алтайскими соболями, зверями «Красноярского» и племенным материалом из «Пушкинского». После войны в европейской части СССР в 1949 г. был создан з/с «Бирюлинский» в Татарской АССР, а в 1948 г. – вторая подмосковная ферма «Салтыковский», для которой из

з/с «Раисино» было завезено 55 зверей, ранее изъятых из природных популяций. Позже около 120 животных, не затронутых селекцией, завезли из «Пушкинского», и впоследствии несколько раз завозили также и племенной молодняк. Следует отметить, что «Салтыковское» наряду с «Пушкинским» стало одним из наиболее успешных соболеводческих хозяйств. В «Салтыковском» были выведены 2 породы соболя («Салтыковская-1» и «Салтыковская Серебристая»), на базе одной из них («Салтыковская-1») были созданы несколько дочерних стад («Знаменское», «Совхоз Верхне-Пуровский», «Октябрьское», «Большереченское», «Восток» и др.)

Свидетельством успеха селекции соболей за прошедшие сто лет стала регистрация трех пород: «Черный соболь», созданная в з/с «Пушкинский» и утвержденная в 1969 г., «Салтыковская-1» и «Салтыковская Серебристая», созданные в з/с «Салтыковский» и утвержденные в 2007 г. в 2021 г. соответственно. Стоит отметить такую важную особенность современного соболеводства как существенно более низкая (в отличие от норководства) численность промышленных популяций по сравнению с природными (Каштанов, 2014). Это создает дефицит предложения на международных аукционах пушнины, который покрывается только промыслом природного соболя. Это означает, что, несмотря на создание соболиных ферм, природные популяции все еще находятся под воздействием антропогенного давления. А учитывая относительно недавнее катастрофическое снижение численности соболя в природе и колоссальные силы, которые были затрачены на ее восстановление, клеточному соболеводству необходимо уделять значительное внимание и продолжать развивать.

1.3.2. Этапы domestikации и особенности селекции соболя

Большое разнообразие зверей, задействованных при создании фермерских популяций, дало возможность уже на ранних этапах разведения соболя в доместцированной среде отбирать лучших животных. На то время основным приемом разведения было скрещивание животных, принадлежащих разным географическим популяциям (кряжам) (Портнова, 1941; Куличков, Портнова,

1967). За счет большого разнообразия исходного генофонда стало возможным выявить популяции, особи которых наиболее адаптированы к домашности. При этом главным направлением селекции было улучшение репродуктивных качеств. На получение стабильного ежегодного приплода и отработку технологии разведения у зоотехников «Пушкинского» ушло десять лет. За это время показатель выхода щенков на основную самку достиг 2. Это позволило перейти к селекции других экономически важных признаков, и в первую очередь – окраски.

Наиболее ценной с древних времен и до наших дней остается темная окраска меха, поэтому, как только вопрос репродуктивных способностей стал стоять не так остро, в з/с «Пушкинский» началась интенсивная селекция соболя на затемнение окраски. Шкурки соболя по этому признаку оценивались по уже существовавшей на тот момент для промыслового соболя товароведческой системе, в соответствии с которой все шкурки по окраске подразделялись на 7 типов от светлого к темному: «меховой», «воротовой нормальный», «воротовой темный», «подголовка нормальная», «подголовка высокая», «головка нормальная» и «головка высокая». Поскольку исходный материал не отличался высоким качеством меха, к тому же имел чересчур светлый окрас, к 1932 удалось получить лишь 4% зверей от всего стада с более или менее темной окраской, поэтому, как уже упоминалось, стадо было вновь пополнено дикими соболями баргузинского кряжа. За счет их использования удалось к 1936 г. достичь 30% темноокрашенных животных в стаде, а в 1940 г. – 50%. К лучшим результатам на тот момент приводили скрещивания самцов баргузинского кряжа с самками енисейского. Впоследствии эти звери стали родоначальниками практически всех разводимых на сегодняшний день соболей (Портнова, 1941; Куличков, Портнова, 1967). Результатом этой работы стало создание стада соболей с однородной темной окраской (позже – «Черный соболь»).

Дальнейшая селекционно-племенная работа была направлена в большей степени на выравнивание тона окраски и получение животных черного цвета, однородно окрашенных по всей шкурке. Этот этап, начатый в середине 1960-х годов, привел к получению к 1990-м годам стада животных, с темной шкуркой,

равномерно окрашенной на спинке и животе. (Каштанов и др., 2014; Нюхалов и др., 2012). Полученный результат закрепляли подбором с учетом особенностей линий и семейств соболя (Снытко, 1972; Каштанов и др., 2014), причем учитывались как воспроизводительные качества, так и результаты предыдущих скрещиваний (по качеству потомства) (Портнова, 1941; Куличков, Портнова 1967). Ретроспективный анализ изменений интенсивности окраски меха соболей «Пушкинского» по данным племенного учета за 1954-1995 гг позволил установить, что появление черноголовых соболей впервые было зафиксировано в 1968 г. (Каштанов и др., 2008а, б).

Другое направление получила селекционная работа в з/с «Салтыковский». Отбор здесь проводился на шелковистость шкурки с темно-коричневой основной окраской. При этом жесткого отбора на затемнение не проводилось. Результатом такой стабильной селекции стало создание стада, сочетающего в себе темно-коричневый окрас и шелковистость шкурки. Первый отраслевой стандарт бонитировки соболей 1986 г. выделял в отдельный тип соболей, разводимых в «Салтыковском». Основными его характеристиками стали крупный размер, крепкое телосложение, равномерный темно-коричневый окрас и отличное качество опушения, а также высокие репродуктивные способности.

Другим важнейшим качеством, находящимся под постоянным вниманием селекционеров, остается репродуктивная способность самок. В условиях интенсивной селекции соболь способен размножаться в среднем до 8-10 лет. Такое репродуктивное долголетие позволяет накапливать значительное количество данных о результатах щенений самок, что способствует более точной оценке племенной ценности родителей. Вместе с тем, небольшой размер приплода (за одно щенение) самок соболя в совокупности с поздним наступлением репродуктивной зрелости остаются одной из центральных проблем в селекции соболя (Ильина, Кузнецов, 1983; Снытко, Кириллушкин, 1983).

В связи с этим значительное внимание уделялось связи воспроизводительных качеств соболя с окрасом. Неоднократно высказывалось предположение, что длительный отбор на затемнение окраса может снижать

общую приспособленность популяции (жизнеспособность, продолжительность жизни, плодовитость и т.д.) (Каштанов и др., 2008а; Нюхалов и др., 2012; Бекетов и др., 2019). Такой коррелированный ответ на отбор по не связанным с адаптивными способностями признакам более или менее известен из теории популяционной генетики, и заключается в снижении в условиях длительной направленной селекции приспособленности популяции (Фолконер, 1985). Это происходит вследствие сдвига в частотах аллельных вариантов генов, контролируемых селекционируемые признаки и разрушения так называемых коадаптированных генных комплексов. При этом оказывается также затронута система генетических корреляций между признаками (Мазер, Джинкс, 1985). Была также предложена идея дестабилизирующего отбора, действующего на одомашнированные популяции, и разрушающего выработанные в процессе эволюции устойчивые корреляционные взаимосвязи (Беляев, 1982).

Впервые отрицательная корреляция между интенсивностью пигментации меха и плодовитостью была показана еще в 1941 г. (Портнова, 1941). Также интересно, что дифференциация по уровню воспроизводства у светло- и темноокрашенных зверей была установлена и для диких популяций Зауралья (Полузадов, 1955). Схожая тенденция отмечалась и при межпопуляционных исследованиях: воспроизводительный процесс у соболей в природе характеризуется широтной изменчивостью (Черников, 2006). Исследовалось влияние ответа на отбор по окраске мехового покрова на динамику некоторых репродуктивных признаков как маркеров общей приспособленности популяции. Установлено, что длительное воздействие искусственного отбора на одомашнированную популяцию соболей привело к значительному падению в ней адаптационного потенциала и снижению воспроизводства (Каштанов, 2008а). Вместе с тем при сравнительном исследовании взаимосвязи отбора на затемнение окраски соболей с результатами воспроизводства было установлено, что, несмотря на самые низкие показатели воспроизводства для темноокрашенных животных, динамика изменчивости этих признаков свидетельствует о

возможности нормализации показателей воспроизводства посредством отбора у темных соболей (Нюхалов и др., 2012; Каштанов и др., 2014).

Интересны исследования черноголовости соболей как маркера снижения репродуктивных способностей. Наиболее подробно вопрос изучался Г.А. Кузнецовым (Кузнецов, 2012; Кузнецов, Федосеева; 2013), а также рассматривался рядом других авторов (Нюхалов и др., 2012, Каштанов и др. 2014). Установлено, что снижение количества щенков с увеличением интенсивности пигментации мехового покрова и, в частности, затемнения окраски головы (черноголовость) может быть обусловлено увеличением числа пропустований (Бекетов и др., 2014). Также Бекетов с соавт. (2019) отмечал, что черноголовость соболей предпочтительнее рассматривать в контексте общего затемнения окраски. Также отмечалось снижение репродуктивных качеств у особо темноокрашенных самок в рамках внутривидовой дифференциации по окрасу (Бекетов и др., 2019). Вместе с тем, вопрос и по сей день остается дискуссионным, поскольку имеются исследования, опровергающие наличие неслучайной взаимосвязи между интенсивностью окраса и плодовитостью (Павлюченко и др., 1979)

Говоря о племенной работе в соболеводстве, стоит отметить ее сложность в связи с большим количеством признаков отбора. Селекция соболей предполагает формирование определенного типа окраски и высоких пушно-меховых качеств. Большое значение имеют также репродуктивные показатели, размер тела и телосложение (Бекетов и др., 2012, Бекетов и др., 2019).

Дальнейшие перспективы совершенствования селекционно-племенной работы в соболеводстве могут быть связаны с расширением области применения методов молекулярной генетики для оценки процессов доместикизации и динамики генетического разнообразия в промышленных популяциях. Имеются данные о разработке методов оценки генетической изменчивости с использованием микросателлитных маркеров, исследовались различные популяционные параметры (набор аллелей, гетерозиготность и др.) (Каштанов и др., 2010; Каштанов, Лазебный, 2011). Также исследовали изменчивость

митохондриального генома соболя в доместичированных популяциях в сравнении с дикими (Андрианов и др., 2012).

1.3.3. Современные методы оценки генетических качеств в пушном звероводстве

По сей день соболь остается одним из наиболее ценных видов пушных зверей. Стоимость пушнины соболя значительно превосходит таковую у лисиц и норок, и остается востребована на мировом рынке. Как уже упоминалось, в задачи селекционно-племенной работы в звероводстве, и в частности в соболеводстве, входит совершенствование окраски, пушно-меховых качеств, признаков воспроизводства, размеров тела. В племенное ядро соболиной фермы входят звери, характеризующиеся наилучшим проявлением экономически значимых признаков: крупного размера и крепкого телосложения, желательного типа и тона окраски, без горлового пятна, с густым шелковистым волосом, с равномерно окрашенной подпушью. Помимо этого, к важнейшим качествам относят высокую плодовитость, раннее наступление репродуктивной зрелости, материнские качества самок (Ильина, 1983).

Оценка генетических качеств в соболеводстве происходит с учетом собственных показателей развития экономически-значимых признаков (продуктивности) животных, их родословной и продуктивности потомства. При этом в основе оценки показателей пушно-меховых качеств лежит процесс бонитировки. Бонитировка представляет собой ежегодную визуальную и в некоторых случаях метрическую оценку индивидуального развития хозяйственно полезных качеств животных. Зоотехнические требования, предъявляемые к животному при бонитировке пушных зверей клеточного разведения, в т. ч. соболя, установлены отраслевым стандартом ОСТ 10 10-86 от 1986 года. Проводится мероприятие осенью, в октябре, и включает в себя балльную оценку каждого из фенотипических показателей основных признаков (качество опушения, интенсивность окраса, количество «седины», размер тела и т.д.). Все признаки оценивают по пятибалльной шкале, за исключением размера тела,

который определяется по десятибалльной шкале либо путем прямого измерения (в см). По результатам бонитировки трех основных признаков: размера и телосложения особи, качества волосяного покрова и его окраски определяется общий класс зверя в баллах от 1 до 5 (Старков, 1947; Павлюченко и др., 1979; Снытко, 1983).

Эффективность селекционно-племенной работы любой отрасли животноводства в первую очередь зависит от точности оценки генетических качеств племенного поголовья. Rozempolska-Rucińska с соавт. (2004) установили, что отбор норок по прямому фенотипу не был достаточно эффективным и мог в некоторой степени препятствовать генетическому прогрессу популяции (Rozempolska-Rucińska et al., 2004). В последние 20 лет было опубликовано немало работ зарубежных исследователей, освещающих опыт применения в звероводстве наиболее современных методов оценки племенной ценности, разработанных для других животноводческих отраслей. Применение процедуры наилучшего линейного несмещенного прогноза осуществлялось при оценке племенных качеств лисиц (Wierzbicki et al., 2006) и норок (Kołodziejczyk et al., 2012; Liu et al., 2017). Значительное количество работ посвящено полногеномным ассоциативным исследованиям (GWAS) (Cai et al., 2018; Vovo et al., 2021). Рассматриваются возможности применения в звероводстве SNP-маркеров, широко применяемых в скотоводстве и свиноводстве, и геномной селекции на базе различных модификаций BLUP (Karimi et al., 2019; Villumsen et al., 2021).

Основные принципы BLUP были разработаны в 1950-х годах Ч. Хендерсоном, однако долгое время метод оставался лишь теоретическим, поскольку мощностей вычислительной техники того времени не хватало для его реализации. На сегодняшний же день наилучший линейный несмещенный прогноз апробирован в различных селекционных программах и считается наиболее теоретически обоснованным (Henderson, 1963; Henderson, 1975), и оценка на его основе племенных качеств животного остается одной из наиболее эффективных (Robinson, 1991). Прогнозирование племенной ценности по BLUP, осуществляется за счет одновременной элиминации из общей изменчивости

признака факторов внешней среды и прогноза аддитивной генетической ценности. Модификация «модель животного» (Animal Model, AM) при этом учитывает также все родственные связи между оцениваемыми животными. Такая оценка дает возможность ранжировать животных по прогнозу их аддитивной генетической ценности с учетом данных о родословной, боковых родственниках и потомстве и выявить наиболее перспективных животных (Wierzbicki, Filistowicz, 2001).

Также в центре внимания зарубежных исследователей в настоящее время находится использование генетических маркеров в целях совершенствования хозяйственно полезных признаков пушных зверей. Еще в предыдущем столетии началась разработка SSR-маркеров для норок (Fleming et al. 1999, Anistoroaei et al. 2006). Картирование самих маркеров и групп сцепления с ними была опубликована в 2007 году (Anistoroaei et al., 2007). Впоследствии были также выпущены две обновленные версии картирования, в которые были добавлены новые маркеры SSR (Anistoroaei et al., 2012). Методы секвенирования следующего поколения (NGS) также используются для создания маркеров для норок. С использованием ДНК, связанной с сайтом рестрикции (RAD), было идентифицировано 1256 однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) (Thirstrup et al., 2013). Помимо этого, предпринимались усилия по определению локусов количественных признаков (QTL), отвечающих за признаки пушно-меховых качеств (Thirstrup et al., 2014). На сегодняшний день известно о попытках составить частичную картину организации генома соболя молекулярно-генетическими методами (Каштанов и др., 2015, Manakhov et al., 2021).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились с 2017 по 2021 годы на базе лаборатории сравнительной генетики животных Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, а также кабинета методов молекулярной диагностики Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. В лабораториях выполнялось выделение ДНК из биологического материала, амплификация исследуемых микросателлитных локусов и электрофоретическое разделение ПЦР-фрагментов, а также статистическая обработка и анализ полученных данных.

2.1. Характеристика районов сбора биологического материала

Изучаемые выборки (Западно-Сибирская равнина, Алтайская горная область, западная часть Восточного Саяна и Забайкалье) представляют материковые популяции соболя, локализованные на южном крае ареала вида, а также domesticiрованную популяцию соболя из звероводческого хозяйства Московской области «Салтыковский». Выборки охватывают 9 географических областей и 1 звероводческое хозяйство (Табл. 1, Рис. 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. Биологический материал отбирался посредством послеубойного выщипа шкуры на охотничьих станциях либо послеубойной биопсии мышечной ткани. Образцы мышечной ткани транспортировались и хранились в 96% этиловом спирте при -20°C , образцы сухой шкуры – в герметичных пластиковых пакетах при комнатной температуре до востребования. Образцы депонированы в коллекциях Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН и Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Таблица 1. Районы сбора биологического материала

Выборка	Краткое обозначение	Количество образцов	Географическое положение	Административное положение	Координаты (с.ш., в.д.)
Томск-1	TMSK-1	24	Васюганская равнина	Каргасокский район, Томская область	59.07° 81.22°
Томск-2	TMSK-2	30	Чулымская равнина	Первомайский район, Томская область	58.16° 86.34°
Саяны	SAYA	23	Западные Саяны, Саянская ландшафтная область	Курагинский район, Красноярский край	53.89°, 92.67°
Алтай-1	ALT-1	33	Алтайская ландшафтная область	Усть-Коксинский район, Республика Алтай	50.27°, 85.62°
Алтай-2	ALT-2	10	Алтайская ландшафтная область	п. Усть-Кан, пойма р. Чарыш, Республика Алтай	50.93°, 84.76°
Алтай-3	ALT-3	14	Алтайская ландшафтная область	Улаганский район, Республика Алтай	50.63°, 87.96°
Алтай-4	ALT-4	24	Алтайская ландшафтная область	Турочакский район, Республика Алтай	51.79°, 87.26°
Алтай-5	ALT-5	28	Алтайская ландшафтная область	Чарышский район, Алтайский край	51.39°, 83.56°
Баргузин	BRGZ	32	Забайкалье, Становое нагорье	Северо-Байкальский район, Республика Бурятия	56.07° 111.45°
Ферма	FARM	94	Московская область	АО «Племзавод «Салтыковский»	55.78° 37.95°

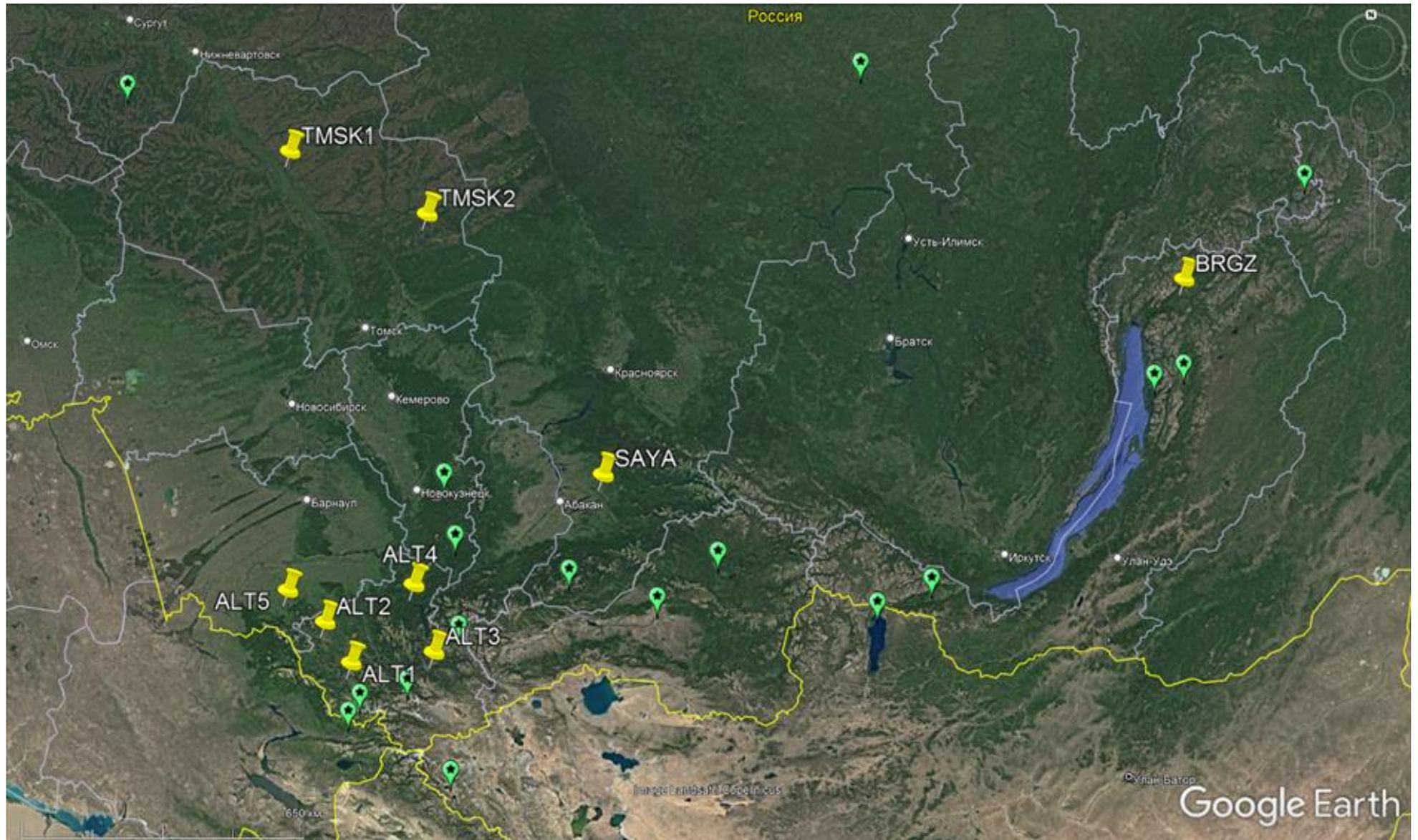


Рисунок 1. Карта выборок географических популяций соболя, охваченных промыслом (желтый маркер), и заповедных территорий южной части ареала вида (зеленый маркер)

В юго-западной части исследуемого ареала сбор образцов (выборки «Томск-1», «Томск-2») проводился на Васюганской и Чулымской равнинах, в Каргасокском и Первомайском районах Томской области, соответственно. Область расположена в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины. Долина р. Обь с комплексом террас и широкой поймой (до 22 км) делит территорию на 2 почти равные части. На территории Томской области континентальный климат, зима холодная и продолжительная. Растительный покров представлен преимущественно болотно-таежными комплексами. Широтная зональность представлена подзонами среднетаежной, южнетаежной и мелколиственных лесов (подтайгой). На крайнем юге встречаются фрагменты лесостепи. Значительны площади высокопродуктивных кедровых лесов.

В выборки из южной части исследуемого ареала вошли образцы особей северо-западной и северо-восточной частях Алтайской горной области и западной части Восточного Саяна.

Образцы выборок из Алтая были собраны в Усть-Коксинском, Усть-Канском, Улаганском, Турочакском и Чарышском районах Республики Алтай. Алтайская горная область располагается в умеренных широтах в значительном удалении от океанов. Этим определяется климат региона, преимущественно континентальный и резко континентальный с теплым влажным летом и длительной холодной зимой. Алтай расчленен густой сетью горных рек, большая часть из которых принадлежит бассейну р. Обь. Основными водными артериями являются два ее истока: р. Катунь и р. Бия.

В горном Алтае хорошо выражена поясность ландшафтов. В нижнем поясе на севере ландшафты преимущественно луговые, перемежаются с небольшими участками лесостепей. Южнее до высоты 1000 м и более располагается широкий пояс степей, местами переходящих в полупустыни. Лесной пояс в горах Алтая преобладает. Здесь господствуют темнохвойные горно-таежные леса: из пихты, ели и кедра; и светлохвойные – из лиственницы и сосны обыкновенной.

Образцы выборок из Усть-Коксинского («Алтай-1»), Усть-Канского («Алтай-2») и Чарышского («Алтай-5») районов изъяты из популяций соболя

северо-западной части Алтайской горной системы, ограниченной с юга бассейнами р. Бухтарма и р. Нарын. В предыдущих исследованиях популяций соболя этого региона область чаще всего обозначается как "юго-западный Алтай" (Тимофеев, Надеев, 1955; Гептнер и др., 1967; Монахов, 1976; Монахов, Бакеев, 1981; Монахов, 2015), однако более корректно с географической точки зрения обозначить его «северо-западный Алтай».

Выборки из Турочакского («Алтай-3») и Улаганского («Алтай-4») районов Алтая собраны в восточной и северо-восточной частях Алтайской горной области, расположенной преимущественно в низкогорной и среднегорной тайге. Область граничит на востоке с горной системой Саян, однако отделена от нее бассейном р. Чулышман. На севере и западе граничит с тайгой центральной Сибири и центральным Алтаем соответственно.

На территории Алтая находятся большое количество особо охраняемых природных объектов, в т.ч. включенных в список Всемирного наследия: Катунский биосферный резерват, биосферный резерват «Катон-Карагай», Сайлюгемский национальный парк, Алтайский природный биосферный заповедник, Шорский национальный парк, природный парк Белуха. Создан ряд заказников.

Образцы из Саянской горной области были собраны в Курагинском районе Красноярского края и относились к популяции Восточного Саяна. Горная система расположена на юге Центральной Сибири и протягивается от левобережья р. Енисей до берегов оз. Байкал (более 1000 км с северо-запада на юго-восток). На северо-западе осевые хребты Восточного Саяна представляют собой систему среднегорных белогорий. Западнее и севернее Канского Белогорья преобладают среднегорные (ниже 2000 м) хребты. В юго-восточном направлении – высокогорные хребты. Климат изменяется от умеренно континентального на северо-западе к резко континентальному на юго-востоке. Речная сеть принадлежит бассейну р. Енисей и имеет смешанное снегодождевое питание, крупнейшими водными артериями являются р. Туба, Сыда, Бирюса и притоки Ангары; на южных склонах берут начало Большой Енисей и его правые притоки.

Характер ландшафтов тесно взаимосвязан с высотой, расположением склонов и степенью континентальности. Большая часть (свыше 50%) Восточного Саяна покрыта горной тайгой. На западном склоне, в низкогорьях до высоты 350–450 м преобладают сосново-берёзовые леса, на высоте более 500 м – темнохвойные. Тайга восточных и юго-восточных районов характеризуется до высоты 1000 м в большей степени лесостепью и сосново-лиственничными лесами, на высоте 1000–2100 м – кедрово-лиственничными и лиственничными лесами.

Выборка «Баргузин» представляет популяцию Забайкалья: Северо-Байкальский район Республики Бурятия. Район расположен в юго-восточной части Восточной Сибири, окружен хребтами Прибайкалья и протягивается до Станового хребта и западной части бассейна р. Зeya. Окружен большим количеством нагорий: с севера - Северо-Байкальским и Патомским, с северо-востока – Олёкмо-Чарским, с юга - Становым. Климат резко континентальный. Через Забайкалье проходит водораздел Евразии 4х океанов: Северного Ледовитого, Атлантического, Индийского и Тихого. Большую часть территории дренируют реки Витим и Олёкма с притоками, принадлежащие бассейнам оз. Байкал, рек Лена и Амур.

Горные районы Забайкалья характеризуются выраженной высотной поясностью. Таёжные ландшафты преобладают в северной части до высоты 1400–1500 м, здесь господствуют лиственничные, мохово-кустарничковые, кедрово-стланиковые леса. Южнее распространены кедрово-лиственничные и лиственничные леса.

2.2. Выделение ДНК

Молекулярно-генетический анализ проведен в лаборатории сравнительной генетики животных ИОГен РАН и Кабинете методов молекулярно-генетической диагностики Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

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

получения ДНК из образца он предварительно отмывался в деионизированной воде, измельчался до порошкообразного состояния с помощью ступки или на вибрационной шаровой мельнице Retsch MM400. В пробирку с измельченным биоматериалом добавляли лизирующий агент, после чего термостатировали при 65°C: образцы сухой шкуры – 1,5 – 3 часа, образцы мягких тканей – 30 – 60 мин.

После термостатирования производили абсорцию, промывку и элюирование ДНК в соответствии с инструкциями производителя наборов «Diatom DNA Prep» и «Magna DNA Prep»: в пробирку с гомогенатом вносили 40 мкл сорбента («NucleoS» или намагниченные стеклянные шарики соответственно), перемешивали на ротаторе в течение 10 минут. Сорбированную ДНК осаждали центрифугированием (10 сек при 5000 об) или при помощи магнитного штатива. Сорбент после удаления супернатанта двукратно промывался раствором солевого буфера (1 мл). Осадок высушивали при температуре 65°C, суспендировали в 100 мкл элюирующего буфера («ExtraGeneE») или свободной от нуклеаз воды (MilliQ), термостатировали в течение 4-5 мин при 65°C, еще раз суспендировали и центрифугировали 1 мин при 10000 об. Супернатант с ДНК переносили в чистую пробирку.

Полученные растворы тотальной ДНК хранили замороженными при -20°C.

2.3. Фрагментный анализ микросателлитных локусов

Методом капиллярного электрофореза определяли аллельный состав 15 микросателлитных локусов. 8 из них (*Ma1*, *Ma3*, *Ma8*, *Ma15*, *Ma18*, *Ma19*, *Mer041*, *Mvi072*) использовались для исследований генетической структуры соболя ранее (Каштанов и др., 2010; Каштанов и др., 2015). Другие 7 (*Mar08*, *Mar21*, *Mar36*, *Mar43*, *Mar53*, *Mar58*, *Mar64*), были выбраны из более чем 60 микросателлитных локусов, описанных в мировой литературе для характеристики генетической структуры некоторых видов куных (каменной и лесной куниц). Эти локусы ранее не применялись в исследованиях соболя. Информация о характеристиках праймеров, фланкирующих указанные локусы, а также литературных источниках представлена в таблице 2.

Амплификация микросателлитных локусов проводилась с использованием коммерческих наборов для проведения ПЦР «Gene Pak PCR Core» (ООО «Лаборатория Изоген», Россия), в соответствии с инструкцией производителя (к лиофилизированной смеси реагентов добавляли по 5 мкл выделенной ДНК и смеси праймеров) и термоциклера «Applied Biosystems™ 2720 Thermal Cycler». 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).

Для проведения капиллярного электрофореза один из праймеров каждой пары был снабжен флуоресцентной меткой (FAM, R6G, TAMRA, ROX). Определение длин амплифицированных фрагментов выполняли для 3-4 локусов одновременно с учетом типа флуоресцентной метки и ожидаемой длины фрагментов на генетическом анализаторе Genetic Analyzer AB3130 (AB – Applied Biosystems, США) в присутствии размерного стандарта GeneScan 500 LIZ (AB) с последующей расшифровкой хроматограмм в программе GeneMapper v. 3.5 (AB). Аллели идентифицировали путем определения соответствия полученных значений длин фрагментов разделению на размерные классы с шагом, соответствующим ожидаемому числу нуклеотидов.

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов

Локус	Мотив	Праймеры (5'–3')	Т отжига, °С	Длины фрагментов	ID в GenBank	Источник
<i>Ma1</i>	(TG) ₄ TA(TG) ₁₉	F: ATTTTATGTGCCTGGGTCTA R: TTATGCGTCTCTGTTTGTCA	54	206–219	AF075137	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma3</i>	(TG) ₄ C(TG) ₁₀	F: AATACTGAAGGGCAAAAACC R: GGAGTCTGCTTGTCCCTCTC	56	136–142	AF075139	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma8</i>	(TG) ₂₁	F: GTTTTCTAATGTTTCGTGTG R: CAGTGGTTGACTACAAGAAA	54	120–130	AF075143	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma15</i>	(TG) ₉	F: GGAAATGGTCCACAGTCTTAG R: CCAGTAAGGCCAAATATCAAG	54	195–197	AF075148	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma18</i>	(TG) ₄ (TA) ₁₂	F: TGGGTGGGTGTATTTGTGTAT R: TACTCAGTGGGGAATCTGCT	54	151–165	AF075149	Davis, Strobeck, 1998
<i>Ma19</i>	(TG) ₁₆	F: AAGGCTTATGGATACCACAT R: GATCATTTGGTATTTGTCTTTC	54	201–211	AF075150	Davis, Strobeck, 1998
<i>Mvis072</i>	(CA) ₁₅	CTGCAAAGCTTAGGAATGGAGA CCTACTACTGGAGTTTCAGCA	60	249–281	AF132104	Fleming et al., 1999
<i>Mer041</i>	(CA) ₁₁	TGTGTGATCTCTGGGAATTCTC TCTGCTCCCCAGATAAAAAGC	50	141–164	AF132111	Fleming et al., 1999
<i>Mar08</i>	(CA) ₂₂	F: CCCTTTAGTTGGCACAGTCC R: CTTTGGCATGAGTCATTTGG	55	144–158	HM626373	Natalie et al., 2010
<i>Mar21</i>	(CA) ₂₄	F: ACATGCATACCTCCCAGACC R: TTTGCTTCCTCCATCTCTCC	55	159–183	HM626377	Natalie et al., 2010
<i>Mar36</i>	(CA) ₂₄	F: TGAGTTTGGTGGGAGAGAGG R: TTCACTGCCAATATTATCTTCTCAAG	55	218–248	HM626378	Natalie et al., 2010
<i>Mar43</i>	(CA) ₂₆	F: VIC-CTTGTCACCCAGGAGAGG R: CCTAAGCCCAAATCTAAGTGC	55	123–169	HM626379	Natalie et al., 2010
<i>Mar53</i>	(CA) ₁₈	F: NED-TCTCCAGCATTTACCTTTACCC R: GAACAGCCAACCCCATACC	52	238–254	HM626380	Natalie et al., 2010
<i>Mar58</i>	(CA) ₁₂ G(CA) ₇	F: PET-GTCCCAAATGTTGCACTGG R: CAAAAGACAGGGAGGTGTGG	50	231–257	HM626382	Natalie et al., 2010
<i>Mar64</i>	(CA) ₂₁	F: PET-GGCCCAAAGTCTTACAGTTC R: CGTTTTGAATCATGCTGTGG	55	171–191	HM626383	Natalie et al., 2010

2.4. Оценка популяционно-генетических параметров

Данные фрагментного анализа микросателлитных локусов анализировались статистическими методами с использованием свободной (с открытым исходным кодом) программной среды вычислений R и ее пакетных расширений (R Development Core Team, 2014), а также иных программных продуктов. Вычисление показателей аллельного разнообразия (число аллелей на локус и число аллелей на выборку) выполнялось в пакете *adegenet* (Jombart, 2008), индекс аллельного богатства отдельно рассчитывался в *PopGenReport* (Adamack, Gruber, 2014). Вычисление частот встречаемости аллелей выполнялось с использованием пакета *DiveRsity* (Keenan et al., 2013). Показатель информационного полиморфного содержания (polymorphism information content, PIC) рассчитывали в *Cervus 3.0.7* (Kalinowski et al., 2007). Число эффективных аллелей, индекс биоразнообразия Шеннона, число мигрантов на поколение рассчитывали с использованием надстройки *GenAlEx* (Peakall, Smouse, 2006, 2012) для *MSEXcel*.

Для оценки уровней генетической дифференциации при помощи пакета *adegenet* рассчитывали индексы фиксации (Wright, 1949), характеризующие индивидуальный (F_{IS}), субпопуляционный (F_{ST}) и популяционный (F_{IT}) уровень.

$$F_{IS} = \frac{H_S - H_I}{H_S} \quad (1)$$

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T} \quad (2)$$

$$F_{IT} = \frac{H_T - H_I}{H_T} \quad (3)$$

где F_{IS} - коэффициент инбридинга особей в субпопуляциях, F_{ST} - коэффициент инбридинга субпопуляций относительно всей популяции, F_{IT} - коэффициент инбридинга особей в популяции как в целом, H_I - наблюдаемая гетерозиготность в субпопуляциях; H_S - ожидаемая гетерозиготность в субпопуляциях при панмиксии, H_T - ожидаемая гетерозиготность во всей популяции при панмиксии.

Наблюдаемая (H_e) и ожидаемая (H_o) гетерозиготность и p -значение для равновесного теста Харди–Вайнберга для каждой выборки оценивались с

помощью пакета DiveRsity. Для получения корректных результатов, основанных на множественных сравнениях, использовали поправку Бонферрони и поправку Бенжамини–Хочберга. Оценка взаимосвязи наблюдаемых генетических дистанций между выборками с географическими расстояниями оценивали 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 ΔK по методу Эванно (Evanno et al., 2005) по следующей схеме: вычисление ΔK после 10000 итераций и определение наиболее вероятных значений числа кластеров (от 1 до 10), вычисление ΔK после 750000 итераций, выполненных для определенных в предыдущем шаге значений (от 4 до 8). Помимо этого, вычисление наиболее вероятного количества кластеров было выполнено на основе байесовского информационного критерия (BIC) для подтверждения полученных результатов.

Построение укорененной и неукорененной дендрограмм выполнялось методами невзвешенных парногрупповых средних (unweighted pair group method with arithmetic mean, UPGMA) и присоединения ближайших соседей (neighbour-joining, NJ) соответственно по матрице попарных генетических дистанций между популяциями, рассчитанных по методологии Нея (Nei, 1972). Для оценки надежности выполнялся бутстреп-анализ (100000 итераций). Построение деревьев выполнялось в пакете poppr (Kamvar et al., 2014, 2015).

Анализ пригодности референтной базы генотипов соболя для идентификации популяционной принадлежности выполнялся путем определения точности идентификации для особей с известным происхождением. При этом оценивалась вероятность принадлежности каждой особи к каждой из

исследуемых географических выборок. Расчет осуществлялся на основе байесовской статистики по алгоритму, разработанному В. Rannala и J. L. Mountain (1997) с использованием программного пакета GenClass2 (Piry et al., 2004).

Сравнительный анализ идентификационной способности баз с различными наборами маркеров проводился на основании расчета точности идентификации для панелей из 8, 10, 12 и 15 локусов. Точность идентификации для панелей из 10 и 12 локусов оценивалась как среднее значение точности всех возможных комбинаций базовой панели (*Ma1, Ma3, Ma8, Ma15, Ma18, Ma19, Mer041, Mvi072*) с новыми маркерами, апробированными в данной работе (*Mar08, Mar21, Mar36, Mar43, Mar53, Mar58, Mar64*). Надежность идентификации оценивалась путем вычисления отношения вероятности встречи генотипа анализируемой особи к общей сумме всех возможных вероятностей:

$$score_{i,l} = \frac{L_{i,l}}{\sum_{j=1}^k L_{i,j}}$$

где k - количество выборок, $L_{i,l}$ – вероятность того, что i -тая особь принадлежит выборке l .

2.5. Оценка селекционно-генетических параметров

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». Основным отличительным признаком породы является наличие определенного процента седого остевого волоса, равномерно распределенного по всей площади шкурки.

Анализ проводился независимо для двух экономически значимых признаков: размер тела (длина) и количество живых щенков при рождении. Массив фенотипических данных по длине тела соболя содержал после подготовки к анализу 3219 записей с 2000 по 2017 гг. и включал информацию о длине тела (в см) и оценках в баллах, полученных в результате бонитировки за телосложение,

качество опушения и качество окраски, а также итоговую оценку животного – класс. Массив содержит по одной записи на каждое животное.

Анализ воспроизводительных способностей самок выполнялся на основании данных о результатах щенений за 2001 – 2018 гг. Массив содержал 5267 записей для 1942 самок (одно животное – несколько записей) и содержал следующую информацию: возраст самки, год щенения, число живых щенков при рождении, число мертворожденных щенков, общее число щенков при рождении. В среднем на одну самку приходилось 2,7 записи.

Коэффициенты корреляций вычислялись методами Пирсона и Спирмана с оценкой достоверности по t-критерию Стьюдента. При построении линейных моделей для анализа селекционно-генетических параметров и расчета оценок генетической ценности (здесь и далее под генетической оценкой понимается аддитивная генетическая составляющая оценки) использовались результаты дисперсионного анализа изменчивости признаков, где зависимыми переменными выступали длина тела животного и число живых щенков при рождении.

Оценка значимости фиксированных эффектов модели оценивалась с помощью критерия Фишера (F-критерий). Матрицы генетического родства строились на основании данных о родословных животных в соответствии с общепринятой методикой (Mrode, 2014) с помощью семейства программ «BLUPF90» (Misztal et al., 2002). Диагональные элементы матриц содержали значение $1+F_i$, где F_i – коэффициент инбридинга, а остальные – $\sum |0,5^n(1+F_a)|$, где F_a – коэффициент инбридинга общего предка, n – число путей, ведущих к нему.

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:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_{PE}^2 + \sigma_e^2}$$

где σ_A^2 – варианса аддитивной генетической изменчивости, σ_{PE}^2 – варианса постоянно действующих эффектов среды (для модели повторяемости), σ_e^2 – варианса неучтенных в модели эффектов.

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) (Mrode, 2014). В обобщенной матричной записи модели оценки имеют следующий вид:

$$y = Xb + Za + e \quad (4)$$

$$y = Xb + Za + Wpe + e, \quad (5)$$

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

Определение генетических трендов по исследуемым признакам выполнялось путем регрессии средней оценки племенной ценности на год рождения животного.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

РАЗДЕЛ 1. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СОБОЛЯ АЛТАЕ-САЯНСКОГО РЕГИОНА

Анализ генетической структуры соболя Саяно-Алтайского региона проводился с использованием разработанной нами панели 15 микросателлитных локусов (*Ma1*, *Ma3*, *Ma8*, *Ma15*, *Ma18*, *Ma19*, *Mer041*, *Mvi072*, *Mar08*, *Mar21*, *Mar36*, *Mar43*, *Mar53*, *Mar58*, *Mar64*). Выбор локусов осуществлялся на основании данных литературы: рассматривались локусы, используемые зарубежными учеными для исследования близкородственных собою видов куньих: американская куница (*Martes americana*), лесная куница (*Martes martes*), каменная куница (*Martes foina*), европейская норка (*Mustela lutreola*) и др. При выборе локусов для включения в панель обращали внимание на полиморфизм, описанный при исследовании соответствующего вида, температуру отжига праймеров, размер фрагментов. Подробная характеристика используемых локусов представлена в разделе «Материалы и методы» (табл. 2).

3.1.1. Полиморфизм используемых в работе локусов

Панель из 15 микросателлитных локусов, используемых в исследовании (*Ma1*, *Ma3*, *Ma8*, *Ma15*, *Ma18*, *Ma19*, *Mer041*, *Mvi072*, *Mar08*, *Mar21*, *Mar36*, *Mar43*, *Mar53*, *Mar58*, *Mar64*), была проанализирована с точки зрения аллельного и генетического разнообразия для совокупности исследуемых географических популяций (218 образцов) по следующим показателям: среднее число аллелей на локус, среднее эффективное число аллелей (с частотой встречаемости выше 5%), ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность, а также вероятность встречаемости нулевого аллеля (табл. 3).

Средний уровень полиморфизма локусов для всей совокупности исследуемых выборок, был достаточно высоким, среднее число аллелей на локус для панели из 15 локусов составило 11,1 из которых в среднем эффективных (т.е. встречающихся в среднем в популяциях с частотой более 0,05) – 4,45 аллеля.

Минимальное число аллелей обнаружено в локусах *Ma3* и *Mar21* (3 и 5 аллелей соответственно), при этом число эффективных аллелей составило всего 2,03 (*Ma3*) и 2,81 (*Mar21*) аллеля. Максимальным числом аллелей характеризуется локус *Ma18* (22 аллеля) с числом эффективных аллелей 7,59.

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

Локус	A	Ne	Ho	He	PIС	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, PIС – критерий полиморфного информационного содержания, F(Null) – частота нулевого аллеля, HW – значимость отклонения от равновесного состояния по Харди-Вайнбергу (NS – незначимо, ** – значимо при $p < 0,0005$, *** – значимо при $p < 0,0001$).

Средняя ожидаемая гетерозиготность составила 0,783 и варьировала от 0,548 в локусе *Ma3* до 0,902 в локусе *Ma18*. Для некоторых локусов (*Ma3*, *Mvi072*, *Mar53*, *Mar64*) выявлено отклонение наблюдаемого распределения частот аллелей от равновесного состояния по Харди-Вайнбергу. Значение индекса информационного полиморфизма (PIC) оказалось наименьшим в локусе *Ma3* – 0,460 в связи с низким числом обнаруженных аллелей, что свидетельствует о меньшей по сравнению с остальными полезности маркера для популяционно-генетических исследований. Для остальных локусов значение варьировало от 0,605 в локусе *Mar21* до 0,893 в локусе *Ma18*. В целом для панели значение PIC составило (0,753), что свидетельствует о ее высокой дискриминационной способности.

Расчет F-статистик для каждого локуса представлен в таблице 4. Индекс фиксации аллелей (*Fst*) варьирует от 0,027 (*Ma8*) до 0,119 (*Ma3*) и в среднем по всем локусам составляет 0,046. Наблюдается дефицит гетерозигот как внутри субпопуляций (*Fis*), так и в популяции в целом (*Fit*). Самые высокие коэффициенты инбридинга (*Fis*) характерны для локусов *Mar53*, *Ma3* и *Mvis072* (0,138, 0,127 и 0,103 соответственно). В целом для панели коэффициенты инбридинга (*Fis* и *Fit*) составляют 0,065 и 0,108 соответственно.

Показатель интенсивности генных потоков (*Nm*) между выборками, выраженный через количество мигрантов на поколение на основе индекса *Fst*, характеризуется средними величинами: от 2,007 в локусе *Ma3* до 6,36 в *Ma19* при среднем по всем локусам $4,264 \pm 0,353$ и свидетельствует об отсутствии тенденции к дивергенции в субпопуляциях. Наиболее высокими значениями отличаются локусы *Ma19*, *Ma18*, *Ma1*, *Mar21*, *Mar53*, *Ma8*, *Mer041*.

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.

Таблица 4. Значения показателей F-статистик для 9 выборок соболя Алтая и сопредельных регионов

Локус	<i>Fis</i>	<i>Fst</i>	<i>Fit</i>	<i>Hs</i>	<i>Ht</i>	<i>Nm</i>
<i>Ma1</i>	0,006	0,027	0,033	0,855	0,874	5,592
<i>Ma3</i>	0,127	0,111	0,224	0,493	0,542	2,007
<i>Ma8</i>	0,013	0,032	0,044	0,804	0,825	5,145
<i>Ma15</i>	-0,004	0,058	0,055	0,634	0,663	3,644
<i>Ma18</i>	0,067	0,022	0,087	0,888	0,905	5,895
<i>Ma19</i>	0,095	0,021	0,114	0,767	0,780	6,362
<i>Mer041</i>	0,030	0,031	0,060	0,801	0,823	5,007
<i>Mvi072</i>	0,103	0,047	0,145	0,765	0,811	2,995
<i>Mar08</i>	0,069	0,052	0,118	0,723	0,760	3,369
<i>Mar21</i>	0,068	0,039	0,104	0,644	0,661	5,169
<i>Mar36</i>	0,086	0,061	0,142	0,778	0,826	2,945
<i>Mar43</i>	0,089	0,034	0,120	0,819	0,842	4,966
<i>Mar53</i>	0,138	0,027	0,162	0,845	0,867	5,148
<i>Mar58</i>	0,026	0,060	0,084	0,735	0,773	3,290
<i>Mar64</i>	0,069	0,102	0,163	0,732	0,790	2,426
All:	0,065	0,046	0,108	-	-	-

Примечание: *Fis* – коэффициент инбридинга особей в субпопуляциях, *Fst* – коэффициент инбридинга субпопуляций относительно всей популяции, *Fit* – коэффициент инбридинга особей в популяции как в целом, *Hs* – ожидаемая гетерозиготность в субпопуляциях при панмиксии (случайном спаривании); *Ht* – ожидаемая гетерозиготность во всей популяции при панмиксии, *Nm* – число мигрантов на поколение.

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.

Обнаруженное в некоторых локусах отклонение от равновесия Харди-Вайнберга может свидетельствовать о наличии инбридинга или быть следствием

эффекта Валунда (Wahlund, 1928). Сущность эффекта заключается в несоответствии фактического количества особей с разными генотипами ожидаемому в популяции даже в том случае, если в каждой из субпопуляций отклонений от равновесия не наблюдается. Это происходит из-за дефицита гетерозиготных особей вследствие отсутствия в объединенной популяции панмиксии: эффект Валунда в случае с подразделенной популяцией аналогичен эффекту инбридинга - в неподразделенной. Редукция гетерозиготных генотипов приводит к возрастанию доли гомозигот, при этом смешивание подразделенных популяций приводит, наоборот, к возрастанию наблюдаемой гетерозиготности. Отличие этих эффектов обнаруживается в случае высокополиморфных маркеров: в то время как инбридинг снижает гетерозиготность по всем локусам, эффект Валунда будет сопровождаться снижением доли гетерозигот лишь в тех локусах, где аллельные частоты в пределах субпопуляции различались (Hedrick, 2005).

Наблюдаемый в данном случае дефицит гетерозиготных генотипов неоднороден по величине и выявлен не для всех локусов, что указывает на наличие субпопуляционной структуры и проявление эффекта Валунда.

3.1.2. Генетического разнообразие 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. 5). В исследование вошли две выборки Томской области («Томск-1», «Томск-2», пять выборок алтайской горной страны («Алтай-1», «Алтай-2», «Алтай-3», «Алтай-4», «Алтай-5») выборка из Западного Саяна («Саяны») и выборка из Забайкалья («Баргузин»).

Аллельное и генетическое разнообразие исследуемых выборок представлено в таблице 5. Исследуемые выборки характеризуются относительно высоким средним количеством аллелей (N_a): от 6,13 до 7,93 аллеля. Наибольшие значения показателя выявлены для выборок «Баргузин» (7,93), «Алтай-5» (7,93), «Томск-1» (7,87) и «Саяны» (7,8), в остальных выборках среднее количество

аллелей немного ниже: от 7,73 («Алтай-1») до 6,13 («Алтай-2»). 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». Информационный индекс разнообразия Шеннона свидетельствует об относительной равномерности распределения биоразнообразия в исследуемых выборках.

Таблица 5. Показатели генетического разнообразия выборок соболя южной части ареала вида

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

Примечание: N - количество образцов в выборке, N_a – среднее количество аллелей в выборке, A_r - аллельное богатство, % - процент общих аллелей, I – индекс разнообразия Шеннона, H_o - наблюдаемая гетерозиготность, H_e - ожидаемая гетерозиготность, F_{is} - коэффициент инбридинга особей в субпопуляциях, HWE – отклонение от равновесия Харди-Вайнберга (NS – не значимо, ** - значимо при $p < 0,05$, *** - значимо при $p < 0,005$).

Максимальной долей общих аллелей среди исследуемых выборок характеризовались «Алтай-1», «Алтай-5» и «Саяны» (74,95%, 74,48% и 74,65% соответственно). При этом в основном для всех исследуемых популяций количество общих аллелей отличается незначительно, за исключением популяции «Алтай-2», которая содержит лишь 59,79% общих аллелей.

Показатель наблюдаемой гетерозиготности находится в пределах средних значений и колеблется от 0,671 до 0,739, при этом различия между выборками

незначительны. Во всех выборках наблюдается дефицит гетерозиготных генотипов: коэффициент инбридинга (F_{is}) составляет от 0,021 («Томск-1») до 0,072 («Алтай-5»). В этих выборках также наблюдается статистически значимое отклонение от равновесия Харди-Вайнберга. Также в выборках «Алтай-4» ($p < 0,0001$), а также «Алтай-2» ($p < 0,01$) и «Саяны» ($p < 0,01$) установлено значимое отклонение от равновесия.

Также анализ распределения аллелей показал, что для некоторых популяций характерно наличие собственных аллелей (или приватных аллелей, *private allele*), не встречающихся в остальных популяциях исследуемой части ареала (табл. 6).

Таблица 6. Встречаемость приват-аллелей в исследуемых выборках

Выборка	Локус	Аллель	Частота аллеля	Выборка	Локус	Аллель	Частота аллеля
Алтай-1	<i>Ma1</i>	228	0,045	Баргузин	<i>Mar64</i>	193	0,016
Алтай-1	<i>Ma18</i>	164	0,015	Саяны	<i>Ma15</i>	212	0,022
Алтай-1	<i>Ma18</i>	174	0,045	Саяны	<i>Ma18</i>	179	0,022
Алтай-2	<i>Ma18</i>	160	0,050	Саяны	<i>Mar43</i>	151	0,022
Алтай-5	<i>Ma18</i>	172	0,036	Томск-1	<i>Ma15</i>	204	0,021
Баргузин	<i>Ma8</i>	114	0,031	Томск-2	<i>Ma8</i>	106	0,017
Баргузин	<i>Ma8</i>	130	0,063	Томск-2	<i>Mar53</i>	235	0,017
Баргузин	<i>Mar36</i>	206	0,031	Томск-2	<i>Mar64</i>	179	0,017

В выборке «Баргузин» установлено наличие 4 собственных аллелей (*Ma8* – 114, 130, *Mar36* – 206, *Mar64* – 193). Также 4 аллеля обнаружены в выборках северо-западной части алтайского региона («Алтай-1», *Ma1* – 228, *Ma18* – 164, *Ma18* – 174; «Алтай-5»: *Ma18* – 172). 3 собственных аллеля содержит выборка «Томск-2» (*Ma8* – 106, *Mar53* – 235, *Mar64* – 179), и 2 собственных аллеля – выборка из Западного Саяна («Саяны»: *Ma15* – 212, *Mar43* – 151).

В результате микросателлитного анализа было установлено, что уровень аллельного разнообразия практически не отличается между выборками, информационный индекс разнообразия Шеннона свидетельствует об

относительной равномерности распределения биоразнообразия в исследуемых популяциях. Для 4 выборок была установлена редукция гетерозиготности и значимое отклонение популяций от равновесного состояния. Для проверки предположения о проявлении эффекта Валунда значимость отклонений от равновесия Харди-Вайнберга была рассчитана для каждой популяции по locus. В таблице 7 представлены результаты тестирования, значимые отклонения выделены полужирным шрифтом.

Таблица 7. Достоверность отклонения выборок от равновесия Харди-Вайнберга по локусам на основе значения p (p -value)

Выборка Локус	Томск- 1	Томск- 2	Алтай- 1	Алтай -2	Алтай -3	Алтай -4	Алтай- 5	Саяны	Бар- гузин
<i>Ma1</i>	0,489	0,455	0,940	0,081	0,618	0,601	0,016	0,663	0,487
<i>Ma3</i>	1,000	0,160	0,373	1,000	0,539	0,042	0,222	0,016	0,666
<i>Ma8</i>	0,284	0,545	0,855	0,815	0,528	0,646	0,637	0,486	0,567
<i>Ma15</i>	0,093	0,885	0,278	1,000	0,53	0,884	0,368	0,027	0,398
<i>Ma18</i>	0,24	0,113	0,069	0,904	0,806	0,580	0,055	0,483	0,438
<i>Ma19</i>	0,028	0,793	0,317	0,126	0,650	0,553	0,189	0,004	0,053
<i>Mer041</i>	0,592	0,858	0,783	0,995	0,419	0,862	0,191	0,357	0,119
<i>Mvi072</i>	0,861	0,005	0,006	0,668	0,255	0,251	0,008	0,003	0,683
<i>Mar08</i>	0,139	0,962	0,017	0,066	0,738	0,371	0,000	0,393	0,118
<i>Mar21</i>	0,069	1,000	0,602	0,738	0,569	0,920	0,432	0,656	0,044
<i>Mar36</i>	0,653	0,510	0,027	0,735	0,546	0,499	0,073	0,436	0,032
<i>Mar43</i>	0,356	0,764	0,401	0,252	0,151	0,142	0,000	0,157	0,524
<i>Mar53</i>	0,040	0,271	0,143	0,235	0,275	0,024	0,002	0,184	0,183
<i>Mar58</i>	0,433	0,017	0,556	1,000	0,355	0,820	0,000	0,010	0,459
<i>Mar64</i>	0,956	0,142	0,054	0,388	0,078	0,186	0,097	0,355	0,643

Примечание: отклонение значимо при $p < 0,05$.

Поскольку из данных таблицы 7 видно, что выборки, для которых выявлено значимое отклонение, имеют $p < 0,05$ лишь в небольшой доле локусов, можно предполагать проявление эффекта Валунда не только в совокупности выборок, но и в каждой из субпопуляций. Это может быть следствием расселения молодняка на смежные с родительскими участки и проживание вида родственными группами даже внутри субпопуляции. Подобная структура наблюдается в выборках «Томск-1», «Алтай-1», «Алтай-5» и «Саяны».

Выявление в некоторых выборках собственных аллелей имеет под собой различные причины: четыре собственных аллеля в выборке из Забайкалья «Баргузин» могут обуславливаться потоком генов из Дальневосточного рефугиума (Каштанов и др., 2015). Наличие трех собственных аллелей в выборке «Томск-2», может быть связано как с частичной изоляцией от остальных исследуемых выборок, так и с интродукционными мероприятиями, проводившимися в регионе в прошлом столетии. Обнаружение собственных аллелей в выборках из северо-западной части Алтайского региона могут объясняться географической изоляцией этих популяций (Бажанов, 1942). Два собственных аллеля в выборке «Саяны», как и в случае с выборкой Забайкалья, могут быть следствием миграций из популяций северной части ареала соболя, не рассматриваемых в этой работе (Каштанов и др., 2015).

3.1.3. Генетическая структура популяций соболя южного края ареала

Подразделенность для совокупности исследуемых популяций на основе индекса F_{st} составила 4,6% с наибольшим вкладом локусов *Ma3* и *Mar64* ($F_{st} = 0,111$ и $F_{st} = 0,102$ соответственно). Поскольку о применимости различных критериев дифференциации для различных типов маркеров ведутся дискуссии, помимо F_{st} , были также рассчитаны значения G_{st} и D , которые составили 0,178 и 0,140 соответственно. G_{st} представляет собой адаптированный для более чем двух аллелей F_{st} (Nei, 1972). Однако, позднее было показано, что оба этих индекса в случаях с мультиаллельными маркерами, не будут достигать единицы даже при отсутствии общих аллелей в популяциях, а для таких маркеров как микросателлиты максимальное значение может составлять 0,1 – 0,2 (Hedrick, 2005; Jost, 2009; Kronholm et al., 2010). Что обойти эти ограничения был разработан показатель дифференциации D (Jost, 2008), оценивающий долю аллельных вариаций, однако его применение ограничено чувствительностью к высокополиморфным маркерам со скоростью мутаций выше 10^{-8} , значения для которых могут быть завышены при большом числе популяций.

Для анализа уровня генетической дифференциации между популяциями были рассчитаны попарные индексы F_{st} с оценкой значимости по значению p (p -value) (табл. 8). Во избежание возможного искажения результатов был дополнительно проведен расчет как G_{st} , так и D , однако расхождения в значениях коэффициентов не наблюдалось, и их попарные значения для исследуемых выборок были пропорциональны соответствующим значениям F_{st} , приведенным далее в таблице 8.

Таблица 8. 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.

Анализ коэффициентов F_{st} показал, что подразделенность в пределах популяций северо-западной части Алтая незначительна (выборки «Алтай-1», «Алтай-2» и «Алтай-5»). Значения индексов составили от 0,015 между выборками «Алтай-2» и «Алтай-5» до 0,025 между выборками «Алтай-1» - «Алтай-2», причем между выборками «Алтай-2» и «Алтай-5» дифференциация оказалась не значима статистически ($p = 0,172$).

Сходно низкая дифференциация обнаруживается между выборками восточной и северо-восточной части алтайского ареала («Алтай-3» и «Алтай-4») – значения F_{st} составили 0,016 при $p = 0,047$. Однако попарное сравнение выборок из северо-западного Алтая с выборками восточного Алтая обнаруживает

довольно высокую ($F_{st} = 0,026 - 0,038$) значимую во всех случаях дифференциацию.

Выборка «Саяны» обнаруживает средний уровень различий с выборками из северо-восточного и восточного Алтая ($F_{st} = 0,022 - 0,030$; $p < 0,010$ для выборок «Алтай-3» и «Алтай-4» соответственно), в то время как с выборками северо-западной части алтайского ареала дифференциация выше: $F_{st} = 0,031 - 0,036$; различия значимы – $p = 0,001$. Относительно слабо подразделены выборки «Саяны» и «Баргузин» ($F_{st} = 0,022$, $p = 0,040$). При этом географическое расстояние между ними составляет около 1240 км. Это может объясняться расположением популяции Западного Саяна на перекрестке миграционных путей соболя, в том числе и из восточной части ареала (Каштанов и др., 2018б).

Выборка из Забайкалья («Баргузин») характеризуется значительной обособленностью от всех исследуемых популяций соболя, за исключением уже упомянутой выборки из популяции Восточного Саяна («Саяны», $F_{st} = 0,022$, $p = 0,040$), а также одной из выборок восточного Алтая («Алтай-4», $F_{st} = 0,022$, $p = 0,035$). Обращает на себя внимание тот факт, что с удаленными популяциями западной части исследуемого ареала «Томск-1» и «Томск-2» дифференциация этой выборки составляет $F_{st} = 0,035$ и $F_{st} = 0,036$ соответственно ($p < 0,01$), тогда как со значительно более близкой популяцией северо-западного Алтая (выборки «Алтай 5» и «Алтай 1») она составляет $F_{st} = 0,040$ и $F_{st} = 0,049$ соответственно.

Относительно высокая степень дифференциации обнаружена между двумя выборками из западной части исследуемого ареала, «Томск-1» и «Томск-2». Значение F_{st} составило 0,033 ($p < 0,01$). Также значительна их дифференциация с наименее географически удаленными (расстояние около 160 км) выборками северо-западного Алтая: для выборки «Томск-1» она составила $F_{st} = 0,046$ с выборкой «Алтай-1», $F_{st} = 0,043$ с выборкой «Алтай-2» и $F_{st} = 0,037$ с выборкой «Алтай-5». Для выборки «Томск-2» – $F_{st} = 0,044$, $F_{st} = 0,036$ и $F_{st} = 0,045$ соответственно. С выборками же восточного и северо-восточного Алтая значения индекса фиксации гораздо ниже. Для выборки «Томск-1» с выборкой «Алтай-3» –

$F_{st} = 0,027$, с выборкой «Алтай-4» – $F_{st} = 0,032$. Для выборки «Томск-2» – $F_{st} = 0,034$ и $F_{st} = 0,040$ соответственно. Все различия значимы ($p < 0,01$).

Анализ взаимосвязи генетических дистанций с географической удаленностью выборок друг от друга (тест Мантеля) показал высокую степень их корреляции ($r = 0,64$, $p = 0,001$), что предполагает значительный вклад в дифференциацию популяций изоляции по расстоянию.

Выявленные при анализе индекса фиксации (F_{st}) различия между исследуемыми выборками хорошо подтверждаются дискриминантным анализом главных компонент (DAPC) (рис. 2).

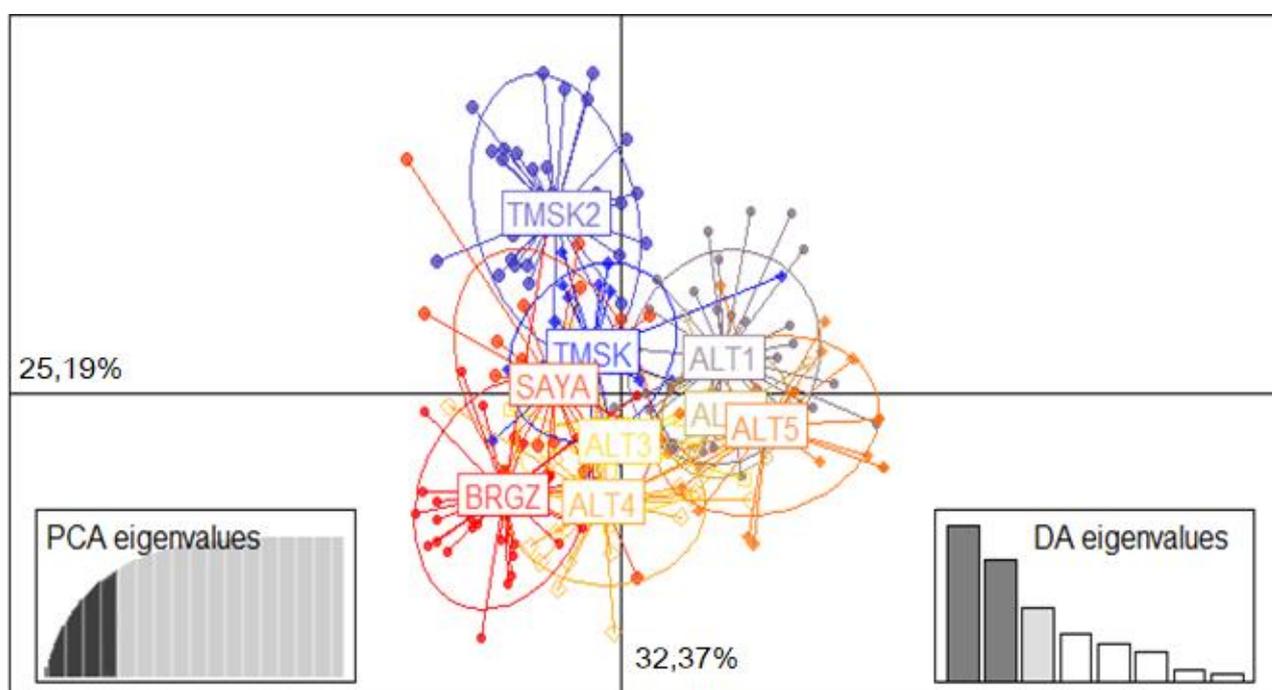


Рисунок 2. Распределение особей исследуемых популяций на плоскости первых двух главных компонент по данным дискриминантного анализа главных компонент (точками соответствующих цветов указаны особи, расположенные в пространстве двух главных компонент, числа на осях указывают долю изменчивости, объясненную каждой из компонент, на врезках отражены показатели собственных значений анализа главных компонент (PCA) и дискриминантного анализа (DA))

Анализ всего массива частот аллелей 15 микросателлитных локусов позволил сгруппировать исследуемые выборки соболя в пространстве первых

двух главных компонент, объясняющих соответственно 32,37% и 25,19% генетической изменчивости соответственно. Так по первой главной компоненте популяции северо-западного Алтая отделены от остальных популяций исследуемого ареала. В то же время по второй главной компоненте выборка «Алтай-1» отделена от выборок «Алтай-2» и «Алтай-5», а выборки из Забайкалья («Баргузин») и восточного и северо-восточного Алтая («Алтай-3» и «Алтай-4») – от выборки из Восточного Саяна и двух выборок Томской области.

Анализ генетической структуры популяций соболя на основе 15 микросателлитных локусов с применением кластеризации Монте-Карло по схеме цепей Маркова выявил наличие 6 генетических кластеров. Для определения количества кластеров были использованы значения байесовского информационного критерия (рис. 3а) и ΔK по методу Эванно (Evanno et al., 2005) (рис. 3б).

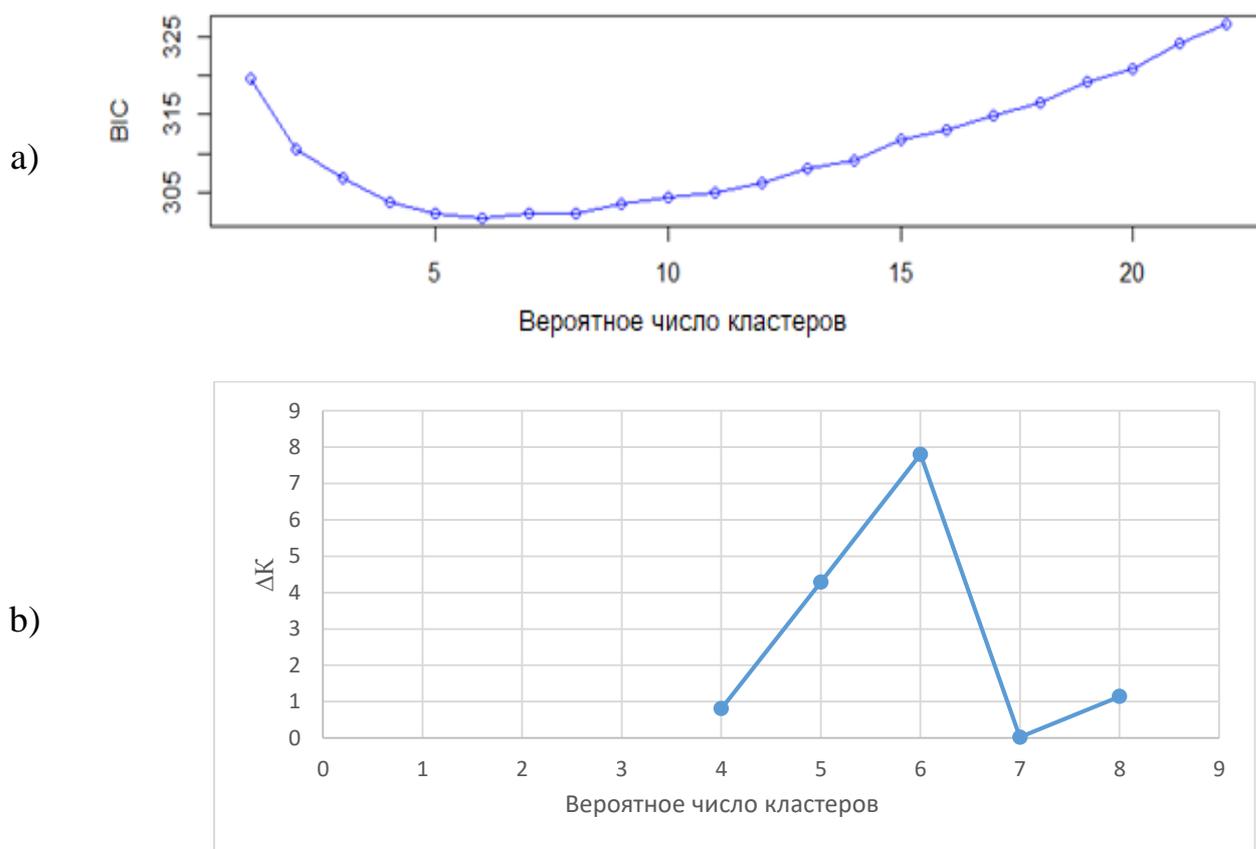


Рисунок 3. Наиболее вероятное число кластеров, полученное вычислением а) значения байесовского информационного критерия и б) значения ΔK

Результаты кластеризации, выполненной в Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), представлены на рисунке 4, вероятность принадлежности особи к определенному кластеру показана соответствующим цветом. Параметры выполнения процедуры кластеризации подробно описаны в главе «Материалы и методы».

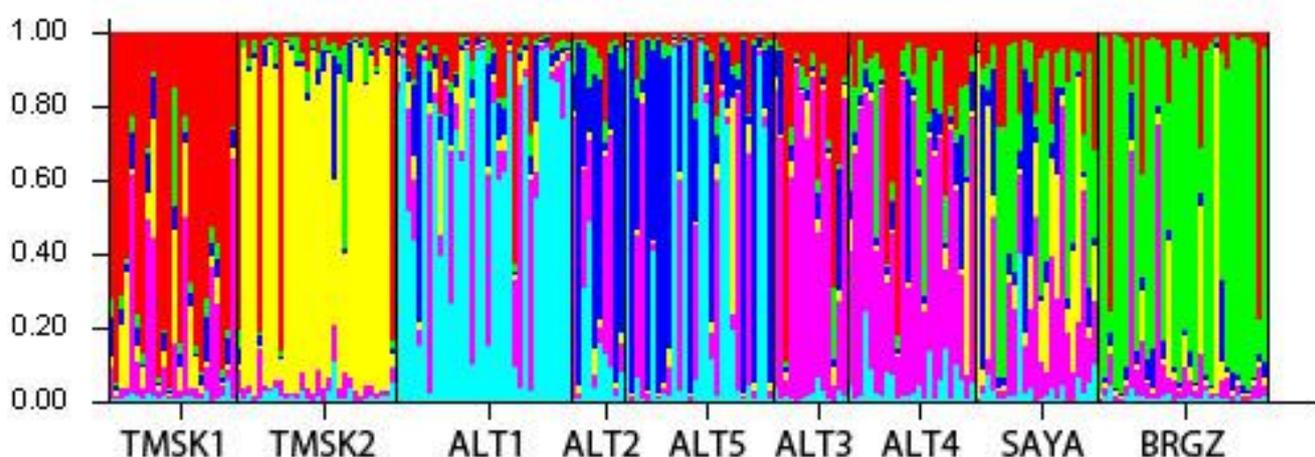


Рисунок 4. Результаты кластеризации по алгоритму MCMC выборок соболя Алтая и смежных регионов

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»). При этом для выборки «Алтай-1» характерно преобладание особей, отнесенных к голубому кластеру, представляющему эту выборку. 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.

Кластеризация методами невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA) и присоединения ближайших соседей (neighbor-joining, NJ) и построение соответствующих дендрограмм с проведением бутстреп-тестирования (10000 итераций) так же подтверждает эти результаты (рис. 5, 6).

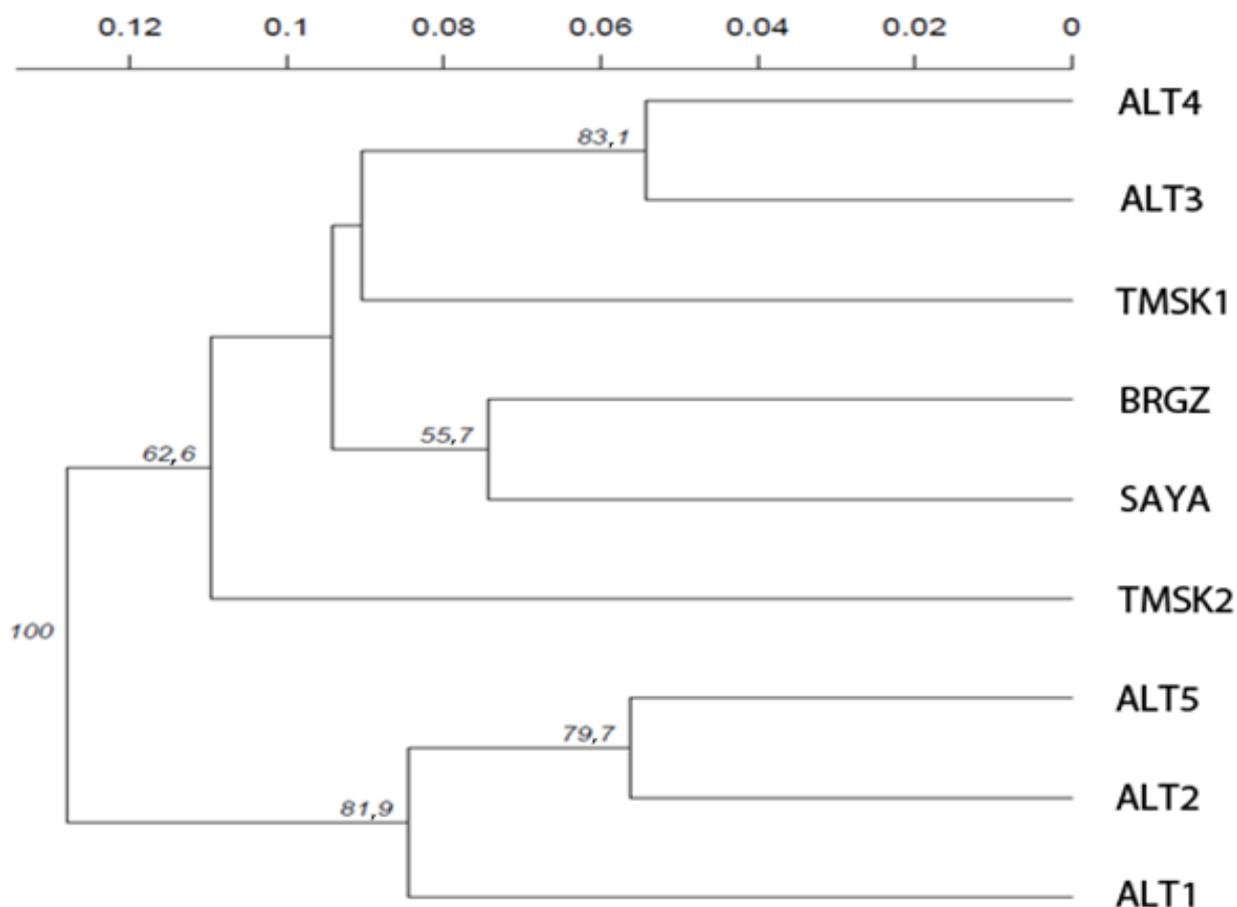


Рисунок 5. Кластеризация выборок соболя исследуемой части ареала методом UPGMA (значения бутстреп-поддержки приведены в узлах ветвления)

На консенсусной дендрограмме выборки формируют 6 основных групп: с высоким значением бутстреп-поддержки в отдельную группу выделяются выборки северо-западного Алтая (81,9). Отдельные кластеры формируют две выборки восточного Алтая и «Томск-1». Выборки восточного Саяна и баргузинского соболя составляют единую группу, однако единый узел для этих выборок был поддержан лишь с вероятностью 55,7. Отдельную шестую сформировала выборка «Томск-2» из Западной Сибири. Следует отметить, что выборки из популяций северо-западной части Алтая формируют на дендрограмме отдельную независимую ветвь, в то время как остальные выборки кластеризуются вместе. Таким образом, популяции соболя северо-западной части Алтайского региона Алтая составляют обособленную группу в общей генетической структуре соболя южного края ареала.

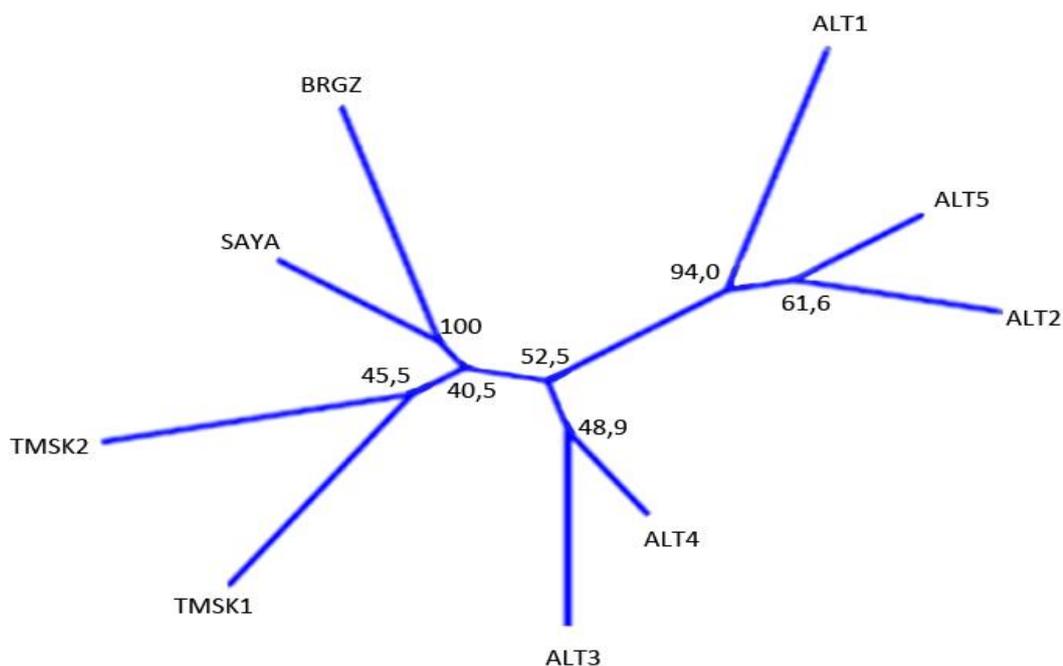


Рисунок 6. Кластеризация выборок соболя исследуемой части ареала методом NJ (значения бутстреп-поддержки приведены в узлах ветвления)

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 его ландшафтной структурой.

Модель миграций между выборками, построенная на базе показателя генных потоков (Nm) согласуется с предыдущими результатами анализа генетической структуры соболя юга ареала (рис. 7).

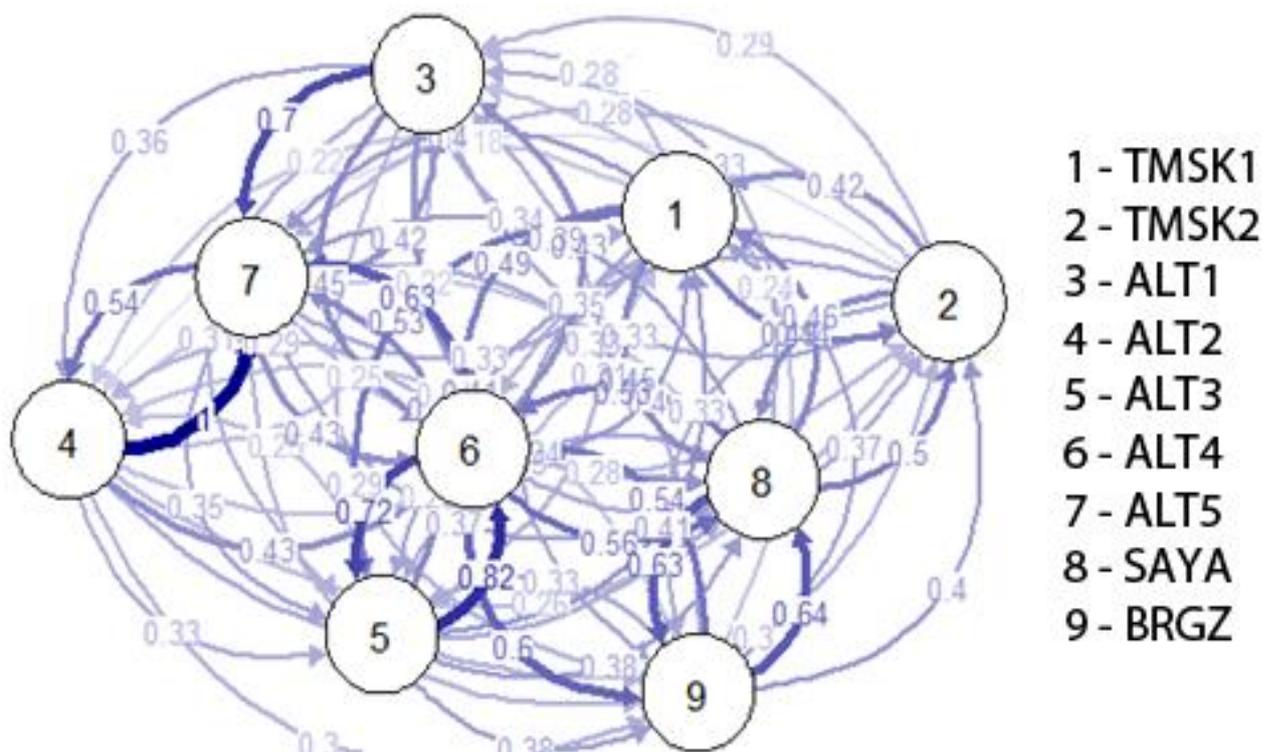


Рисунок 7. Модель миграционных потоков между выборками соболя в пределах исследуемого ареала (цифрами 1 – 9 (в кружках) обозначены соответствующие выборки, стрелки указывают направление миграций, а их толщина и числовые показатели (на стрелках) соответствуют интенсивности миграционных потоков)

Представленная модель свидетельствует о том, что в пределах северо-западного Алтая происходят односторонние миграции из популяции «Алтай-1» в «Алтай-5» и в «Алтай-2». Так же с высокой интенсивностью происходят миграции между выборками «Алтай-5» и «Алтай-2». При этом наиболее высокий уровень относительной миграции наблюдается из выборки «Алтай-2» в «Алтай-5». Кроме этого, в выборку «Алтай-5» отмечаются миграции из выборок «Алтай-4» (0,63) и «Алтай-3» (0,53), между которыми, в свою очередь, существуют значительные генные потоки (0,72-0,83). Из популяции «Алтай-4» с вероятностью 0,60 происходит миграция в Баргузинский район, а оттуда – взаимные миграции с Саянским регионом с вероятностью 0,63 – 0,64. Популяции Томской области, «Томск-1» и «Томск-2», характеризуются относительно низкой вероятностью

генных потоков как между собой (0,42-0,44), так и с остальными популяциями южного края ареала соболя (от 0,24 до 0,46).

Результаты проведенного исследования генетической структуры соболя, южной части ареала, показывают, что популяции, населяющие северо-западную часть Алтайской горной страны в значительной мере обособлены от остальных популяций исследуемого ареала. Дифференциация между популяциями этой и соседней – восточной и северо-восточной – частей Алтая, географическое расстояние между которыми составляет не более 300 км сопоставима по уровню с дифференциацией популяций, удаленных друг от друга на 1 – 2 тыс. км.

Популяция Западного Саяна (выборка «Саяны») слабо дифференцирована от соседних популяций Забайкалья («Баргузин») и северо-восточного Алтая («Алтай-3» и «Алтай-4»). Этот результат, а также существование популяции вблизи географического центра исследуемой территории подтверждает выдвинутое ранее предположение о прохождении через район миграционных путей и распространение отсюда генных потоков в северном и южном направлении (Каштанов и др., 2015; Каштанов и др., 2018).

Значительная обособленность друг от друга двух популяций, населяющих Томскую область, может объясняться особенностями интродукционных работ, проводившимися в регионе. Согласно архивам, численность популяции в западной части области («Томск-1») восстанавливалась за счет зверей, отловленных в юго-восточной части ареала, тогда как на востоке («Томск-2») популяция была восстановлена интродукциями животных их местных популяций (Павлов и др., 1973). Последующему же объединению этих популяций препятствовали географические особенности области, в частности, наличие большого количества болот.

Кластеризация популяций на базе различных методов также свидетельствует о том, что соболь северо-западной части Алтая формирует отдельный кластер, вне общей генетической структуры остальных популяций исследуемой части ареала. Дифференциация между остальными популяциями согласуется с их географическим расположением и коррелирует с расстояниями,

разделяющими эти популяции. Это свидетельствует в пользу обоснованности точки зрения о выделении соболя, населяющего северо-западную область Алтайской горной страны, в подвид – *Martes zibellina averini* (Бажанов, 1943).

3.1.4. Генетическая идентификация соболя южного края ареала вида

Одной из особенностей южного края ареала соболя является соседство значительного количества заповедных территорий с территориями, открытыми для лицензионного промысла (рис. 1). При этом, как было установлено в предыдущем разделе данного исследования, Алтай и сопредельные регионы населяют несколько географических популяций. Разработка методологии генетической идентификации соболя позволяет пресекать браконьерскую деятельность на охраняемых территориях, контролировать численность уникальных географических популяций и объемы промысла, проводить экспертизу поступившей на аукционы пушнины. Помимо этого, идентификация особей соболя позволит устанавливать миграционную активность зверей и прояснять вопросы межпопуляционных взаимодействий.

Идентификация популяционной принадлежности особей с неизвестным происхождением предполагает наличие референтной базы генотипов для нескольких дифференцированных популяций вида, а также определение ее разрешающей способности (т.е. доли правильно идентифицированных особей). Для этого имеющаяся референтная база тестируется с помощью симуляционного анализа на особях с известным происхождением.

При этом необходимо учитывать два типа ошибок. Ошибки первого рода идентификации – это доля особей, неправильно отнесенных к популяции, второго рода – доля особей, неправильно НЕ отнесенных к популяции. В первом случае особи оказываются ошибочно определены к анализируемой популяции, тогда как в действительности принадлежат к другой. Во втором – неправильно идентифицируемые особи не попадают в анализируемую популяцию, хотя в действительности принадлежат к ней. На практике оба типа ошибок должны учитываться при определении разрешающей способности базы данных.

В данной работе идентификация популяционной принадлежности особей выполнялась на основе алгоритма Rannala and Mountain (1997), оценивающего вероятность принадлежности генотипа особи к каждой из популяций и определяющего особь в популяцию с наибольшим значением этой вероятности.

База данных, содержащая информацию о генотипах 9 исследуемых выборок соболя, была протестирована на оба типа ошибок для оценки возможности ее использования для идентификации. При проведении тестирования выборки были распределены в 6 популяций в соответствии с результатами, описанными в предыдущем разделе данной работы (табл. 9).

Таблица 9. Распределение выборок соболя по соответствующим популяциям на исследуемой части ареала

Популяция	Условное обозначение	Выборки
Томск интродуцированный	TMSK	«Томск-1»
Томск нативный	TMSK2	«Томск-2»
Северо-западный Алтай	NW_ALT	«Алтай-1»
		«Алтай-2»
		«Алтай-5»
Восточный Алтай	E_ALT	«Алтай-3»
		«Алтай-4»
Саяны	SAYA	«Саяны»
Баргузин	BRGZ	«Баргузин»

На первом этапе был проведен статистический анализ для определения оптимального числа маркеров, необходимых для идентификации. За основу анализа была взята база частот аллелей аллелей 8 микросателлитных локусов (*Ma1*, *Ma3*, *Ma8*, *Ma15*, *Ma18*, *Ma19*, *Mer041*, *Mvi072*), 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 (т.е.

стандартная панель для 8 локусов (*Ma1, Ma3, Ma8, Ma15, Ma18, Ma19, Mer041, Mvi072*) и каждый из оставшихся 7 локусов (*Mar08, Mar21, Mar36, Mar43, Mar53, Mar58, Mar64*). При оценке точности идентификации с использованием панели из 10 и 12 маркеров рассчитывались средние значения точности и ошибки идентификации из соответственно 21 и 35 варианта возможных комбинаций маркеров. Для оценки точности и ошибки идентификации по 15 микросателлитным локусам использовалась вся панель 15 микросателлитных локусов.

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. 8).

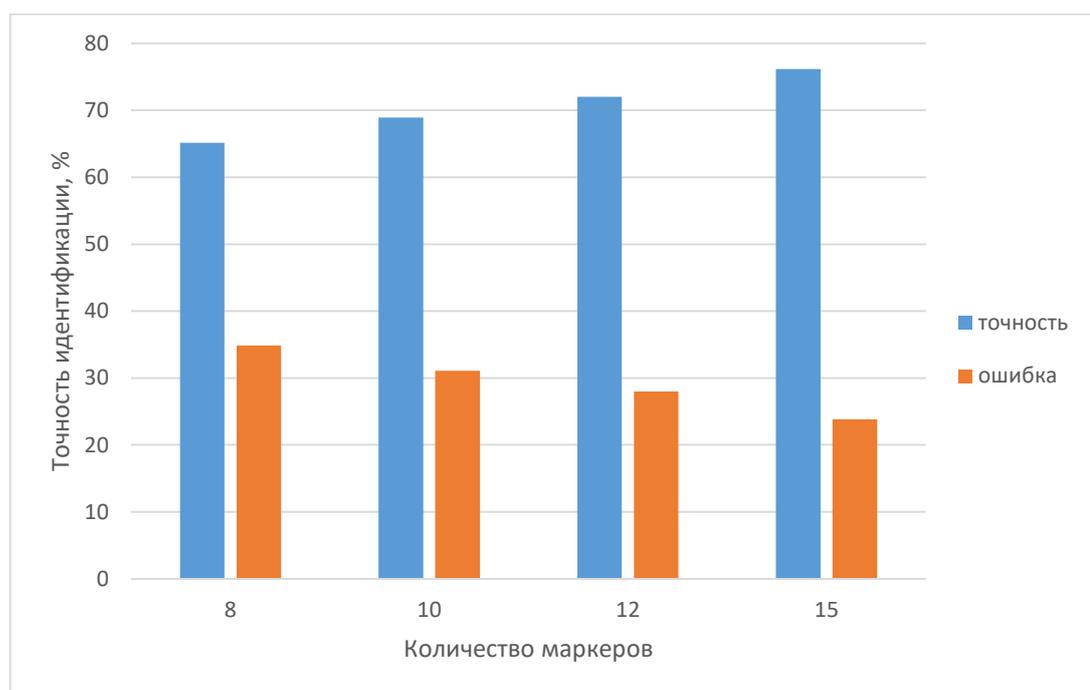


Рисунок 8. Средняя точность и ошибка идентификации особей по референтной базе частот 8, 10, 12, 15 микросателлитных локусов соболя

Для оценки влияния дальнейшего расширения набора маркеров на точность идентификации была определена линейная зависимость и построен логарифмический тренд, представленный на рисунке 9. Из прогноза видно, что оценка точности идентификации соболя, приближенная к 80%, может быть

достигнута при использовании панели из примерно 20 микросателлитных локусов, а к 90% - из примерно 60 микросателлитных локусов.

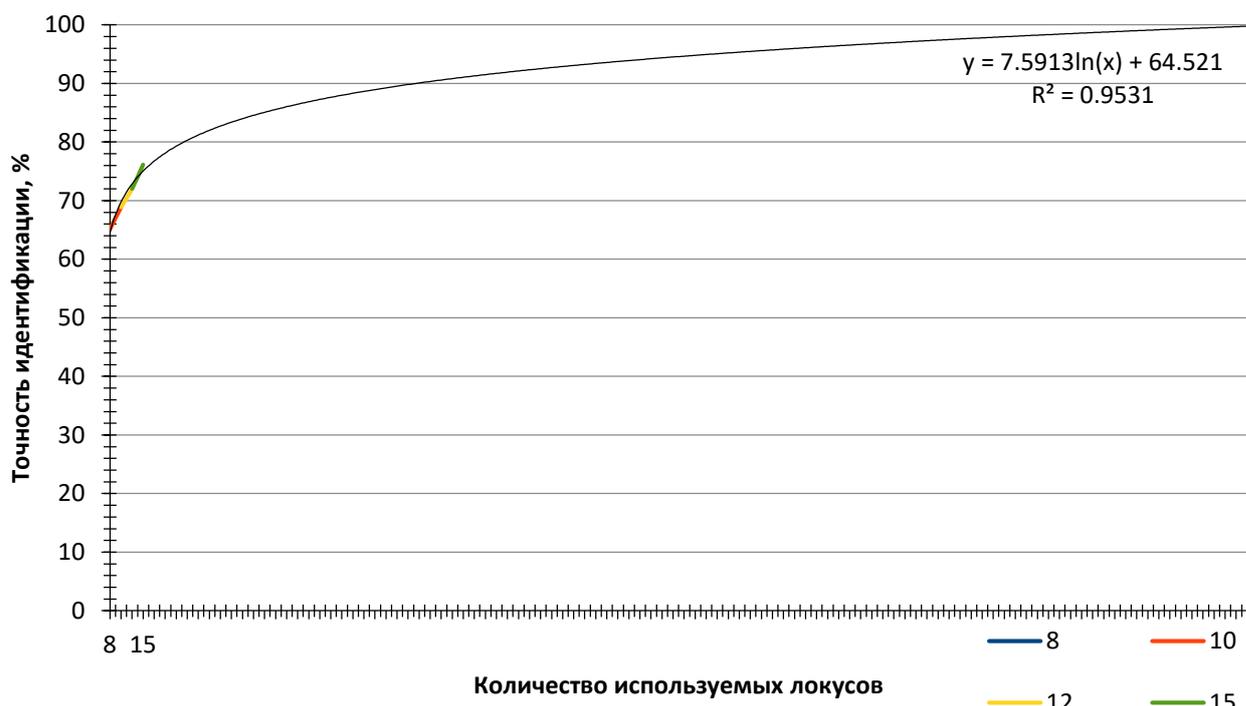


Рисунок 9. Точность идентификации особей по базе данных частот 8, 10, 12 и 15 микросателлитных локусов соболя в целом для всех популяций и логарифмический тренд

Таким образом, точность идентификации возрастает с увеличением числа используемых микросателлитных маркеров. Логарифмический тренд свидетельствует о том, что расширение используемой панели с 8 до 15-18 маркеров будет способствовать значительному росту точности идентификации, однако дальнейшее увеличение количества маркеров (20 и более) будет увеличивать точность медленно. Использование от 15 до 20 маркеров при идентификации соболя будет обеспечивать достаточную точность при рациональных экономических затратах.

Оценка точности отдельно для каждой из шести популяций соболя проводилась с учетом ошибок первого и второго рода. Для ошибок первого рода точность идентификации определялась как доля верно идентифицированных особей популяции от общего числа особей, отнесенных к анализируемой популяции (рис. 10). Для ошибок второго рода точность идентификации

определялась как доля верно идентифицированных особей популяции от общего числа особей анализируемой популяции (рис. 11).

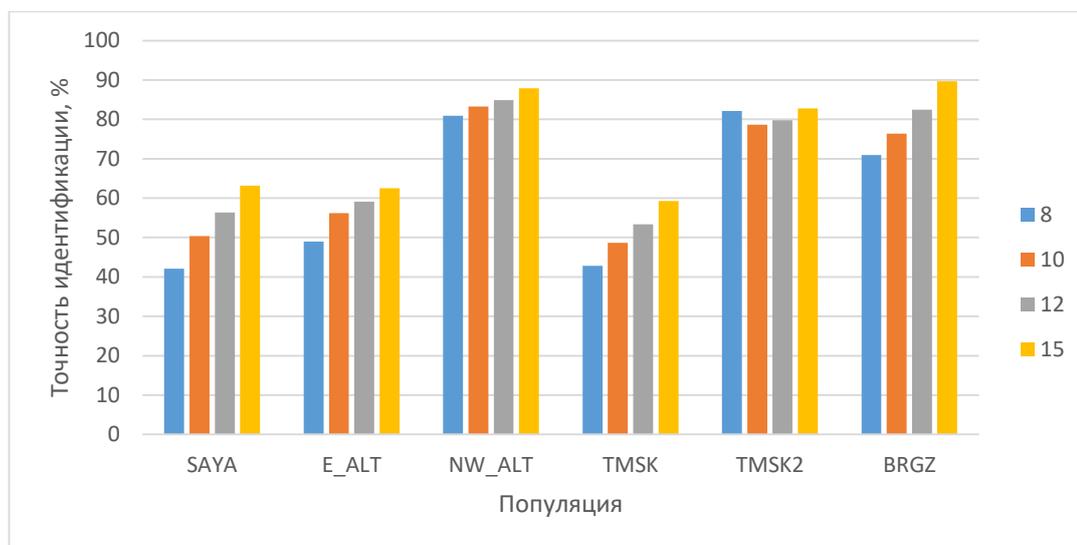


Рис.10. Оценки точности идентификации особей по базе данных частот 8, 10, 12 и 15 микросателлитных локусов соболя для каждой группировки с учетом ошибки I рода

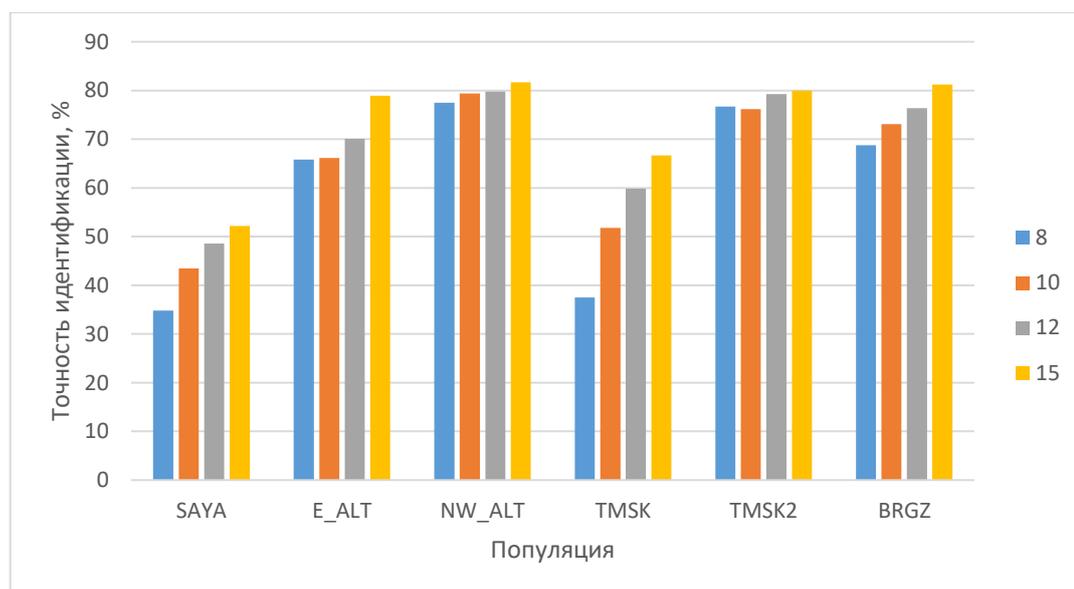


Рис.11. Оценки точности идентификации особей по базе данных частот 8, 10, 12 и 15 микросателлитных локусов соболя для каждой группировки с учетом ошибки II рода

Установлено, что для некоторых популяций точность идентификации не увеличивается (нативная популяция Томской области) или увеличивается незначительно (северо-западный Алтай) при увеличении количества локусов для

ошибок как I, так и II рода при увеличении количества локусов, тогда как для других популяций – значительно возрастает (рис. 10, 11, табл. 10).

Таблица 10. Зависимость точности идентификации от количества локусов: коэффициенты достоверности аппроксимации (R^2) и уровни значимости (α) парной линейной регрессии

Популяция	Ошибка I рода		Ошибка II рода	
	R^2	α	R^2	α
Саяны (SAYA)	0,9959	0,0021	0,9607	0,0198
Восточный Алтай (E_ALT)	0,9979	0,0011	0,8383*	0,0844
Западный Алтай (NW_ALT)	0,9957	0,0022	0,9480	0,0263
Томск нативный (TMSK2)	0,0385*	0,8038	0,8043*	0,1032
Томск интродуцированный (TMSK)	0,9877	0,0062	0,9677	0,0163
Баргузинский соболь (BRGZ)	0,9531	0,0237	0,9946	0,0027

Примечание: *-незначимые ($\alpha > 0,05$).

Так точность идентификации с учетом ошибки I рода увеличилась для популяции Саян (на 21%), баргузинского соболя (на 18,7%) и интродуцированной популяции Томска (на 16,4%) (рис. 10, табл. 10), а с учетом ошибки II рода - для Томска интродуцированного (на 29,2%) и Саян (на 17,4%) (рис. 11, табл.10). Это свидетельствует, о том, что полученные оценки точности могут быть максимально возможными для некоторых популяций (например, Томск нативный) и дальнейшее увеличение количества локусов не даст ожидаемых результатов, но для других популяций, увеличение количества локусов значительно повысит точность идентификации. Ниже на рисунках 12 – 17 изображены доли оценок идентификации особей разных выборок в анализируемой популяции для 8 и 15 микросателлитных локусов.

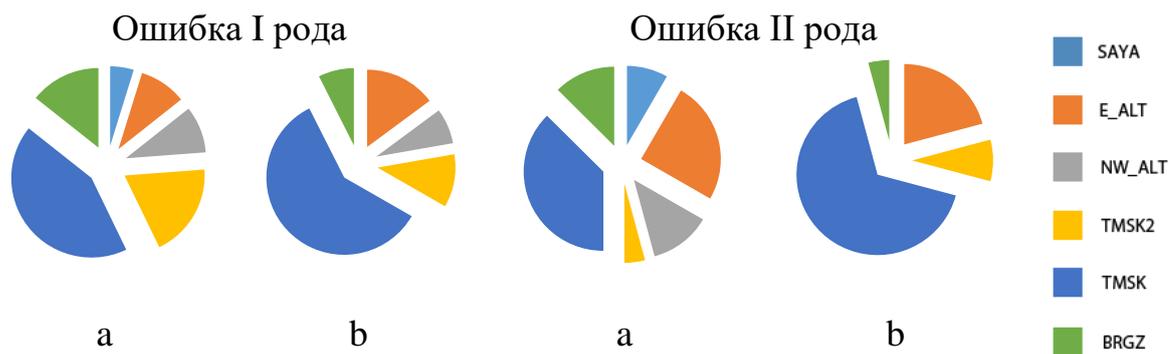


Рисунок 12. Изменение оценок идентификации для интродуцированной популяции Томска по I и II роду ошибок с увеличением количества маркеров (a – 8 маркеров, b – 15 маркеров)

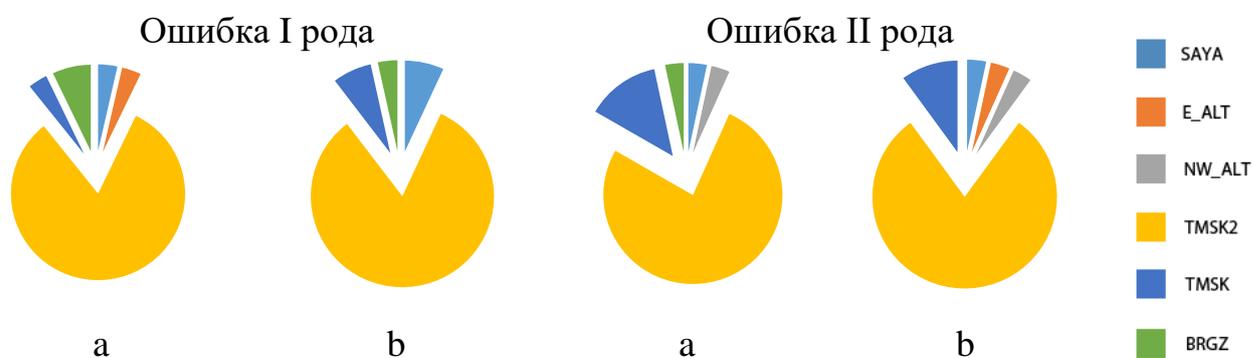


Рисунок 13. Изменение оценок идентификации для нативной популяции Томска по I и II роду ошибок с увеличением количества маркеров (a – 8 маркеров, b – 15 маркеров)

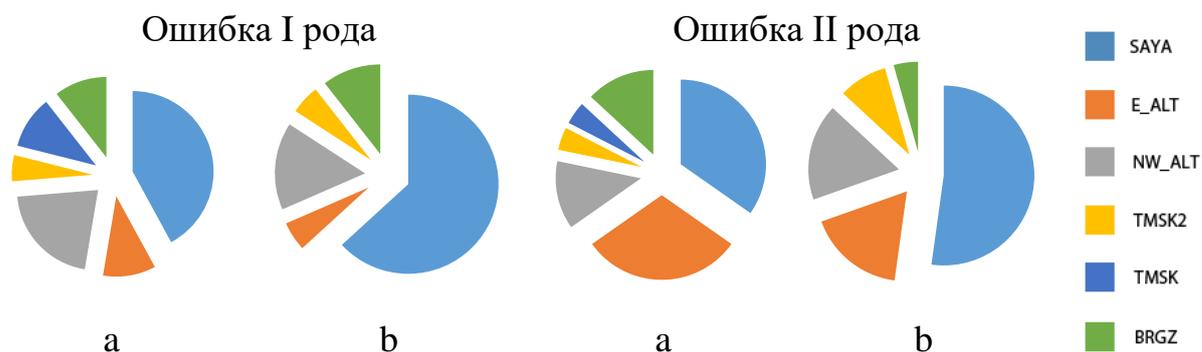


Рисунок 14. Изменение оценок идентификации для популяции Саяны по I и II роду ошибок с увеличением количества маркеров (a – 8 маркеров, b – 15 маркеров)

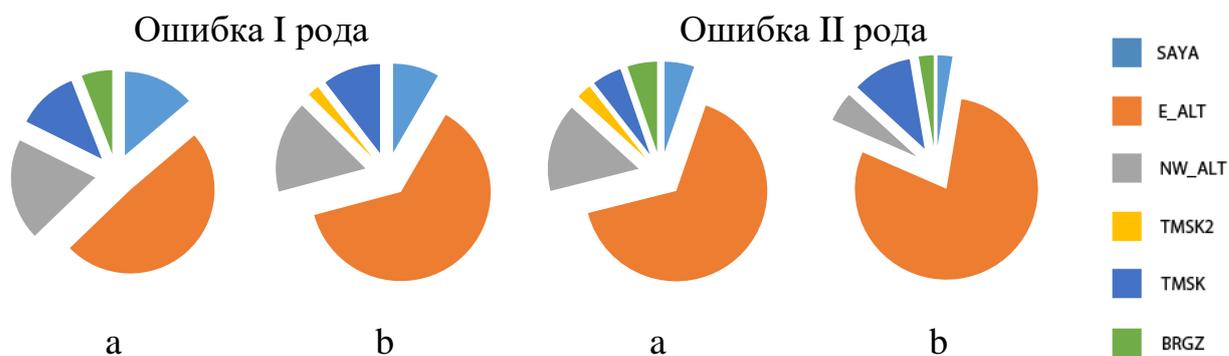


Рисунок 15. Изменение оценок идентификации для популяции восточного Алтая по I и II роду ошибок с увеличением количества маркеров (a – 8 маркеров, b – 15 маркеров)

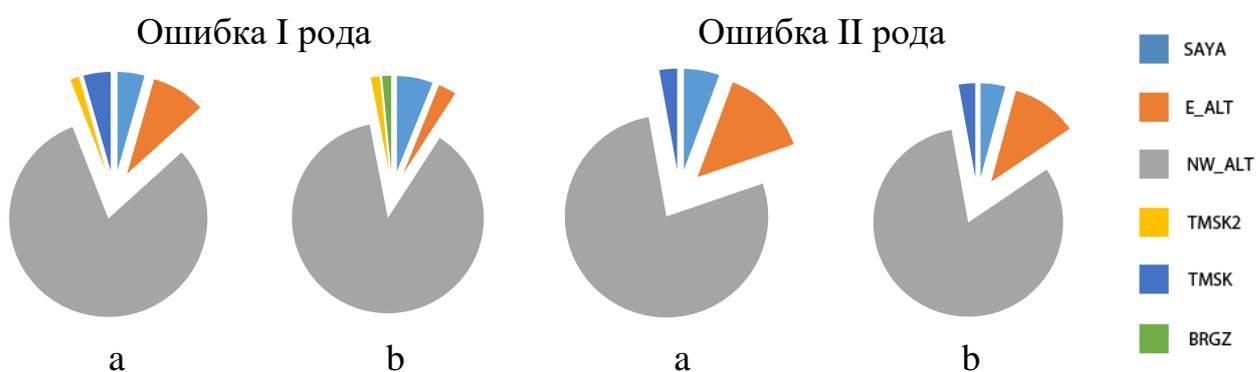


Рисунок 16. Изменение оценок идентификации для популяции северо-западного Алтая по I и II роду ошибок с увеличением количества маркеров (a – 8 маркеров, b – 15 маркеров)

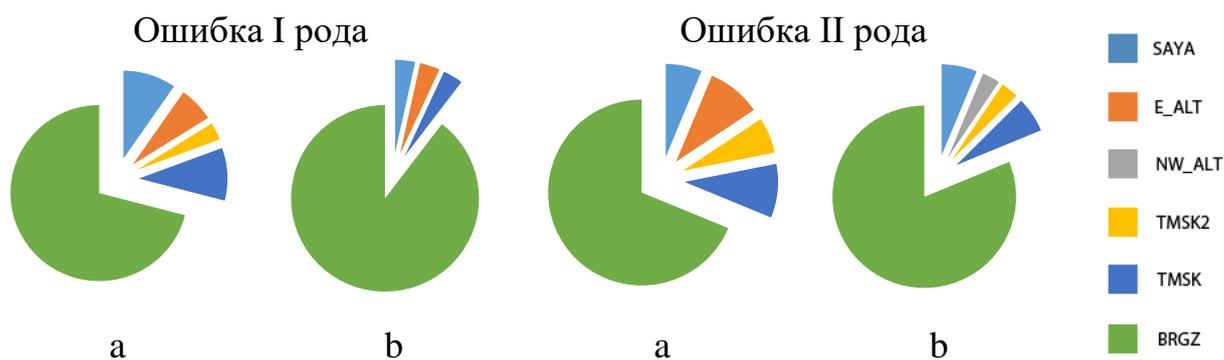


Рисунок 17. Изменение оценок идентификации для популяции «Баргузин» по I и II роду ошибок с увеличением количества маркеров (a – 8 маркеров, b – 15 маркеров)

Наглядно продемонстрировано изменение оценок идентификации для некоторых популяций с увеличением количества маркеров, в каких популяциях идентифицируется анализируемая выборка (ошибка I рода), а также какие популяции идентифицируются внутри анализируемой выборки (ошибка II рода). При использовании панели из 8 маркеров в интродуцированной популяции Томска (Томск-1) по ошибке I рода идентифицировались особи Красноярского края (Саяны), тогда как при использовании панели из 15 маркеров, этого не происходило (рис. 12). В то же время, при использовании панели из 8 локусов к выборке Красноярского края были отнесены особи из Томска интродуцированного (ошибка II рода) и большой процент особей из восточного Алтая, но при использовании панели из 15 локусов, особи из интродуцированного Томска уже не идентифицируются, а доля особей из восточного Алтая сильно сократилась, точность идентификации возросла (рис. 14).

Еще одной важной характеристикой референтной базы является уровень надежности, с которой идентифицируются особи идентификации (score-коэффициент, от англ. score – счет, оценка). Он отражает степень вероятности наступления события – то есть принадлежности особи к конкретной популяции. Средняя надежность (score-коэффициент) по всем популяциям для панелей из 8, 10, 12 и 15 микросателлитных локусов составила $77,44 \pm 1,34$, $81,42 \pm 0,96$, $84,86 \pm 0,90$, $88,74 \pm 1,13$ соответственно. Линейная зависимость среднего уровня надежности от количества локусов также показала, что при расширении маркерной панели надежность идентификации будет достоверно расти ($R^2=0,9993$, $\alpha=0,0004$) в среднем с $77,44 \pm 1,34$ (8 маркеров) до $88,74 \pm 1,13$ (15 маркеров). Таким образом, при увеличении количества локусов с 8 до 15, значимо возрастает не только точность идентификации (доля правильно идентифицированных особей), но и ее надежность в среднем для каждой особи.

Далее был рассчитан средний score-коэффициент верно и неверно идентифицированных особей в отдельности для 8 и для 15 локусов (табл. 11). Было установлено, что в среднем надежность идентификации особей, которые были верно идентифицированы, достоверно выше, чем для тех, которые были

неверно идентифицированы, как по 8 ($\alpha=5,93 \times 10^{-9}$), так и по 15 маркерам ($\alpha=2,64 \times 10^{-6}$).

В то же время надежность при использовании панели из 15 маркеров в среднем достоверно выше для обеих групп особей, чем при использовании панели из 8 маркеров ($\alpha=0,0004$ - для неверно идентифицированных и $\alpha=4,82 \times 10^{-6}$ для верно идентифицированных). Это свидетельствует о том, что панель из 15 микросателлитных локусов более предпочтительна для идентификации чем панель из 8 локусов.

Таблица 11. Средние коэффициенты надежности идентификации (score-коэффициенты) 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

Оценка надежности прогноза принадлежности особей к конкретной географической популяции показала, что среди особей северо-западной части алтайского ареала соболя с надежностью, превышающей 80% может быть верно идентифицировано 46% особей. Сопоставимый результат был получен и для восточной и северо-восточной части алтайского ареала - 50% верно идентифицированных особей со значением score > 80%. Наименьшей долей верно идентифицированных животных с высокой надежностью (score > 80%) характеризовалась популяция «Саяны» - только 29% особей.

В целом средняя надежность прогноза принадлежности для верно идентифицированных животных составил 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. Следует также отметить, что для некоторых из неверно идентифицированных особей была получена высокая оценка надежности – эти особи могут являться фактическими мигрантами.

В процессе исследований генетической структуры популяций соболя южного края ареала были накоплены данные о генотипах особей, населяющих исследуемый регион. Это позволило сформировать референтную базу, пригодную для индивидуальной идентификации соболей, обитающих на промысловых и заповедных территориях. Полученные результаты свидетельствуют о том, что использование при индивидуальной идентификации соболя базы данных аллельных частот 15 микросателлитных локусов предпочтительнее, поскольку точность и надежность идентификации достоверно выше, чем для референтных баз с меньшим количеством маркеров. При использовании панели из 15 микросателлитных локусов точность идентификации возрастает в среднем на 11% (с 65% для 8 маркеров до 76% для 15 маркеров), ошибка идентификации уменьшается в 1,5 раза.

РАЗДЕЛ 2. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СОБОЛЯ ПРОМЫШЛЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ И АНАЛИЗ ПОСЛЕДСТВИЙ ДОМЕСТИКАЦИИ ВИДА

Исследование промышленной популяции соболя проводилось с использованием образцов АО «Племенной зверосовхоз «Салтыковский», а также информационных баз племенного учета. Стадо соболей зверохозяйства формировалось из зверей, отловленных в природных популяциях (первый завоз составил 55 особей), и впоследствии пополнялось животными зверохозяйства «Пушкинский» - теми, для которых искусственный отбор только начался (первое поколение, полученное в доместифицированной среде). Это отразилось на выборе направления селекционно-племенной работы. Отбор здесь проводился на шелковистость шкурки с темно-коричневой основной окраской, без жесткого отбора на затемнение. Результатом такой стабильной селекции стало создание стада, сочетающего в себе равномерный темно-коричневый окрас, высокие пушно-меховые качества, а также высокие репродуктивные показатели. Первый отраслевой стандарт бонитировки соболей 1986 г. выделял в отдельный тип соболей, разводимых в «Салтыковском». Основными его характеристиками стали крупный размер, крепкое телосложение, равномерный темно-коричневый окрас и отличное качество опушения, а также высокие репродуктивные способности (Милованов, 2001; Каштанов и др., 2016). На сегодняшний день в «Салтыковском» созданы 2 породы соболей: «Салтыковская 1» (2007 г) и «Салтыковская серебристая» (2021 г).

При анализе генетического разнообразия и структуры промышленной популяции была использована стандартная панель из 8 микросателлитных локусов. В сравнительном анализе участвовали уже рассмотренные в первом разделе географические популяции соболя южного края ареала и фермерская популяция з/с «Салтыковский».

В продолжение исследований доместифицированной популяции соболя был также проведен анализ изменчивости некоторых экономически значимых количественных признаков. Целью племенной работы в соболеводстве является получение животных соответствующего окраса с желательной густотой и длиной

шерстного покрова с крепким телосложением, крупного размера. Основным направлением селекции при этом остается тип и тон окраса, а также качество опушения. Вместе с тем не менее важными экономически являются такие количественные показатели как размер тела особи и ее репродуктивные показатели (Каштанов и др., 2016), которые и были выбраны нами в качестве целевых.

Необходимо отметить, что центральным процессом селекционно-племенной работы с любым видом сельскохозяйственных животных является определение генетической ценности. Поэтому результаты корреляционно-регрессионного анализа для исходных массивов данных (см. раздел Материалы и методы), и оценки вариансных компонент изменчивости исследуемых признаков легли в основу разработки моделей и апробации метода расчета оценок племенной ценности поголовья на основе методологии BLUP (Henderson, 1975) качестве объекта была выбрана «Серебристая» порода соболя как наиболее современная (поздняя), зарегистрированная в 2020 году. Результаты оценки особей соболя использовались для определения генетических трендов и общей эффективности селекционно-племенной работы в популяции по рассматриваемым признакам. Автором диссертации ранее уже выполнялись исследования, посвященные использованию методологии BLUP, а также ее модификаций (GBLUP, ssGBLUP, wssGBLUP при использовании в процедуре оценки геномных данных) при оценке генетической ценности других видов с/х животных (Melnikova et al., 2021; Kabanov et al., 2022).

Этот раздел представленной работы посвящен всестороннему анализу последствий domestikации и генетических особенностей промышленной популяции соболя как с точки зрения молекулярно-генетического анализа, так и генетики количественных признаков.

3.2.1. Генетическое разнообразие domestikцированной популяции соболя

Одной из задач настоящей работы был сравнительный анализ domestikцированной и географических (природных) популяций соболя на основе

полиморфизма микросателлитных локусов для выяснения особенности формирования генетической структуры вида в условиях доместикиации. Для этого 94 образца из фермерской популяции были генотипированы по базовой панели из 8 микросателлитных локусов. Показатели аллельного разнообразия, определенные для 10 популяций, представлены в таблице 12. В природных популяциях, подробно рассмотренных в предыдущем разделе исследования, для стандартной панели из 8 микросателлитных локусов, выявлено 143 аллеля, а в фермерских — 94 особи, 71 аллель.

Таблица 12. Генетическое разнообразие доместицированной популяции соболя по сравнению с природными популяциями южной части ареала

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

N - количество образцов в выборке, *N_a* – среднее количество аллелей в выборке, *A_r* - аллельное богатство, *I* – индекс разнообразия Шеннона, *H_o* - наблюдаемая гетерозиготность, *H_e* - ожидаемая гетерозиготность, *F_{is}* – коэффициент инбридинга, HWE – отклонение от равновесия Харди-Вайнберга (NS – не значимо, ** - значимо при $p < 0,05$, *** - значимо при $p < 0,005$).

Фермерская популяция отличается наименьшими показателями аллельного богатства среди всех исследованных выборок ($A_r = 5,532$, $t = 77,162$, $p < 0,01$). показатели наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности так же в среднем ниже, чем в остальных популяциях: по этим показателям фермерская популяция опережает лишь популяцию «Томск-1». Наблюдается незначительный инбридинг,

коэффициент фиксации аллелей F_{is} составляет 0,011. При этом значимого отклонения распределения частот генотипов от равновесия Харди-Вайнберга не наблюдается. При рассмотрении полокусно значимое отклонение от равновесия Харди-Вайнберга выявляется только в локусе *Ma19* ($p = 0,008$).

Несмотря на низкое значение показателя аллельного богатства, в популяции фермерского разведения обнаруживаются несколько собственных аллелей (табл. 13) в локусах *Ma1* (206), *Ma3* (137) и *Mer041* (166). При этом два из них (206 и 137) встречаются с частотой менее 2% (0,005 и 0,016 соответственно). Аллель 166 в локусе *Mer041* при этом встречается в 11,7% случаев.

Таблица 13. Собственные аллели фермерской популяции

Выборка	Локус	Аллель	Частота встречаемости
Томск-1	<i>Ma15</i>	204	0,021
Алтай-1	<i>Ma1</i>	228	0,045
Алтай-1	<i>Ma18</i>	164	0,015
Алтай-2	<i>Ma18</i>	160	0,050
Саяны	<i>Ma15</i>	212	0,022
Саяны	<i>Ma18</i>	179	0,022
Баргузин	<i>Ma8</i>	114	0,031
Баргузин	<i>Ma8</i>	130	0,063
Ферма	<i>Ma1</i>	206	0,005
Ферма	<i>Ma3</i>	137	0,016
Ферма	<i>Mer041</i>	166	0,117

Стоит отметить, что при добавлении в анализ фермерской популяции перестают выделяться в качестве собственных некоторые аллели соответствующих локусов. Так аллель 174 в локусе *Ma18*, встречающийся как приватный аллель в выборке «Алтай-1» с частотой 0,045 в предыдущем разделе данного исследования при анализе природных популяций, встречается также в фермерской популяции с частотой 0,005. С такой же низкой частотой в фермерской популяции встречается аллель 106 в локусе *Ma8*, который среди природных популяций присутствует только в выборке «Томск-2». Аллель 172 в локусе *Ma18*, среди природных популяций встречавшийся только в популяции

«Алтай-5» (0,036), также обнаруживается и в фермерской популяции с частотой 0,032.

Более детальное рассмотрение распределения аллелей (рис. 18) в фермерской и природных популяциях показывает, что во многих локусах в фермерской популяции происходит перераспределение частот в сторону одного-двух аллелей.

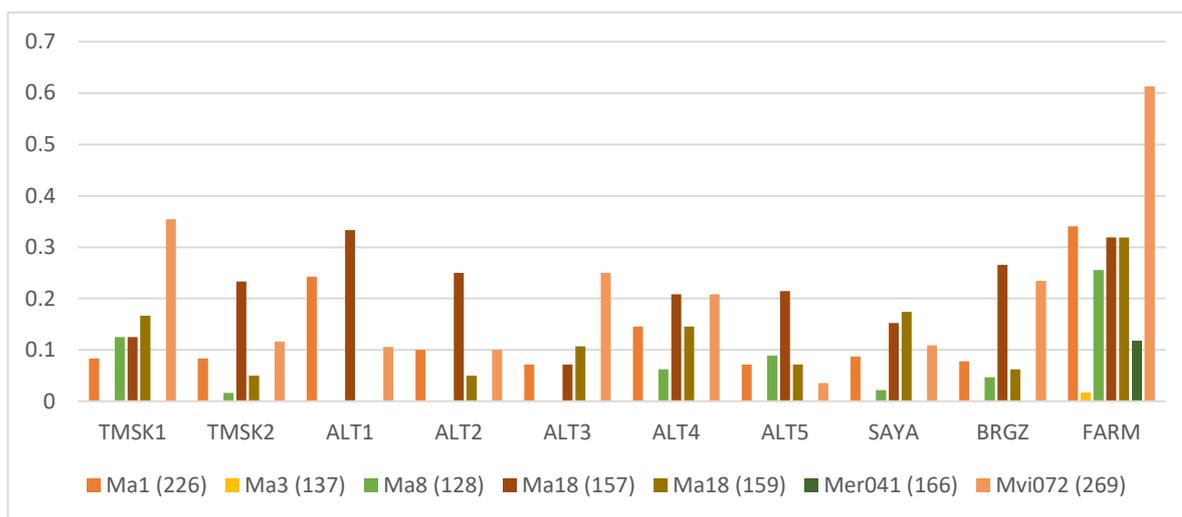


Рисунок 18. Перераспределение аллелей в промышленной популяции соболя в некоторых исследованных локусах по сравнению с природными популяциями

Так в локусе *Ma1* с наибольшей частотой, встречается 226 аллель (в 34% случаев), тогда как в природных популяциях его частота составляет от 7% до 10%, за исключением выборки «Алтай-1», где встречаемость аллеля составляет 24%. Сходная ситуация обнаруживается в распределении частот аллелей локуса *Ma8*: аллель 128, который в большинстве природных популяций обнаруживается как редкий, в фермерской популяции является основным. Значительный перевес в сторону двух основных аллелей (157 и 159) происходит в локусе *Ma18*: частоты соответствующих аллелей составляют по 0,320. В локусе *Mvi072* так же произошла фиксация 269 аллеля, который встречается в 61% случаев. Помимо этого, интересно распределение 166 аллеля локуса *Mer041*, встречающегося с достаточно высокой (0,117) частотой только в фермерской популяции (приват-аллеля). Такая же ситуация обнаруживается по локусу *Ma3*: аллель 137 выявлен только в популяции ферма (0,016).

Одна из важных задач промышленной domestikации – оценка влияния этого процесса на уровень гетерогенности вновь создаваемой генетической структуры. Для создания domestikцированной популяции соболя в условиях domestikцированной среды была использована значительная часть генофонда природных популяций: с 1928 по 1936 гг в з/с «Пушкинский» было завезено порядка 1000 зверей из 9 природных популяций, часть из которых преодолела адаптационный барьер и дала потомство (Каштанов, 2014). Именно они (частично) использовались впоследствии для формирования популяции з/с «Салтыковский», рассматриваемой в данной работе.

При сравнении современных популяций соболя естественной среды обитания и разводимой в условиях фермы было установлено, что существование популяции в условиях направленного отбора по экономически значимым признакам влечет снижение аллельного богатства промышленной популяции. На сегодняшний день после 100 лет селекции вида в domestikцированной среде сохранилось 58% аллельного разнообразия природных популяций южной части ареала, большая часть которых привлекалась к созданию фермерской.

Выявленное снижение гетерозиготности в фермерской популяции может объясняться последствиями отбора: известно, что при значительном давлении искусственного отбора и направленном скрещивании часто происходит накопление «неблагоприятных» аллелей в гомозиготном состоянии. Поскольку популяция отличается незначительным дефицитом гетерозигот, можно предположить, что в хозяйстве подразделенное стадо относительно стабильно.

Смещение аллельных частот в сторону одного-двух аллелей, характерное для большинства локусов, а также снижение аллельного богатства фермерской популяции также является результатом жесткого направленного на улучшение хозяйственно-полезных признаков. Помимо этого, схожее распределение аллельных частот ранее было выявлено для островных популяций (Каштанов и др., 2015), что может свидетельствовать о проявлении эффекта основателя – явления снижения и смещения генетического разнообразия при заселении малым количеством представителей рассматриваемого вида новой географической

территории, в данном случае – использование ограниченного числа особей при создании промышленной популяции.

Наличие в промышленной популяции собственных (уникальных) аллелей может свидетельствовать о привлечении при ее создании генофондов популяций, не задействованных в данном исследовании. При этом невысокая частота встречаемости этих аллелей может указывать на их постепенную элиминацию из доместичированной популяции.

Таким образом результаты сравнительного анализа генетической изменчивости выборок соболя из доместичированной и природных популяций позволяют заключить, что доместикация вида и искусственный отбор по ряду количественных признаков сопровождались снижением генетического разнообразия, несмотря на привлечение к ее созданию большей части генофонда природных популяций.

3.2.2. Генетическая дифференциация природных и доместичированной популяций соболя

Анализ дифференциации фермерской и девяти природных популяций южного края ареала на основе попарных коэффициентов F_{st} (табл. 14) показал максимальные различия промышленной популяции фермы 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. 19). Так согласно анализу, по первой компоненте популяции фермы отличаются от всех природных популяций, тогда как 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.

Таблица 14. Попарные значения F_{st} между выборками соболя южной части ареала и фермерской популяцией

	Томск-1	Томск-2	Алтай-1	Алтай-2	Алтай-3	Алтай-4	Алтай-5	Саяны	Баргузин	Ферма
Томск-1	0	0,001	0,001	0,001	0,002	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Томск-2	0,032	0	0,001	0,001	0,005	0,001	0,001	0,003	0,001	0,001
Алтай-1	0,044	0,038	0	0,013	0,001	0,001	0,003	0,001	0,001	0,001
Алтай-2	0,049	0,037	0,020	0	0,009	0,001	0,450	0,001	0,001	0,001
Алтай-3	0,025	0,023	0,029	0,038	0	0,439	0,002	0,006	0,015	0,001
Алтай-4	0,028	0,033	0,028	0,034	0,012	0	0,001	0,006	0,001	0,001
Алтай-5	0,042	0,043	0,018	0,012	0,027	0,030	0	0,001	0,001	0,001
Саяны	0,035	0,021	0,036	0,036	0,026	0,021	0,037	0	0,088	0,001
Баргузин	0,028	0,021	0,042	0,033	0,019	0,020	0,038	0,013	0	0,001
Ферма	<i>0,020</i>	0,037	0,049	0,024	<i>0,020</i>	0,027	0,044	0,031	0,030	0

Примечание: под диагональю – значения F_{st} , над диагональю – соответствующие им p -value; наиболее высокие значения F_{st} выделены полужирным шрифтом, наиболее низкие – курсивом.

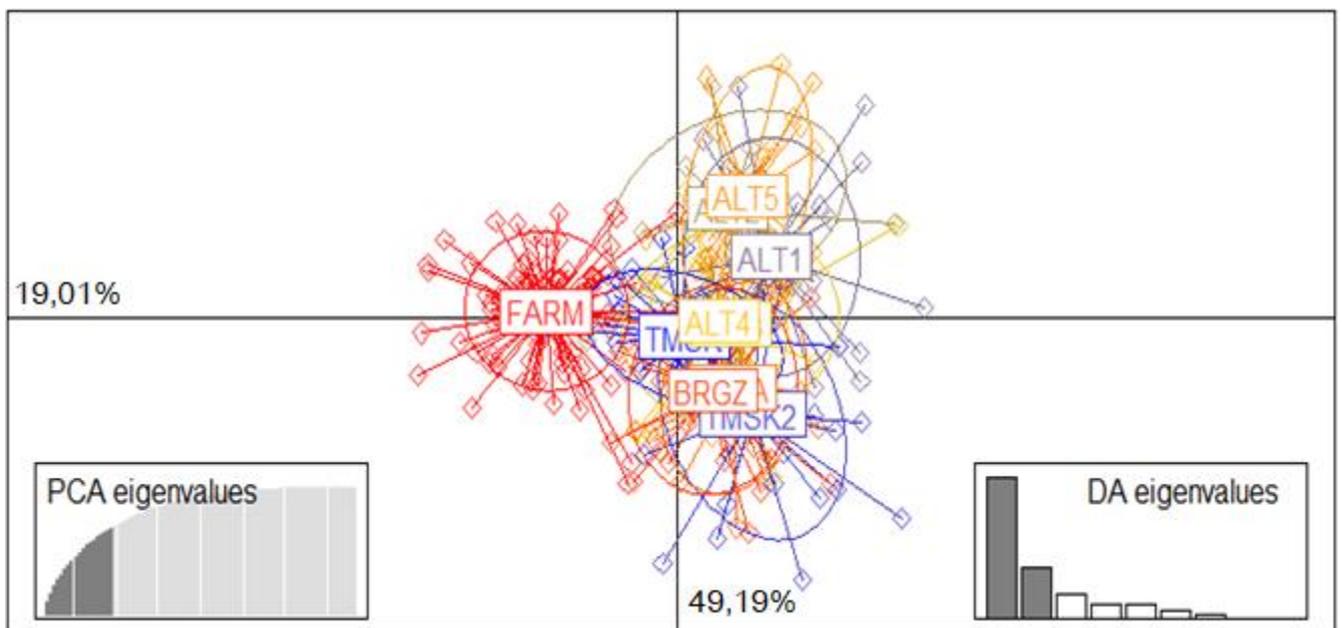


Рисунок 19. Распределение особей исследуемых популяций на плоскости первых двух главных компонент по данным дискриминантного анализа главных компонент (точками соответствующих цветов указаны особи, расположенные в пространстве двух главных компонент, числа на осях указывают долю изменчивости, объясненную 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 (рис. 20а) в общей структуре вида. Однако при анализе значения ΔK по методу Эванно удалось выделить только два кластера (рис. 20, b).

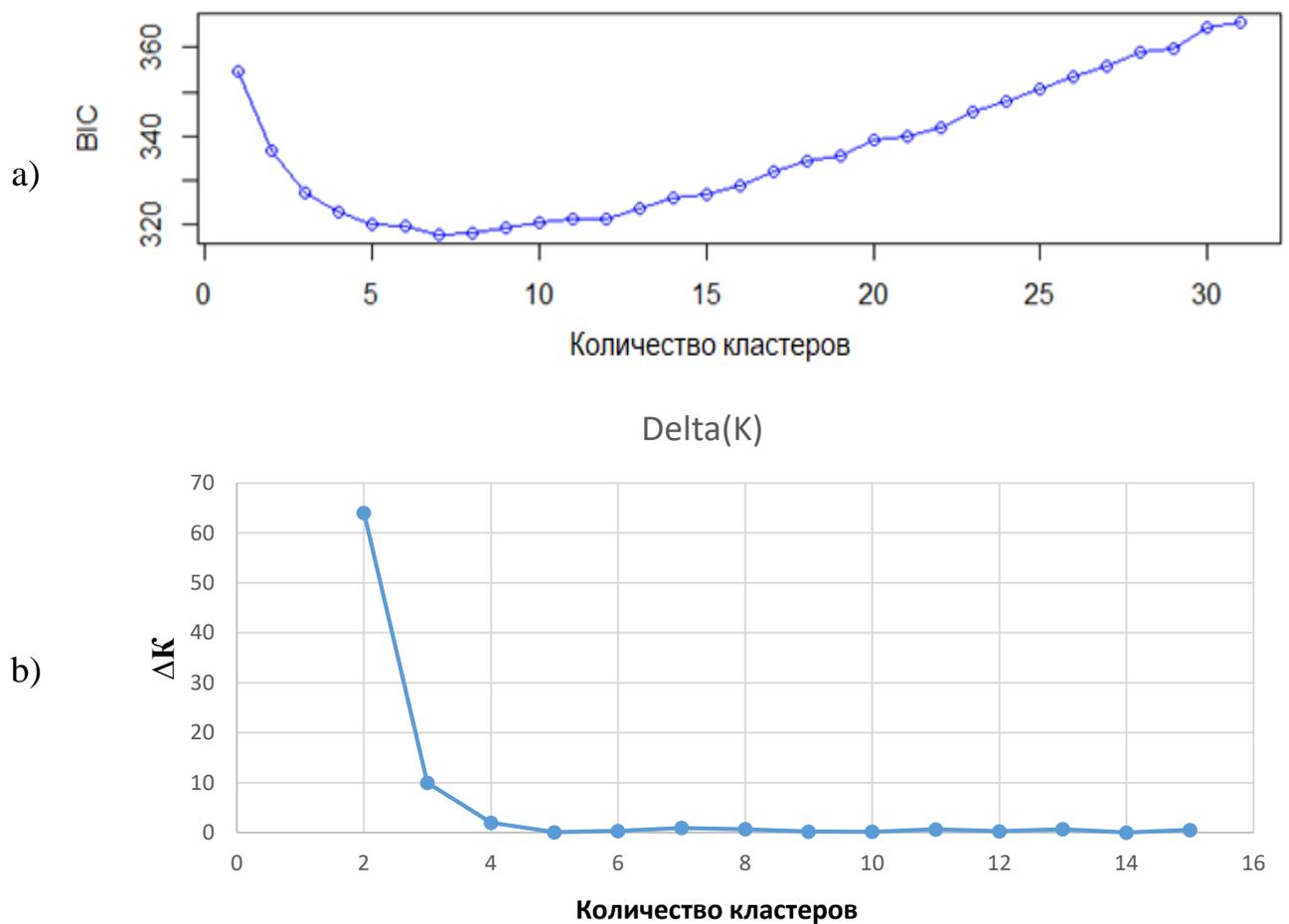


Рисунок 20. Количество кластеров на основе байесовского информационного критерия (a) и ΔK (b)

Результаты кластеризации, выполненной в Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) при различных K , представлены на рисунке 20. Вероятность принадлежности особи к определенному кластеру показана соответствующим цветом.

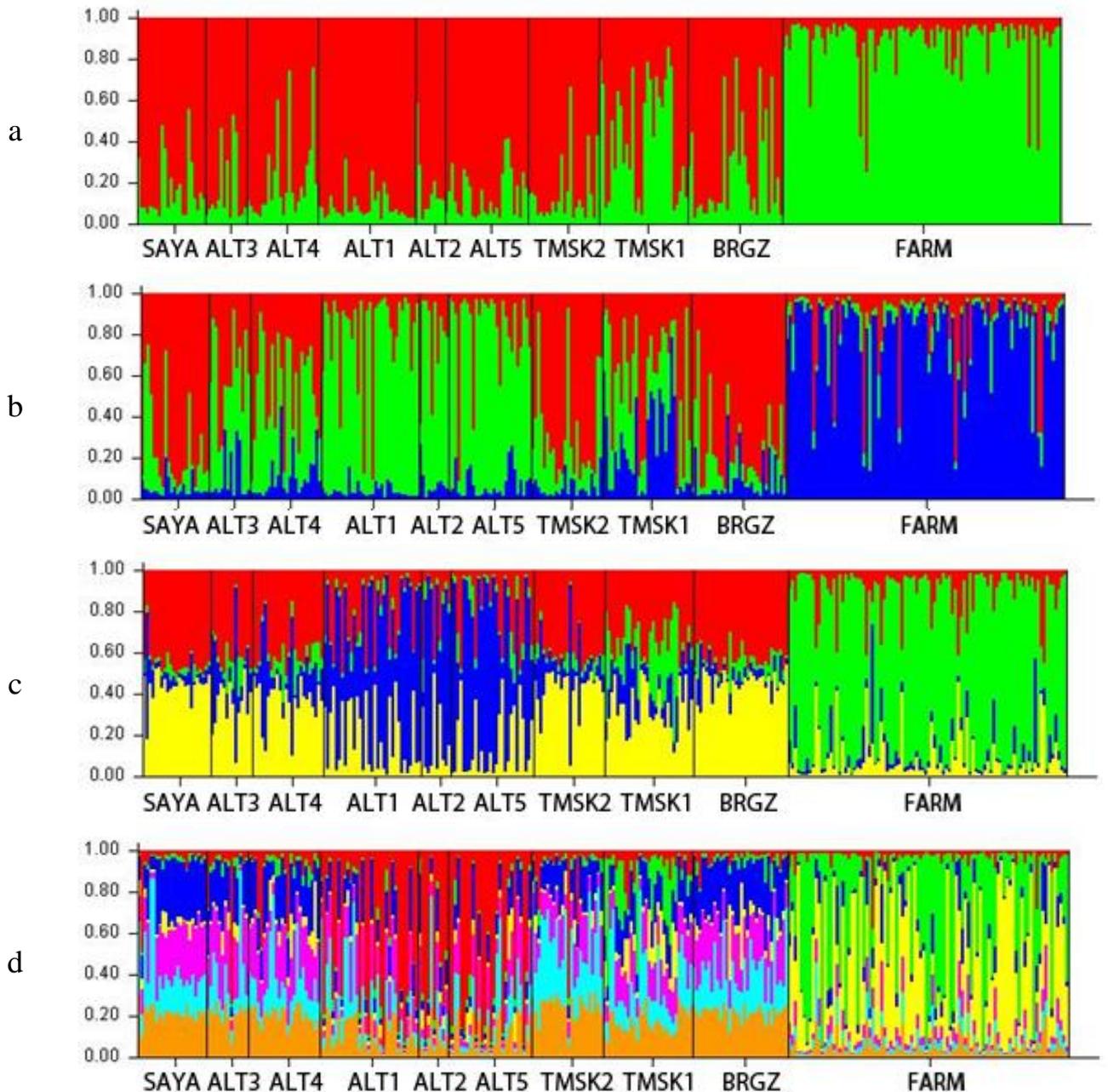


Рисунок 21. Структура природных и фермерских популяций соболя на основе методологии МСМС: а) $K = 2$; б) $K = 3$; в) $K = 4$, д) $K = 7$

При использовании значения $K=2$ с большой четкостью выделяются кластеры промышленной популяции и природных популяций (рис. 21, а). При этом результаты кластеризации согласуются с результатами генетической дифференциации (F_{st} , табл. 14). Так некоторые особи популяции «Томск-2», имеющей самый низкий коэффициент дифференциации с промышленной популяцией, с высокой долей вероятности могут быть отнесены к кластеру фермы. Аналогично этому некоторые особи популяций «Саяны», «Алтай-3»,

«Алтай-4» и «Баргузин», имеющих низкие F_{st} с фермой, могут быть с высокой долей вероятности отнесены к зеленому кластеру. При выделении трех кластеров (рис. 21, б) относительно четко выделяются популяции фермы (синий) и популяции северо-западного Алтая («Алтай-1», «Алтай-2», «Алтай-5») (зеленый). Красным кластером представлены остальные. Однако при дальнейшем увеличении количества кластеров, четкой структуры популяций не обнаруживается: так, при оценке структуры по 4 кластерам еще выделяются популяции Северо-западного Алтая и фермы (рис. 21, с), а при оценке 7 группировок соболя (согласно ВИС) (рис. 21, d) и эти популяции теряют консолидированность.

При построении дендрограмм на основе Неевских генетических дистанций (UPGMA) (рис. 22) обнаруживается, что первую группу составляют популяции юго-западного Алтая, вторую – промышленная фермерская популяция, а в третью группу входят все остальные популяции.

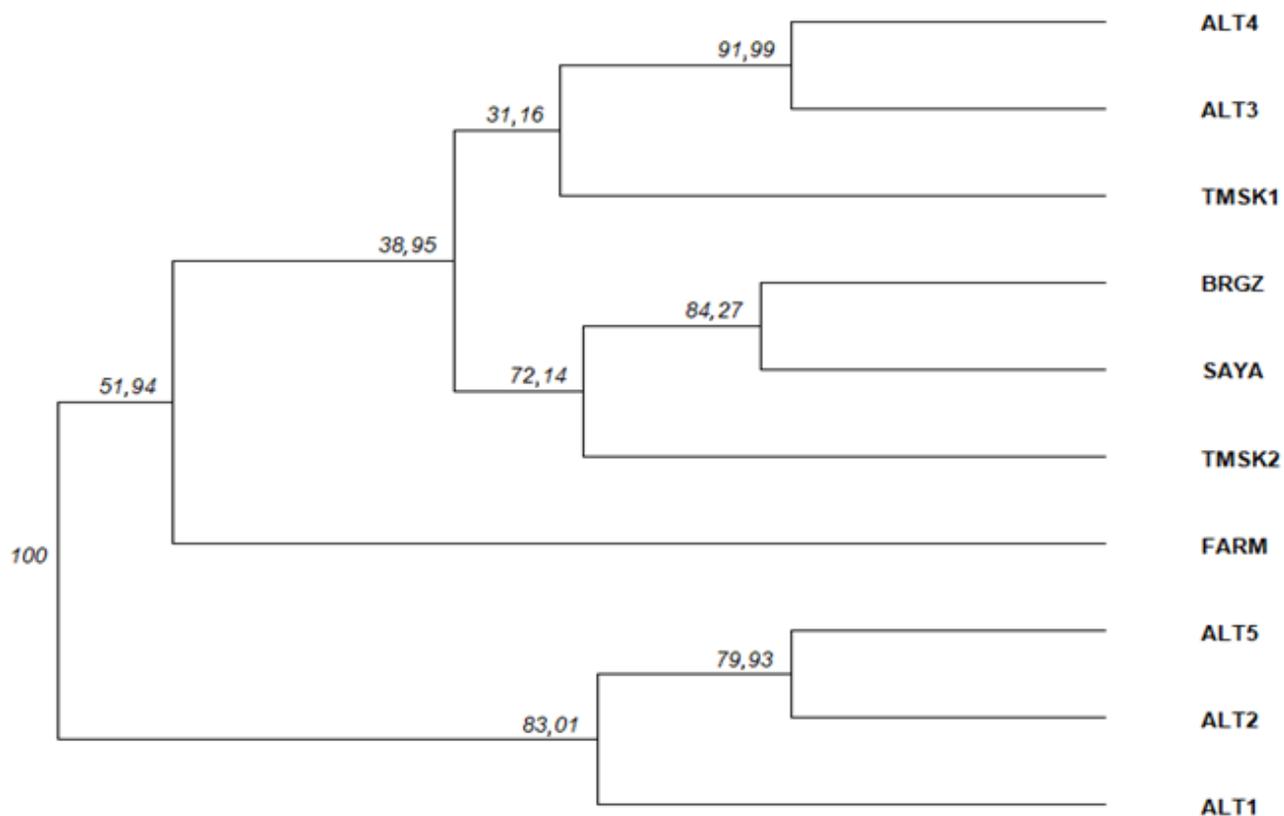


Рисунок 22. Кластеризация выборок domestikцированной и географических популяций соболя южного края ареала методом UPGMA (значения бутстреп-поддержки приведены в узлах ветвления)

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.

Топология неукорененного дерева, построенного методом присоединения соседей (рис. 23) в целом сходна, но неодинакова.

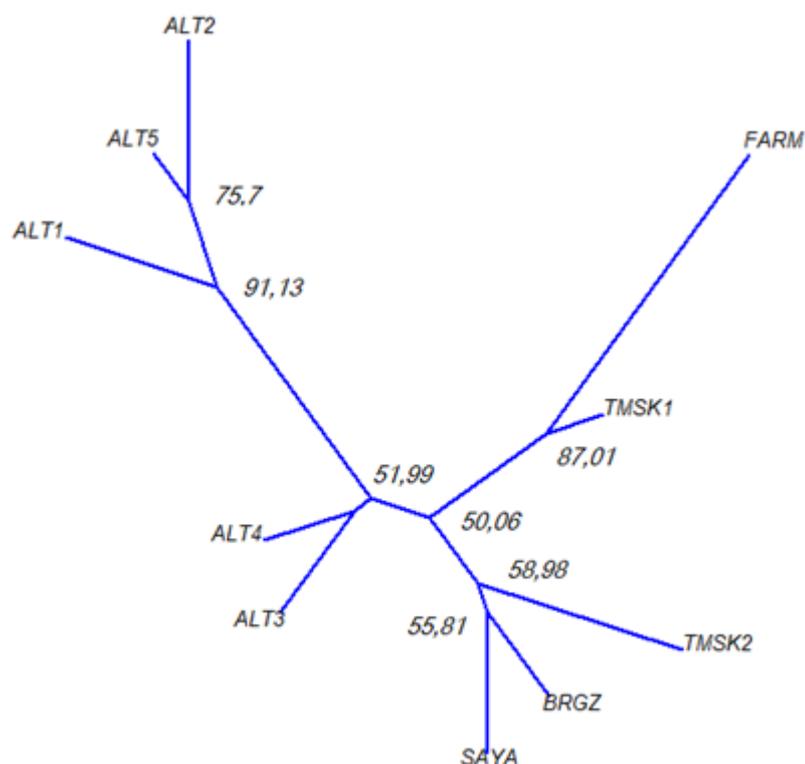


Рисунок 23. Кластеризация выборок domestцизированной и географических популяций соболя южного края ареала методом NJ (значения бутстреп-поддержки приведены в узлах ветвления)

Так, наряду с популяциями северо-западного Алтая, в отдельные группы выделяются популяции восточного Алтая, популяции Саян и Забайкалья с нативной популяцией Томска («Томск-2»), а популяция фермы при поддержке в 87% реплик составляет единый узел с популяцией «Томск-1».

Анализ генетической дифференциации 9 природных и фермерской популяции соболя показывает, что современная промышленная популяция представляет собой консолидированную группу, значимо отличающуюся от всех

исходных географических популяций. Объяснение невысоких значений дифференциации (F_{st}) с некоторыми выборками из природных популяций исследуемого ареала можно обнаружить в архивных материалах о создании первых domestцированных. Так, особи из популяции Саян отлавливались для разведения в условиях фермы, а особи из Забайкалья использовались при совершенствовании окраса фермерских зверей.

3.2.3. Изменчивость некоторых селекционных признаков в современной популяции соболя

Основным отличительным признаком породы является наличие определенного процента седого остевого волоса, равномерно распределенного по всей площади шкурки. Выбор породы обуславливался формированием новой генетической структуры в течение длительного периода времени с преимущественным отбором по типу окраса, в связи с чем других экономически значимых признаков может представлять особый интерес.

Статистический анализ и расчет оценок племенной ценности выполнялся по признакам длина тела от кончика носа до корня хвоста и число живых щенков при рождении, характеризующие два из трех наиболее важных направлений селекционно-племенной работы. Признаки являются количественными, и были предварительно протестированы на соответствие закону нормального распределения (рис. 24 - 26), который может рассматриваться в качестве одного из фундаментальных законов природы. Нормальное распределение представляет собой распределение вероятностей и определяется двумя параметрами: средним и стандартным (или среднеквадратическим) отклонением. В пределы одного стандартного отклонения от среднего при нормальном распределении попадают 68% наблюдений выборки, в пределы двух – 95%, а в пределы трех – 99,8% всех наблюдений, что является основным его свойством (Плохинский, 1960).

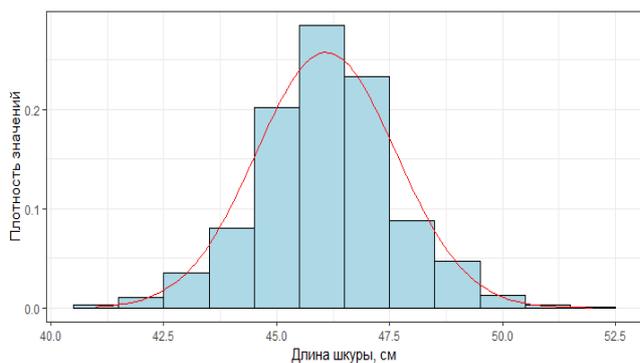


Рисунок 24. Распределение значений длины тела самцов в исследуемой выборке

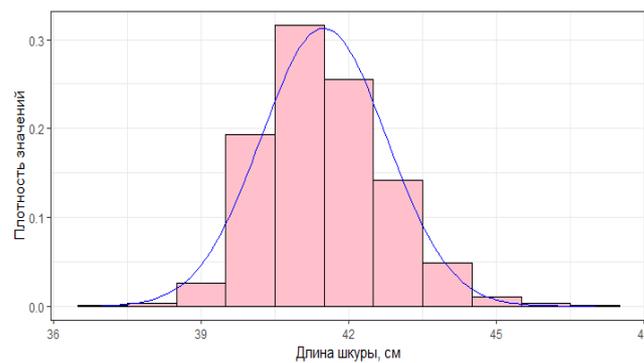


Рисунок 25. Распределение значений длины тела самок в исследуемой выборке

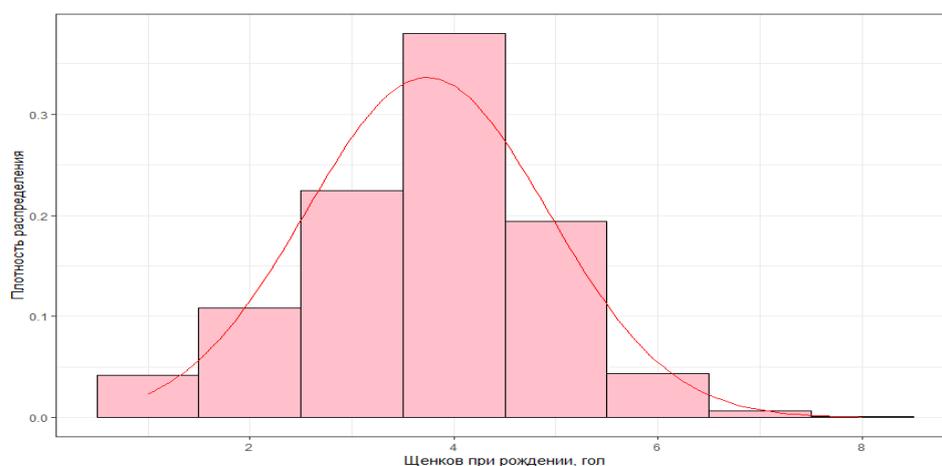


Рисунок 26. Распределение значений числа живых щенков при рождении в исследуемой выборке

На графике функция плотности вероятности, которой задается нормальное распределение, представляет собой симметричную колоколообразную кривую. Рассматриваемые признаки имеют распределение, близкое к нормальному, и могут быть статически обработаны параметрическими методами.

Средние показатели длины тела по всей выборке составили $42,78 \pm 0,04$ см, средняя длина тела самок составила $41,5 \pm 0,03$, самцов – $46,10 \pm 0,05$ (табл. 15). Выборка характеризуется низкой вариабельностью ($Cv = 5,77\%$) по признаку, коэффициент вариации составляет $2,98\%$ для самцов и $3,06\%$ для самок. При этом средние значения длины тела имеют достоверные ($t = -79,134$, $p\text{-value} < 2,2 \times 10^{-16}$) различия по группам самцов и самок. Анализ средних значений длины тела по годам не выявил какой-либо значительной тенденции в динамике (рис. 27, 28) как для самцов, так и для самок.

Таблица 15. Основные статистические показатели исследуемой выборки по признаку «Длина тела» (см)

Год	Самцы						Самки					
	N	Min	Max	Mean±SE	SD	Cv, %	N	Min	Max	Mean±SE	SD	Cv, %
2000	24	42	49	45,67±0,37	1,83	4,02	45	38	44	41,24±0,19	1,25	3,03
2001	62	41	50	46,29±0,23	1,81	3,92	118	39	47	41,39±0,14	1,54	3,72
2002	20	45	49	46,1±0,23	1,02	2,21	83	39	44	40,93±0,12	1,10	2,69
2003	27	45	51	47,07±0,26	1,36	2,88	95	40	45	42,01±0,11	1,03	2,45
2004	34	44	50	46,85±0,18	1,08	2,30	98	40	45	41,71±0,11	1,13	2,71
2005	35	42	50	46,43±0,25	1,48	3,19	76	40	45	41,58±0,13	1,17	2,81
2006	49	45	52	47,18±0,20	1,38	2,92	147	40	46	42,35±0,10	1,25	2,95
2007	35	45	51	47,89±0,27	1,60	3,35	109	40	46	41,71±0,12	1,20	2,88
2008	29	44	49	46,17±0,20	1,07	2,32	90	40	45	41,59±0,13	1,24	2,98
2009	22	44	50	46,91±0,31	1,44	3,08	49	40	45	42,33±0,19	1,34	3,17
2010	16	43	48	45,31±0,31	1,25	2,76	48	39	43	41,25±0,13	0,93	2,25
2011	193	42	50	45,38±0,10	1,34	2,95	449	37	45	41,14±0,06	1,36	3,31
2012	37	41	49	45,86±0,25	1,49	3,26	89	39	44	40,84±0,12	1,11	2,72
2013	81	43	50	45,99±0,17	1,50	3,27	243	38	46	41,67±0,08	1,20	2,88
2014	59	43	49	45,90±0,17	1,27	2,76	208	39	44	41,10±0,07	1,03	2,51
2015	65	41	48	45,08±0,18	1,43	3,17	120	39	44	41,02±0,09	0,96	2,34
2016	43	45	50	46,93±0,19	1,22	2,61	93	40	46	42,41±0,12	1,17	2,76
2017	66	43	48	46,23±0,13	1,08	2,33	162	40	44	41,68±0,08	0,96	2,30
<i>Среднее</i>	897	41	52	46,10±0,05	1,55	2,98	2322	37,00	47,00	41,49±0,03	1,27	3,06

Примечание: N – число записей, Min, Max – минимальное и максимальное значения признака, Mean±SE – среднеарифметическое и ошибка среднего, SD – стандартное отклонение, Cv – коэффициент вариации.

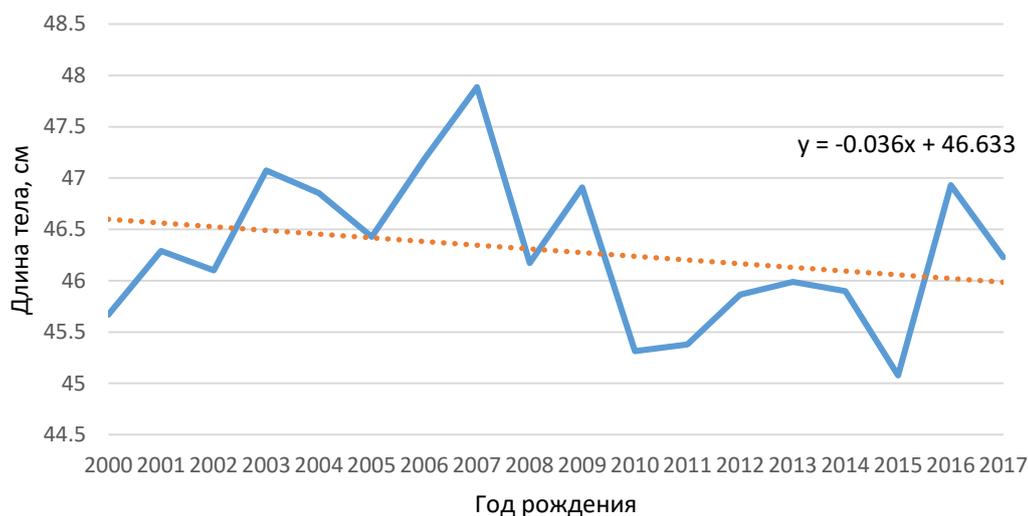


Рисунок 27. Динамика средних значений длины тела самцов (сплошная линия) и фенотипический тренд (пунктирная линия)

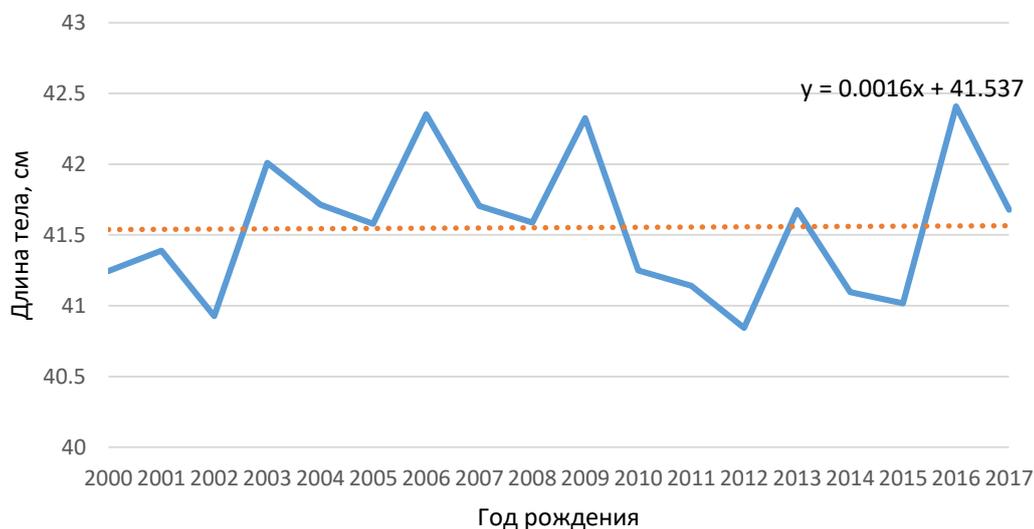


Рисунок 28. Динамика средних значений длины тела самок (сплошная линия) и фенотипический тренд (пунктирная линия)

Анализ коэффициентов корреляции (табл. 16) показал наличие значимой сильной взаимосвязи между длиной тела и полом животного ($r = -0,84$, $p < 0,001$). Слабо, но достоверно ($p < 0,05$) взаимосвязана длина тела в см с балльными оценками размера и телосложения ($r = 0,16$) и окраса ($r = 0,05$). Корреляции между длиной тела в см и общей оценкой класса животного в баллах не было обнаружено ($r = 0,03$, $p = 0,064$), то же наблюдается и между длиной тела и балльной оценкой качества мехового покрова ($r = 0,02$, $p = 0,258$). При этом результирующая оценка классности достоверно коррелирует с оценкой размера и

телосложения в баллах: $r = 0,49$ при $p < 0,001$. Достоверные ($p < 0,001$) отрицательные значения наблюдаются между классом животного и оценками качества ($r = -0,21$) и окраса ($r = -0,20$) меха.

Таблица 16. Коэффициенты корреляции между фенотипическими показателями длины тела и некоторыми результатами бонитировки

	Пол	Длина тела, см	Размер, баллы	Качество меха, баллы	Окрас, баллы	Класс, баллы
Пол		<0,001	0,992	0,171	0,015	0,697
Длина, см	-0,84		<0,001	0,258	0,007	0,064
Размер и телосложение, баллы	0,00	0,16		0,015	<0,001	<0,001
Качество меха, баллы	-0,02	0,02	-0,04		<0,001	<0,001
Окрас, баллы	-0,04	0,05	-0,10	0,49		<0,001
Класс, баллы	0,01	-0,03	0,49	-0,21	-0,20	

Примечание: Под диагональю – коэффициенты корреляции, над диагональю – соответствующие p-value.

Далее были проанализированы репродуктивные показатели самок исследуемой популяции (табл. 17).

Таблица 17. Основные статистические показатели самок исследуемой выборки по репродуктивным показателям

Признак	Min	Max	Mean±SE	SD	Cv, %
<i>Живых щенков, гол</i>	0	8	3,67±0,02	1,22	33,24
<i>Мертворожденных, гол</i>	0	4	0,06±0,00	0,30	-
<i>Всего щенков, гол</i>	1	8	3,73±0,02	1,19	31,90
<i>Возраст щенения, лет</i>	2	8	4,82±0,02	1,71	35,48

Примечание: Min, Max – минимальное и максимальное значения признака, Mean±SE – среднеарифметическое и ошибка среднего, SD – стандартное отклонение, Cv – коэффициент вариации.

Среднее количество принесенных самкой живых щенков за щенение составило $3,67 \pm 0,02$, а максимальное – 8 щенков. Среднее число мертворожденных составило 0,06, что соответствует 5,9 % (или 1 мертворожденному щенку на 17 щенений). При этом максимальное число зарегистрированных мертворожденных щенков от одной самки составило 4 щенка. Общая фертильность, определяемая зверохозяйством как суммарное количество живых и мертворожденных щенков, принесенных самкой за щенение, составила $3,73 \pm 0,02$ щенка с как минимум одним и как максимум восемью щенками. Средний возраст щенившейся самки составил 4,82 года.

Коэффициенты вариации, рассчитанные для репродуктивных признаков, свидетельствуют о достаточно высокой вариабельности как по общему количеству принесенных щенков, так и по числу живых (31,90% и 33,24% соответственно). Также в значительной степени варьируется возраст щенившихся самок (35,48%).

Анализ коэффициентов корреляции (табл. 18) между репродуктивными признаками самок выявил достоверная положительная взаимосвязь количества живых щенков при рождении (а также и общего количества щенков при рождении) с возрастом самки ($r = 0,15$ и $r = 0,16$ соответственно), что также было подтверждено анализом оценки по методу наименьших квадратов (LSM) ($F = 27,09$, $p < 0,001$).

Таблица 18. Коэффициенты корреляции между показателями репродуктивных качеств самок

	Живых щенков	Мертворожденных	Всего щенков	Возраст щенения
Живых щенков		<0,001	0,074	<0,001
Мертворожденных	-0,223		<0,001	<0,001
Всего щенков	0,968	0,028		0,030
Возраст щенения	0,155	-0,030	0,152	

Примечание: Под диагональю – коэффициенты корреляции, над диагональю – соответствующие p-value.

Анализ фенотипической изменчивости исследуемых признаков свидетельствуют о значительной вариативности репродуктивных признаков самок. По длине тела, напротив, коэффициент вариации составляет не более 5%. Аналогично низкие значения по признаку отмечались в популяциях норки (Do et al., 2021), и могут свидетельствовать о проведении длительного стабилизирующего отбора (Трапезов, 2020). Более высокая вариативность репродуктивных показателей могут отражать сложность селекции по многоплодию. Это согласуется с результатами, полученными для других видов пушных зверей показывающих от 36% (Koivula et al., 2010) до 43% (Karimi et al., 2018) фенотипической изменчивости по признаку.

Результаты корреляционного анализа показали, что оценки размера особей, полученные при бонитировке практически не взаимосвязаны с фактической длиной тела, измеренной в сантиметрах. Это может объясняться учетом в оценке размера не только фактической длины, но и комплекса других признаков - гармоничности телосложения, недостатков развития и упитанности. В пользу этого предположения говорят сравнительно высокие достоверные положительные коэффициенты корреляции между оценкой размера и классом животного. Предположение, что размер особи может отрицательно коррелировать с окрасом, согласуется с мнениями других исследователей (Lagerkvist, 1997). Помимо этого, исследования Rozempolska-Rucińska и др. (2004) показали неблагоприятное влияние на качество меха отбора на увеличение размеров тела у норки. Аналогичные результаты получены и для соболя при изучении влияния отбора на затемнение окраса на другие хозяйственно-полезные признаки (Бекетов и др., 2014; Бекетов и др., 2019; Нюхалов и др., 2012). Необходимо отметить, что отрицательная взаимосвязь между размерами тела и пушно-меховыми качествами у соболя будет препятствовать отбору животных, лучших одновременно по обоим этим признакам. Положительная взаимосвязь показателей воспроизводства (общее число и число живых щенков при рождении) с возрастом самок свидетельствует о том, что самки соболя сохраняют уровень многоплодия в течение всего периода репродуктивного использования.

3.2.4. Селекционно-генетические параметры и генетические тренды в современной domestцированной популяции соболя

На первом этапе оценки селекционно-генетических параметров и генетической ценности соболя на основе дисперсионного анализа были разработаны смешанные линейные модели и проверена значимость факторов, включенных в модель (критерий Фишера).

Оценка влияния различных факторов на изменчивость признака «Длина тела» показала, что значимый вклад в его дисперсию вносят пол и год рождения животного, тогда как принадлежность животного к определенной линии разведения (в соболеводстве – «отделение») не имеет значимого влияния на признак ($F = 0,084$, $p = 0,920$). В уравнение обобщенной линейной модели оценки селекционно-генетических параметров популяции и генетической ценности особей были включены следующие фиксированные эффекты: год рождения особи (YEAR), пол особи (SEX). Модель имела вид:

$$Y_{ijk} = \mu + YEAR_i + SEX_j + animal_k + e_{ijk},$$

где Y_{ijk} – результирующий показатель длины тела k -го животного i -го года рождения j -го пола, μ – популяционная средняя, $YEAR_i$ – фиксированный фактор i -ой градации «год рождения животного», SEX_j – фиксированный фактор j -ой градации «пол животного», $animal_k$ – аддитивный генетический эффект k -го животного, e_{ijk} – остаточный эффект модели, связанный с влиянием факторов, не включенных в уравнение.

Основные параметры модели представлены в таблице 19. Значение F -критерия для модели составило 533,1, P -value $< 0,001$. Также была проверена модель, включающая фиксированный эффект линии (отделения), однако с учетом снижения общей величины F -статистики ($F = 480,9$; $p < 0,001$), а также довольно высокого значения P для самого фактора ($>0,001$), он был исключен из дальнейших построений.

Таблица 19. Параметры обобщенной линейной модели оценки признака «Длина тела»

Фактор	df	SumSq	Mean Sq	F value	P	Sign
<i>YEAR</i>	17	769	45	27,62	<0,001	***
<i>SEX</i>	1	14958	14958	9127,22	<0,001	***
<i>Residuals</i>	3529	5783	2	-	-	-

Примечание: df – степень свободы, SumSq - сумма квадратов отклонений, MeanSq – отношение суммы квадратов отклонений к степеням свободы, F value – значение F-критерия, P – уровень значимости, Sign – значимо при $p < 0,05$, Residuals – остатки.

На изменчивость признака «Число живых щенков при рождении» значимое влияние оказывали год щенения, возраст самки и линия разведения (отделение) (табл. 20). В качестве фиксированных классификационных факторов для включения в модель оценки признака были включены год щенения и отделение. Возраст самки рассматривался и как классификационный, и как регрессионный фактор. Уравнения моделей выглядели следующим образом:

$$1) y_{ijkl} = \mu + YEAR_i + DIV_j + OLD_l + animal_k + pe_k + e_{ijkl}$$

$$2) y_{ijk} = \mu + YEAR_i + DIV_j + b_1 OLD_{cov_k} + animal_k + pe_k + e_{ijk}$$

где y_{ijkl} – число живых принесенных щенков k -й самкой j -ой линии, l -го возраста в i -ом году, μ – популяционная средняя, $YEAR_i$ – фиксированный фактор i -ой градации «год щенения», DIV_j – классификационный фактор j -ой градации «отделение», OLD_l – фиксированный фактор l -ой градации «возраст самки», b_1 – коэффициент линейной регрессии результирующего показателя признака на возраст щенения, OLD_{cov_k} – регрессионный фактор «возраст самки», pe_k – влияние постоянно действующих на k -ю самку эффектов среды, e_{ijk} – ошибка неучтенных в модели эффектов.

Для сравнения объясняющих свойств моделей с включением возраста самки как классификационного или регрессионного фактора были рассчитаны F-критерии для моделей в целом. При общей значимости каждой из тестируемых моделей, в соответствии со значением критерия Фишера лучшей представляется

модель с включением возраста самки в качестве регрессионного фактора (модель 2), а не кросс-классификационного (1): $F = 17,87$ и $F = 16,11$ соответственно.

Таблица 20. Параметры обобщенных линейных моделей оценки признака «Число живых щенков при рождении»

Модель	Фактор	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	P	Sign
1	YEAR	16	241	15,09	10,88	<0,001	***
	DIV	2	48	24,05	17,34	<0,001	***
	OLD	6	233	38,86	28,02	<0,001	***
2	YEAR	16	241	15,09	10,82	<0,001	***
	DIV	2	48	24,05	17,23	<0,001	***
	OLD (cov)	1	182	181,70	130,21	<0,001	***

Примечание: df – степень свободы, SumSq - сумма квадратов отклонений, MeanSq – отношение суммы квадратов отклонений к степеням свободы, F value – значение F-критерия, P – уровень значимости, Sign – значимо при $p < 0,05$.

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: аддитивной генетической, перманентно действующих эффектов среды и остаточной вариации признаков, а также коэффициентов наследуемости (табл. 21) в популяции «серебристого» соболя.

Таблица 21. Селекционно-генетические параметры исследуемой популяции

Признак	σ_A^2	σ_E^2	σ_{PE}^2	h^2
Длина тела	0,451	1,166	-	0,27
Число живых щенков при рождении	0,048	1,030	0,25	0,03

Примечание: σ_A^2 – вариация аддитивной генетической изменчивости, σ_E^2 – вариация неучтенных эффектов модели, σ_{PE}^2 – вариация постоянно действующих эффектов среды для модели повторяемости.

Исследуемая популяция соболя характеризуется достаточным уровнем аддитивной генетической изменчивости по признаку «Длина тела», в противовес

фенотипической изменчивости. Значение коэффициента наследуемости достаточно велико (0,27), чтобы при целенаправленном отборе по этому признаку относительно быстро (2-3 поколения) добиться видимых изменений в популяции.

Уровень аддитивной генетической изменчивости признака «Количество живых щенков при рождении» напротив низкий, что может усложнить интерпретацию полученных по этому показателю оценок, и делает менее эффективным ведение направленной селекционной работы по этому признаку. Низкие значения коэффициентов наследуемости признаков воспроизводства в исследуемой популяции свидетельствуют о том, что добиться селекционного ответа от отбора животных по числу живых щенков будет гораздо сложнее, чем при отборе по длине тела. Это обусловлено преимуществом влияния постоянной средовой и остаточной компонент дисперсии, которые могут обуславливаться как высокой степенью влияния на изменчивость этого признака факторов окружающей среды, так и недостаточно полного учета факторов в статистической модели.

Оценки племенной ценности (estimate breeding value, EBV) по признаку «Длина тела», рассчитанные на основе методологии BLUP Animal Model варьировали от -1,46 до +1,61. При этом средняя достоверность (reliability, REL) полученных оценок составила 28,3%. Среди животных, оцененных с достоверностью выше 50% оказалось всего самцов 78 (4,67% от всех оцененных самцов) и 59 самок (1,69% от всех оцененных самок) (табл. 22). Такие низкие показатели надежности прогноза аддитивной генетической ценности животных могут быть связаны с низким качеством данных племенного учета и недостаточным их объемом. Так при подготовке массива данных к анализу было удалено более половины записей в связи с ошибками ввода, множеством пропущенных данных и т.д. Не исключены также ошибки в родословных особей анализируемой популяции, которые могут вносить существенный вклад в достоверность рассчитываемых оценок.

Таблица 22. Средние оценки племенной ценности животных в популяции по признаку «Длина тела» по годам

Год	Все животные		Достоверно оцененные (Rel>50%)		Средние оценки достоверно оцененных самцов		Средние оценки достоверно оцененных самок	
	<i>EBV</i>	<i>REL</i>	<i>EBV</i>	<i>REL</i>	<i>EBV</i>	<i>REL</i>	<i>EBV</i>	<i>REL</i>
2000	-0,028	36,98	-0,235	56,35	-0,202	56,38	-0,413	56,20
2001	-0,011	35,64	0,059	56,02	-0,077	56,74	0,605	53,11
2002	-0,079	36,40	-0,037	57,48	-0,013	61,62	-0,048	55,42
2003	-0,003	35,89	0,286	55,03	0,449	55,81	-0,121	53,06
2004	-0,004	35,99	0,127	54,77	-0,106	55,11	0,282	54,55
2005	-0,016	36,39	-0,544	55,05	-0,446	55,80	-0,740	53,54
2006	-0,007	38,72	-0,171	54,03	0,076	54,12	-0,449	53,93
2007	-0,045	41,38	0,043	54,50	0,290	56,85	-0,159	52,58
2008	-0,005	40,97	0,059	54,45	0,192	58,16	-0,053	51,36
2009	0,037	42,69	-0,297	54,43	-0,325	55,30	-0,213	51,82
2010	-0,078	42,64	0,002	55,06	-0,013	55,43	0,047	53,95
2011	-0,012	37,26	-0,328	53,55	-0,166	57,89	-0,376	52,24
2012	-0,055	41,71	-0,120	53,35	-0,196	54,15	-0,045	52,54
2013	-0,010	38,21	0,196	52,58	0,327	52,55	0,130	52,60
2014	-0,005	36,03	-0,253	51,30	-0,392	52,25	-0,115	50,35
2015	-0,078	39,76	-	-	-	-	-	-
2016	-0,088	39,70	-0,592	56,27	-	-	-0,592	56,27
2017	-0,048	38,81	-	-				
За весь период	-0,030	38,62	-0,092	54,78	-0,007	55,93	-0,179	52,95

Примечание: *EBV* – значение оценки племенной ценности, *REL* – достоверность оценки.

Результаты оценки генетической ценности животных легли в основу построения генетического тренда признака «Длина тела» в популяции по году рождения достоверно ($REL > 50\%$) оцененных животных. Генетический тренд является мерой оценки генетического потенциала продуктивности популяции и общей эффективности селекционно-племенной работы (рис 29, 30).



Рисунок 29. Динамика средних оценок племенной ценности достоверно оцененных ($REL > 50\%$) самцов по длине тела по годам рождения (сплошная линия) и генетический тренд (пунктирная линия)

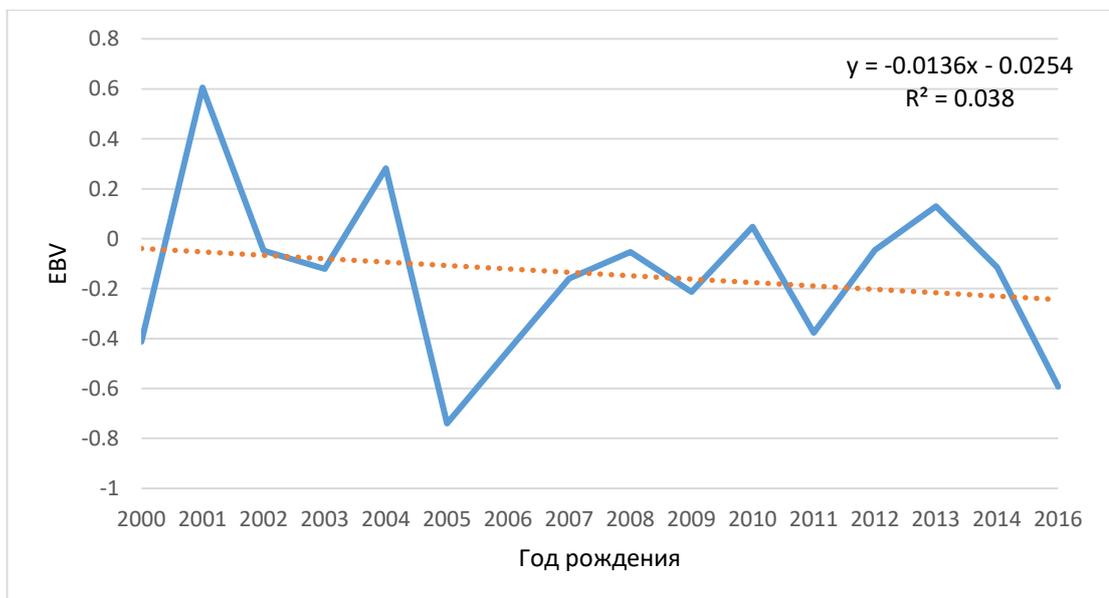


Рисунок 30. Динамика средних оценок племенной ценности достоверно оцененных ($REL > 50\%$) самок по длине тела по годам рождения (сплошная линия) и генетический тренд (пунктирная линия)

Построение тренда для группы достоверно оцененных самцов свидетельствует, что их племенная ценность за период с 2000 по 2016 год рождения имела тенденцию к снижению и в целом оставалась на достаточно низком уровне при хаотично расположенных пиках средних оценок по годам (рис. 27). Характеризуя аналогичную динамику у самок следует отметить, что их оценки имели такие же значительные колебания средних, но более значительную тенденцию к снижению (рис. 30). Генетические тенденции свидетельствуют о том, что популяция практически не меняется по признаку «Длина тела» (коэффициент регрессии составил -0,006 для группы самцов и -0,014 для группы самок). Это согласуется и с фенотипическими трендами (рис. 27, 28).

Оценки племенной ценности самок по признаку «Число живых щенков при рождении» также свидетельствуют об отсутствии значимых изменений по этому признаку (рис. 31). Значения оценок варьировали от -0,142 до +0,287. Средняя надежность прогноза (REL) составила 18,1%. Самок, оцененных с достоверностью выше 50% не оказалось в исследуемой выборке. Максимальное значение достоверности оценки составило всего лишь 32,3%.



Рисунок 31. Динамика средних оценок племенной ценности самок по числу живых рожденных щенков по годам рождения самок (сплошная линия) и генетический тренд (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. В племенной работе участвуют животные как с положительной, так и с отрицательной племенной ценностью. При этом фенотипически популяция практически не меняется (рис. 32).



Рисунок 32. Динамика среднего количества живых щенков, принесенных самкой за щенение (сплошная линия) и фенотипический тренд (пунктирная линия)

Стоит отметить, что такие результаты в случае с признаком «Длина тела» обусловлены отсутствием жесткого направленного отбора, тогда как в случае с признаком «число живых щенков при рождении» - с низким селекционным ответом на отбор из-за низкого коэффициента наследуемости.

Анализ ранговых корреляций между оценками племенной ценности животных и соответствующими фенотипическими показателями показал, что ранжирование животных по фенотипу не слишком надежно отражает таковое по рассчитанной племенной ценности. Значения корреляции составили $r = 0,51$ для признака «длина тела» и $r = 0,48$ для признака «число живых щенков при рождении». Это означает, что отбор по прямым фенотипическим показателям (в т.ч. по результатам бонитировки) будет способствовать генетическому прогрессу лишь с вероятностью 50%, тогда как в остальных случаях фенотипическое превосходство будет обусловлено влиянием негенетических факторов.

Результаты этого исследования показывают 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.

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. Динамика средних фенотипических значений и оценок племенной ценности свидетельствует о практическом отсутствии стабильных изменений рассматриваемых признаков в популяции и значительных колебаниях от года к году. Низкая достоверность оценок племенной ценности по рассматриваемым признакам указывает на необходимость как дальнейшей оптимизации моделей, на основе которых строилась оценка, так и на расширение базы данных первичного учета (например, за счет включения в родословную животных тех линий, которые были вовлечены в процесс создания породы «Салтыковская Серебристая»).

Полученные результаты могут быть применены при совершенствовании селекционно-племенной работы в соболеводстве. Оценка племенной ценности особей на основе наилучшего линейного несмещенного прогноза может способствовать ускорению генетического прогресса в популяции, однако ее применение требует существенного расширения набора исходных данных и повышения их качества, а также проведения дальнейших исследований по этой теме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования генетического разнообразия популяций соболя, населяющего южный край ареала, позволили установить, что наибольшим разнообразием отличаются популяции, населяющие Забайкалье и Саяны, наименьшим – популяция восточной части Томской области («Томск-2»). Большинство исследуемых популяций характеризуется наличием собственных аллелей, не встречающихся в других популяциях, исключение составляет популяция восточного Алтая. В процессе исследования были выявлены маркеры, наиболее предпочтительные с точки зрения информативности при исследовании генетического разнообразия и структуры соболя: *Ma18*, *Ma1*, *Mar53*, *Ma19*, *Ma8*, *Mer041*, *Mar36*, характеризующиеся наиболее высокими значениями средней численности эффективных аллелей (N_e) и полиморфного информационного содержания (PIC).

Анализ генетической структуры населения соболя юга Сибири показал наличие шести генетических кластеров: северо-западного Алтая, восточного Алтая, Саян, Забайкалья, и двух дифференцированных друг от друга популяций западной Сибири. Наименьшие различия выявлены между популяцией Западного Саяна с популяциями восточного Алтая и Забайкалья, что согласуется с предположением о существовании перекрестка миграционных путей на этой территории (Каштанов и др., 2015). Установлены значительные генетические различия двух популяций Томской области (Западная Сибирь), что согласуется с историей восстановления численности соболя в этом регионе (Павлов и др., 1973). Установлено, что популяция северо-западной части Алтая формирует отдельный кластер в общей генетической структуре вида исследуемой части ареала, что свидетельствует в пользу обоснованности точки зрения о выделении соболя, населяющего северо-западную область Алтайской горной страны, в подвид – *Martes zibellina averini* (Бажанов, 1943). Дифференциация между остальными популяциями согласуется с их географическим расположением и коррелирует с географическими расстояниями, разделяющими эти популяции. Также было

установлено, что в целом паттерн изоляции расстоянием вносит значительный вклад в формирование межпопуляционных различий вида.

При оценке возможности идентификации популяционной принадлежности особей соболя исследуемого ареала было установлено, что расширение набора микросателлитных маркеров с 8 до 15 значительно повышает точность прогноза в среднем на 10% и надежность – в среднем на 8-12%, однако дальнейшее увеличение количества локусов не будет давать ощутимого роста этих параметров. Было установлено, что для популяций Саян, восточного Алтая, запада Томской области (интродуцированной, «Томск-1») и Забайкалья точность идентификации значительно возрастает с увеличением количества применяемых маркеров, тогда как для популяций северо-восточного Алтая и востока Томской области (нативная, «Томск-2») точность не увеличивается или увеличивается незначительно, что обусловлено высокой степенью обособленности этих популяций. При анализе разрешающей способности референтной базы, содержащей информацию о частотах аллелей 15 микросателлитных локусов средняя точность идентификации особей южного края ареала составила 76,15% при средней надежности прогноза 85,56% (91,65% – для группы верно идентифицированных животных, и 79,46% – для группы неверно идентифицированных).

Доместицированные популяции соболя были созданы не более ста лет назад, и формировались за счет генофонда природных популяций обширной географии (амурский, енисейский, минусинский, тобольский, алтайский и баргузинский кряжи). Оценка последствий доместикации вида по данным микросателлитного анализа показала, что уровень аллельного разнообразия промышленной популяции соболя ниже, чем в любой из природных и составляет 58% от общего разнообразия совокупности исследуемых популяций. Также было установлено снижение уровня гетерозиготности. Анализ распределения частот встречаемости аллелей выявил тенденции, схожие с таковыми в изолированных и островных популяциях (Каштанов и др., 2015), а именно постепенную фиксацию/элиминацию некоторых аллелей и проявление эффекта основателя.

При анализе попарных индексов F_{st} наибольшая дифференциация была выявлена с популяциями северо-западного Алтая и востока Томской области (нативной, «Томск-2»), наименьшая – с популяциями востока Томской области (интродуцированной, «Томск-1») и восточного Алтая. Результаты кластеризации показали, что на сегодняшний день промышленная популяция соболя представляет собой генетически обособленную группу, значительно отличающуюся от всех рассматриваемых природных популяций.

Анализ изменчивости некоторых селекционных признаков (порода «Салтыковская серебристая») не показал какой-либо значительной тенденции в динамике размера тела, при этом фенотипическая изменчивость признака была невелика ($C_v = 5,8\%$). 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 (в баллах), практически не взаимосвязаны с фактической длиной тела (в см). Анализ взаимосвязи репродуктивных признаков показал, что многоплодие самок слабо ($r = 0,15$), но достоверно коррелирует с возрастом щенения, что свидетельствует о стабильности этого показателя в течение репродуктивной жизни самки.

Оценки генетической ценности животных по обоим рассматриваемым признакам в целом 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. Анализ оценок племенной ценности позволяет заключить, что селекционная программа, применяемая в популяции серебристого соболя, не способствовала генетическому прогрессу как по размеру тела, так и по многоплодию. Динамика средних фенотипических значений и оценок племенной ценности свидетельствует о практическом отсутствии стабильных изменений рассматриваемых признаков в популяции и значительных колебаниях от года к году. 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.

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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамов К. Г. Соболь в охотничьем хозяйстве Дальнего Востока. М.: Наука, 1967. 115 с.
2. Аристов А. А., Барышников Г. Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: Зоологический институт РАН, 2001. 560 с.
3. Афанасьев А. В. Зоогеография Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 1960. 260 с.
4. Афанасьев В. А., Перельдик Н. Ш. Клеточное пушное звероводство. М.: Колос, 1966. 400 с.
5. Андрианов, Б. В., Сорокина, С. Ю., Лазебный, О. Е., Горячева, И. И., Горелова, Т. В., Каштанов, С. Н. Изменчивость митохондриального генома домашнего соболя (*Martes zibellina*) // Генетика. 2012. Т. 48. № 4. С. 529-541.
6. Бажанов В. С. Новый подвид соболя с Алтая // Казахский филиал АН СССР за 1942 год. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1943. 13 с.
7. Балмышева Н. П., Соловенчук Л. Л. Генетическая изменчивость гена цитохрома b митохондриальной ДНК соболя (*Martes zibellina* L.) магаданской популяции // Генетика. 1999. Т. 35. № 9. С. 1252-1258.
8. Бакеев Ю. Н., Бакеев Н. Н. Урал и Западная Сибирь // Соболь, куницы, харза. / Отв. ред. Насимович А. А. М.: Наука, 1973. 239 с.
9. Бакеев Н. Н. Географическая изменчивость окраски меха соболя и ее динамика // Труды ВНИИОЗ. 1976. № 26. С. 26.
10. Бакеев Н. Н., Черников Е. М., Шиляева Л. М. Хищные. Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 77-94.
11. Бакеев Н. Н., Монахов Г. И., Синицын А. А. Соболь. 2-е изд. Вятка, 2003. 336 с.
12. Бекетов С. В., Казакова Т. И., Чернова И. Е. Средовые условия как провокационный фон в реализации репродуктивных показателей соболей

- (*Martes zibellina*) с разной интенсивностью пигментации волосяного покрова // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 16. № 4/2. С. 1013-1023.
13. Бекетов, С. В., Чернова, И. Е., Рожков, Ю. И., Топорова, Л. В., Карпов, К. С. Затемнение окраски как маркерный признак снижения репродуктивной способности у самок соболей (*Martes zibellina*) и норок (*Neovison vison*) // Экологическая генетика. 2019. Т. 17. № 3. С. 75-86.
 14. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации // Генетика и благосостояние человека. М.: Наука, 1982. С. 53-66.
 15. Бируля А. А. (Бялыницкий-Бируля) Раздел Млекопитающие // Отчет о деятельности Российской академии наук по отделениям физико-математических наук и истории и филологии за 1918 год / Ред. С. Ольденбург. Петроград, Российская академия наук, 1918. С.81-82.
 16. Бируля А. А. (Бялыницкий-Бируля). Раздел Млекопитающие // Ежегодник Зоологического музея академии наук СССР. 1922. № 22.
 17. Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Советская наука, 1944. 440 с.
 18. Гептнер В.Г. Млекопитающие Советского Союза. В 3-х томах. Т. 2. ч. 1. Морские коровы и хищные / Под ред. Гептнера В. Г., Наумова Н. П. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
 19. Гричук В. П., Борисова О. К. Растительный покров. Поздний плейстоцен // Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. М.: Геос, 2010. С. 70–74.
 20. Гусев О. К. Экология и учет соболя (методы определения численности соболя и их экологическое обоснование). М.: Лесная промышленность, 1966. 124 с.
 21. Денисов В. Работы по обогащению пушной фауны в 1941 г // Советский охотник. 1941. № 1. С. 4.
 22. Доппельмаир Г. Г. Географическое распространение соболя и районы соболиного промысла // Уральский охотник. 1926. № 4/5. С. 4-22.

23. Дорофеев Ю. П., Чалышев В. К. Опыт вселения клеточного соболя в уголья Тисульского ГПХ // Совершенствование хозяйственного механизма в охотничьем хозяйстве. Иркутск, 1989. С. 58-61.
24. Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журнал экспериментальной биологии. 1931. Т. 7. № 5-6. С. 463-479.
25. Дулькейт Г. Д. Материалы по изучению соболя и соболиного хозяйства острова Большой Шантар // Известия Тихоокеанской промысловой станции. 1929. Т. 3. № 3. С. 120.
26. Еремеева К. М. Географическая изменчивость окраски соболей // Труды Московского пушно-мехового института. 1952. Т. 3. С. 81-89.
27. Животовский Л. А. Микросателлитная изменчивость в популяциях человека и методы ее изучения // Информационный вестник ВОГиС. 2006. Т. 10. № 1. С. 74-96.
28. Жигилева О. Н., Каштанов С. Н., Головачева И. М. Генетические маркеры в изучении современного ареала и популяционной структуры соболя (*Martes zibellina* L.) // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных.: мат. конф. / под ред. Савельева А.П. и Серёдкина И.В. Владивосток, 2014. С. 81-87.
29. Залекер В. Л. Материалы по половому циклу соболя (*Martes zibellina* L.) // Труды ВНИИОП. 1950. № 9. С. 135-151.
30. Зырянов А.Н. Соболи средней Сибири. Экология, промысел, охрана. Красноярск: Сибирские промыслы, 2009. 240 с.
31. Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 279 с.
32. Калабухов Н. И., Фолитарек С. С., Чепцова А. Я. Материалы по питанию соболя. Результаты исследования желудка баргузинского соболя (*Martes zibellina princeps*) // Всес. пушно-меховое объединение "Союзпушнина". М.: Советская Азия, 1931. 43 с.

33. Каштанов С.Н. Пушные звери – породы, типы, окрасы, новые виды // Генофонды сельскохозяйственных животных: генетические ресурсы животноводства России / Моисеева, И. Г., Уханов, С. В., Столповский, Ю. А., Сулимова, Г. Е., Каштанов, С. Н., Захаров, И. А. Под ред. И.А. Захарова. М.: Наука, 2006. 462 с.
34. Каштанов, С. Н., Лазебный, О. Е., Бекетов, С. В., Имашева, А. Г. Влияние искусственного направленного отбора по признаку окраски меха на приспособленность промышленной популяции соболя *Martes zibellina* L // Генетика. 2008а. Т. 44. № 6. С. 835-840.
35. Каштанов С. Н., Лазебный О. Е., Имашева А. Г. Динамика корреляционных связей хозяйственно-ценных признаков в селектируемой популяции соболя *Martes zibellina* L // Генетика. – 2008б. Т. 44. № 11. С. 1558-1560.
36. Каштанов С. Н., Рубцова Г. А., Лазебный О. Е. Исследование генетической структуры промышленной популяции соболя (*Martes zibellina*, Linnaeus, 1758) по микросателлитным маркерам // Вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 3. С. 426-431.
37. Каштанов С.Н., Лазебный О.Е. Генофонд популяций соболя дикого и разводимого в условиях фермы // Кролиководство и звероводство. 2011. № 5. С. 15-19.
38. Каштанов, С. Н., Лазебный, О. Е., Нюхалов, А. П., Чернова, И. Е., Свищёва, Г. Р., Трапезов, О. В. Интенсивность пигментации мехового покрова соболей (*Martes zibellina* L.) и репродуктивная способность // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 18. № 2. С. 245-257.
39. Каштанов, С. Н., Свищёва, Г. Р., Пищулина, С. Л., Лазебный, О. Е., Мещерский, И. Г., Симакин, Л. В., Рожнов, В. В. Географическая структура генофонда соболя (*Martes zibellina* L.): данные анализа микросателлитных локусов // Генетика. 2015. Т. 51. № 1. С. 78-88.
40. Каштанов С.Н., Сулимова Г.Е., Шевырьков В.Л., Свищёва Г.Р. Селекция соболя России: этапы промышленной доместикиции и генетическая изменчивость // Генетика. 2016. Т. 52. № 9. С. 1001-1011.

41. Каштанов С. Н., Сомова М. М., Николаева Э. А. Особенности формирования генетической структуры соболя (*Martes zibellina* L.) в доместифицированной среде // Кролиководство и звероводство. 2018а. № 3. С. 11-14.
42. Каштанов, С. Н., Столповский, Ю. А., Мещерский, И. Г., Свищева, Г. Р., Вепрев, С. Г., Сомова, М. М., Шитова М. В., Мещерский И. Г., Рожнов, В. В. Таксономический статус и генетическая идентификация соболя Алтая (*Martes zibellina averini* Vazhanov, 1943) // Генетика. 2018б. Т. 54. № 11. С. 1327-1337.
43. Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости М.: Наука, 1967. 144 с.
44. Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 348 с.
45. Клер Р. В. Течка и беременность у некоторых Mustelidae // Труды Московского зоотехнического ин-та. 1941. Т. 1. С. 20-60.
46. Крючков В. С. Влияние погоды на активность соболя // Сборник научно-технической информации. Киров: ВНИИОЗ, 1971. № 34. С. 14-19.
47. Кузнецов Б. А. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР // Труды Московского Зоотехнического института. 1941. Т. 1. С. 113-134.
48. Кузнецов Б. А. *Martes zibellina* L., 1756 – Соболя // Млекопитающие Казахстана. М.: МОИП, 1948. 77 с.
49. Кузнецов Г. А. Темная голова у соболей // Кролиководство и звероводство. 2012. № 2. С. 14-15.
50. Кузнецов Г. А., Федосеева Г. А. Наследование черноголовости у соболей // Кролиководство и звероводство. 2013. № 2. С. 15-20.
51. Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Труды Зоологического института. 1966. Т. 49. С. 44-116.
52. Куличков Б. А., Портнова Н. Т. Русский соболя М.: Колос, 1967. 29 с.
53. Кучеренко С. П., Даренский А. Соболя юга Дальнего Востока // Охота и охотничье хозяйство. 1977. № 1. С. 14-17.

54. Лобачев Ю. С., Афанасьев Ю. Г. Млекопитающие Казахстана: В 4-х т. / Под ред. Е. В. Гвоздева, Е. И. Страутмана. Алма-Ата: Наука, 1982. Т. 3. Ч. 2. Хищные (куньи, кошки). 263 с.
55. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика / Перевод с англ. В. М. Гиндилиса, Л. А. Животовского. М.: Мир, 1985. 463 с.
56. Макеева В. М. Сложные живые системы антропогенных ландшафтов. Генетический императив // Синергетика. Труды семинара. Материалы круглого стола "Сложные системы: идеи, проблемы, перспективы". М.: МГУ, 2003. Т. 5. С. 307-319.
57. Малярчук Б. А., Петровская А. В., Деренко М. В. Внутривидовая структура соболя (*Martes zibellina* L.) по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Генетика. 2010. Т. 46. № 1. С. 73-78.
58. Мантейфель П. А. К вопросу о размножении соболя в неволе // Пушное дело. 1928. № 10. С. 18-21.
59. Мантейфель П. А. Соболи. М.-Л.: КОИЗ, 1934. 108 с.
60. Мантейфель П. А. Соболи в неволе // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 7.
61. Мантейфель П.А. Жизнь пушных зверей. М.: Госкультпросветиздат, 1947. 88 с.
62. Мензбир М. А. Очерк истории фауны Европейской части СССР (от начала третичной эры). М.-Л.: Биомедгиз, 1934. 223 с.
63. Милованов Л. В. История звероводства: «Салтыковский» // М.: Колос-Пресс, 2001. 168 с.
64. Монахов Г. И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Труды ВНИИОЗ. 1976. № 26. С. 54.
65. Монахов Г. И., Бакеев Н.Н. Соболи. М.: Лесная промышленность, 1981. 240 с.
66. Монахов В. Г. Соболи Урала, Приобья и Енисейской Сибири: Результаты реакклиматизации. Екатеринбург: Банк культурной информации, 1995. 156 с.

67. Монахов В. Г. Эколого-морфологический очерк соболя юганского заповедника // Рациональное использование ресурсов соболя в России: Материалы IV Всерос. науч.-произв. конф. г. Красноярск. 24-29 сент. 2001 г. / Отв. ред. Г.А. Соколов. Красноярск: Комис. по соболю териол. о-ва РАН, 2001. С 118-124.
68. Монахов В. Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале // Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации. 2006. 201 с.
69. Монахов В. Г., Сафронов В. М. О полиморфизме соболей северо-восточной Азии // Успехи современного естествознания. 2006. № 2. С. 61а.
70. Монахов В. Г. О случаях добычи соболей за пределами ареала на юге Свердловской области зимой 2009/2010 гг // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 11. С. 1394-1397.
71. Монахов В. Г., Ранюк М. Н., Сафронов В. М. Размерная структура интродуцированных и нативных популяций соболя Якутии // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 18. № 4. С. 603-609.
72. Монахов В. Г. К сравнительной морфологии соболя (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) Казахстана // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 4. С. 466-466.
73. Монахов В. Г. Сравнительная характеристика зимнего питания соболя (*Martes zibellina*) и лесной куницы (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) в Приуралье // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 9. С. 1087-1095.
74. Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 295 с.
75. Нюхалов, А. П., Свищева, Г. Р., Чернова, И. Е., Лазебный, О. Е., Каштанов, С. Н. Отбор на затемнение окраски волосяного покрова соболей и его связь с результатами воспроизводства // Кролиководство и звероводство. 2012. № 6. С. 8-12.
76. Огнев С. И. Звери восточной Европы и северной Азии Т. 2 Хищные млекопитающие. М.-Л.: Главнаука, 1931. 776 с.

77. Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика соболя (*Martes zibellina* L.) на территории СССР // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. 1979. Т. 18. С. 241-256.
78. Павлинин В. Н., Шварц С. С. Перспективное планирование акклиматизационных мероприятий : сборник научных трудов. Свердловск: Уральский филиал АН СССР, 1961. 44 с.
79. Павлинин В. Н. Тобольский соболь: Ареал, очерк морфологии, проблема межвидовой гибридизации // Труды института биологии. Т. 34. Свердловск: Уральский филиал АН СССР, 1963. 113 с.
80. Павлов М. П., Корсакова И. Б., Тимофеев В. В., Сафонов В. Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: Волго-Вятское книжн. изд-во, 1973. 536 с.
81. Павлюченко В. М., Уткин Л. Г., Григорьев М. Ю. Клеточное разведение соболей М.: Колос, 1979. 184 с.
82. Петровская А. В. Генетическая структура популяций соболя (*Martes zibellina* L.) в Магаданской области по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2007. Т. 43. №. 4. С. 530-536.
83. Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде. История четвертичной фауны европейской части СССР. Вып. 3. Киев: Изд-во АН УССР, 1954. 220 с.
84. Пищулина С. Л. Взаимодействие популяций лесной куницы и соболя в зоне симпатрии: генетический аспект : дис. канд. М.: ИПЭЭ РАН, 2013.
85. Плохинский Н. А. Биометрия // Учеб. пособие для студентов биол. специальностей ун-тов. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 368 с.
86. Полузадов Н. Б. Соболя в Свердловской области // Записки Уральского отдела Географического об-ва СССР. Свердловск: КОИЗ, 1955. № 2. С. 159-164.
87. Пономарев А. Л. Об изменчивости и наследовании окраски и расцветки у соболей (*Martes zibellina*) // Зоологический журнал. 1938. Т. 17. № 3. С. 482-503.

88. Пономарев А. Л. Реакция некоторых куньих (Mustelidae) на градиент температуры // Зоологический журнал. 1944. Т. 23. № 1. С. 51-55.
89. Портнова Н. Т. Опыт работы соболиной фермы Пушкинского звероводческого совхоза // Кролиководство и звероводство. 1941. Т. 6. С. 7-9.
90. Раевский В. В. Жизнь кондо-сосьвинского соболя. М.: Наука, 1947. 222 с.
91. Рожнов В. В., Моргулис А. Л., Холодова М. В., Мещерский И. Г. Использование молекулярно-генетических методов для видовой идентификации куньих по продуктам их жизнедеятельности // Экология. 2008. № 1. С. 73-76.
92. Рожнов В. В., Мещерский И. Г., Пищулина С. Л., Симакин Л. В. Генетический анализ популяций соболя (*Martes zibellina*) и лесной куницы (*M. martes*) в районах совместного обитания на Северном Урале // Генетика. 2010. Т. 46. № 4. С. 553–557.
93. Рожнов В. В. Пищулина С. Л., Мещерский И. Г., Симакин Л. В., Лазебный О. Е., Каштанов С. Н. Генетическая структура соболя (*Martes zibellina* L.) Евразии – анализ распределения митохондриальных линий // Генетика. 2013. Т. 49. № 2. С. 251-258.
94. Россолимо О. Л. Очерк географической изменчивости черепа зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) // Млекопитающие. Исследования по фауне Советского Союза: Сб. трудов Зоол. музея Моск. ун-та. М.: Изд-во МГУ. 1979. Т. 18. С. 215-276.
95. Сабанеев Л. П. Соболиный промысел. Т. 73. М.: Типография Готье, 1875. С. 57.
96. Снытко Э. Г. План племенной работы с породой “черный соболь” Пос. Родники, 1972. 71 с.
97. Снытко Э. Г., Кириллушкин И. Ф. Клеточное содержание норок, лисиц, соболей, песцов, нутрий и кроликов // Научные труды НИИ ПЗК. 1983. Т. 29. С.190-197.
98. Старков И.Д. Разведение соболей / Под ред. И. Д. Старкова. М.-Л.: КОИЗ, 1939. 52 с.

99. Старков И.Д. Биология и разведение соболей и куниц. М.: Международная книга, 1947. 132 с.
100. Степанов В. А., Балановский О. П., Мельников А. В., Лаш-Завада А. Ю., Харьков В. Н., Тяжелова Т. В. и др. Характеристика популяций Российской Федерации по панели пятнадцати локусов, используемых для ДНК-идентификации и в судебно-медицинской экспертизе // *Acta Naturae* (русскаяязычная версия). 2011. Т. 3. № 2. С. 59-71.
101. Тавровский В. А. Соболю северо-западной Якутии и пути восстановления его промысла // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии / Отв. ред. Воробьев К. А. М.: АН СССР, 1958. С. 50-142.
102. Телепнев В. Г., Кирюхин С. Т. Новые данные о распространении соболя в Новосибирской области // Соболю, состояние ресурсов и перспективы пушного промысла. Материалы научно-практической конференции. Киров, 1998. С. 163–167.
103. Терновский Д. В. Биология куницеобразных (Mustelidae) / Отв. ред. Максимов А. А. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1977. 280 с.
104. Терновская Ю. Г. Особенности биологии соболя // Проблемы соболиного хозяйства России. Сборник материалов V Всероссийской научно-практической конф. (Киров, апрель-декабрь, 2005 г.) ВНИИОЗ, РАСХН. Киров, 2006. С.234-239.
105. Тимофеев В. В., Надеев В. Н. Соболю / Под ред. П. А. Мантейфеля. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
106. Топорков Н. Н., Спангенберг Б. О восстановлении поголовья соболя // Советский охотник. 1939. № 9. С. 49.
107. Трапезов О. В. К 110-летию журнала «Кролиководство и звероводство» // Кролиководство и звероводство. 2020. № 5-1. С. 10-18.
108. Фолконер Д. С. Введение в генетику количественных признаков / Пер. с англ. Креславского А. Г., Черданцева В. Г. / Под ред. Животовского Л. А. М.: Агропромиздат, 1985. 486 с.

109. ФГБУ «Федеральный центр развития охотничьего хозяйства» : официальный сайт. Москва. URL: [http://www.ohotcontrol.ru/resource/_____](http://www.ohotcontrol.ru/resource/) (дата обращения: 15.08.2022)
110. Черников Е. М. Экология соболя (*Martes zibellina* Lunneus, 1758) в Баргузинском заповеднике. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2006. 265 с.
111. Юргенсон П. Б. Кидас–гибрид соболя и куницы // Труды Печоро-Илычского заповедника. 1947. №. 5. С. 145-178.
112. Юргенсон П. Б. Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в гос. заповедниках. М., 1956. С. 33–71.
113. Adamack A. T., Gruber B. PopGenReport: simplifying basic population genetic analyses in R // Methods in Ecology and Evolution. 2014. V. 5. No. 4. P. 384-387.
114. Anderson E. Quaternary evolution of the genus *Martes* (*Carnivora, Mustelidae*) // Acta Zoologica Fennica. 1970. V. 130. P. 127-132.
115. Anistoroaei R., Farid A., Benkel B., Cirera S., Christensen K. Isolation and characterization of 79 microsatellite markers from the American mink (*Mustela vison*) // Animal Genetics. 2006. V. 37. No. 2. P. 185-188.
116. Anistoroaei R., Menzorov A., Serov O., Farid A., Christensen K. The first linkage map of the American mink (*Mustela vison*) // Animal Genetics. 2007. V. 38. No. 4. P. 384-388.
117. Anistoroaei R., Nielsen V., Markakis M. N., Karlskov-Mortensen P., Jørgensen C. B., Christensen K., Fredholm M. A re-assigned American mink (*Neovison vison*) map optimal for genome-wide studies // Gene. 2012. V. 511. No. 1. P. 66-72.
118. Aspi J., Roininen E., Kiiskilä J., Ruokonen M., Kojola I., Bljudnik L., Danilov P., Heikkinen S., Pulliainen E. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland // Conservation Genetics. 2009. V. 10. No. 4. P. 815-826.

119. Aylward C. M., Murdoch J. D., Kilpatrick C. W. Genetic legacies of translocation and relictual populations of American marten at the southeastern margin of their distribution // *Conservation Genetics*. 2019. V. 20. No. 2. P. 275-286.
120. Aylward C. M., Murdoch J. D., Kilpatrick C. W. Multiscale landscape genetics of American marten at their southern range periphery // *Heredity*. 2020. V. 124. No. 4. P. 550-561.
121. Bakeyev N. N., Sinitsyn A. A. Status and conservation of sables in the commonwealth of independent states // *Martens, Sables, and Fishers Biology and Conservation*. / Ed. by Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G., Powell R.A. Ithaca, NY: Cornell University Press, 1994. – P. 246-254.
122. Bovo S., Schiavo G., Utzeri V. J., Ribani A., Schiavitto M., Buttazzoni L., Negrini R., Fontanesi L. A genome-wide association study for the number of teats in European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) identifies several candidate genes affecting this trait // *Animal Genetics*. 2021. V. 52. No. 2. P. 237-243.
123. Bowman J. C., Robitaille J. F. Winter habitat use of American martens *Martes americana* within second-growth forest in Ontario, Canada // *Wildlife Biology*. 1997. V. 3. No. 2. P. 97-105.
124. Broquet T., Ray N., Petit E., Fryxell J. M., Burel F. Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*) // *Landscape Ecology*. 2006. V. 21. No. 6. P. 877-889.
125. Buskirk S. W., Ma Y., Xu L Sables (*Martes zibellina*) in managed forests of northern China // *Small Carnivore Conservation*. 1994. T. 10. C. 12-13.
126. Cai Z., Villumsen T.M., Asp T., Guldbbrandtsen B., Sahana G., Lund M.S. SNP markers associated with body size and pelt length in American mink (*Neovison vison*) // *BMC genetics*. 2018. V. 19. No. 1. P. 1-10.
127. Carr S. M., Hicks S. A. Are there two species of marten in North America? Genetic and evolutionary relationships within *Martes* // *Martes: taxonomy, ecology, techniques, and management*. 1997. C. 15-28.
128. Clark T. W., Anderson E., Douglas C. Strickland M. *Martes Americana* // *Mammalian Species*. 1987. V. 289. P. 1–8.

129. Clark E. L., Munkhbat J., Dulamtseren S., Baillie J. E. M., Batsaikhan N., Samya R., Stubbe M. Summary Conservation Action Plans for Mongolian Mammals // Regional Red List Series – London: Zoological Society of London, 2006. V. 1. 165 pp.
130. Clevenger A. P., Chruszcz B., Gunson K. Drainage culverts as habitat linkages and factors affecting passage by mammals // Journal of applied ecology. 2001. V. 38. No. 6. P. 1340-1349.
131. Davis C. S., Strobeck C. Isolation, variability, and cross-species amplification of polymorphic microsatellite loci in the family Mustelidae // Molecular ecology. 1998. T. 7. No. 12. C. 1776-1778.
132. Do D. N., Hu G., Salek Ardestani S., Miari Y. Genetic and phenotypic parameters for body weights, harvest length, and growth curve parameters in American mink // Journal of Animal Science. 2021. V. 99. No. 3. P. skab049.
133. Dobson F. S. Measures of gene flow in the Columbian ground squirrel // Oecologia. 1994. V. 100. No. 1. P. 190-195.
134. Domingo-Roura X. Genetic distinction of marten species by fixation of a microsatellite region // Journal of Mammalogy. 2002. V. 83. No. 3. P. 907-912.
135. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Molecular ecology. 2005. V. 14. No. 8. P. 2611-2620.
136. Fleming M. A., Ostrander E. A., Cook J. A. Microsatellite markers for American mink (*Mustela vison*) and ermine (*Mustela erminea*) // Molecular ecology. 1999. T. 8. No. 8. C. 1352-1355.
137. Frankham R., Ballou S. E. J. D., Briscoe D. A., Ballou J. D. Introduction to conservation genetics. Cambridge university press, 2002.
138. Gibilisco C. J. Distributional dynamics of American martens and fishers in North America // Martens, sables, and fishers: biology and conservation. / Ed. by Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G., Powell R.A. Ithaca, NY: Cornell University Press, 1994. P. 59-71.

139. Grakov N. N. Kidus—a hybrid of the sable and the pine marten // *Lutreola*. 1994. V. 3. P. 1-4.
140. Hagmeier E. M. Variation and relationships in North American marten // *Canadian Field-Naturalist*. 1961. V. 75. No. 3. P. 122-138.
141. Hedrick P. W. A standardized genetic differentiation measure // *Evolution*. 2005. V. 59. No. 8. P. 1633-1638.
142. Henderson C.R. Selection Index and Expected Genetic Advance // *Statistical Genetics and Plan Breeding*. Washington DC: National Academy of Science - National Research Council Publications, 1963. No. 982. P. 141-163.
143. Henderson C. R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model // *Biometrics*. 1975. P. 423-447.
144. Hosoda T., Suzuki H., Tsuchiya K., Lan H., Shi L., Kryukov A. P. Phylogenetic relationships within *Martes* based on nuclear ribosomal DNA and mitochondrial DNA. // In *Martes: Taxonomy, Ecology, Techniques, and Management* / Ed. by Proulx G., Bryant H. N., Woodard P. M. Edmonton: Provincial Museum of Alberta, 1997. P. 3–14.
145. Hosoda T., Suzuki H., Iwasa M. A., Hayashida M., Watanabe S., Tatara M., Tsuchiya K. Genetic relationships within and between the Japanese marten *Martes melampus* and the sable *M. zibellina*, based on variation of mitochondrial DNA and nuclear ribosomal DNA // *Mammal Study*. 1999. V. 24. No. 1. P. 25-33.
146. Hosoda T., Suzuki H., Harada M., Tsuchiya K., Han S. H., Zhang Y. P., Kryukov A. P., Lin L. K. Evolutionary trends of the mitochondrial lineage differentiation in species of genera *Martes* and *Mustela* // *Genes & Genetic Systems*. 2000. V. 75. No. 5. P. 259-267.
147. Hua Y., Xu Y., Zhang W., Li B. Complete mitochondrial genome reveals the phylogenetic relationship of sable *Martes zibellina linkouensis* // *Mitochondrial DNA Part A*. 2017. V. 28. No. 2. P. 263-264.
148. Inoue T., Murakami T., Abramov A. V., Masuda R. Mitochondrial DNA control region variations in the sable *Martes zibellina* of Hokkaido Island and the Eurasian

- continent, compared with the Japanese marten *M. melampus* // *Mammal Study*. 2010. V. 35. No. 3. P. 145-155.
149. Jombart T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers // *Bioinformatics*. 2008. T. 24. No. 11. C. 1403-1405.
150. Jost L. D vs G'ST: response to Heller and Siegismund (2009) and Ryman and Leimar (2009) // *Molecular ecology*. 2009. V. 18. No. 10. P. 2088-2091.
151. Kabanov A., Melnikova E., Nikitin S., Somova M., Fomenko O., Volkova V., Kostyunina O., Karpushkina T., Martynova E., Trebunskikh E. Weighted Single-Step Genomic Best Linear Unbiased Prediction Method Application for Assessing Pigs on Meat Productivity and Reproduction Traits // *Animals*. 2022. V. 12. No. 13. P. 1693.
152. Kalinowski S. T., Taper M. L., Marshall T. C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // *Molecular ecology*. 2007. V. 16. No. 5. P. 1099-1106.
153. 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. T. 2. C. e281.
154. Kamvar Z. N., Brooks J. C., Grünwald N. J. Novel R tools for analysis of genome-wide population genetic data with emphasis on clonality // *Frontiers in genetics*. 2015. C. 208.
155. Karimi K., Sargolzaei M., Plastow G.S., Wang Z., Miar Y. Opportunities for genomic selection in American mink: A simulation study // *PLoS One*. 2019. V. 14. No. 3. P. e0213873.
156. Karimi K., Sargolzaei M., Plastow G.S., Wang Zh., Miar Y. Genetic and phenotypic parameters for litter size, survival rate, gestation length, and litter weight traits in American mink // *Journal of animal science*. 2018. V. 96. No. 7. P. 2596-2606.
157. Keenan K., McGinnity P., Cross T. F., Crozier W. W., Prodöhl P. A. diveRcity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters

- and their associated errors // *Methods in ecology and evolution*. 2013. V. 4. No. 8. P. 782-788.
158. Kinoshita G., Sato J. J., Meschersky I. G., Pishchulina S. L., Simakin L. V., Rozhnov V. V., Malyarchuk B. A., Derenko M. V., Denisova G. A., Frisman L. V., Kryukov A. P., Hosoda, T., Suzuki, H. Colonization history of the sable *Martes zibellina* (Mammalia, Carnivora) on the marginal peninsula and islands of northeastern Eurasia // *Journal of Mammalogy*. 2015. V. 96. No. 1. P. 172-184.
159. Koen E. L., Bowman J., Garroway C. J., Mills S. C., Wilson P. J. Landscape resistance and American marten gene flow // *Landscape ecology*. 2012. V. 27. No. 1. P. 29-43.
160. Koepfli K. P., Deere K. A., Slater G. J. et al. Multigene phylogeny of the *Mustelidae*: resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation // *BMC biology*. 2008. V. 6. No. 1. P. 1-22.
161. Koivula M., Strandén I., Mäntysaari E. A. Genetic and phenotypic parameters of age at first mating, litter size and animal size in Finnish mink // *Animal*. 2010. V. 4. No. 2. P. 183-188.
162. Kołodziejczyk D., Socha S. Analysis of effectiveness of breeding work and estimation of genetic and phenotypic trends of conformation traits in selected varieties of coloured American mink // *Electronic Journal of Polish Agriculture University*. 2012. V. 15. No. 3. P. 02.
163. Kurose N., Masuda R., Siriaroonrat B., Yoshida M.C. Intraspecific variation of mitochondrial cytochrome b gene sequences of the Japanese Marten *Martes melampus* and the Sable *Martes zibellina* (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) in Japan // *Zoological science*. 1999. Vol. 16. P. 693–700.
164. Kyle C. J., Davis C. S., Strobeck C. Microsatellite analysis of North American pine marten (*Martes americana*) populations from the Yukon and Northwest Territories // *Canadian Journal of Zoology*. 2000. V. 78. No. 7. P. 1150-1157.
165. Kyle C. J., Robitaille J. F., Strobeck C. Genetic variation and structure of fisher (*Martes pennanti*) populations across North America // *Molecular Ecology*. 2001. V. 10. No. 9. P. 2341-2347.

166. Kyle C. J., Strobeck C. Connectivity of peripheral and core populations of North American wolverines // *Journal of Mammalogy*. 2002. V. 83. No. 4. P. 1141-1150.
167. Kyle C. J., Davison A., Strobeck C. Genetic structure of European pine martens (*Martes martes*), and evidence for introgression with *M. americana* in England // *Conservation Genetics*. 2003. V. 4. No. 2. P. 179-188.
168. Kyle C. J., Strobeck C. Genetic homogeneity of Canadian mainland marten populations underscores the distinctiveness of Newfoundland pine martens (*Martes americana atrata*) // *Canadian Journal of Zoology*. 2003. V. 81. No. 1. P. 57-66.
169. Kronholm I., Loudet O., de Meaux J. Influence of mutation rate on estimators of genetic differentiation-lessons from *Arabidopsis thaliana* // *BMC genetics*. 2010. V. 11. No. 1. P. 1-14.
170. Lagerkvist G. Economic profit from increased litter size, body weight and pelt quality in mink (*Mustela vison*) // *Acta Agriculturae Scandinavica A—Animal Sciences*. 1997. V. 47. No. 1. P. 57-63.
171. Larivière S., Jennings A. P. The Mustelidae // *Handbook of the Mammals of the World*. Spain Barcelona: Lynx Edicions. 2009. V. 1. 655 pp.
172. Larroque J., Ruetten S., Vandell J. M., Devillard S. Divergent landscape effects on genetic differentiation in two populations of the European pine marten (*Martes martes*) // *Landscape ecology*. 2016. V. 31. No. 3. P. 517-531.
173. Li B., Malyarchuk B., Ma Zh., Derenko M., Zhao J., Zhou X. Phylogeography of sable (*Martes zibellina* L. 1758) in the southeast portion of its range based on mitochondrial DNA variation: highlighting the evolutionary history of the sable // *Acta Theriologica*. 2013. V. 58. No. 2. P. 139-148.
174. Li B., Lu J., Monakhov V., Kang H., Xu Y., An B., Ghani M.U., Li M., Peng W., Ma X. Phylogeography of subspecies of the sable (*Martes zibellina* L.) based on mitochondrial genomes: implications for evolutionary history // *Mammalian Biology*. 2021. V. 101. No. 1. P. 105-120.
175. Linnaeus C. *Systema Naturae per regna tria naturae. Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* – 10th ed. // Sweden Holmiae. 1758. V. 1. No. 10. 823 pp.

176. Liu G., Zhao C., Xu D., Zhang H., Monakhov V., Shang S., Gao X., Sha W., Ma J., Zhang W., Tang X., Li B., Hua Y., Cao X., Liu Zh., Zhang H. First draft genome of the sable, *Martes zibellina* // *Genome biology and evolution*. 2020. T. 12. No. 3. C. 59-65.
177. Liu Z. Y., Liu L. L., Song X. C., Cong B., Yang F. H. Heritability and genetic trends for growth and fur quality traits in silver blue mink // *Italian Journal of Animal Science*. 2017. V. 16. No. 1. P. 39-43.
178. Ma Y. Q., Wu J. Y. Systematic review of Chinese sable, with description of a new subspecies // *Acta Zoologica Sinica*. 1981. V. 27. No. 2. P. 189-196.
179. Ma Y., Xu L. Distribution and conservation of sables in China // *Martens, Sables, and Fishers Biology and Conservation*. / Ed. by Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G., Powell R.A. Ithaca, NY: Cornell University Press Cornell University Press, Ithaca, New York, USA, 1994. P. 255-261.
180. Manakhov A. D., Mintseva M. Yu., Andreeva T. V., Filimonov P. A., Onokhov A. A., Chernova I. E., Kashtanov S. N., Rogaev E. I. Genome analysis of sable fur color links a lightened pigmentation phenotype to a frameshift variant in the tyrosinase-related protein 1 gene // *Genes*. 2021. V. 12. No. 2. P 157.
181. Masuda R., Yoshida M. C. A molecular phylogeny of the family *Mustelidae* (Mammalia, Carnivora), based on comparison of mitochondrial cytochrome b nucleotide sequences // *Zoological Science*. 1994. V. 11. No. 4. P. 605-612.
182. Mcdevitt A. D., Zub K., Kawalko A., Oliver M. K., Herman J. S., Wojcik J. M. Climate and refugial origin influence the mitochondrial lineage distribution of weasels (*Mustela nivalis*) in a phylogeographic suture zone // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2012. V. 106. No. 1. P. 57-69.
183. McGowan C., Howes L. A., Davidson W. S. Genetic analysis of an endangered pine marten (*Martes americana*) population from Newfoundland using randomly amplified polymorphic DNA markers // *Canadian Journal of Zoology*. 1999. V. 77. No. 4. P. 661-666.
184. Melnikova E., Kabanov A., Nikitin S., Somova M., Kharitonov S., Otradnov P., Kostyunina O., Karpushkina T., Martynova E., Sermyagin A., Zinovieva N.

- Application of Genomic Data for Reliability Improvement of Pig Breeding Value Estimates // *Animals*. 2021. V. 11. No. 6. P. 1557.
185. Mergey M., Bardonnet C., Quintaine T., Galan M., Bodin C., Hubert P., Helder R. Identifying environmental drivers of spatial genetic structure of the European pine marten (*Martes martes*) // *Landscape Ecology*. 2017. V. 32. No. 12. P. 2261-2279.
186. Michaux J. R., Hardy O. J., Justy F., Fournier P., Kranz A., Cabria M., Davison A., Rosoux R., Libois R. Conservation genetics and population history of the threatened European mink, *Mustela lutreola*, with an emphasis on the west European population // *Molecular Ecology*. 2005. V. 14. P. 2373–2389.
187. Misztal I., Tsuruta S., Strabel T., Auvray B., Druet T., Lee D.H. BLUPF90 and related programs (BGF90) // *Proceedings of the 7th world congress on genetics applied to livestock production / Montpellier, France*. 2002. V. 28. No. 07.
188. Mowat G., Paetkau D. Estimating marten *Martes americana* population size using hair capture and genetic tagging // *Wildlife Biology*. 2002. V. 8. No. 3. P. 201-209.
189. Mrode R. A. Linear models for the prediction of animal breeding values. 3rd edition. Wallingford: CAB International, 2014. 343 pp.
190. Murakami T. Ohtaishi N. Current distribution of the endemic sable and introduced Japanese marten in Hokkaido // *Mammal Study*. 2000. V. 25. No. 2. P. 149-152.
191. Murakami T., Asano M., Ohtaishi N. Mitochondrial DNA variation in the Japanese marten *Martes melampus* and Japanese sable, *Martes zibellina* // *Japanese Journal of Veterinary Research*. 2004. V. 51. No. 3-4. P. 135-142.
192. Murakami T. *Martes zibellina* Linnaeus 1758. // *The Wild Mammals of Japan / Ed. Ohdachi S.D. et al. Kyoto, Japan: Shoukadoh, 2009. P. 250–251.*
193. Natali C., Banchi E., Ciofi C., Manzo E., Bartolommei P., Cozzolino R. Characterization of 13 polymorphic microsatellite loci in the European pine marten *Martes martes* // *Conservation Genetics Resources*. 2010. V. 2. No. 1. P. 397-399.
194. Nishita Y., Abramov A. V., Murakami T., Masuda R. Genetic diversity of MHC class II DRB alleles in the continental and Japanese populations of the sable *Martes zibellina* (*Mustelidae, Carnivora, Mammalia*) // *Mammal Research*. 2018. V. 63. No. 3. P. 369-378.

195. Nei M. Genetic distance between populations // *The American Naturalist*. 1972. V. 106. No. 949. P. 283-292.
196. Ognev S. I. A systematical review of the Russian sables // *Journal of Mammalogy*. 1925. V. 6. No. 4. P. 276-280.
197. Paetkau D., Shields G. F., Strobeck C Gene flow between insular, coastal and interior populations of brown bears in Alaska // *Molecular ecology*. 1998. V. 7. No. 10. P. 1283-1292.
198. Peakall R. O. D., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular ecology notes*. 2006. V. 6. No. 1. P. 288-295.
199. 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.
200. Pertoldi C., Breyne P., Cabria M. T., Halfmaerten D., Jansman H. A. H., Van Den Berge K., Madsen A. B., Loeschcke V. Genetic structure of the European polecat (*Mustela putorius*) and its implication for conservation strategies // *Journal of Zoology*. 2006. V. P. P. 102-115.
201. Piry S., Alapetite A., Cornuet J. M., Paetkau D., Baudouin L., Estoup A. GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection // *Journal of heredity*. 2004. V. 95. No. 6. P. 536-539.
202. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. 2000. V. 155. No. 2. P. 945-959.
203. Proulx G., Aubry K., Birks J., Buskirk S., Fortin C., Frost H., Krohn W., Mayo L., Monakhov V., Payer D., Saeki M., Santos-Reis M., Weir R., Zielinski, W. World distribution and status of the genus *Martes* in 2000 // *Martens and fishers (Martes) in human-altered environments*. Boston, MA: Springer, 2005. P. 21-76.
204. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Austria, Vienna, 2014.

205. Rannala B., Mountain J. L. Detecting immigration by using multilocus genotypes // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1997. V. 94. No. 17. P. 9197-9201.
206. Robinson G. K. That BLUP is a good thing: the estimation of random effects // Statistical science. 1991. P. 15-32.
207. Robitaille J. F., Aubry K. Occurrence and activity of American martens *Martes americana* in relation to roads and other routes // Acta Theriologica. 2000. V. 45. No. 1. P. 137-143.
208. Roy M. S., Geffen E., Smith D., Ostrander E. A., Wayne R. K. Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci // Molecular biology and Evolution. 1994. V. 11. No. 4. P. 553-570.
209. Rozempolska-Rucińska I., Jeżewska-Witkowska G., Zięba G. Evaluation of breeding activities of a mink farm // Electronic journal of polish agricultural. 2004. V. 7. No. 2. P. 01.
210. Ruiz-Gonzalez A., Cushman S. A., Madeira M. J., Randi E., Gómez-Moliner B. J. Isolation by distance, resistance and/or clusters? Lessons learned from a forest-dwelling carnivore inhabiting a heterogeneous landscape // Molecular Ecology. 2015. V. 24. No. 20. P. 5110-5129.
211. Saarma U., Ho S. Y., Pybus O. G., Kaljuste M., Tumanov I. L., Kojola I., Vorobiev A., Markov N., Saveljev A., Valdmann H., Lyapunova E., Abramov A., Männil P., Korsten M., Vulla E., Pazetnov S., Pazetnov V., Putschkovskiy S., Rokov A. Mitogenetic structure of brown bears (*Ursus arctos* L.) in northeastern Europe and a new time frame for the formation of European brown bear lineages // Molecular Ecology. 2007. V. 16. No. 2. P. 401-413.
212. Sato J. J., Hosoda T., Wolsan M., Tsuchiya K., Yamamoto M., Suzuki H. Phylogenetic relationships and divergence times among mustelids (Mammalia: Carnivora) based on nucleotide sequences of the nuclear interphotoreceptor retinoid binding protein and mitochondrial cytochrome b genes // Zoological Science. 2003. T. 20. No. 2. C. 243-264.

213. Sato J. J., Yasuda S. P., Hosoda T. Genetic diversity of the Japanese marten (*Martes melampus*) and its implications for the conservation unit // Zoological Science. 2009. V. 26. No. 7. P. 457-466.
214. Sato J. J., Hosoda T., Kryukov A. P., Kartavtseva I. V., Suzuki H. Genetic diversity of the sable (*Martes zibellina*, Mustelidae) in Russian Far East and Hokkaido inferred from mitochondrial NADH dehydrogenase subunit 2 gene sequences // Mammal Study. 2011. V. 36. No. 4. P. 209-222.
215. Sheng H., Ohtaishi N., Lu H. The mammals of China. Beijing: China forestry publishing house, 1999.
216. Short Bull R.A., Cushman S.A., Mace R., Chilton T., Kendall K.C., Landguth E.L., Schwartz M.K., McKelvey K.S., Allendorf F.W., Luikart G. Why replication is important in landscape genetics: American black bear in the Rocky Mountains // Molecular ecology. 2011. V. 20. No. 6. P. 1092-1107.
217. Schwartz M. K., Mills L. S., McKelvey K. S., Ruggiero L. F., Allendorf F. W. DNA reveals high dispersal synchronizing the population dynamics of Canada lynx // Nature. 2002. V. 415. No. 6871. P. 520-522.
218. Stone K. D., Flynn R. W., Cook J. A. Post-glacial colonization of northwestern North America by the forest-associated American marten (*Martes americana*, Mammalia: Carnivora: Mustelidae) // Molecular Ecology. 2002. V. 11. No. 10. P. 2049-2063.
219. Swanson B. J., Peters L. R., Kyle C. J. Demographic and genetic evaluation of an American marten reintroduction // Journal of Mammalogy. 2006. V. 87. No. 2. P. 272-280.
220. Tautz D. Notes on the definition and nomenclature of tandemly repetitive DNA sequences // DNA Fingerprinting: State of the Science / Eds S.D.J. Pena, J.T. Chakraborty, J.T. Eppelen, A.J. Jeffreys. Birkhäuser Verlag. Basel, Switzerland, 1993. P. 21-28.
221. Temminck C. J. Aperçu général et spécifique sur les mammifères qui habitent le japon et les îles qui en dépendent // Fauna japonica. / Ed. by P. F. B. Siebold. Regis Auspiciis edita. Lugduni Batavorum, 1844. P. 1-20.

222. Thirstrup J. P., Pujolar J. M., Larsen P. F., Jensen J., Nielsen R. O. Pertoldi C. De novo SNP calling from RAD sequences for a mink (*Neovison vison*) specific genotyping assay. NJF Autumn meeting in Fur Animal Research, 2013.
223. Thirstrup J.P., Larsen P.F., Pertoldi C., Jensen J. Heterosis and genetic variation in the litter size of purebred and crossbred mink // Journal of animal science. 2014. V. 92. No. 12. P. 5406-5416.
224. Valdiosera C. E., García N., Anderung C., Dalén L., Crégut-Bonnoure E., Kahlke R. D., Stiller M., Brandström M., Thomas M. G., Arsuaga J. L., Götherström A., Barnes, I. Staying out in the cold: glacial refugia and mitochondrial DNA phylogeography in ancient European brown bears // Molecular ecology. 2007. V. 16. No. 24. P. 5140-5148.
225. Vergara M., Basto M. P., Madeira M. J., Gomez-Moliner B. J., Santos-Reis M., Fernandes C., Ruiz-Gonzalez A. Inferring population genetic structure in widely and continuously distributed carnivores: the stone marten (*Martes foina*) as a case study // PloS one. 2015. V. 10. No. 7. P. e0134257.
226. Villumsen T. M, Su G., Guldbrandtsen B., Asp T., Lund M. S. Genomic selection in American mink (*Neovison vison*) using a single-step genomic best linear unbiased prediction model for size and quality traits graded on live mink //Journal of animal science. 2021. V. 99. No. 1. P. 1 7 (skab003).
227. Wahlund S. Zusammensetzung von populationen und korrelation-serscheinungen vom standpunkt der vererbungslehre aus betrachtet // Hereditas. 1928. V. 11. No. 1. P. 65-106
228. Wasserman T. N., Cushman S. A., Schwartz M. K., Wallin D. O. Spatial scaling and multi-model inference in landscape genetics: *Martes americana* in northern Idaho // Landscape ecology. 2010. V. 25. No. 10. P. 1601-1612.
229. Wasserman T. N., Cushman S. A., Littell J. S., Shirk A. J., Landguth E. L. Population connectivity and genetic diversity of American marten (*Martes americana*) in the United States northern Rocky Mountains in a climate change context // Conservation Genetics. 2013. V. 14. No. 2. P. 529-541.

230. Weber J., May P. Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction // *American Journal of Human Genetics* 1989. V. 44. P. 388–396.
231. Wierzbicki H., Filistowicz A. Grading versus animal model evaluation in arctic fox (*Alopex lagopus*) // *Czech Journal of Animal Science*. 2001. V. 46. No. 6. P. 252-259.
232. Wierzbicki H., Żuk B., Chudoba K. Total merit index to estimate the breeding value of Polish arctic foxes // *Animal Science Papers and Reports*. 2006. V. 24. No. 2. P. 11-25.
233. Wilcove D. S. Habitat fragmentation in the temperate zone // *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. / Ed. by Soule M.E. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 1986. p. 584.
234. Wisely S. M., Buskirk S. W., Russell G. A., Aubry K. B., Zielinski W. J. Genetic diversity and structure of the fisher (*Martes pennanti*) in a peninsular and peripheral metapopulation // *Journal of Mammalogy*. 2004. V. 85. No. 4. P. 640-648.
235. Wolsan M., Sato J. J. Effects of data incompleteness on the relative performance of parsimony and Bayesian approaches in a supermatrix phylogenetic reconstruction of Mustelidae and Procyonidae (Carnivora) // *Cladistics*. 2010. V. 26. No. 2. P. 168-194.
236. Won C., Smith K. G. History and current status of mammals of the Korean Peninsula // *Mammal review*. 1999. V. 29. No. 1. P. 3-33.
237. Wozencraft W. C. Order carnivora // *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. / Ed. by Wilson D. E. and Reeder D. M. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 2005. V. 1. P. 532-628.
238. Wright S. The genetical structure of populations // *Annals of eugenics*. 1949. V. 15. No. 1. P. 323-354.
239. Xu C., Zhang H., Ma J., Liu Z. The complete mitochondrial genome of sable, *Martes zibellina* // *Mitochondrial DNA*. 2012. V. 23. No. 3. P. 167-169.

240. Zhu Y., Li B., Zhang W., Monakhov V. G. Current status comparison of sable conservation and utilization in Russia and China // Journal of Economic Animal. 2011. V. 15. No. 4. P. 198-202.
241. Zhu W., Wei Q., Xue S., Zhang H., Lu T., Zhang H. Isolation and characterization of microsatellite markers for the sable, *Martes zibellina* (Mammalia: Mustelidae) // Pakistan Journal of Zoology. 2017. V. 49. No. 5.