

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
Кафедра экологии и генетики

Заведующий кафедрой
д-р. биол. наук, профессор
И.В. Пак

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
магистра

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И
ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ *MARTES*
MARTES L., ЮЖНОГО УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
06.04.01. Биология
Магистерская программа «*Экологическая генетика*»

Выполнила работу
студентка 2 курса
очной формы обучения

Чернова Анна Анатольевна

Научный руководитель
докт. биол. наук, доцент

Жигилева Оксана Николаевна

Рецензент
канд. биол. наук, доцент

Сорокина Наталья Владимировна

Тюмень
2020

АННОТАЦИЯ

С.78, табл. 10, рис. 3, библиограф. 130, прил. 5

Представлены морфофизиологические и краниометрические показатели двух популяций куницы – юга Тюменской области и Башкирии. Изучен ISSR полиморфизм и вариабельность участка гена цитохрома b митохондриальной ДНК куницы методом рестрикционного анализа. Выявлено, что самцы лесной куницы имеют большие значения массы тела, морфометрических и краниометрических признаков, но меньшие относительные значения экстерьерных показателей по сравнению с самками. Кидусы имеют более высокие краниологические показатели по сравнению с куницей. Генетическое разнообразие у куницы Башкирии больше, чем у куницы Тюменской области, но меньше, чем у соболя. У куницы Башкирии выявлено 7 гаплотипов мтДНК, у куниц Тюменской области – 10, в том числе 4 гапотипа, не обнаруженных ранее в Западной Сибири.

Ключевые слова: лесная куница, кидус, генетическая изменчивость, митохондриальная ДНК, ISSR маркеры, краниологические показатели.

ABSTRACT

The work presents morphophysiological and craniometric indicators of two populations of marten from the south of the Tyumen region and Bashkortostan. ISSR polymorphism and variation of cytochrome b gene of mitochondrial DNA of marten by restriction analysis has been studied. Males of pinemarten have been found to have greater body weight, morphometric and craniometric features, but smaller relative values of exterior values compared to females. Kidus have higher craniological indicators compared to marten. Genetic diversity in the marten of Bashkortostan is more than in the marten of the Tyumen region, but less than in the sable. We revealed 7 haplotypes of mtDNA from the marten of Bashkortostan and 10 haplotypes from the martens of the south of the Tyumen region, including 4 hapotype that were not found in Western Siberia earlier.

Keywords: pinemarten, kidus, genetic variability, mitochondrial DNA, ISSR markers, craniological indicators.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1. БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И СОБОЛЯ.....	6
1.2. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕМЕЙСТВА MUSTELIDAE	14
1.3. АРЕАЛ И ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И СОБОЛЯ	20
1.4. ПРОБЛЕМЫ ГИБРИДИЗАЦИИ	24
1.5. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ.....	26
1.5.1. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ СЕМЕЙСТВА MUSTELIDAE	27
1.5.2. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ.....	31
1.5.3. ПРИМЕНЕНИЕ МАРКЕРОВ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ ГИБРИДОВ.....	34
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	37
2.1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ..	37
2.2. МАТЕРИАЛЫ	39
2.3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	40
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	45
3.1. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ НИЖНЕТАВДИНСКОГО РАЙОНА	45
3.2. ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И КИДУСА	48
3.3. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И ЮЖНОГО УРАЛА	54
ВЫВОДЫ	58
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	59
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. ВНЕШНИЙ ВИД.....	74
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И СОБОЛЯ В РОССИИ	75
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. МЕСТА ОТЛОВА КУНИЦЫ	76
ПРИЛОЖЕНИЕ 4. СХЕМА ПРОМЕРОВ ТЕЛА.....	77
ПРИЛОЖЕНИЕ 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И КИДУСА НИЖНЕТАВДИНСКОГО РАЙОНА	78

ВВЕДЕНИЕ

Куны являются чрезвычайно интересными объектами охоты, как вследствие ценности их шкурок, так и по трудности добывания. К востоку от Урала живет соболь (*Martes zibellina* L., 1758), к западу – куница (*Martes martes* L., 1758). Местом стыка районов их обитания служит Уральский хребет и Северное Зауралье и поэтому только здесь (и нигде больше в мире в естественных условиях) обитает гибридкуницы и соболя – кидус [Кассал, Сидоров, с. 63; Монахов, 2014а, с. 212]. Кидус (кидас), встречается в природных условиях. Ранее считалось, что это отдельный вид, но вследствие схожести с куницей и соболем и обитания с ними на одних территориях, был сделан вывод, что это гибрид. А позже детенышей кидуса стали находить в норах куниц и соболей. Сейчас их разводят в зоопарках, как самостоятельную форму [Монахов, Успенская, с. 735].

Что касается непосредственно лесной куницы, то это типичный обитатель леса. Ареал её охватывает европейскую часть России и юг Западной Сибири. Раньше область распространения куницы заходила за Обь и Иртыш. Работы по реакклиматизации соболя в 1930-е годы способствовали восстановлению его ареала. Тогда как в условиях Западной Сибири куница не смогла противостоять увеличившему численность соболю. На фоне вытеснения лесной куницы наблюдаются ее перемещения в южные районы Западной Сибири, с чем связано приобретение экологической пластичности и морфологической изменчивости. После депрессии численности лесной куницы в середине 1990-х годов, в начале нынешнего века запасы вида выросли в 2–3 раза, что является хорошим признаком. Но, несмотря на это, численность ее остается нестабильной [Данилова, Лящев, 2015, с. 69].

Цель работы – изучение генетической и фенотипической изменчивости лесной куницы на территории Западной Сибири (юг Тюменской области) и Южного Урала (Башкирия).

В задачи работы входило:

1. Исследовать морфометрические и морфофизиологические показатели лесной куницы, обитающей на юге Тюменской области;
2. Описать ISSR полиморфизм и вариабельность участка гена цитохрома b митохондриальной ДНК куницы методом рестрикционного анализа;
3. Сравнить генетическую и фенотипическую изменчивость лесной куницы из двух районов обитания на юге Сибири и Урала;
4. Сравнить краниологические и генетические показатели лесной куницы и кидуса.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И СОБОЛЯ

Домен: Эукариоты (лат. *Eukaryota*)

Царство: Животные (лат. *Animalia*)

Тип: Хордовые (лат. *Chordata*)

Класс: Млекопитающие (лат. *Mammalia*)

Отряд: Хищные (лат. *Carnivora*)

Семейство: Куньи (*Mustelidae*)

Род: Куницы (лат. *Martes*)

Вид: Лесная куница *Martes martes* (Linnaeus, 1758).

Лесная куница является мелким хищником класса млекопитающих. Она относится к семейству куньих, которое включает в себя более 50 видов животных. За счет небольших размеров, она является очень ловким и подвижным хищником, к тому же благодаря коричневому меху отлично маскируется в лесной зоне. У куницы продолговатое тело и короткие лапы, но это не мешает ей быстро передвигаться и совершать прыжки до 4 метров в длину. Также лесная куница является полудревесным животным, то есть хорошо себя чувствует и в кронах деревьев, и под ними. Истинным древолазом куница показывает себя в привычной для нее среде обитания, а именно в глухой тайге, особенно там, где она живет рядом с настоящим “наземником” соболем, который в отличие от куницы передвигается чаще всего по земле [Владимирова, 2013, с. 79]. Благодаря острым когтям и их закругленной форме, куница с легкостью перемещается по веткам и без труда прыгает с дерева на дерево. При этом ступни куницы способны поворачиваться в стороны на 180 градусов во время лазания. Несмотря на то, что куница превосходно лазает по деревьям, большую часть жизни и пути она все же проводит на земле («низом»). Переходы «верхом» составляют обычно не более 1–3% суточного

хода, а под снегом всего 0,3% [Владимирова, 2014, с. 184; *Anatomical Basis of Differences...*, p. 449].

По земле куницы обычно передвигаются прыжками, при этом задние лапы попадают в следы передних, так что отпечатки расположены парами или тройками. Двухчетка чаще всего наблюдается на мягком снегу, где зверь движется галопом. Трехчетка и четырехчетка встречается на земле, где галоп переходит на легкую рысь. Следы самцов заметно крупнее, чем у самок (как собственно и сами зверьки) [Дикарев, Цветков, Кораблев, с. 122]. Перемещаясь по земле, в частности, по снежному покрову, куница также имеет преимущество, а именно подошвы лап у куницы летом голые, а поздней осенью обрастают шерстью, за счет чего она без труда перемещается по снегу и не проваливается в сугробы [Snow tracking reveals..., p. 331].

Хвост куницы длинный и пушистый, далеко заходит за концы задних конечностей, тогда как у соболя остается наравне с ними. Такой хвост кунице нужен не только для красоты, но и для того, чтобы удерживать равновесие в вертикальном положении, лазая по деревьям, а также он выступает в роли руля во время прыжков в воздухе. К тому же, хвост смягчает падение, в случае если куница сорвется с большой высоты [Терновский, Терновская, 1994, с. 80; Павлинов, с. 123].

По образу жизни лесная куница является одиноким животным. Самцы и самки встречаются исключительно для спаривания, а до и после живут отдельно. Более того, каждая особь «создает» свою собственную территорию от 5 до 30 километров, которую метит мочой и секретом анальной железы [Простаков, Комарова, с. 122]. Размер таких территорий у самцов больше, чем у самок, но они могут пересекаться, где собственно и происходит спаривание. Обычно каждая особь имеет 5–6 подобных помеченных территорий. Куница очень осторожна и в качестве убежища выбирает те, что на высоте, например: дупла, расщелины, беличьи норы, птичьи гнезда, либо глубокие ущелья между камней. Чаще всего убежища куницы расположены не ниже 2 метров от земли. Если на территорию особи не заглядывает другой представитель

куньих во время охоты, и нет борьбы между самцами за внимание самки, то в остальных случаях куньи весьма доброжелательны друг к другу при встрече и без причин не нападают [Владиминова, 2010а, с. 104].

Лесная куница на вид очень маленькое и беззащитное животное. Но это вовсе не так. Она отличная хищница и обладает рядом преимуществ во время охоты. У куницы тонкое обоняние, замечательный слух и зрение. В этом она уступает только соболю. Она с легкостью охотится в темноте. Передвигается быстро, ловко и бесшумно. Куница умеет плавать, но предпочитает держаться подальше от воды, передвигаясь в основном по земле и прыгая по деревьям. Лесную куницу сложно распознать по звукам, так как она умеет рычать, лаять, мяукать и даже выть.

Охотятся куницы исключительно в темное время суток, тогда как днем отсыпаются. Благодаря этой особенности охотники научились отличать следы куницы и соболя (ночной след оставляет куница, а дневной принадлежит соболю). Хотя, самки куницы в период выкармливания молодняка, часто выходят на охоту и днем. Охотясь, куница за сутки проходит от 5 до 20 километров. Активность самцов и самок при этом различна. Самки ведут более оседлый образ жизни, что вероятно связано с воспитанием потомства, а самцы наоборот, перемещаются на относительно большие расстояния в поисках пропитания [Бугаевский, с. 256]. Суточный след куницы – это бесконечное чередование петель, ведущих от одного места к другому [Владиминова, 2012, с. 31]. Во время охоты куницы могут покинуть свой участок, но при этом стараются не спускаться на землю, преследуя жертву прыгая с ветки на ветку. В непогоду, в сильные метели и морозы, когда куница не успела сделать заготовки пищи, она отсиживается в убежищах по несколько суток без еды.

По способу питания куница в основном хищник, но нетребовательный. Чаще всего в рацион куницы входят: белки, полевки, землеройки, тетеревы, глухари и дятлы [Данилова, с. 140]. Охотится она в основном на мелких грызунов, птиц, крупных насекомых и даже ежей, убивая добычу глубоким укусом в затылок. Если поблизости есть водоем, то в пищу идут лягушки,

улитки, личинки, рыба и ее икра. Куница способна разорять гнезда птиц и есть отложенные яйца [Киселева, с. 1505; Трофические связи..., с. 65]. Не откажется куница и от насекомых. Гнезда земляных ос и пчел для куницы просто деликатес, она поедает их личинки. Не всегда кунице удается кого-либо поймать, поэтому она может набить свой желудок ягодами и плодами леса. Отыскивает под снегом ягоды черники, брусники, а рябину обрывает прямо с веток [Владимирова, Ситникова, с. 44]. Куница любит свежую пищу, но не брезгует и падалью.

Половозрелыми лесные куницы становятся к 2-м годам жизни, но первый выводок приносят обычно на 3-м году. В феврале случаются брачные игры, но их называют «ложный гон», поскольку зачатия не происходит. В чем смысл «ложного гона» – пока неизвестно. Спаривание происходит летом, а именно в июне–июле, и лишь изредка в августе. В это время у самок начинается течка, которая длится примерно 2–4 дня, всего за лето их бывает несколько с перерывом в 1–2 недели. Моногамия куницам не свойственна. Самец оплодотворяет от 3 до 5 самок за сезон. Несмотря на то, что развитие эмбриона длится всего 30–35 суток, беременность куницы занимает почти 9 месяцев. Это происходит потому, что после спаривания яйцеклетка не сразу крепится к матке, сначала идет длительная латентная стадия, после которой начинается развитие эмбриона. Будущая мать заблаговременно находит укромное просторное убежище для своего потомства. Обычно это чьи-то гнезда или старые дупла.

Детеныши появляются на свет в марте–апреле слепые и глухие. За раз куница приносит от 2 до 4 детенышей, за редким исключением их рождается 5–7. Вес новорожденного малыша 30–40 г, длина тела 100–110 мм. Детеныши рождаются с тонкой и короткой шерстью, без зубов, первые 1,5 месяца они питаются молоком матери (у самок имеется 2 молочные железы). Через 20–25 дней у кунят появляется слух, спустя 7–8 недель прорезаются зубы, а еще через неделю они открывают глаза и мать выводит детенышей из убежища. Так, в сентябре детеныши уже все знают и умеют, и семья распадается [Туманов, с.

41; Пищулина, 2013, с. 21].

Касательно продолжительности жизни лесной куницы: в неволе, при хороших условиях, она живет до 16 лет. Но лесная куница не приспособлена к образу жизни домашнего питомца. Она реагирует агрессивно на любые попытки ее воспитать. В естественной среде обитания куница может прожить до 6–10 лет.

У лесной куницы слишком много врагов. Она для многих хищников является либо конкурентом, либо добычей. Среди врагов куницы: лиса, рысь и волк, а также ловкие птицы – филин, беркут и ястреб. К тому же куница очень уязвима перед паразитами и инфекциями. Она, как и любой хищник, подвержена трихинеллезной инвазии [Масленникова, с. 241]. Среди своего семейства, наибольшая инвазированность различными видами гельминтов зарегистрирована именно у лесной куницы [Андреянов, Хрусталева, с. 22; Цветков, Кораблев, с. 682]. В Прибалтике куница заражена *Toxoplasma gondii* [The Pine marten (*Martes martes*)..., p. 73]. Что касается Западной Сибири, то здесь эпизоотическая ситуация также неблагоприятная, в связи с высокими показателями зараженности соболя и лесной куницы легочными нематодами [Жигилева, Усламина, 2016а, с. 328]. Если сравнивать соболя, лесную куницу и их гибрида кидуса в зоне симпатрии, то лидером по зараженности нематодами остается лесная куница, следом за ней кидус, затем соболь [Жигилева, Усламина, 2016б, с. 47].

Но главный виновник истребления животного – человек. Куница – ценный промысловый зверь [Гасилин, Гимранов, Косинцев, с. 139; Аськеев, Шаймуратова (Галимова), Аськеев, с. 167]. Мех куницы всегда был дорогим товаром на рынке. В давние времена шкурка этого зверька использовалась в качестве денежной единицы. В период Киевской Руси одна из монет называлась «куна». Сегодня так именуется денежная единица Хорватии, а на монетах этой балканской страны изображена лесная куница [Леонтьев, с. 243]. Сегодня, охота на нее длится почти полгода, с ноября по март. Ловят куниц обычно капканами и самоловами. Если нилгирская харза и японский соболь

охраняются законом, то охота на куницу разрешена при наличии разовой лицензии. При ловле куницы без этого документа охота считается браконьерством и преследуется по закону. Численность лесной куницы контролируется благодаря заповедникам [Бугаев, с. 339; Корнеев, Князев, Полушина, с. 403; Пашков, Вилков, с. 55].

На сегодняшний день охота на куницу является не единственным фактором, влияющим на ее численность. Помимо охоты, существуют и другие причины уменьшения численности куницы и смещения ее ареала, например: загрязнение среды обитания, вырубка лесов, пожары, браконьерство, строительство городов и магистралей, и многое другое [Владимирова, 2016а, с. 57; Non-invasively determined..., p. 2; Зайнутдинова, с. 347; Белых, Терентьев, с. 279; Far from the madding crowd..., p. 297]. Из-за строительства ЛЭП лесная куница изменила направления переходов и концентрируется ближе к границам лесных массивов, где ее численность остается относительно стабильной [Владимирова, 2016б, с. 60]. По мере роста антропогенной нагрузки и уменьшения численности лесной куницы, самки «уходят» в более кормные уголья, дальше от человека, тогда как самцы проявляют некую вынужденную территориальную активность. Сегодня экскременты куницы используют для оценки уровня ртутного загрязнения биокomпонентов лесных экосистем. А тушки куниц служат биоиндикаторами, чтобы выявить высокие концентрации тяжелых металлов в печени и мышечной ткани [Степина, Поддубная, Комов, с. 255; Mustelids as bioindicators..., p. 325]. Смотря на смещение ареала куницы, можно предположить, что она является самым антропочувствительным животным своего семейства и старается избегать любых пересечений с человеком [Владимирова, Мозговой, 2007, с. 319; Владимирова, Мозговой, 2010, с. 92; Владимирова, 2015, с. 36].

Домен: Эукариоты (лат. *Eukaryota*)

Царство: Животные (лат. *Animalia*)

Тип: Хордовые (лат. *Chordata*)

Класс: Млекопитающие (лат. *Mammalia*)

Отряд: Хищные (лат. *Carnivora*)

Семейство: Куньи (*Mustelidae*)

Род: Куницы (лат. *Martes*)

Вид: Соболь *Martes zibellina* (Linnaeus, 1758).

Соболь является представителем рода куниц и близким родственником лесной куницы. Внешне они также очень похожи, однако есть некоторые отличия. Соболь более крупный, со сравнительно коротким хвостом. Длина хвоста 11–20 сантиметров (конец хвоста не выдается за концы вытянутых назад лап). Также у соболя более короткие округлые уши. Соболь – это средних размеров стройное и изящное животное. Тело соболя вытянутое, очень гибкое. Ноги короткие, лапы широкие, особенно в зимнем меху, что связано с наземным образом жизни соболя, в отличие от куницы. Зимой отпечатки лап очень нечеткие, потому что они густо опушены. Голова клиновидной формы, с заостренной мордочкой, выглядит очень большой, особенно летом. Уши крупные, треугольной формы с широким основанием. Высота уха 4–5 см.

Соболь, также как и куница, чаще передвигается прыжками, при этом задние лапы попадают в следы передних, так что отпечатки расположены парами или тройками. Двухчетка чаще встречается на мягком снегу, где зверь движется галопом, а трехчетка и четырехчетка на земле. Интересно, что обычно соболь ставит лапки параллельно, а куница, норка, колонок и хорек немного в стороны. Соболь хоть и не сторонник прыжков по деревьям, зато бегаёт он настолько быстро, что не всякая собака может его догнать. Несмотря на то, что соболь в случае опасности может залезть на дерево, однако он предпочитает спрятаться в ближайшую нору или колоду. Зимой же соболь способен зарываться в рыхлый снег и пройти под ним 40–60 метров, чего куница не делает [Сидорович, с. 76].

Соболь ведет несколько кочевой образ жизни и является типичным обитателем сибирской тайги. Чаще он привязан к одному участку и редко выходит за его границы, как и куница. Однако, таких участков у него может быть несколько. И конечно, многие факторы, такие как: лесные пожары,

отсутствие пищи, вырубка лесов, стихийные бедствия, застройка городов и многое другое могут заставить соболя покинуть его территорию. У соболя есть множество временных убежищ и несколько постоянных: зимних и выводковых. Также как и куница, соболь не строит свои убежища сам, а использует готовые (чужие), заполняя их прутьями, мхом, травами и перьями. Так как соболь держится исключительно на земле, то и свое логово выбирает под корнями деревьев, в норах, вырытых бурундуками, под выворотками и в колодах [Ивантер, с. 134]. Соболи, так же как и куницы, держатся поодиночке, встречаясь лишь для спаривания, и стараются не забегать в район охоты соседей.

Несмотря на то, что соболь в основном передвигается «низом», он остается очень хорошим хищником и нисколько не уступает кунице. Он ловкий и сильный, у него великолепный слух и хорошо развитые охотничьи навыки, которые позволяют ему обнаруживать добычу по шороху и запаху. Зрение его чуть слабее, чем у куницы. Наибольшую активность соболь проявляет утром и вечером. Также он использует запаховые железы, расположенные в задней части брюха для запаховой коммуникации и маркировки территории.

Питание соболя и куницы практически не отличается. Соболь всеяден. Он, в отличие от куницы, в большей степени предпочитает мышевидных грызунов, кедровые орехи и ягоды. В снегопады и дождливую погоду, как и куница, соболь прячется в укрытии, может находиться в гнезде до нескольких дней. Нередко соболь питается падалью. Встретив мелкого конкурента на своем участке, соболь гонит его пока не убьет или не прогонит прочь со своей территории. Остатки крупной добычи прячет под снегом, а позже всегда возвращается за ними. Часто грабит кладовые бурундука и кедровки [Монахов, 2016, с. 1087].

Половая зрелость у самок соболя наступает примерно в 15–16 месяцев. Гон в июне–августе, беременность с продолжительной латентной стадией (в целом беременность занимает примерно 9 месяцев), поэтому щенки появляются почти через год, поздней весной, в конце марта или начале апреля. В помете

может быть 1–7 щенков, но обычно 2–3. Соболята рождаются покрытыми белесыми редкими пуховыми волосами. Вес однодневного детеныша около 30 г, длина его тела 11–12 см, длина хвоста 3 см. Глаза у детенышей открываются на 30–36-й день, а зубы прорезаются на 38 день. Молоком матери соболята кормятся около 2-х месяцев. В полтора месяца щенки выползают из гнезда. Выводок распадается в августе, и молодые соболи кочуют в поисках постоянного своего участка обитания. В неволе соболи доживают до 19 лет, в природе до 6–10 лет. Их плодовитость нельзя назвать высокой, так что охота на соболя должна строго регулироваться, чтобы избежать сокращения поголовья.

К концу 19 века в результате перепромысла численность соболя резко сократилась, в ряде мест он был истреблен полностью. Были затрачены огромные усилия по восстановлению естественных популяций. Их перевозили и искусственно расселяли на территории бывшего ареала для реакклиматизации. Значительное количество баргузинского соболя было завезено в тюменскую тайгу в 1952–1960 гг., здесь он хорошо акклиматизировался [Монахов, 2018а, с. 382; Черпасов, Мордосов, с. 57]. В 60-е годы прошлого века промысел был восстановлен на большинстве территорий Сибири.

Большая ценность меха побудила отечественных звероводов предпринять разведение соболей в клетках. Соболеводство приобрело широкие масштабы. Сейчас спрос на мех соболя упал, но он остается востребованным промысловым видом. И на сегодняшний день, благодаря охране и искусственному расселению численность его остается стабильной.

1.2. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕМЕЙСТВА MUSTELIDAE

Все куньи небольших размеров. Размеры лесной куницы средние среди других представителей семейства. Самки всегда мельче самцов. Тело продолговатое, его длина составляет примерно 33–58 см. (у взрослых самцов 40–58 см, у самок 33–44 см), вес около 1,5 кг. Высота куницы в холке 15–18 см. Длина хвоста около половины длины тела (17–26 см). Хвостовых позвонков 15–

22. Бакуллом с замкнутым кольцом на дистальном конце. Лапы толстые и короткие, на каждой пять отдельных пальцев с очень острыми и изогнутыми когтями, что позволяет свободно перемещаться по деревьям. В сравнении с соболем, лесная куница более миниатюрное животное. Она мельче его по размерам и ниже в холке. Шея куницы короткая и подвижная. Голова невелика, с острой мордочкой и округлыми ушами. Голова при этом шире и короче, чем у соболя. Форма черепа куницы более круглая, а у соболя конусообразная. Уши вертикально торчат, а по краям, с внутренней стороны, как ободок, проходит светлая полоса, в отличие от ушей соболя, которые длиннее, более отодвинуты назад и угловатее. Пасть узкая, но довольно глубокая с мелкими зубами в форме треугольника. На верхней и нижней челюстях по бокам большие клыки. Усы у куницы, доходят до заднего края ушей, чем не может похвастаться соболь. Нос узкий и черный, глаза темные и круглые, близко посаженные к носу. В ночное время глаза светятся красноватым отливом.

Соболь отличается короткой треугольной мордочкой и большими слегка треугольными ушами. Тело соболя длиной 38–60 см, длина хвоста 9–17 см, масса тела около 1,8 кг. Хвост соболя короче и менее пушистый, а лапы толще и длиннее, нежели у куницы. Хвостовых позвонков у соболя насчитывается 15–18. Головка бакулюма незамкнута и имеет вид вилочки, зубцы которой могут образовывать полукольцо [Пищулина, 2013, с. 24].

Лесная куница весьма красивое животное. Она обладательница густого и мягкого меха темно-коричневого цвета, что делает ее желаемым объектом охоты. Шерсть по бокам светлее, чем на спине и животе. Голова и спина окрашены одинаково, ушки имеют светлую обводку, лапы и конец хвоста несколько темнее основной окраски. На груди куницы имеется горловое пятно, цветом от желтого до оранжевого. Пятно интересной каплевидной формы. Оно достаточно крупное и тянется по линии груди назад, вплоть до уровня передних конечностей. Из-за желтого (почти кремового) цвета пятна лесную куницу прозвали «желтодушкой». Форма и размеры пятна очень изменчивы. То же касается и интенсивности окраса пятна. Чаще оно меняется по мере

продвижения куницы на север. Например, в европейской части СССР у куниц ярко оранжевое пятно, к северу интенсивность его окраса снижается, и оно светлеет. На Урале наблюдается та же картина – с южного до северного хребта. Наравне с этим изменяется и общий размер пятна. На Урале число куниц с большим горловым пятном увеличивается с севера на юг, на севере Урала горловое пятно у куниц может отсутствовать совсем. В Башкирии куницы с большим горловым пятном преобладают. При этом яркость пятна варьирует у куниц в зависимости от времени года: летом горловое пятно ярче, чем зимой [Монахов, 2018б, с. 55].

Лесная куница и соболь отличаются по внешнему виду. Туловище соболя в отличие от куницы покрыто темно-бурой шерстью с примесью отдельных белых волосков, хвост темнее, лапы красновато-бурые, а бока головы, шея и горло отличаются более светлым цветом. Часто, вместо горлового пятна находятся неправильные беловатые, желтоватые и буровато-желтые пятна, однако яркие они только у свежееубитых экземпляров. Подпушь у соболя темнее, чем у куницы. Зимний мех соболя необычайно густой, пушистый, нежный, довольно красивого черно-бурого цвета. А вот летом соболь выглядит иначе: кажется тонким, длинным, на высоких ногах, с длинным хвостом, с непропорционально большой головой и широкими лапами. Окрас соболя немного отличается в зависимости от места обитания [Монахов, 2015, с. 225] (Приложение 1). Куница, хоть и обладает красивым мехом, но мех соболя более мягкий и густой, поэтому на рынке его мех ценится гораздо больше. Для этого семейства также характерна линька 2 раза в год: с конца марта по июнь и с конца августа по ноябрь.

Отличить соболя и лесную куницу от других представителей семейства куньих можно и по отпечаткам лап. Зимние следы соболя по размеру как лисьи, и нечеткие, так как густо опушены. На неглубоком снегу примерный размер отпечатка 8х6 см, длина прыжка 30–120 см, в зависимости от глубины снега. Летом след соболя похож на след куницы.

След лесной куницы заметно мельче и четче, чем соболиный, похож на

отпечаток передней лапы зайца-беляка, размером примерно 5х3 см, длина прыжка 70–150 см (Рисунок 1). В зимний период лапы куницы сильно опушены, благодаря чему она не проваливается в снег. Летом размер уменьшается, за счет смены волосяного покрова, обычно на 1–2 см.

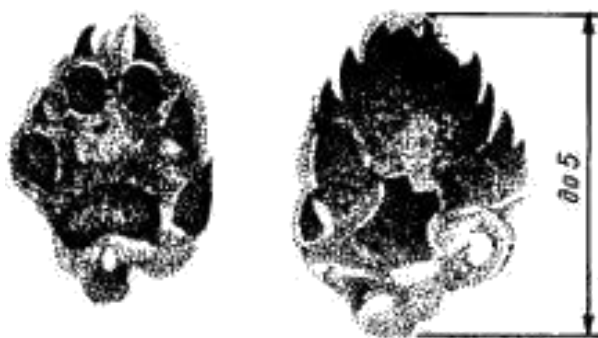


Рис. 1. Отпечатки лап каменной (1) и лесной (2) куницы на снегу [Сидорович, 1995, с. 77].

К тому же, например, у каменной куницы на задних лапах на большом подошвенном мякише (*pulvinarmetatarsale*) есть четыре бугорка, которые образованы многочисленными роговыми выростами – пластинками. У лесной куницы же они развиты гораздо хуже и видны лишь при летнем волосяном покрове [Тютеньков, Будз, с. 150]. Есть и другие признаки, по которым можно отличить представителей семейства, а также проанализировать популяционную структуру, ее изменения в пространстве и во времени. Например, есть исследование, в котором для анализа популяционной структуры соболя используется изменчивость небных складок [Фрисман, Капитонова, с. 50].

Отличаются представители семейства куньих и по строению черепа. Среди российских авторов изучением лесной куницы занимались М.Н. Ранюк и В.Г. Монахов, проводя сравнительный анализ краниологической изменчивости евроазиатских соболей, лесных куниц и северо-американской куницы. Работа включала в себя классификацию черепов соболя, лесной и американской куницы, основанную на данных по 22 гомологичным неметрическим признакам

черепа. Так, по строению черепа лесная куница, соболь и американская куница трудно различимы. Данная особенность позволяет провести сравнительный анализ изменчивости гомологичных краниальных структур для оценки филогенетических отношений внутри рода и уточнить пути радиации видов. Подобные работы помогают в определении видов, в их различении и возможности скрещивания.

Что касается черепа лесной куницы, то он довольно крупных размеров: кондилобазальная длина черепа самцов составляет 72–88 мм, у самок 71–83 мм; скуловая ширина соответственно 41–54 и 38–49 мм; межглазничная 19–22 и 17–20 мм; заглазничная 17–20 и 16–18 мм; наибольшая высота черепа 27–35 и 27–32 мм.

Зубная система лесной куницы состоит из 38 зубов: 12 резцов, 4 клыков, 16 переднекоренных и 6 заднекоренных зубов (по два на нижней челюсти и по одному на верхней). Часто первые переднекоренные зубы обеих челюстей выпадают, но их лунки сохраняются. Зубы лесной куницы очень крупные и крепкие, клыки довольно длинные и острые [Ранюк, Монахов, 2015, с. 858].

Кондилобазальная длина черепа самцов соболя составляет 79,2–83,8 мм, у самок 41,0–41,5 мм; скуловая ширина соответственно 51,2–54 и 38–49 мм; межглазничная 19,5–22 и 18–20 мм; заглазничная 17,5–21 и 17–19 мм; наибольшая высота черепа 27–35 и 27–32 мм. Особенно удлинена мозговая капсула. Заглазничное сужение широкое. Скуловые дуги относительно тонкие. Заглазничные отростки хорошо выражены, широкие. Сосцевидные отростки не выдаются наружу за нижний край слуховых отверстий. Барабанные камеры вздутые, с хорошо обозначенными слуховыми трубками, вытянуты в продольном направлении и сближены между собой. Подглазничные отверстия крупные, округлой формы. Верхний заднекоренной зуб с расширенной внутренней лопастью. Внутренняя лопасть верхнего хищнического зуба невелика. Также известно, что в зависимости от района обитания, у соболя отличается не только окрас, но и размеры тела, в том числе и черепа [Ранюк, Монахов, 2017, с. 200].

Для различения черепов лесной куницы и других, похожих на нее видов семейства куньих, учитывают строение зубов, например, верхнего коренного зуба, а точнее особенности его строения. Общие размеры этого зуба у лесной куницы относительно большие и внутренняя лопасть больше, чем, например, у каменной куницы. Продольный диаметр зуба больше поперечного, чего нет у других видов. У лесной куницы наружная поверхность верхнекоренного зуба равномерно выпуклая. Или, например, у соболя была обнаружена интересная особенность – усложненность жевательной поверхности большинства изученных зубов по сравнению с лесной куницей [Гимранов, Сатаев, с. 56; Гимранов, с. 577].

Также показано, что такие остеологические показатели непосредственно видов *Martes zibellina* и *Martes martes*, как отношение длины к ширине барабанной камеры, отношение расстояния между барабанными камерами к их длине и число хвостовых позвонков также могут быть использованы для видовой диагностики [Гашев, Агешин, с. 18]. Основные различия еще определяются и по отношению ширины дна мозговой капсулы к длине слухового пузыря, отношению длины лицевого отдела к кондילו-барабанной длине, а также по отношению ширины костного неба к длине барабанной кости [Краниологическая дифференциация..., с. 31].

В целом учеными было выяснено, что череп соболя крупнее черепа лесной куницы, и по форме больше конусообразный, тогда как у куницы круглый. Размеры черепа кидуса (гибрида лесной куницы и соболя) занимают промежуточное положение [Пищулина, Мещерский, Рожнов, с. 415]. С помощью краниологических показателей было показано, что череп лесной куницы Тюменской области крупнее по сравнению с куницами Башкирии, но уступает по некоторым показателям кидусам, отловленным в тех же районах [Чернова, с. 29; Жигилева, Чернова, Гимранов, с. 81].

В другом исследовании, при сравнении черепов соболя, лесной куницы и каменной куницы также были выявлены различия. При этом каменная куница заняла промежуточное положение. Найденные различия могут

свидетельствовать о специфических путях микроэволюции трех видов куных после предположительного разделения ареала их общего предка в результате оледенения северного полушария в среднем плейстоцене [Ранюк, Монахов, 2010, с. 70].

Как выяснилось, строение черепа говорит не только о принадлежности к определенному виду семейства куных, но и об их эволюционной составляющей. На основании строения черепа, а именно увеличения его размеров, был сделан вывод, что наиболее древняя куница, миоценовая *M. laevidens* была самой мелкой формой и возможно, являлась родовым предком, от которого произошли все виды подрода собственно куниц. Следуя логике, что дифференциация животных шла с увеличением их размеров тела (закон Копа-Депере) можно сделать выводы и о распространении куницы с течением времени, а именно первичное расселение предков лесной куницы по Европе происходило от Ближнего Востока в Восточную Европу, а оттуда – на запад, северо-запад и восток [Монахов, 2009, с. 420].

1.3. АРЕАЛ И ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ И СОБОЛЯ

Лесная куница широко распространена в лесной зоне евразийского материка. Она предпочитает сосновые, хвойные и смешанные леса [Distribution and habitat..., p. 153; The NATURA 2000..., p. 64]. Ареал куницы простирается от Великобритании до Западной Сибири, а на юге он ограничен Кавказом и островами Средиземноморья, в том числе Корсикой, Сицилией и Сардинией. Также лесную куницу можно встретить в Иране и Малой Азии. В Исландии и на Скандинавском полуострове ее нет [O'Mahony, p. 195].

Но так было не всегда. За 18 и 19 века на значительной части своего прежнего западносибирского ареала куница оказалась почти полностью вытеснена. Основными причинами вытеснения куницы являются вырубка лесов, промысел, изменение ландшафта и кормовой базы. Лесная куница очень чувствительна к изменениям, происходящим в окружающей среде. На ее

передвижения влияют погодные условия и антропогенные нагрузки [Владимирова, 2010б, с. 103; Владимирова, Морозов, с. 183]. Конечно, со временем животные адаптировались к вынужденным перемещениям, бегству от более крупного и сильного хищника, поиску пищи в зимний период и многого другого. Куница же максимально избегает людей и в отличие от своих сородичей не селится в селах и городах [Пространственно-временная динамика..., с. 280]. Даже в пределах лесного массива, заметив сооружения людей, куница меняет траекторию движения [Widespread distribution..., p. 349].

В конце 19 и начале 20 века началось активное расселение лесной куницы на восток за Урал. Основной причиной такого массового заселения куницей большей части этого региона считалось очень резкое сокращение численности соболя на данной территории. Его массово уничтожали в период 18–19 веков. Один из самых крупных очагов обитания лесной куницы на тот момент находился в Березовском районе в бассейне Северной Сосьвы, где добывалось около 160 куниц в год. Гораздо меньше их было на правом берегу Оби в бассейне Казыма [Приклонский, Дидорчук, с. 345; Пузаченко, Желтухин, Сандлерский, с. 467].

Работы по реакклиматизации соболя в 1930-е годы способствовали восстановлению его ареала, и уже в 1960-х годах в условиях Западной Сибири куница не смогла противостоят, увеличившему численность соболю и была вытеснена им в южные районы Западной Сибири. С этим связано приобретение экологической пластичности и морфологической изменчивости лесной куницы. Отмечено, что численность куницы в европейской части России в 60-е годы была в 3–10 раз меньше, чем в последующие 80-е годы, что является хорошим показателем. В целом, площадь обитания лесной куницы в таежной зоне Западной Сибири изменилась, но незначительно. Восточной границей ареала вида является крупная р. Обь. К тому же, чем дальше к востоку от Урала, тем нестабильнее численность лесной куницы [Шубин, с. 15].

В последние 10 лет происходят изменения в распространении видов в Зауралье, наиболее существенные – продвижение лесной куницы на восток в

подзону южной тайги и лесостепь. Сегодня все больше новых данных появляется об увеличении численности куницы в Омской и Новосибирской областях [Кассал, Сидоров, с. 51]. В Новосибирской области ареал соболя практически не изменился, тогда как у лесной куницы, расширился, и численность ее увеличилась [Червова, Овчинникова, с. 81]. Отмечен рост численности куницы в 2004–2007 гг. и в Тюменской области. По результатам рассчитанной плотности популяции в Тоболо-Иртышской провинции соболь является здесь доминантным видом, а в Привагайско-Иртышской провинции – лесная куница [Данилова, Ляцев, 2016, с. 79]. В Уватском и Тобольском районах численность лесной куницы неравномерна, но стабильна [Данилова, Ляцев, 2015, с. 68]. Касательно Свердловской области на период 2011–2015 годов в околородных территориях обнаружено, что численности соболя и куницы за последние 20 лет увеличились почти в 3 раза. В Предуралье и Среднеуральском округе отмечена тенденция снижения численности в 2 раза [К характеристике популяции..., с. 71; Монахов, Колобова, с. 567]. Таким образом, ареал куницы в Сибири представляет собой треугольник, направленный вершиной на восток (Приложение 2).

Расселение куницы происходит и в Алтайском крае. Здесь она появилась в 2003 г., сначала в ленточных борах, а затем подошла к ареалу соболя в верховьях Оби в Чарышском районе. Еще в 2013 году численность вида составляла 383 особи [Гармс, с. 46]. В дальнейшем куница стала быстро распространяться по территории края, осваивая все новые районы, и за пять лет ее численность увеличилась в 5 раз и составила в 2017 г. 1110 особей [Батурин, с. 32].

Касательно ареала соболя, изучение исторических документов показало, что несколько столетий назад соболь был широко распространен не только в Северной Азии, но и в Европейской части нашей страны. Соболю встречался не только в бассейнах Печоры, Северной Двины и Мезени, но и в литовских, белорусских и брянских лесах, а также на Кольском полуострове.

Почти полное исчезновение соболя в Европейской части страны было

вызвано не только хищническим в прошлом промыслом, но и изменениями ландшафта в результате хозяйственной деятельности человека. Многие районы, где соболя в настоящее время нет, стали непригодными, для его жизни со временем. Это, как правило, относится к большинству примагистральным и некоторым южнотаежным районам Сибири и Дальнего Востока, а также к широким территориям на Урале и отдельным небольшим местностям в Якутии, где изначально ландшафт сильно изменен деятельностью населения [Comparing the efficacy..., p. 5].

Лишь активные меры по сохранению и восстановлению этого вида, предпринятые в первой половине 20 века, позволили избежать полного вымирания и привели к восстановлению населения соболей во многих частях ареала. Начиная с середины 50-х годов, численность соболя в значительной степени стабилизировалась.

Сегодня соболь распространен в основном на территории России, где населяет таежную зону от Урала до Дальнего Востока и Камчатки. Небольшие по численности популяции обитают на территории Казахстана, Монголии, Китая, КНДР и Японии. Также было обнаружено восстановление ресурсов вида и изменчивость фенотипических свойств у вновь образованных популяций, а именно: крупные размеры, темная окраска меха и отверстие в мышечковой ямке. Таковую необычную морфологию можно отнести к проявлению эффекта основателя, чему способствовала пространственная изоляция первичных очагов переселенцев [Монахов, 2018в, с. 353].

Северная граница распространения соболя в настоящее время на Урале и в Сибири совпадает с северной границей сплошных хвойных лесов, местами несколько отступая к югу, либо достигая лесотундры. Современная западная граница ареала выдвигается за Урал в верховьях Печоры и Вишеры. В Свердловской области в 2014–16 гг. было зафиксировано 11 особей соболя на расстоянии 133–203 километров от юго-западной границы его ареала [Монахов, 2018г, с. 228].

Южная граница распространения соболя пересекает Урал, а дальше к

востоку спускается на юг. На Алтае она протягивается до Ононо-Чикойского горного узла, совпадая с государственной границей России. На востоке соболь распространен до берегов Тихого океана (Приложение 2). Распространение соболя ограничивает две группы факторов, а именно природные и антропогенные. К природным факторам можно отнести климат, кормовые ресурсы, наличие убежищ, а также межвидовые взаимоотношения с экологически близкими видами и многие другие биоценотические факторы. Антропогенные факторы вызывают серьезные смещения границ ареала соболя. Это сказывается на его адаптационных способностях. Например, отмечены адаптационные изменения соболя к воздействию факторов окружающей среды на территории Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного Саяна, а именно изменения объема внутренних органов, что является одним из механизмов движения эволюции [Кирбижеков, Девяткин, с. 14].

1.4. ПРОБЛЕМЫ ГИБРИДИЗАЦИИ

Местом пересечения ареалов лесной куницы и соболя является Уральский хребет и Северное Зауралье. Именно здесь обитает их гибрид – кидус [Монахов, Успенская, с. 732].

В середине 20 века было сделано много попыток подтвердить или опровергнуть гибридное происхождение кидусов и найти признаки, по которым можно было бы в дальнейшем отличать их от других куньих. Сама же возможность гибридизации в неволе уже была подтверждена экспериментально. В далеком 1935 году в Ростовском зоопарке родился гибрид от самки лесной куницы и самца соболя, но не наоборот. Именно с этого случая происхождение кидусов стало абсолютно ясным. В ходе дальнейших экспериментов, потомство было получено от спаривания самки кидуса с самцом лесной куницы (но не соболя), а плодовитость самцов-кидусов оставалась недоказанной. Лишь в единичном случае, в Московском зоопарке в семенниках самца кидуса были найдены живые сперматозоиды. Исходя из таких скрещиваний, был сделан

вывод, что возможно появление не только гибридов первого поколения, но и следующих поколений с родительскими видами. Но этих сведений недостаточно для того, чтобы оценить частоту гибридизации в естественных условиях [О соотношении фенотипа..., с. 25]. Позже, в том же Московском зоопарке, иной случай показал другую ситуацию. У одного самца-кидуса были хорошо сформированные семенники, и он проявлял повышенный интерес к самке-кунице из соседнего вольера. Ночью кидус порвал сетку и пробрался к кунице. Но спаривания не произошло, так как куница его убила, оторвав ему лапу. Вскрытие семенников этого кидуса показало, что хотя они имеют крупные размеры, сперматозоидов в них вовсе нет. Кроме того состояние ткани, показывает, что сперматогенез вообще невозможен.

Помимо вышеперечисленных спорных вопросов, ученые озадачились и внешним видом кидуса. Одни исследователи отмечали наличие гетерозиса, а именно кидус-самец с пушкинской зверофермы был много больше по размерам, чем соболь и куница. Тогда как другие исследователи отрицали наличие гетерозиса и отмечали промежуточные размеры кидуса между родительскими формами, то же касалось и его меха. Мнения исследователей остаются противоречивыми, когда речь заходит о встречающихся в дикой природе кидусах [Пищулина, 2013, с. 26].

На сегодняшний день известно, что фенотипически кидус может быть одинаково более близок к соболу (атипичный соболь) или кунице (атипичная куница). У соболя на горле есть пятнышко, которое передается и кидусу, поэтому мех гибрида производители шуб бракуют, так как считают, что имеют дело с природной «подделкой». Касательно питания и поведения кидусов, то здесь он больше схож с соболем. Передвигаются кидусы в основном по земле, питаются больше полёвками, нежели белками, как куница. Также, кидус питается рябчиками, кедровыми орехами, рябиной, брусникой, черникой, малиной, голубикой и другими дарами леса, также как и его «родители» [Генетическая изменчивость соболя..., с. 581].

Ученые считают, что одна из главных причин, ограничивающих

распространение соболя в Европейской части России – это гибридизация соболя и куницы, приводящая к поглощению одного вида вторым. А именно, гибридизация в зоне совместного обитания отрицательно сказывается на темпах воспроизводства обоих исходных видов.

1.5. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ

В настоящее время комплексная оценка состояния популяций животных не будет выполняться без генетического анализа с использованием молекулярно-генетических маркеров. Молекулярно-генетические маркеры (ДНК маркеры) – это полиморфный признак, который выявляется методами молекулярной биологии на уровне нуклеотидной последовательности ДНК для какого-либо определенного гена или любого другого участка хромосомы. ДНК маркеров известно довольно много. К ним относятся нуклеотидные последовательности разного типа: маркеры участков структурных генов, кодирующих аминокислотные последовательности структурных белков, маркеры некодирующих участков структурных генов, маркеры различных последовательностей ДНК и микросателлитные локусы. ДНК маркеры позволяют сравнивать генетические особенности разных популяций, которые, как правило, не обнаруживаются фенотипическими характеристиками. Такие генетические различия обычно связаны с историей популяции и изменениями экологических условий, в которых та или иная популяция обитает.

Генетический полиморфизм – это состояние, при котором наблюдается длительное разнообразие генов, но при этом частота наиболее редко встречающегося гена в популяции больше одного процента. Поддержание его происходит обычно за счет постоянной мутации генов, а также их рекомбинации. Исходя из результатов многих исследований, генетический полиморфизм получил широкое распространение, ведь комбинаций гена может быть до нескольких миллионов. Если в популяции наблюдается большой запас

полиморфизма, то такая популяция наиболее приспособлена к новой среде обитания и быстрее эволюционирует. Проанализировать все полиморфные аллели невозможно, но если знать, какую часть в определенной популяции составляют особи, которые имеют различный фенотип, то можно установить количество аллелей, от которых зависит появление того или иного признака.

1.5.1. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ СЕМЕЙСТВА *MUSTELIDAE*

Изучением генетической изменчивости семейства *Mustelidae* занимались многие исследователи. Показатели изменчивости генетических параметров популяций куньих используются для оценки жизнеспособности животных в результате естественных и антропогенных изменений, происходящих в окружающей среде. В результате изучения молекулярной филогении *Mustelidae* и рода *Martes* было показано происхождение от общего предка всех куньих, а также определены гены, которые подходят для реконструкции филогенеза в пределах семейства, рода и даже внутривидовой популяционной структуры [Multigene phylogeny..., p. 7]. С помощью генетических параметров было выяснено, что около миллиона лет назад предковый вид соболя разделился на три современных вида, а именно: *Martes zibellina*, *Martes martes*, *Martes melampus* [Изменчивость митохондриального генома..., с. 529].

Большая часть работ посвящены генетическому анализу отдельных видов семейства, принадлежащих непосредственно конкретному региону. Довольно часто исследуются и эволюционные составляющие вида, чтобы проследить его происхождение. К примеру, гипотеза о происхождении соболя на Дальнем Востоке подробно рассматривается в работах ряда исследователей. Низкий уровень нуклеотидного разнообразия у дальневосточных выборок по сравнению с уральскими, доказывает изначальное наличие у соболя большего, чем на сегодня, разнообразия филогенетических линий, который, по-видимому, был утрачен в периоды оледенений [Ранюк, Монахов, 2017, с. 209].

Полиморфизм нуклеотидных последовательностей позволяет решить не только филогенетические вопросы межвидового отношения популяций куньих, но и оценить воздействие внешней среды на популяцию и ее способность адаптироваться к происходящим изменениям. Наиболее точными и популярными у многих авторов методами являются: рестрикционный анализ фрагмента цитохрома *b* мтДНК, ISSR-PCR и анализ изменчивости микросателлитных локусов [Williams, p. 531]. Поскольку митохондриальной ДНК не рекомбинирует и к тому же передается по материнской линии, мутации в ней происходят последовательно и намного быстрее, чем в ядерной ДНК. Поэтому, благодаря митохондриальной ДНК можно увидеть направления распространения видов. Например, Н.П. Балмышевой с помощью этих методов была проанализирована генетическая структура популяций соболя в Магаданской области по данным об изменчивости митохондриальной ДНК. В результате этой работы было выяснено, что Магаданская популяция соболя сформирована из двух подвидов (*M. z. kamtschadalis* и *M. z. jacutensis*). Об этом свидетельствует высокий уровень полиморфизма популяции. А соотношение частот доминирующих гаплотипов соответствует процентному количеству самок, интродуцированных с Камчатки и из Хабаровского края. Это говорит нам о том, что обе материнские линии сохранились без особых изменений [Балмышева, Соловечук, с. 1252].

Позднее, в 2007 году, А.В. Петровской были представлены данные о рестрикционном полиморфизме гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК в девяти популяциях соболя также на территории Магаданской области. Для рестрикционного анализа был использован набор из 6 ферментов рестрикции: *HinfI*, *HaeIII*, *RsaI*, *AluI*, *TaqI*, *BstNI*. Полиморфизм ДНК учитывался по наличию или отсутствию сайтов рестрикции. По итогу работы был отмечен высокий уровень межпопуляционной генетической дифференциации популяций соболя. Это объясняется историей образования очагов интродукции камчатских и хабаровских соболей, начиная с 50-х годов прошлого века. Так как генетическая подразделенность является одним из главных условий

существования популяции, то этот факт считается весьма благоприятным [Петровская, с. 535]. Основные трудности при подборе праймеров объясняются минимальным количеством экспериментальных данных по изменчивости микросателлитных локусов у соболя и лесной куницы. Поэтому, как правило, эти последовательности берут из литературных данных, где они использовались для анализа других видов семейства куньих [Davis, Strobeck, p. 1777].

В 2010 году были определены нуклеотидные последовательности участка гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК соболя, обитающего в Магаданской области, Хабаровском крае и на Камчатке. В результате работы было выяснено, что разделение предковой популяции соболя произошло в раннем плейстоцене (примерно 1 млн. лет назад), тогда как экспансия его относительно молодой филогенетической группы произошла в позднем плейстоцене, а это около 120 тыс. лет назад [Малярчук, Петровская, Деренко, с. 73]. В том же году, впервые были получены данные по изменчивости шести микросателлитных локусов в промышленной популяции соболя [Каштанов, Рубцова, Лазебный, с. 429]. Основными микросателлитными локусами для исследования и идентификации видов семейства куньих, а также внутривидовой географической изменчивости соболя, являются: *Ma2*, *Ma3*, *Ma9*, *Ma14*, *Mer41*, *Mvis75*. [Влияние антропогенных факторов..., с. 450; Фрисман, Шлюфман, Брыкова, с. 47].

В 2012 году был впервые проведен сравнительный анализ митохондриальной изменчивости соболей клеточного разведения и из природных естественных условий популяций Урала, Центральной Сибири, Якутии, Камчатки и Японии [Андрианов, с. 530]. В 2016 году были приведены результаты анализа уровня генетической изменчивости природных и фермерских популяций соболя. А именно, по ядерным и митохондриальным локусам. Благодаря такому анализу, можно проследить степень влияния условий существования на интенсивность потери генетического разнообразия в процессе адаптации животного. Промышленное приручение животных и дальнейшие селекционные работы сделали пушнину неконкурентоспособной.

Это, в свою очередь, понизило промысловый интерес к пушным животным, обитающим в дикой природе [Селекция соболя России..., с. 1001].

С помощью популяционно-генетических методов стало известно, что в Алтайском крае в настоящее время насчитывается две популяции соболя. А именно северо-западная популяция и образованная популяциями востока и северо-востока Горного Алтая. Такое расхождение популяций случилось из-за изолированности соболей ландшафтными особенностями горного региона Алтая [Таксономический статус..., с. 1335]. С помощью изменчивости микросателлитных локусов митохондриальной ДНК можно охарактеризовать генетическую структуру популяции в условиях акклиматизации. Такое исследование было проведено в 2018 году, на популяции соболя. Каждый образец анализировали по 5 микросателлитным локусам: *Ma2*, *Ma8*, *Ma15*, *Mer41* и *Mvis72*. В результате работы был сделан вывод, что генетическая структура популяции соболя бассейна р. Вах появилась в результате смешения генофондов прибайкальской популяции. В результате акклиматизации новые популяции соболя образовали свой облик, который позволяет отделить их как от соседних автохтонных популяций, так и от прибайкальских животных [Монахов, Модоров, Ранюк, с. 362].

Смешение популяций наблюдается и в Сибири. У соболя в Западной Сибири встречается гаплотип А, который обычно распространен у восточносибирских популяций соболя. Несмотря на то, что такой гаплотип встречается с низкой частотой, он все же необычен для этой местности. Этот факт может говорить о вытеснении акклиматизантов аборигенами [Mitochondrial DNA..., p. 2]. Присутствие общих гаплотипов митохондриальной ДНК было найдено и между куницами юга Западной Сибири и Башкирии. Это доказывает их филогенетическое родство. А также общность ряда гаплотипов митохондриальной ДНК куниц с соболем доказывает увеличение межвидовой гибридизации не только в Сибири и на Северном Урале, но и на Южном Урале [Жигилева, Чернова, Гимранов, с. 82].

Для идентификации куньих используются разные методы. Например, на Северном Урале для идентификации и изучения распространения куньих использовали анализ ДНК из экскрементов. В результате работы было подтверждено расселение куницы, норки американской, выдры в центральной части изучаемой области [Рожнов, Моргулис, Мещерский, с. 75; Монахов, 2014б, с. 202].

Гибридизация для семейства куньих вполне обычна. Известно огромное количество случаев гибридизации семейства в естественных условиях в зонах симпатрии, например: лесной хорь и европейская норка, колонок и степной хорь, американская куница и лесная куница (в результате побегов американских куниц с пушных ферм в Англии), а также лесная куница и соболь.

Еще в 80-х годах, Д.В. Терновским и Ю.Г. Терновской были проведены исследования по межвидовой гибридизации куньих. В результате этих исследований, они провели более 40 вариантов скрещиваний и первые в мире получили зверей, сочетающих в себе генотипы двух и даже трех видов куньих. Такие гибриды получались полностью или частично фертильными, к тому же в первом поколении довольно часто сопровождалась гетерозисом. Интересно, что мех гибридов отличался высокими пушно-меховыми качествами. Эти исследования по межвидовой гибридизации куньих доказали, что в природном генофонде этого семейства существуют огромные возможности для удачной гибридизации [Терновская, Терновский, 1988, с. 4].

1.5.2. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ

С морфологической точки зрения лесная куница является хорошо исследованным видом, тогда как ее генетическая изменчивость изучена недостаточно [Balestrieri, p. 77; Генетический анализ популяций..., с. 488]. В местах, где все же изучалась, выяснилось, что лесная куница имеет низкие показатели генетической изменчивости и мало распространена в Европе, по

сравнению с другими видами семейства куньих [Morten, с. 287; Монахов, 2014б, с. 203]. К примеру, в статье Кайлас были описаны уровни генетической изменчивости и структура европейских популяций куниц и других видов семейства для того, чтобы определить происхождение этих особей. В результате работы было выяснено, что популяции лесной куницы имеют относительно более низкие уровни генетической изменчивости по сравнению с другими видами семейства куньих, что возможно связано с разным уровнем и продолжительностью антропогенного влияния в Европе и Северной Америке [Kyle, Davison, Strobeck, p. 179].

В 2010 году с помощью молекулярно-генетических исследований было выяснено, что обитающие в Евразии куницы подсемейства *Martinae*, а именно соболь, лесная куница, каменная куница и харза, образуют монофилетическую группу. При этом наибольшее межвидовое генетическое сходство найдено между соболем и лесной куницей [Малярчук, Петровская, Деренко, с. 77]. В относительно более поздних работах обнаружена низкая генетическая изменчивость лесной куницы в Центрально-Западной Европе, что связывают с оледенениями [Pertoldi, p. 509]. Также нельзя не заметить исследования, которые позволили выдвинуть, подтверждающую вышесказанное гипотезу о послеледниковом заселении Европы из двух удаленных рефугиумов [Genetic variability..., p. 176].

Генетическое разнообразие вида в контексте с филогеографической изменчивостью и послеледниковой историей популяций в масштабах Евразии и западной Европы рассмотрено и в зарубежных публикациях [Phylogeography of the forest-dwelling..., p. 17].

Вопросом о взаимодействии популяций лесной куницы и соболя в зоне симпатрии задалась С.Л. Пищулина в своей работе, целью которой являлось описать филогеографическую структуру у лесной куницы и соболя, доказать факт гибридизации этих видов в зоне симпатрии и проанализировать направление процесса возможного скрещивания. В результате сравнения генофонда лесной куницы и соболя было выяснено, что последний имеет куда

большее разнообразие генофона, нежели лесная куница. Анализ проводился по составу 22 митохондриальных и ядерных маркеров. У лесной куницы можно выделить три гаплогруппы митохондриальной ДНК: уральскую, центрально-европейскую и южно-европейскую. Продолжительный анализ генетической структуры лесной куницы показал, что ее ареал поэтапно расширялся далеко на восток в Западную Сибирь. У лесной куницы на Северном Урале генетическое разнообразие ниже, чем у европейских популяций. Гибридизация между лесной куницей и соболем вполне возможна в обоих направлениях. Это происходит в зоне симпатрии постоянно. Но, несмотря на это, популяции лесной куницы и соболя в целом сохраняют генетическую обособленность [Пищулина, 2013, с. 30].

Для европейской части России исследования молекулярно-генетической изменчивости лесной куницы носят единичный характер [Молекулярно-генетическая характеристика..., с. 391], а работ по сопряженному анализу морфологического и молекулярно-генетического полиморфизма крайне мало.

Часто в качестве маркера генетической изменчивости лесной куницы используют гипервариабельный участок D-петли митохондриальной ДНК, что и было сделано в исследовании внутрипопуляционного полиморфизма вида в Тверской области. В результате этого исследования было показано генетическое разнообразие, которое образовано древними демографическими процессами плейстоцена и голоцена, а они в свою очередь связаны с ледниковой историей вида, расселением и формированием популяции на изучаемой местности. При этом низкие значения фенетического и морфологического разнообразия, а также полового диморфизма указывают на специфическую и относительно узкую экологическую нишу лесной куницы. К тому же, куница вступает в слабые конкурентные отношения с более мелкими видами куньих [Внутрипопуляционный полиморфизм..., с. 80]. Генетическое разнообразие популяции куницы из Башкирии больше, чем куницы, обитающей на территории Тюменской области, но меньше, чем у соболя и кидуса Западной Сибири. Наличие общих гаплотипов митохондриальной ДНК между куницами

юга Западной Сибири и Башкирии говорит о филогенетическом родстве данных популяций, а схожесть ряда гаплотипов митохондриальной ДНК куниц с соболем отдается в пользу более широкого распространения межвидовой гибридизации не только в Сибири и на Северном Урале, но и на Южном Урале.

Помимо прочего, есть публикации, в которых проанализированы данные о методах генетической идентификации лесной (*M. martes*) и каменной куницы (*Martes foina*) по фекальным образцам, а также статьи, посвященные древним и современным процессам, формирующим генетические вариации и неинвазивному генетическому обзору лесной куницы (*M. martes*) [A method of genetic..., p. 142]. Также есть исследования с описанием хромосомного набора кавказской лесной куницы, что позволяет оценить уровень хромосомной изменчивости в условиях узкой экологической ниши и описать более точный таксономический статус животного [Хромосомный набор..., с. 312].

1.5.3. ПРИМЕНЕНИЕ МАРКЕРОВ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ ГИБРИДОВ

Для идентификации близких видов куньих, а также их межвидовых гибридов в Европе, Америке и Японии обширно используются данные рестрикционного анализа D-петли митохондриальной ДНК [Non-invasive genetic sampling..., p. 372], секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК [Murakami, Asano, p. 136] и ядерной рибосомальной ДНК, данные аллозимов и микросателлитов.

В работе О.Н. Жигилевой с соавторами для изучения генетической изменчивости соболя, лесной куницы и их гибридов в Западной Сибири были использованы некоторые из перечисленных выше методов. Для рестрикционного анализа гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК в исследовании использовали эндонуклеазы: *Hae*III, *Bst*NI, *Taq*I и *Rsa*I. Выбор рестриктаз объясняется наличием соответствующих сайтов рестрикции в анализируемом участке митохондриального генома соболя и лесной куницы. Для ISSR-PCR использовали в основном пять праймеров: (AG)₈C, (GT)₈C,

(TC)8C, (AC)8T и (TG)8A. Для ПЦР микросателлитов использовали праймеры для локусов *Elu1*, *Elu2*, *Elu6*. В результате было показано, что есть широкая область гибридизации соболя и куницы, занимающей не только Урал, но и часть территории Западной Сибири. Гибриды имеют высокий уровень гетерозиготности и генетически ближе к соболю, чем к кунице [Mitochondrial DNA markers..., с. 582]. Также, нельзя не отметить большое разнообразие гаплотипов западносибирского соболя, что вполне возможно объяснить его интрогрессивной гибридизацией с лесной куницей. По ядерным генетическим маркерам кидусы также ближе к соболю, чем к лесной кунице [Zhigileva, Kashtanov, Golovacheva, p. 14].

Присутствие гибридизации между лесной куницей и соболем было описано и в работах В.В. Рожнова. А именно, гибридизация этих видов на Северном Урале, где возможны встречи их гибридов – кидусов. В работе исследованы образцы тканей соболей, лесных куниц и особей, предположительно кидусов. Для амплификации выбранного участка контрольного региона использовали специально разработанные праймеры: VPCR-L1L-martes и VPCR-H674-martes. В результате работы, в составе нуклеотидных последовательностей соболя и лесной куницы большое число особей каждого вида имеет чужеродную митохондриальную ДНК, что показывает обычность взаимной интрогрессии и доказывает присутствие межвидовой гибридизации, следующей в обоих направлениях. Помимо прочего, митохондриальные линии, как соболя, так и лесной куницы, найденные в популяциях рода *Martes* на Северном Урале, не являются обособленными от линий этих видов из других частей ареала [Генетический анализ популяций..., с. 490]. Также на территории Северного Урала проводила молекулярно-генетический анализ митохондриальной ДНК лесной куницы, соболя и кидуса и С.Л. Пищулина. В ее работе оценку аллельного состава проводили по 9 микросателлитным локусам: *Mel10*, *Ma1*, *Ma2*, *Ma3*, *Ma8*, *Ma15*, *Ma18*, *Ma19*, *Mvis072*, *Mer041*. Аллели микросателлитных локусов амплифицировали с использованием праймеров, модифицированных (F –

праймер) наличием на 5'– конце флуоресцентной метки. Наличие постоянной гибридизации на Северном Урале продемонстрировано с помощью анализа митохондриальной ДНК. При этом популяции соболя и лесной куницы в зоне симпатрии сохраняют генетическую обособленность. При этом достоверных отличий между выборками фенотипических кидусов и уральских соболей не обнаружено, что свидетельствует в пользу близкого на Урале генофонда кидуса к соболю. Это было позднее доказано и другими исследователями [Пищулина, 2009, с. 74].

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Тюменская область расположена в основном на севере Западной Сибири. На севере водная граница – Карское море. На западе граничит с Архангельской областью, Республикой Коми, а также со Свердловской областью. На юге – с Курганской, Омской и Томской областями. И, на востоке – с Красноярским краем. Область расположена на территории Западно-Сибирской равнины. На западе области находятся восточные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала. Также область включает в себя острова, такие как Белый, Олений, острова Вилькицкого, Шокальского и Неупокоева.

Равнинная часть области очень заболочена и имеет множество озер на своей территории. Здесь находится основной нефтегазоносный район России и один из крупнейших нефтедобывающих регионов мира – Ханты-Мансийский автономный округ – Югра. Также велики запасы торфа. На юге области протягивается подтаежная зона мелколиственных осиново-березовых лесов. Северная же граница четкая, проходит по широтному отрезку реки Тавды, затем она немного опускается по долине Тобола на юг, а далее идет на северо-восток, севернее озера Б. Уват. Уже на юге подзона переходит в лесостепь. Не так давно эту равнину считали абсолютной низменностью. На самом деле здесь действительно есть низменности, но они самостоятельны и сочетаются с возвышенностями, которые порой достигают 250–300 м. над уровнем моря.

Сложный рельеф Тюменской области объясняется принадлежностью ее сразу к двум физико-географическим странам – Уральской горной и Западно-Сибирской равнинной. Северная часть области является фактически ареной развития мерзлотных процессов. В то время как на юге наблюдаются лишь реликтовые мерзлотные формы рельефа. В Уральской горной части области приподнята осевая зона, (по последним данным поднимается до отметок 1200 и достигает в верховьях р. Народа высоты (гора Народная)) [Старков, с. 38].

Возвышенный Приуральский пояс формируют Тавдинско-Кондинская наклонная равнина, Северо-Сосьвинская и Щучьинская возвышенности. Южная часть Тюменской области не покрывалась ледниками и морями Полярного бассейна. Здесь господствует рельеф, связанный с деятельностью водных потоков [Козин, с. 58].

Основной климат области – континентальный. Факторы, формирующие климат – континент, его влияние и западный перенос воздушных масс. Территория не защищена с севера и юга, холодный арктический воздух проникает на континент и при этом движение прогретого воздуха с юга на север с умеренных широт помогают создавать некий баланс температуры воздуха. Происходит воздухообмен и меридиональная циркуляция, что способствует резким сменам температуры.

Благодаря всему вышесказанному, можно сделать вывод, что зима в области суровая, характеризуется сильными ветрами и метелями. Средняя годовая температура незначительно изменяется по территории от $0,7^{\circ}$ до $-0,1^{\circ}\text{C}$. Самый холодный месяц в году – январь. Переход через 0°C происходит обычно в апреле. Весеннее потепление постоянно прерывается резкими понижениями температуры, поэтому заморозки продолжаются вплоть до мая.

Лето отличается значительной сухостью. Климат в это время года формируется за счет континентального воздуха умеренных широт. Осенний период намного продолжительнее, чем весенний. Температура резко понижается, но часто теплеет во второй половине сентября. От октября к ноябрю температура низкая и порой появляется снежный покров уже во второй половине октября. Осадков на территории выпадает 350–400 мм. в год. Основное их количество приходится на теплое время года, т.е. на апрель – октябрь (около 70%) [Попов, с. 112].

Территория Тюменской области захватывает 8 природных зон и 13 зоогеографических районов, что объясняет флористическое и фаунистическое разнообразие. Из-за равнинности большей части Тюменской области в её пределах хорошо прослеживаются зональные изменения растительного

покрова.

Тайга занимает центральную часть области. Преобладают хвойные породы – сосна обыкновенная, сосна сибирская кедровая, ель обыкновенная, пихта сибирская. Развита подлесок из кустарников малины, шиповника, можжевельника, рябины, бузины. В подтаежной подзоне преобладают берёза пушистая и берёза бородавчатая, в лесостепной – берёзово-осиновые колки, заросли ивовых кустарников [Хренов, с. 37].

В современной фауне Тюменской области насчитывается 92 вида млекопитающих, около 360 видов птиц, 6 видов пресмыкающихся, 8 видов земноводных, 93 вида рыб. В данной местности обитают такие виды животных, как: бурый медведь, россомаха, лось, рысь, соболь, лесная куница, белка, бурундук, глухарь, рябчик, филин, свиристель, лисица, енотовидная собака, заяц-русак, ёж обыкновенный, водяная полёвка и другие [Гашев, с. 14].

2.2. МАТЕРИАЛЫ

Материалом для исследований послужили особи вида *Martes martes*, отловленных в зимние месяцы 2014–2016 г. в Тюменском и Нижнетавдинском районах Тюменской области (Западная Сибирь) и в 2013 г. в Мелеузовском районе Башкирии (Южный Урал). Животные были собраны в ходе лицензионного промысла профессиональными охотниками. Отлов производился в нескольких точках, которые имели сходные биотопические условия (Приложение 3).

Для краниологических исследований использовали 92 черепа представителей рода *Martes*, среди них 76 черепов лесной куницы (*Martes martes*) и 16 – соболя (*Martes zibellina*). Из них 47 черепов лесной куницы с Нижнетавдинского района, 16 черепов соболя и 29 черепов лесной куницы с Южного Урала (Башкирия).

Количество тушек лесной куницы для морфофизиологического анализа и подсчета экстерьерных показателей составило 35 штук (в том числе, 19 самок и 18 самцов), все они были пойманы на юге Тюменской области в 2016–17 гг.

Для проведения генетических исследований использованы ткани скелетной мускулатуры, собранные с этих же тушек, а также тушек из Башкирии, предоставленные научным сотрудником Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) к.б.н. Д.О. Гимрановым. Ткани были зафиксированы в 70% этаноле и хранились при температуре – 40 °С.

2.3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве наиболее надежных морфологических признаков для разделения смешанной выборки на отдельные виды выбраны остеологические, как наиболее стабильные. Они мало подвержены влиянию окружающей среды и времени и обладают высокой информативностью. Краниометрический анализ является классическим методом для изучения внутри- и межпопуляционной дифференциации и совместно с применением других методик позволяет получить данные о генетической и фенотипической изменчивости животных.

Краниологические исследования проводили при помощи штангенциркуля, в мм, по схеме (Рисунок 2). В число промеров вошли такие краниологические признаки, как отношение ширины (Ш) к длине (Д) барабанной камеры и отношение расстояния между барабанными камерами (Р) к их длине. Также использован такой признак, как количество хвостовых позвонков (КХП) [Ранюк, Монахов, 2011, с. 89].

Метод морфофизиологических индикаторов дает возможность оценить физиологические особенности животных в природе, в процессе сезонной цикличности их жизнедеятельности. Половую принадлежность определяли при вскрытии брюшной полости. У самок за мочевым пузырем от влагалища к

яичникам отходят два рога матки, самцы имеют парные семенники, к которым по обеим сторонам от мочевого пузыря подходят семявыводящие каналыца.

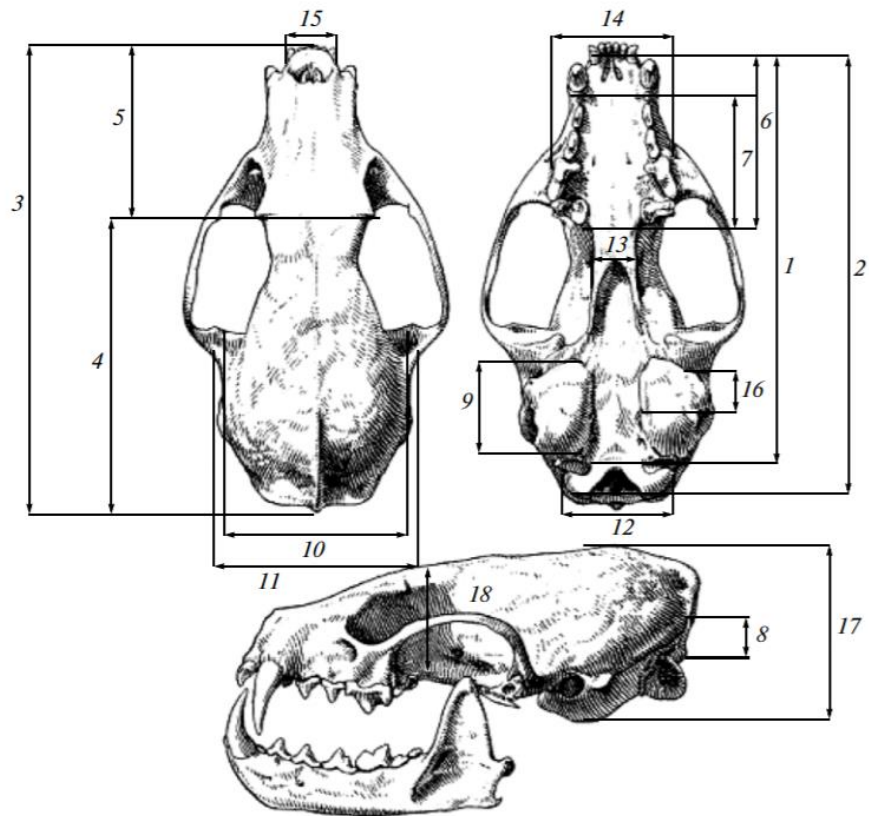


Рис. 2. Краниальные промеры и перфорационные отверстия черепа лесной куницы: 1 – базилярная длина; 2 – кондилобазальная длина; 3 – профильная длина; 4 – длина мозгового черепа; 5 – длина лицевого черепа; 6 – длина зубного ряда; 7 – длина ряда коренных; 8 – диаметр затылочного отверстия; 9 – длина слуховых барабанов; 10 – ширина мозговой капсулы; 11 – наибольшая ширина черепа; 12 – ширина затылочных мыщелков; 13 – ширина хоан; 14 – лицевая ширина по линии между скуловыми отверстиями; 15 – ширина ряда резцов верхней челюсти; 16 – ширина слуховых барабанов; 17 – высота в области слуховых барабанов; 18 – высота в области межглазничного сужения [Ранюк, Монахов, 2011, с. 85].

Для определения морфофизиологических показателей снимали ряд интерьерных промеров: масса внутренних органов (печени, почек, сердца, легких, селезенки, поджелудочной железы) путем взвешивания на

аналитических весах, в мг, в соответствии с методикой С.С. Шварца с соавторами [Шварц, Смирнов, Добринский, с. 123]. Расчет индекса массы внутренних органов у всех отловленных зверьков проводился по формуле (1):

$$I = \text{масса органа (мг)} / \text{масса тела (г)} \quad (1)$$

Индекс массы органа выражается в промилле (‰). Также у отловленных особей измеряли длину тела, задних конечностей, стопы, хвоста (Рисунок 3). С помощью линейки измеряли длину тела – от кончика морды до переднего края анального отверстия, длину хвоста – от переднего края анального отверстия до конца хвоста без концевых волос, промеры длины стопы снимала без когтей (с точностью 1 мм) (Приложение 4). Индекс частей тела был рассчитан по формуле (2):

$$I = \text{длина части тела (мм)} / \text{длина тела (мм)} \quad (2)$$

Рассчитанные значения морфофизиологических индексов были подвергнуты статистической обработке в программе STATISTICA 6.0.

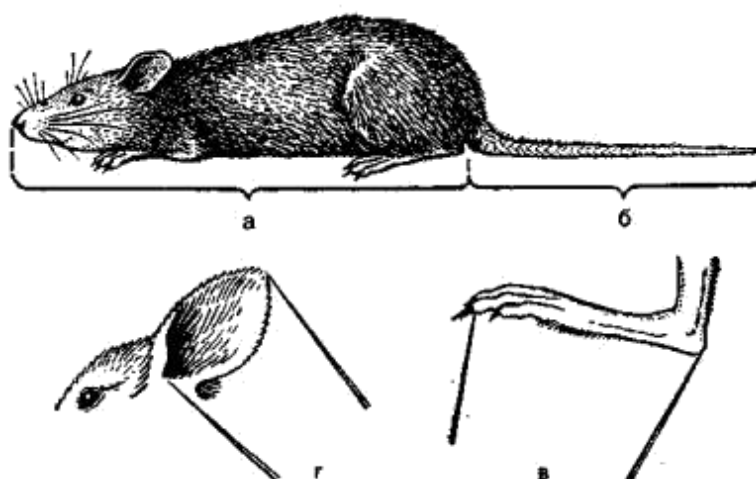


Рис. 3. Способы измерения частей тела млекопитающих: а – длины тела; б – длины хвоста; в – длины ступни; г – длины уха [Кузнецов, с. 18].

Популяционно-генетический анализ включает исследование генетической структуры популяции и ее изменения во времени, и в пространстве [Жигилева, Пак, Усламина, с. 3]. Для его проведения у отловленных особей отобрали пробы мышечной ткани, которые заморозили в этаноле и поместили в пробирки Эппендорфа. ДНК экстрагировали из мышечной ткани, которая была фиксирована в 70% этаноле, методом щелочного лизиса.

Полиморфизм межмикросателлитных последовательностей ядерной ДНК изучали методом ISSR-PCR (InterSimpleSequenceRepeatPCR – ПЦР последовательностей, ограниченных простыми повторами) с двумя видами праймеров состава: $(AC)_8T$ (P6) и $(TG)_8A$ (P8) [Williams, p. 532]. Амплификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, которая содержит ПЦР буфер (0.01 М трис-HCl, 0.05 М KCl, 0.1 % тритон X-100), 4 mM MgCl₂, 0.2 mM каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной ДНК, 2.5 mM праймера и 0.2 ед/мкл *Tag*-полимеразы («Fermentas»). Амплификацию осуществляли в режиме: 94°C – 7 мин, затем 94°C – 30 с, 52(56)°C – 45 с, 72 °C – 2 мин (40 циклов), 72 °C – 7 мин.

Разделение ПЦР-продуктов проводили в 2% агарозном геле. Благодаря маркеру молекулярных масс ДНК 100 bp, определили длины фрагментов. Затем окрасили гель этидиум бромидом и сохранили электрофореграммы в системе Versa-Doc (Bio-Rad). По ним составляли бинарные матрицы, где присутствие полосы обозначалось «1», что означало доминантный аллель, и ее отсутствие – «0» (рецессивный аллель).

Для рестрикционного анализа гена цитохрома *b* мтДНК куных использовали последовательности праймеров из работы, опубликованной ранее [Балмышева, Соловенчук, с. 1253] и эндонуклеазы: *Hae*III, *Bst*MI, *Taq*I. Выбор рестриктаз обусловлен тем, что присутствуют соответствующие сайты рестрикции в анализируемом участке митохондриального генома как соболя, так и лесной куницы [Multigene phylogeny..., p. 8].

Полимеразную цепную реакцию фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК проводили в 20 мкл реакционной смеси, которая содержит IQsupermix (Bio-

Rad), 3 мкл тотальной ДНК и 2.5 мкл каждого из праймеров, в режиме: 94°C – 5 мин; затем 33 цикла 94°C – 1 мин, 51°C – 1 мин, 72°C – 1 мин 45 с; 72°C – 2 мин. Электрофоретическое разделение рестрикционных фрагментов осуществляли в 2.5% агарозном геле. Для определения длин фрагментов использовали маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ DNALaddermix («Fermentas») [Zietjiewicz, Rafalski, Labuda, p. 177].

Затем рассчитали стандартные популяционно-генетические показатели: частоты бэндов, долю полиморфных бэндов (P , %), индекс генетического разнообразия Нея (h). Популяционно-генетический анализ проводили в программе POPGEN.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

[Пропущено 13 страниц]

ВЫВОДЫ

1. Самцы лесной куницы имеют большие значения массы тела, морфометрических и краниометрических признаков, но меньшие относительные значения экстерьерных показателей по сравнению с самками.
2. У лесной куницы не выявлено половых различий по интерьерным морфофизиологическим показателям.
3. Особи лесной куницы юга Тюменской области имеют, в среднем, большую ширину черепа по сравнению с куницами из Башкирии, но не отличается от них по длине черепа.
4. Гибриды куницы и соболя (кидусы) имеют более высокие показатели краниологических признаков по сравнению с лесной куницей.
5. Доля полиморфных ISSR-бэндов у лесной куницы Тюменской области и Башкирии составила 40 и 60%, соответственно.
6. Генетическое разнообразие у куницы Башкирии больше, чем у куницы Тюменской области, но меньше, чем у соболя.
7. У лесной куницы Башкирии выявлено 7 гаплотипов мтДНК, у куниц юга Тюменской области – 10, в том числе 4 гапотипа, не обнаруженных ранее в Западной Сибири.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. A method of genetic identification of pine marten (*Martes martes* L.) and stone marten (*Martes foina* L.) and its application to faecal samples / Pilot M. [et al.] // Journal of Zoology. 2015. V. 271. N 2. P. 140–148.
2. Anatomical basis of differences in locomotor behavior in Martens: a comparison of the forelimb musculature between two sympatric species of *Martes* / Christine B. [et al.] // The Anatomical Record. 2018. V. 301. N. 3. P. 449–472.
3. Balestrieri A. A non-invasive genetic survey of the pine Marten (*Martes martes* L.) in the western river Po plain (Italy): Preliminary results // Hystrix. 2008. V. 19. N 1. P. 77–80.
4. Comparing the efficacy and cost-effectiveness of sampling methods for estimating population abundance and density of a recovering carnivore: the European pine marten (*Martes martes*) / Croose E. [et al.] // European Journal of Wildlife Research. 2019. P. 4–6.
5. Davis C.S., Strobeck C. Isolation, variability, and cross species amplification of polymorphic microsatellite loci in the family *Mustelidae* // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 1776–1778.
6. Distribution and habitat use by pine marten *Martes martes* in a riparian corridor crossing intensively cultivated lowlands / Balestrieri A. [et al.] // Ecological Research 2015. V. 30. N 1. P. 153–162.
7. Far from the madding crowd: Tolerance toward human disturbance shapes distribution and connectivity patterns of closely related *Martes* spp. / Balestrieri A. [et al.] // Population Ecology. 2019. V. 61. N 3. P. 289–299.
8. Genetic variability in the mitochondrial DNA of the Danish Pine marten / Pertoldi C. [et al.] // Journal of Zoology. 2008. V. 276. P. 168–175.

9. Kyle C.J., Davison A., Strobeck C. Genetic structure of European pine martens (*Martes martes* L.) and evidence for introgression with *M. Americana* in England // *Conserv. Genetics*. 2003. V. 4. N 2. P. 179–188.
10. Mitochondrial DNA markers for the study of introgression between the sable and the pine marten / Zhigileva O.N. [et al.] // *Conservation genetics resources*. 2019. P. 1–8.
11. Morten E. PCR-RFLP-based method to distinguish sable (*Martes zibellina* L.) and pine marten (*Martes martes* L.) // *Acta Theriologica*. 2011. V. 16. N 56. P. 283–288.
12. Multigene phylogeny of the Mustelidae: resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation / Koepfli K.P. [et al.] // *BMC Biology*. 2008. V. 6. N 10. P. 6–16.
13. Murakami T., Asano M. Mitochondrial DNA variation in the Japanese marten *Martes melampus* and Japanese sable, *Martes zibellina* // *Veterinary Research*. 2004. V. 51. N 7. P. 135–142.
14. Mustelids as bioindicators of the environmental contamination by heavy metals / Goretti E. [et al.] // *Ecological Indicators*. 2018. V. 94. P. 320–327.
15. Non-invasive genetic sampling of sympatric marten species (*Martes martes* and *Martes foina*): assessing species and individual identification success rates on faecal DNA genotyping / Ruiz-Gonzalez A. [et al.] // *European Journal of Wildlife Research*. 2013. P. 371–386.
16. Non-invasively determined multi-site variation in pine marten *Martes martes* density, a recovering carnivore in Europe / O'Mahony D.T. [et al.] // *European Journal of Wildlife Research*. 2017. V. 63. P. 1–6.
17. O'Mahony D.T. A species distribution model for pine marten (*Martes martes*) in the least forested region of Europe // *Mammal Research*. 2017. P. 195–200.
18. Pertoldi C. Genetic variability of central–western European pine marten (*Martes martes* L.) populations // *Acta theriologica*. 2014. V. 9. N 59. P. 503–510.

19. Phylogeography of the forest-dwelling European pine marten (*Martes martes*): new insights into cryptic northern glacial refugia / Ruiz-Gonzales A. [et al.] // Biological Journal of the Linnean Society. 2013. V. 109. P. 1–18.
20. Reig S. Geographic variation in pine marten (*Martes martes* L.) and beech marten (*M. foina* L.) in Europe // Journal of mammology. 1992. V. 73. N 4. P. 744–769.
21. Snow tracking reveals different foraging patterns of red foxes and pine martens / Willebrand T. [et al.] // Mammal Research. 2017. N 62. P. 331–340.
22. The NATURA 2000 database as a tool in the analysis of habitat selection at large scales: factors affecting the occurrence of pine and stone martens in Southern Europe / Zub K. [et al.] // European Journal of Wildlife Research. 2018. P. 64–72.
23. The Pine marten (*Martes martes*) and the Stone marten (*Martes foina*) as possible wild reservoirs of *Toxoplasma gondii* in the Baltic States / Dekšne G. [et al.] // Vet Parasitol Reg Stud Reports. 2017. P. 70–74.
24. Widespread distribution of Pine martens (*Martes martes*) in a fragmented suburban landscape / Weber D. [et al.] // Mammal Research. 2018. P. 349–356.
25. Williams J.G.K. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucleic Acids Research. 2013. V. 18. N 22. P. 531–535.
26. Zhigileva O.N., Kashtanov S.N., Golovacheva I.M. Genetic markers for studying the current distribution area and population structure of the Sable *Martes zibellina* L. // Achievements in the Life Sciences. 2014. V. 8. N 1. P. 10–15.
27. Zietjiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence 371 repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. 1994. V. 372. N 51. P. 176–183.
28. Андреев О.Н., Хрусталева А.В. К гельминтофауне животных семейства куньих // Теория и практика паразитарных болезней животных. 2017. С. 21–24.

29. Аськеев И.В., Шаймуратова (Галимова) Д.Н., Аськеев О.В. Результаты археозоологического изучения Пестречинских II и IV стоянок на р. Меша // Археология евразийских степей. 2019. С. 159–168.
30. 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.
31. Батурин Е.А. Куница в Алтайской крае // Природа Сибири. 2016. Т. 244. № 4. С. 30–33.
32. Белых Л.И., Терентьев Е.С. Опасность лесных пожаров для охотничье-промысловых животных на территории Ольхонского района Иркутской области // Экология. 2019. № 4. С. 268–282.
33. Бугаев К.Е. Лесная куница (*Martes martes*) в Мордовском государственном природном заповеднике // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2012. № 10. С. 335–339.
34. Бугаевский С.Н. Живоотлов и мечение лесной куницы (*Martes martes* L.) // Российский государственный аграрный заочный университет. 2016. Т. 13. № 4. С. 251–256.
35. Владимирова Э.Д. Биотопическая и стациальная избирательность лесной куницы (*Martes martes* L.) в Самарской области // Юг России: экология, развитие. 2010б. № 1. С. 99–103.
36. Владимирова Э.Д. Информационные аспекты взаимодействий лесной куницы и некоторых видов хищных млекопитающих со средой обитания (*Carnivora: Canidae et Mustelidae*): автореф. дис...канд. биол. наук: 03.02.08., 03.02.04. Екатеринбург, 2015. 42 с.
37. Владимирова Э.Д. Информация о жизнедеятельности конспецификов как фактор экологической адаптации млекопитающих, на примере лесной куницы (*Martes martes* L.) // Самарская Лука. 2010а. Т. 19. № 1. С. 103–110.

38. Владимирова Э.Д. Роль деревьев в экологии лесной куницы (*Martes martes* L.) // Удмуртский государственный университет, серия: Биология. Науки о земле. 2013. № 4. С. 78–89.
39. Владимирова Э.Д. Стереотип поведения лесной куницы (*Martes martes*): методика получения унифицированных данных // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2012. № 7. С. 31–35.
40. Владимирова Э.Д. Факторы выживаемости и территориальности лесной куницы в Самарской области // Наука и мир. 2016а. Т. 1. № 9. С. 57–59.
41. Владимирова Э.Д. Формальное описание поведения млекопитающих по материалам зимних троплений на примере лесной куницы (*Martes martes* L.) // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 3. С. 182–203.
42. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Динамика стационарного распределения следов лесной куницы (*Martes martes* L.) под влиянием антропогенной трансформации самарских окрестностей // Самарская лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19. № 2. С. 92–97.
43. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Ориентировочное поведение лисицы обыкновенной и куницы лесной в окрестностях г. Самары // Вестник СамГУ. 2007. № 8. С. 304–320.
44. Владимирова Э.Д., Морозов В.В. Формальное описание поведения млекопитающих по материалам зимних троплений на примере лесной куницы (*Martes martes*) // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 3. С. 182–203.
45. Владимирова Э.Д., Ситникова А.Ю. Стратегии кормового поиска лесной куницы (*Martes martes* L.) // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта, серия: Естественные и медицинские науки. 2014. № 7. С. 43–49.
46. Владимирова, Э.Д. Динамика перемещений лесной куницы (*Martes martes* L.) в связи со строительством ЛЭП // Вестник Удмуртского университета. 2016б. № 4. С. 57–60.

47. Влияние антропогенных факторов на генетическое разнообразие вида соболь (*Martes zibellina* L.) / Каштанов С.Н. [и др.] // Молекулярная биология. 2015. Т. 49. № 3. С. 449–454.
48. Внутривидовой полиморфизм лесной куницы (*Martes martes*, *Carnivora*, *Mustelidae*) Тверской области / Кораблев М.П. [и др.] // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 1. С. 80–93.
49. Гармс О.Я. Материалы к распространению лесной куницы в Алтайском крае // Алтайский зоологический журнал. 2013. С. 45–47.
50. Гасилин В.В., Гимранов Д.О., Косинцев П.А. Промысел куниц (род *Martes*) населением Поволжья и Южного Урала в голоцене // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2013. № 1. С. 139–148.
51. Гашев С.Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области): автореф. дис...докт. биол. наук: 03.00.16. Тюмень, 2003. 50 с.
52. Гашев С.Н., Агешин Н.Н. К вопросу о дифференциации представителей рода *Martes* Тюменской области // Вестник Тюменского государственного университета. 2003. № 2. С. 15–21.
53. Генетическая изменчивость соболя (*Martes zibellina* L.), лесной куницы (*M. martes* L.) и их гибридов в Западной Сибири: полиморфизм белков и ДНК / Жигилева О.Н. [и др.] // Генетика. 2014. Т. 50. № 5. С. 581–590.
54. Генетический анализ популяций соболя (*Martes zibellina* L.) и лесной куницы (*M. martes* L.) в районах совместного обитания на Северном Урале / Рожнов В.В. [и др.] // Генетика. 2010. Т. 46. № 4. С. 488–492.
55. Гимранов Д.О. Морфотипическая изменчивость зубов *Martes martes* и *Martes zibellina* (*Carnivora*, *Mustelidae*) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 5. С. 570–579.
56. Гимранов Д.О., Сатаев Р.М. Одонтологическая дифференциация соболя, каменной и лесной куниц // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. 2010. № 1. С. 45–57.

57. Данилова Л.А. Особенности питания куницы лесной (*Martes martes* L.) в ландшафтно-экологических провинциях юга Тюменской области // Молодой ученый. 2016. Т. 110. № 6. С. 140–144.
58. Данилова Л.А., Лящев А.А. Пространственно-экологическая структура популяций куницы лесной (*Martes martes* L.) на территориях юга Тюменской области // Агропродовольственная политика России. 2015. Т.2. № 11. С. 64–70.
59. Данилова Л.А., Лящев А.А. Расселение и пространственное взаимодействие двух видов рода *Martes*: соболя (*Martes zibellina*) и куницы лесной (*Martes martes*) в ландшафтно-экологических провинциях Тюменской области // Агропродовольственная политика России. 2016. № 12. С. 75–80.
60. Дикарев С.В., Цветков И.Н., Кораблев Н.П. Морфометрия скелета конечностей куницы лесной (*Martes martes* L.): гендерные особенности и характеристика симметрии // Великолукская государственная сельскохозяйственная академия. 2017. С. 121–125.
61. Жигилева О.Н., Пак И.В., Усламина И.М. Популяционно-генетический анализ: учебно-методическое пособие для студентов специальности 06.05.01 «Биоинженерия и биоинформатика», очной формы обучения. Тюмень: Тюменский государственный университет, 2016. 80 с.
62. Жигилева О.Н., Усламина И.М. Зараженность гельминтами разных митохондриальных линий соболя *Martes zibellina* и лесной куницы *M. martes* // Экологическая генетика. 2016б. № 2. С. 43–49.
63. Жигилева О.Н., Усламина И.М. Неблагоприятная эпизоотическая обстановка по нематодозам в популяциях соболя *Martes zibellina* и лесной куницы *M. martes* Западной Сибири // Российский паразитический журнал. 2016а. № 3. С. 325–331.
64. Жигилева О.Н., Чернова А.А., Гимранов Д.О. Особенности морфологии и генетической изменчивости лесной куницы *Martes martes* Южного Урала и Западной Сибири // Тов-во науч. изданий КМК. 2019. С. 80–83.

65. Зайнутдинова Л.Р. Влияние экологических и антропогенных факторов на динамику численности лесной куницы и обыкновенного барсука в республике Башкортостан // Сборник материалов международных научно-практических конференций. Под редакцией А.А. Коротких. 2018. С. 343–348.
66. Ивантер Э.В. Млекопитающие. Петрозаводск: Издательство Петрозаводского университета, 2001. 208 с.
67. Изменчивость митохондриального генома доместигированного соболя (*Martes zibellina*) / Андрианов Б.В. [и др.] // Генетика. 2012. Т. 48. № 4. С. 529–541.
68. К характеристике популяции лесной куницы (*Martes martes*) Вологодской области / Поддубная Н.Я. [и др.] // Актуальные проблемы экологии и здоровья человека. 2016. С. 70–74.
69. Кассал Б.Ю., Сидоров Г.Н. Расселение соболя (*Martes zibellina* L.) и куницы лесной (*Martes martes* L.) в Омской области и биогеографические последствия их гибридизации // Российский журнал биологических инвазий. 2013. Т. 6. № 1. С. 51–65.
70. 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. 426–430.
71. Кирбижеков В.А., Девяткин Г.В. Применение метода морфофизиологических индикаторов в выявлении адаптационных изменений *Martes zibellina* L. (на примере некоторых территорий Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного Саяна) // Вестник Красгау. 2016. № 1. С. 9–15.
72. Киселева Н.В. Трофические и пространственные взаимоотношения лесной куницы (*Martes martes*) и американской норки (*Neovison vison*) на горных реках Южного Урала // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 12. С. 1502–1508.

73. Козин В.В. Ландшафтный анализ в нефтегазопромысловом регионе. Тюмень: Тюменский государственный университет, 2007. 240 с.
74. Корнеев В.А., Князев М.Н., Полушина О.М. Лесная куница и горностай в заповеднике "Большая кокшага" // Научные труды государственного природного заповедника «Большая кокшага». 2017. № 8. С. 403–422.
75. Краниологическая дифференциация соболя и лесной куницы и морфологические особенности их предполагаемых гибридов / Гребеник А.Т. [и др.] // Целостность вида у млекопитающих. 2010. С. 31.
76. Кузнецов Б.А. Определитель позвоночных животных фауны СССР. Москва: Просвещение, 1974. 190 с.
77. Леонтьев В.В. Охота. СПб.: Диамант, 1999. 640 с.
78. 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.
79. Масленникова О.В. Мониторинг трихинеллеза лесной куницы (*Martes martes* L., 1758), особенности распределения личинок трихинелл по группам мышц // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. 2012. № 13. С. 240–242.
80. Молекулярно-генетическая характеристика автохтонных и транслоцированных хищников центра Европейской части России / Кораблев М.П. [и др.] // Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России. Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. 2012. С. 388–392.
81. Монахов В.Г. Географическая изменчивость соболя в ареале и филогеография // Экология. 2015. № 3. С. 219–228.
82. Монахов В.Г. Избирательность добычи и ее влияние на структуру популяций соболя в Приуралье // Экология. 2018а. № 5. С. 382–390.

83. Монахов В.Г. Изменчивость в нативных и реинтродуцированных популяциях млекопитающих // климат, экология, сельское хозяйство Евразии. 2018б. С. 54–58.
84. Монахов В.Г. О динамике зона трансгрессии ареалов куницы лесной и соболя в новейшем времени // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. 2014а. Т. 1. № 2. С. 211–216.
85. Монахов В.Г. Особенности размерной структуры популяций лесной куницы (*Martes martes* Linnaeus, 1758) в ареале // Доклады академии наук. 2009. Т. 427. № 3. С. 420–422.
86. Монахов В.Г. Первый опыт изучения распространения куньих на Среднем Урале с применением генетического анализа ДНК из экскрементов // Вестник Пермского университета. 2014б. № 4. С. 202–204.
87. Монахов В.Г. Результаты реинтродукции соболя (*Martes zibellina*) соответствуют эффекту основателя // Доклады академии наук. 2018в. Т. 482. № 3. С. 351–354.
88. Монахов В.Г. Соболи (*Martes zibellina*, *Carnivora*, *Mustelidae*) за пределами ареала на Среднем Урале: факты за период 2014-2016. 2018г. Т. 97. № 2. С. 224–229.
89. 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. 1087–2016.
90. Монахов В.Г., Колобова О.С. Изучение распространения куницеобразных (*Carnivora*, *Mustelidae*) на Среднем Урале с применением анализа ДНК из экскрементов // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 5. С. 563–568.
91. Монахов В.Г., Модоров М.В., Ранюк М.Н. Генетические последствия реинтродукции соболя (*Martes zibellina* L.) в Западной Сибири // Генетика. 2018. Т. 54. № 3. С. 361–365.

92. Монахов В.Г., Успенская О.Д. К морфологической определенности гибрида соболя и лесной куницы // Доклады Академии наук. 2013. Т. 448. № 6. С. 732–736.
93. Монахов Г.И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Труды ВНИИОЗ. 1996. № 26. С. 54–86.
94. О соотношении фенотипа и генотипа соболя и лесной куницы в зоне симпатрии на Северном Урале / Рожнов В.В. [и др.] // Вестник Московского Университета. Серия Биологическая. 2013. № 4. С. 23–26.
95. Павлинов И.Я. Жизнь животных. Природа России // Астрель. 1999. Т.1. 608 с.
96. Пашков С.В., Вилков В.С. Целесообразность создания и эффективность новых зоологических заказников Северо-Казахстанской области // Вестник Владикавказского научного центра. 2018. Т. 18. № 2. С. 55–64.
97. 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.
98. Пищулина С.Л. Взаимодействие популяций лесной куницы и соболя в зоне симпатрии: генетический аспект: автореф. дис...канд. биол. наук: 03.02.04. Москва, 2013. 124 с.
99. Пищулина С.Л. Результаты молекулярно-генетического анализа мтДНК лесной куницы, соболя и кидаса Северного Урала // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих: тезисы докладов научной конференции. 2009. С. 73–74.
100. Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Рожнов В.В. Сравнительно-краниометрическая характеристика соболя, лесной куницы и кидаса Северного Урала // Животный мир горных территорий: Мат-лы конф. 2009. С. 412–416.
101. Попов А.И. Прогноз изменения природных условий Западной Сибири / А.И. Попов, В.Т. Трофимов. Москва: Московский государственный университет, 1988. 232 с.

102. Приклонский С.Г., Дидорчук М.В. Динамика численности и питание лесной куницы *Martes martes* в Европейской части России // Современное состояние природных комплексов и объектов Окского заповедника и некоторых районов Европейской части России. 2000. С. 338–346.
103. Простаков Н.И., Комарова Н.И. Питание и биотопическое распределение лесной куницы (*Martes martes* L.) в условиях Усманского бора и смежных территорий Воронежской и Липецкой областей // Воронежский государственный университет. 2009. № 2. С. 116–123.
104. Пространственно-временная динамика следовой активности лесной куницы, зайца-беляка и белки в европейской южной тайге / Желтухин А.С. [и др.] // 2016. Т. 77. № 4. С. 262–283.
105. Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71. № 6. С. 467–487.
106. Ранюк М.Н., Монахов В.Г. Изменчивость краниологических признаков в популяциях соболя (*Martes zibellina* L.), возникших в результате акклиматизации // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 1. С. 82–96.
107. Ранюк М.Н., Монахов В.Г. Краниологическая изменчивость соболя Дальнего Востока // Труды Зоологического института РАН. 2017. Т. 321. № 2. С. 199–217.
108. Ранюк М.Н., Монахов В.Г. Краниологическая изменчивость соболя, лесной и американской куниц // Целостность вида у млекопитающих. 2010. С. 70.
109. Ранюк М.Н., Монахов В.Г. Сравнительный анализ краниологической изменчивости евроазиатских (соболя и лесная куница) и североамериканского (американская куница) видов рода *Martes* // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 7. С. 848–860.

110. Рожнов В.В., Моргулис А.Л., Мещерский И.Г. Использование молекулярно-генетических методов для видовой идентификации куньих по продуктам их жизнедеятельности // Экология. 2008. № 1. С. 73–76.
111. Селекция соболя России: этапы промышленной доместикации и генетическая изменчивость / Каштанов С.Н. [и др.] // Генетика. 2016. Т. 52. № 9. С. 1001–1011.
112. Сидорович В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи. Минск: Ураджай, 1995. 191 с.
113. Старков В.Д., Тюлькова Л.А. Геология, рельеф, полезные ископаемые Тюменской области: для студентов по геол., геогр., экол. спец. и направлениям. Тюмень: Дом печати, 2010. 350 с.
114. Степина Е.С., Поддубная Н.Я., Комов В.Т. Неинвазивное исследование участия куньих в транспорте ртути в наземной экосистеме на примере лесной куницы (*Martes martes*) Вологодской области // Череповецкие научные чтения. 2013. С. 253–256.
115. Таксономический статус и генетическая идентификация соболя Алтая (*Martes zibellina* Averini bazhanov, 1943) / Каштанов С.Н. [и др.] // Генетика. 2018. Т. 54. № 11. С. 1327–1337.
116. Терновская Ю.Г., Терновский Д.В. Гибридизация в звероводстве // Кролиководство и звероводство. 1988. № 4. С. 4–5.
117. Терновский Д.В. Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных // Наука. 1994. 221 с.
118. Трофические связи лесной куницы (*Martes Martes*) Вологодской области и сопредельных территорий / Поддубная Н.Я. [и др.] // Череповецкий государственный университет. 2015. С. 65–68.
119. Туманов И.Л. Адаптивные особенности млекопитающих семейства куньих, *Mammalia*, *Mustelidae* (эколого-морфологические и физиологические аспекты): автореф. дис...канд. биол. наук: 03.00.08. Санкт-Петербург, 1993. 50 с.

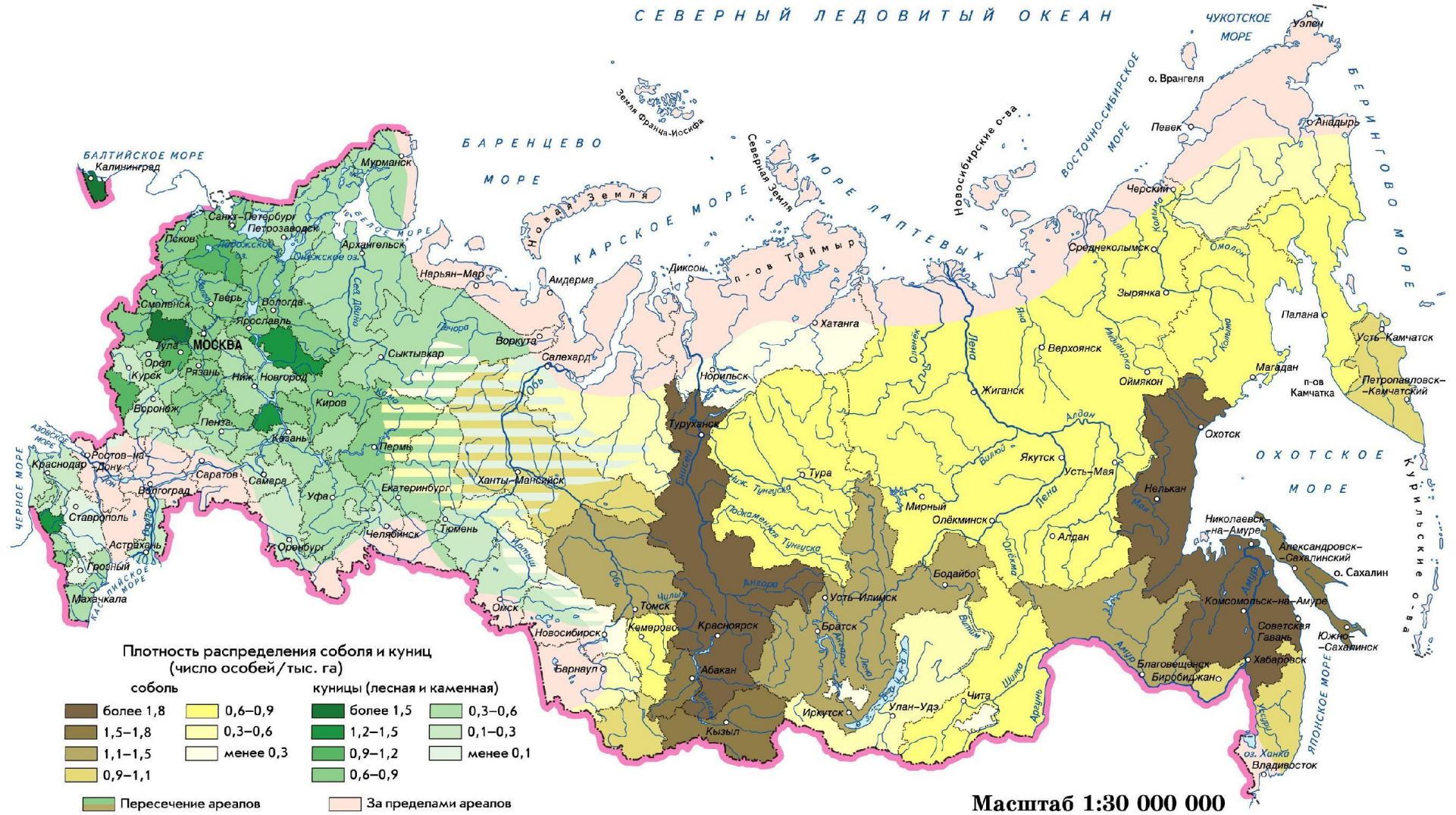
120. Тютеньков О.Ю., Будз А.В. Динамика ареала и встречаемости лесной куницы (*Martes martes* L.) на юго-востоке лесной зоны Западной Сибири // Успехи наук о жизни. 2014. № 9. С. 150–152.
121. Фрисман Л.В., Капитонова Л.В. Изменчивость нёбных складок у соболя (*Martes zibellina*) Среднего Приамурья // Региональные проблемы. 2018. Т. 21. № 2. С. 39–51.
122. 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.
123. Хренов В.Я. Почвы Тюменской области. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2002. 156 с.
124. Хромосомный набор кавказской лесной куницы (*Martes martes* Lorenzi ogn., 1926) на Северном Кавказе / Дзуев Р.И. [и др.] // Известия Горского государственного аграрного университета. 2013. Т. 50. № 3. С. 312–315.
125. Цветков И.Н., Кораблев Н.П. Гельминтофауна куньих (*Neovisonvison*, *Lutralutra*, *Martes martes*, *Musrelaputorius*, *Melesmeles*) центра Европейской части России // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. 2019. № 20. С. 678–683.
126. Червова Е.Д., Овчинникова К.О. Изменение ареала лесной куницы и соболя в Новосибирской области // Сельскохозяйственные науки. 2019. С. 81.
127. Чернова А.А. Фенотипическая изменчивость лесной куницы (*Martes martes* L.) на юге Западной Сибири и Южном Урале // Научные достижения и открытия современной молодёжи. 2019. С. 28–31.
128. Черпасов М.Ю., Мордосов И.И. История промысла соболя и восстановления его численности в бассейне р. Колыма // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2018. № 6. С. 55–66.

129. Шварц С.С., Смирнов Л.Н., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Уральский филиал Академии наук СССР, 1968. 386 с.
130. Шубин, Н.Г. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. 263 с.

Внешний вид: 1 – лесной куницы (*Martes martes* L.); 2 – кидуса; 3 – соболя (*Martes zibellina* L.)



Распространение лесной куницы и соболя в России [Монахов, Колобова, с. 566]



Места отлова лесной куницы: 1 – Нижнетавдинский район (Тюменская область, Западная Сибирь);
2 – Мелеузовский район (Башкирия, Южный Урал)

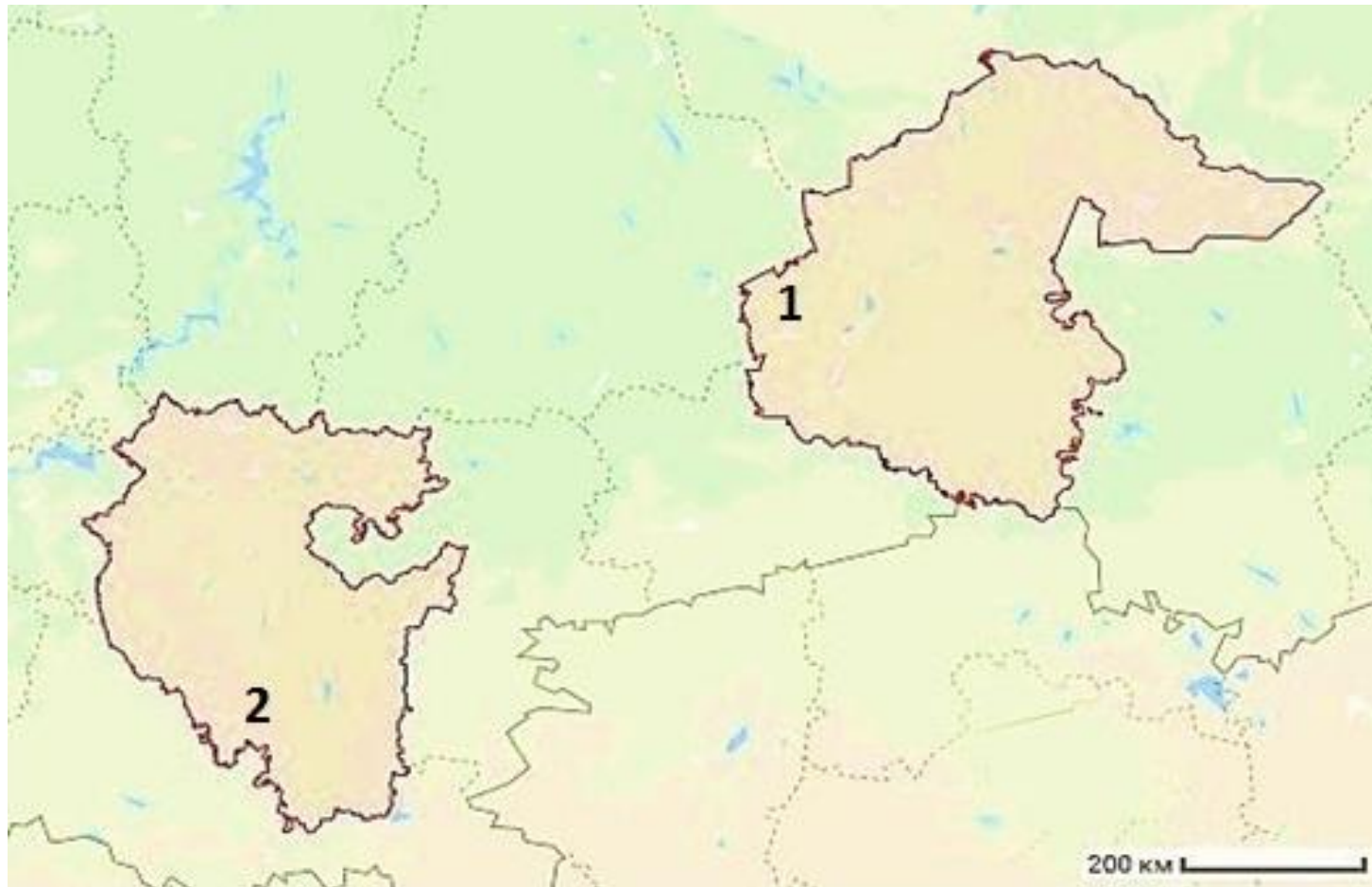
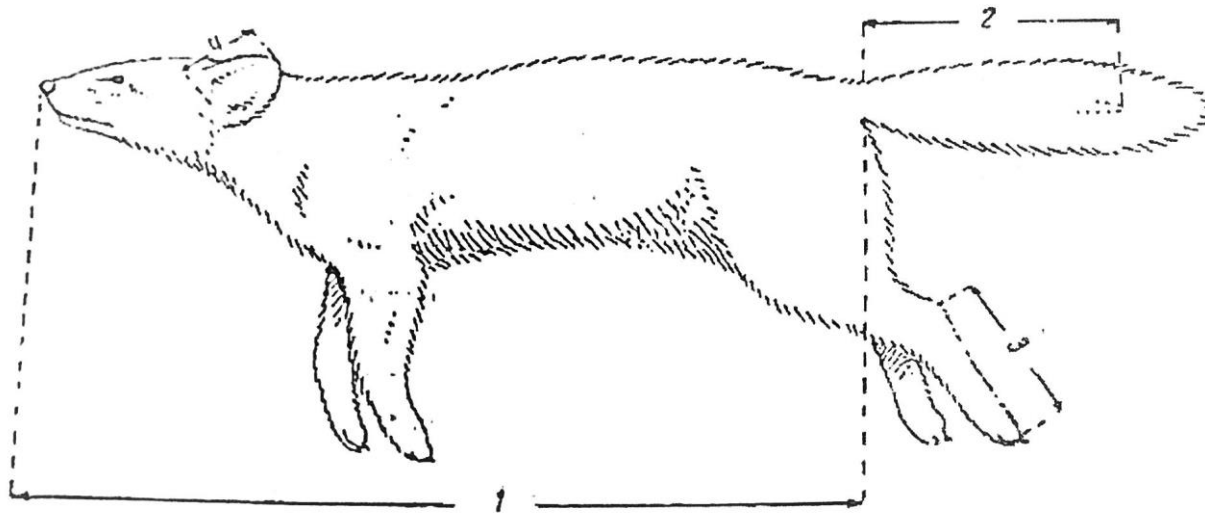


Схема промеров тела



1 – длина тела; 2 – длина хвоста (без концевых волос); 3 – длина ступни (без когтей).

Изменчивость остеологических признаков лесной куницы и кидуса Нижнетавдинского района

Показатель		Лесная куница				Кидус				
		Самцы (n=25)		Самки(n=28)		Самцы(n=8)		Самки(n=8)		
		X±m	CV,%	X±m	CV,%	X±m	CV,%	X±m	CV,%	
Общая длина черепа, мм		85,48±0,32***	1,91	76,55±0,31***	1,74	88,75±0,45	1,44	79,37±0,53	1,89	
Основная длина, мм		79,20±0,36***	2,33	71,60±0,38***	2,87	84,00±0,56	1,90	75,00±0,50	1,88	
Кондилобазальная длина, мм		82,96±0,38***	2,29	75,00±0,26***	1,88	86,62±0,49	1,62	77,50±0,46	1,68	
Заглазничная ширина, мм		16,44±0,19***	5,84	16,35±0,17*	5,57	18,62±0,26	3,99	17,12±0,29	4,87	
Длина лицевой части, мм		40,00±0,29	3,67	36,21±0,29	4,34	40,62±0,37	2,61	37,12±0,29	2,24	
Ширина мозгового отдела, мм		36,48±0,18**	2,51	34,14±0,27	4,27	35,00±0,53	4,31	34,37±0,67	5,59	
Наибольшая ширина, мм		49,36±0,47	4,78	44,96±0,24*	2,87	50,62±0,46	2,57	46,12±0,29	1,80	
Наибольшая длина носовых костей, мм		16,88±0,18	5,49	15,53±0,23	7,92	17,12±0,29	4,87	14,75±0,36	7,01	
Длина зубного ряда, мм	Верхний	Слева	35,52±0,28	3,99	30,64±0,25	4,45	36,25±0,52	4,10	30,62±0,46	4,25
		Справа	35,44±0,25	3,65	30,75±0,26	4,48	36,12±0,51	4,03	30,62±0,46	4,25
	Нижний	Слева	37,00±0,28	3,82	33,10±0,26	4,21	37,87±0,47	3,58	33,12±0,61	5,21
		Справа	37,16±0,24	3,35	33,28±0,29	4,61	38,12±0,35	2,59	33,00±0,56	4,85
Ширина барабанной камеры, мм		Слева	15,44±0,14	4,61	14,10±0,17	6,49	15,37±0,26	4,83	14,25±0,36	7,26
		Справа	15,52±0,11	3,77	14,07±0,17	6,39	15,37±0,26	4,83	14,25±0,36	7,26
Длина барабанной камеры, мм		Слева	18,52±0,14	3,85	17,92±0,16	4,78	18,12±0,22	3,53	17,87±0,22	3,58
		Справа	18,52±0,14	3,85	17,96±0,16	4,90	18,12±0,22	3,53	18,00±0,26	4,19
Расстояние между бараб. камерами, мм		7,88±0,14***	9,20	7,60±0,11	8,26	9,00±0,26	8,39	7,87±0,22	8,13	
Кол-во позвонков в хвосте, шт		16,48±0,32	9,77	16,60±0,19***	9,20	16,00±0,26	4,72	15,12±0,35	6,55	

Примечание: * различия между самцами и самками лесной куницы и кидуса статистически значимы (P<0,05), ** – (P<0,01), *** – (P<0,001).