

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ЗАПОВЕДНОЕ ДЕЛО

Научная статья

УДК 575.2:599.742.41(571.621)

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА СОБОЛЯ (*Martes zibellina* L., 1758) В ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

А.Л. Брыкова, Л.В. Фрисман, Л.В. Капитонова

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: a.l.brykova@mail.ru, l.frisman@mail.ru, kapitonova66@yandex.ru

Анализ генетической изменчивости и возрастной структуры популяции соболя территории Еврейской автономной области (ЕАО) проведен на материале шести охотничьих сезонов периода 2011–2022 гг. Для микросателлитов Ma3 и Mer_041 исследованы распределение генотипов, аллельный состав и его изменение во времени. В большинстве сезонных сборов обнаружен недостаток гетерозигот, однако генотипическое равновесие по обоим локусам нарушено только в один сезон из шести.

Анализ возрастной структуры проводился по материалам пяти охотничьих сезонов. Показано, что в охотничьих сборах соболей ЕАО наиболее представлены возрастные группы, активно участвующие в размножении, несколько ниже численность сеголеток. Можно предполагать относительно стабильное состояние популяции соболей ЕАО, что подтверждают данные генетического анализа.

Ключевые слова: Еврейская автономная область, соболь, микросателлиты, аллель, возрастные группы, охотничьи сезоны.

Образец цитирования: Брыкова А.Л., Фрисман Л.В., Капитонова Л.В. Генетическая изменчивость и возрастная структура соболя (*Martes zibellina* L., 1758) в Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2022. Т. 25, № 2. С. 17–23. DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-2-17-23.

Еврейская автономная область расположена в центральной части юга российского Дальнего Востока между 47°–49° с. ш. и 130°–135° в.д., занимает площадь 36,3 тыс. км². Южная и восточная части области представлены равниной и относятся к Среднеамурской низменности, горные территории на северо-западе – к Хингано-Буреинской горной системе. Около 45% площади покрывают леса. На территории области ведется промысел пушного зверя, в основном соболя [3].

Этот хищный зверек заселяет хвойные и смешанные леса северной Евразии. Его ареал протяжен от Урала до Тихого океана по территории России и частично захватывает сопредельные страны: Монголию, Китай, Корею и Японию. В первой половине XX в. высокая ценность пушни-

ны и бесконтрольный отлов привели к практически полному исчезновению соболя на российской части ареала. Запрет на промысел и последующая интродукция животных на угнетенные территории из сохранившихся популяций отдаленных участков ареала восстановили численность. В южные территории Буреинского нагорья, где ранее соболь был истреблен, расселяли зверьков с севера Буреинского хребта из Верхнебуреинского племенного соболиного рассадника. Выпуски соболей производились с 1952 по 1957 гг. Особи хорошо прижились и стали размножаться. Охота постепенно возобновлялась [4].

Для понимания влияния антропогенного воздействия на природные объекты необходим мониторинг популяционной структуры как по

нейтральным, так и по адаптивным характеристикам. В качестве нейтральных характеристик генетической структуры популяций в последние годы активно привлекаются ядерные маркеры – микросателлиты. Как известно, одним из механизмов приспособления вида к условиям существования является возрастная структура популяций [15]. Ее изменение можно рассматривать в качестве адаптивной характеристики.

Настоящая работа является начальным этапом мониторинга соболиной популяции области. Цель – провести анализ генетической и возрастной структуры популяции соболя ЕАО по сборам нескольких охотничьих сезонов.

Рассмотрен материал следующих охотничьих сезонов: 2011/2012, 2012/2013, 2013/2014, 2015/2016, 2020/2021 и 2021/2022. Биологический материал от 174 особей из 10 точек ЕАО (рис.) предоставлен охотниками, имеющими лицензии на отлов соболей.

Для исследования генетической структуры популяций соболя проведен анализ двух микросателлитных локусов (Ma3 и Mer_041), которые были отобраны по результатам исследования ма-

териала соболей Среднего Приамурья, собранного в сезон 2012/2013 [14].

ДНК была выделена из фиксированных в спирте тканей с использованием стандартного метода солевой экстракции. Последовательности примененных праймеров и режимы амплификации взяты из работы С.Н. Каштанова [6]. Анализ длин фрагментов проводился на восьмиканальном генетическом анализаторе АВ-3500. Идентификация локусов осуществлялась в программе Gene Mapper, версия 4.1 (Applied Biosystems, США). Для оценки наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, точного соответствия распределению Харди-Вайнберга использована программа Arlequin, версия 3.5. Работа проведена на приборной базе ИКАРП ДВО РАН.

Анализ возрастной структуры соболей осуществлялся на основе краниологического материала – обработанных черепов соболей. Определение возраста 152 особей проводилось по методу В.Н. Надеева и В.В. Тимофеева. Оценивались следующие показатели: степень сближения височных линий, состояние затылочного гребня; развитие сагиттального гребня. Дополнительно рассматри-

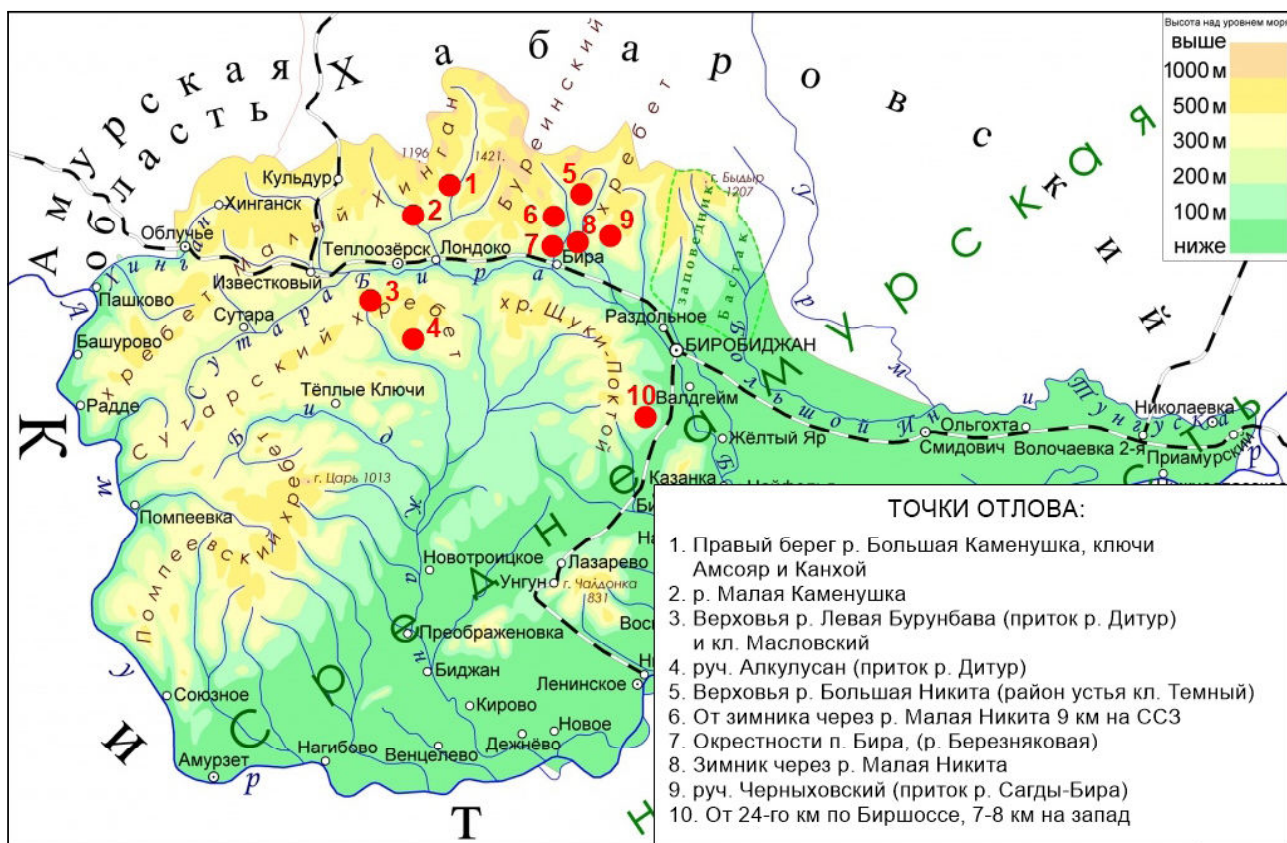


Рис. Точки сбора материала соболей

Fig. Sable collection sites

валась степень стирания зубов. Данная методика позволяет выделить 4 возрастные группы: I – группа молодых (8–10 месяцев); II – юношеская группа (около 1 года 8–10 месяцев); III – группа взрослых (около 2 лет 8–10 месяцев); IV – полно-возрастные и стареющие (старше 3 лет) [10].

Анализ генетической изменчивости

В суммарной выборке из 174 экземпляров обнаружено 4 аллеля локуса Ma3 и 10 аллелей локуса Mer_041. Распределение аллелей по сезонам, частоты встречаемости с их стандартными ошибками представлены в табл. 1.

Для локуса Ma3 во всех выборках 6 рассматриваемых сезонов основным (частота встречаемости более 0,5) является аллель 131, далее по убыванию следует аллель 133. Значительно ниже показатели у аллеля 135, частота встречаемости которого отличается неравномерностью (отмечается резкое снижение в сезон 2013/2014 и рост в

последние сезоны). Аллель 125 выявлен в одном сезоне в точке 5, расположенной в северной части области (рис.).

В сборах рассмотренных сезонов встречены от 6 до 9 аллелей локуса Mer_041. Минимальное число аллелей обнаружено в самой малочисленной выборке, включающей 19 экземпляров. В данный сезон (2011/2012) не обнаружены аллели, являющиеся редкими или малочисленными в материале других сезонов. Остальные аллели отмечаются практически во все рассматриваемые сезоны. В двух последних сезонах обнаружены редкие аллели 160 и 158, не встречавшиеся на территории области ранее. Наиболее часто встречаемыми являются аллели 146, 148, 150, 152. От сезона к сезону происходит изменение частот этих аллелей. Основываясь на полученных данных, можно отметить, что изменение частот этих аллелей скорее хаотично, чем имеет какую-либо определенную направленность.

Таблица 1

Частота встречаемости аллелей локусов Ma3 и Mer_041 в сезонных сборах соболей Еврейской автономной области

Table 1

Frequency of alleles of the Ma3 and Mer_041 loci occurrence in the Jewish Autonomous Region seasonal collections of sables

Локусы	Аллели	Охотничьи сезоны					
		2011/2012	2012/2013	2013/2014	2015/2016	2020/2021	2021/2022
Ma3	125	–	–	0,02±0,02	–	–	–
	131	0,68±0,08	0,69±0,07	0,65±0,05	0,68±0,06	0,66±0,06	0,65±0,08
	133	0,24±0,07	0,21±0,06	0,31±0,05	0,31±0,06	0,29±0,06	0,25±0,07
	135	0,08±0,04	0,1±0,05	0,02±0,01	0,01±0,01	0,05±0,03	0,1±0,05
Итого аллелей		3	3	4	3	3	3
Mer_041	140	0,37±0,08	0,12±0,05	0,1±0,03	0,14±0,04	0,08±0,03	0,07±0,04
	144	–	0,02±0,02	0,02±0,01	0,04±0,02	0,03±0,02	0,03±0,03
	146	0,24±0,07	0,1±0,05	0,31±0,05	0,4±0,06	0,32±0,06	0,15±0,06
	148	0,08±0,04	0,24±0,07	0,22±0,05	0,1±0,04	0,19±0,05	0,23±0,07
	150	0,16±0,06	0,24±0,07	0,11±0,03	0,1±0,04	0,16±0,05	0,17±0,06
	152	0,1±0,05	0,14±0,05	0,17±0,04	0,06±0,03	0,07±0,03	0,17±0,06
	154	0,05±0,04	0,07±0,04	0,06±0,03	0,09±0,03	0,11±0,04	–
	156	–	0,07±0,04	0,01±0,01	0,07±0,03	0,02±0,01	0,15±0,06
	158	–	–	–	–	–	0,03±0,03
	160	–	–	–	–	0,02±0,01	–
Итого аллелей		6	8	8	8	9	8
№№ точек сбора материала		1, 2, 3, 4	5, 6, 8, 10	1, 3, 5, 7, 9	1, 5	1	5

Genetic characteristics of seasonal samples of sables in the Jewish Autonomous Region

		Ma-3					Mer-41			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
№ пп	Сезон	N	n	H obs	H exp	pX-B	n	H obs	H exp	pX-B
1.	2011/2012	19	3	0.47	0.48	1	6	0.84	0.78	0.32
2.	2012/2013	21	3	0.48	0.48	0.08	8	0.90	0.85	0.97
3.	2013/2014	49	4	0.32	0.49	0.002	8	0.57	0.81	0.01
4.	2015/2016	34	3	0.38	0.45	0.21	8	0.7	0.8	0.37
5.	2020/2021	31	3	0.35	0.48	0.14	9	0.77	0.82	0.19
6.	2021/2022	20	3	0.55	0.52	1	8	0.75	0.85	0.57

Примечание: N – количество особей, n – количество аллелей, H obs – наблюдаемая гетерозиготность, H exp – ожидаемая гетерозиготность, pX-B – результаты точного теста соответствия равновесию Харди-Вайнберга

Сравнение величин наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности (табл. 2) показало некоторый недостаток гетерозигот (столбцы 5, 6 для Ma3 и столбцы 9, 10 для Mer_041) в большинстве сезонных выборок. Однако, преобладающая часть сезонных выборок (5 из 6) показывает соответствие распределения генотипов соотношению Харди-Вайнберга (на уровне значимости 0,05). Нарушение популяционного равновесия по двум исследуемым локусам наблюдается только в сезон 2013/2014, материал которого был собран в наибольшем количестве точек. Таким образом, соответствие распределения генотипов соболей в материале большинства сезонных охотничьих сборов соответствует уравнению Харди-Вайнберга и не показывает присутствия факторов, значимо нарушающих популяционное генетическое равновесие в рассматриваемый период.

Возрастная структура

Анализ возрастной структуры осуществлялся по материалам 5 охотничьих сезонов. Распределение материала сезонных охотничьих сборов по возрастным группам представлено в табл. 3.

Итоговая колонка табл. 3 показывает определенную тенденцию распределения возрастных групп в популяции соболя ЕАО, где заметно преобладает группа юных (II гр.); далее по убыванию взрослые (III гр.); следующие молодые (I гр.); наименьшая доля у группы полновозрастных и стареющих (IV гр.). Эта тенденция четко просматривается в сезонах 2012/2013, 2013/2014, 2015/2016. В сезонах 2020/2021, 2021/2022 наблюдается некоторое искажение – преобладает количество особей I и II групп, где доля внутри сезонов одинаковая.

Отдельно рассматривались наиболее многочисленными сезонными выборками соболей из охот-

Distribution of sables by age groups in populations of the Jewish Autonomous Region

Возрастные группы	Сезоны сборов материала					Всего, %
	2012/2013, %	2013/2014, %	2015/2016, %	2020/2021, %	2021/2022, %	
I (8–10 месяцев)	23,8	17,4	14,7	32,3	40	23,7
II (1 год 8–10 месяцев)	42,9	45,6	47,1	32,3	40	42,1
III (2 года 8–10 месяцев)	28,5	28,3	29,4	29	10	26,3
IV (от 3 лет)	4,8	8,7	8,8	6,4	10	7,9
Количество особей	21	46	34	31	20	152

ничьих хозяйств Лондоковское и «Ирбис». Из охотхозяйства Лондоковское (точка 1) в сезон 2015/2016 получены материалы 30 особей, из них 10% относятся к I возрастной группе, 50% – ко II группе, 30% – к III и 10% – к IV. В этой же точке в сезоне 2020/2021 из 31 экземпляра к I и II группам относятся по 32,3%, к III – 29%, к IV – 6,4%.

В охотхозяйстве «Ирбис» (точки 5, 6, 8) в сезон 2012/2013 были отловлены 15 соболей. Из них 20% относятся к I возрастной группе, 46,7% входят во II группу, 33,3% – III, особи IV группы отсутствуют. В следующем сезоне (2013/2014) в выборке из 38 особей из точек 5, 7, 9 к группе I относятся 21,1%, ко II – 42,1%, к III – 26,3%, к IV – 10,5%. В последнем сезоне 2021/2022 (в точке 5) из 20 особей по 40% соболей приходится на I и II возрастные группы, по 10% – на III и IV.

Известны примеры несколько иного распределения соболей по возрастным группам. Так, заметное преобладание сеголетов в отловах выявлено в южной Якутии, в разные годы от 46 до 84%, в среднем 72,6%. Доля годовалых особей составила порядка 50%. В старших возрастных группах количество зверьков резко уменьшалось: 2-летние составили порядка 14%, 3-летние и более – порядка 9%. Похожая тенденция наблюдалась и на северо-западе Якутии, где доля сеголетов изменялась по годам от 52 до 85%, в среднем порядка 69%. Доля же зверьков других возрастных групп убывала более плавно: особей 1 года было порядка 37%, 2 лет – 25%, 3 лет и старше – 11% [5].

Для понимания механизмов сохранения стабильности вида и оптимальности промысла важным представляется выявление наиболее изымаемой возрастной группы. Какие же возрастные группы соболей наиболее значимы для репродуктивного баланса популяции? Известно, что половой зрелости соболи достигают в 15–16 месяцев [1, 11, 12], в размножении молодые зверьки участвуют с 2-2,5 [2, 10, 13] и даже с 3 лет (за исключением редких случаев) [7]. По данным С.В. Бекетова и С.Н. Каштанова [2], в естественных условиях почти все самки старше одного года половозрелые и в среднем 60% из них уже оплодотворены. В неволе в 15–16-месячном возрасте спариваются в среднем 25% самок, но подавляющее большинство остаются пустыми. Да и среди самок 3 лет щенятся только около половины. В старшем возрасте самки остаются пустыми реже, в 10–15% случаев. Однако же сравнение средних показателей размножения в природных и совхозных популяциях в целом не выявило существенных различий.

По данным В.Н. Надеева и В.В. Тимофеева [10], распределение возрастных групп в разных популяциях соболя отличается. Как считают авторы, оно зависит от параметров добычи зверьков. При отсутствии промысла в популяции идет накопление взрослых и стареющих особей, в этом случае молодые вынуждены активно расселяться с территорий рождения. Преимущественная добыча зверьков I и II возрастных групп указывает на активную сменяемость популяции.

Несмотря на то, что использовалась наиболее простая из известных методик определения возраста, позволяющая составить лишь предварительное представление о возрастной структуре популяции соболя [9], приведенные выше данные позволяют сделать ряд выводов. В охотничьих сборах соболей ЕАО наиболее представлены возрастные группы, активно участвующие в размножении. По мнению В.Г. Монахова, более высокая интенсивность размножения свойственна соболям в возрасте 2 года и выше, у них же наибольшая плодовитость и наилучшая выживаемость [8]. Следовательно, предварительно можно считать, что популяция соболей ЕАО имеет хороший репродуктивный потенциал. Третья по величине, но достаточно многочисленная I группа соболей может указывать на то, что территорий для расселения и обитания молодых особей достаточно. Таким образом, можно говорить об относительно стабильном состоянии популяции соболей ЕАО, что подтверждают данные генетического анализа.

Для понимания степени антропогенного воздействия и его последствий для данного вида мониторинг следует продолжить, для чего требуется расширить спектр микросателлитных маркеров и методов определения возраста, а также расширить коллекционные сборы как за счет увеличения количества особей, так и за счет числа локальностей. Для этого необходимо продолжить налаживать сотрудничество с имеющими лицензии охотниками или охотничьими хозяйствами, которые могли бы предоставлять материалы для исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб., 2001. 560 с.
2. Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Русский соболь – 70 лет селекции // Природа. 2002. № 5. С. 52–58.
3. География Еврейской автономной области: общий обзор / отв. ред. Е.Я. Фрисман. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. 408 с.

- URL: <http://xn--80apgve.xn--p1ai/konferens/monografii/geografiya-eao/index.php> (дата обращения: 08.04.2022).
4. Голобокова О.А. История создания Верхнебуреинского соболиного племенного рассадника. 2017. URL: <https://komza.khabkrai.ru/Municipalnye-arhivy/Novosti-/890> (дата обращения: 05.04.2022).
 5. Захаров Е.С. Соболь Южной и Западной Якутии (морфология, экология, структура популяций): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2012. 20 с.
 6. 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.
 7. Мантейфель П.А. Жизнь пушных зверей. 2-е изд. М: Госкультпросветиздат, 1948. 108 с.
 8. Монахов В.Г. Возрастная структура популяций соболя (*Martes zibellina*) // Зоологический журнал 1983. № 9. С. 1398–1406.
 9. Монахов В.Г. Оценка возрастной структуры выборок соболей с применением трех методов определения возраста // Экология. 2004. № 6. С. 430–435.
 10. Надеев В.Н., Тимофеев В.В. Соболь. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
 11. Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: АН СССР, 1956. 299 с.
 12. Петренко В.Д., Петренко Г.В. Промысловая охота (краткий справочник молодого охотника). Красноярск: Сибирский промысел, 2001. 98 с.
 13. Собанский Г.Г. Промысловые звери Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1988. 160 с.
 14. Фрисман Л.В., Шлюфман К.В., Брыкова А.Л. Генетическая структура популяции соболя (*Martes zibellina*) Буреинского нагорья по сборам одного охотничьего сезона // Региональные проблемы. 2019. Т. 22, № 4. С. 46–55. DOI: 10.31433/2618-9593-2019-22-4-46-55.
 15. Шварц С.С. О возрастной структуре популяций млекопитающих // Труды Уральского отделения МОИП. Свердловск, 1959. Вып. 2. С. 3–22.
 2. Beketov S.V., Kashtanov S.N. Russian sable – 70 years of breeding. *Priroda*, 2002, no. 5, pp. 52–58. (In Russ.).
 3. *Geografiya Evreiskoi avtonomnoi oblasti: obshchii obzor* (Geography of the Jewish Autonomous Region: a general overview), E.Ya. Frisman, Ed. Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018. 408 p. Available at: <http://xn--80apgve.xn--p1ai/konferens/monografii/geografiya-eao/index.php> (accessed: 04.08.2022). (In Russ.).
 4. Golobokova O.A. *Istoriya sozdaniya Verkhnebureinskogo sobolinogo plemennogo rassadnika* (The history of the creation of the Verkhnebureinsky sable breeding nursery), 2017. Available at: <https://komza.khabkrai.ru/Municipalnye-arhivy/Novosti-/890> (accessed: 04.05.2022). (In Russ.).
 5. Zakharov E.S. Sable of Southern and Western Yakutia (morphology, ecology, population structure): *Extended Abstract of Cand. Sci. (biol.) Dissertation*. Yakutsk, 2012. 20 p. (In Russ.).
 6. Kashtanov S.N., Rubtsova G.A., Lazebny O.E. Investigation of the genetic structure of the industrial population of sable (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) by microsatellite markers. *Vestnik VO-GiS*, 2010, vol. 14, no. 3, pp. 426–431. (In Russ.).
 7. Manteifel P.A. *Zhizn' pushnykh zverei* (The life of fur animals). 2nd ed. Moscow: Goskul'tprosvetizdat Publ., 1948. 108 p. (In Russ.).
 8. Monakhov V.G. Age structure of sable (*Martes zibellina*) populations. *Zoologicheskii zhurnal*, 1983, no. 9, pp. 1398–1406. (In Russ.).
 9. Monakhov V.G. Estimation of the age structure of sable samples using three methods for determining age. *Ekologiya*, 2004, no. 6, pp. 430–435.
 10. Nadeev V.N., Timofeev V.V. *Sobol'* (Sable). Moscow: Zagotizdat Publ., 1955. 404 p. (In Russ.).
 11. Novikov G.A. *Khishchnye mlekopitayushchie fauny SSSR* (Predatory mammals of the fauna of the USSR). Moscow; Leningrad: AS USSR, 1956. 299 p. (In Russ.).
 12. Petrenko V.D., Petrenko G.V. *Promyslovaya okhota (kratkii spravochnik mladogo okhotnika)* (Commercial hunting (a short guide for a young hunter)). Krasnoyarsk: Sibirskii promysel Publ., 2001. 98 p.
 13. Sobansky G.G. *Promyslovye zveri Gornogo Altaya* (Game animals of the Altai Mountains). Novosibirsk: Nauka Publ., 1988. 160 p.
 14. Frisman L.V., Shlyufman K.V., Brykova A.L. Genetic structure of the sable population (*Martes zibellina*) of the Bureya Uplands according to the collections of one hunting season. *Regional'nye*

REFERENCES

1. Aristov A.A., Baryshnikov G.F. *Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nykh territorii. Khishchnye i lastonogie* (Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Predatory and pinipeds). Saint-Petersburg. 2001. 560 p. (In Russ.).

problemy, 2019, vol. 22, no. 4, pp. 46–55. DOI: 10.31433/2618-9593-2019-22-4-46-55.

15. Schwartz S.S. On the age structure of mammal populations, in *Trudy Ural'skogo otdeleniya MOIP* (Proceedings of the Ural Branch of the MOIP). Sverdlovsk, 1959, no. 2, pp. 3–22.

GENETIC VARIABILITY AND AGE STRUCTURE OF SABLE (*MARTES ZIBELLINA* L., 1758) IN THE JEWISH AUTONOMOUS REGION

A.L. Brykova, L.V. Frisman, L.V. Kapitonova

The genetic variability and age structure analysis of the sable population in the Jewish Autonomous region (JAR) was carried out on the basis of six hunting seasons 2011–2022. The authors studied the distribution of genotypes, allelic composition and its change over time for microsatellites Ma3 and Mer_041. In most of the seasonal collections, there was a lack of heterozygotes. However, the genotypic balance for both loci was disturbed only in one season of six.

The age structure analysis was carried out on the materials (hunting collections of sables) of five hunting seasons in the JAR. It showed that the most represented are the age groups actively involved in reproduction, while the number of underyearlings is somewhat lower. We can assume a more or less stable state of the sable population in JAR, which is confirmed by the data of genetic analysis.

Keywords: Jewish Autonomous Region, sable, microsatellites, allele, age groups, hunting seasons.

Reference: Brykova A.L., Frisman L.V., Kapitonova L.V. Genetic variability and age structure of sable (*Martes zibellina* L., 1758) in the Jewish Autonomous Region. *Regional'nye problemy*, 2022, vol. 25, no. 2, pp. 17–23. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-2-17-23.

Поступила в редакцию 29.04.2022

Принята к публикации 11.06.2022