

Ретроспективная оценка и современное состояние населения лося (*Alces alces* L.) Западной Сибири: экологические и молекулярно-генетические аспекты

Н. С. МОСКВИТИНА, О. В. НЕМОЙКИНА, О. Ю. ТЮТЕНЬКОВ, М. В. ХОЛОДОВА*

Томский государственный университет
634050, Томск, ул. Ленина, 36
E-mail: mns_k@mail.ru

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33

АННОТАЦИЯ

На основании анализа многолетних материалов описана динамика ареала и численности лося в Западной Сибири. Для юго-востока западно-сибирской части ареала на основании изучения структуры гипервариабельного домена D-петли мтДНК показано совместное обитание лосей с гаплотипами как европейского (*A. a. alces* L.), так и восточно-сибирского (*A. a. pfizenmayeri* Zukowski) подвидов. Выявлено высокое нуклеотидное (π) и гаплотипическое (H) разнообразие, значительно превышающее аналогичные показатели для лося европейской части России и Урала.

Ключевые слова: лось, Западная Сибирь, численность, филогения, ареал.

Лось всегда привлекал к себе внимание исследователей как один из важнейших объектов промысла в Евразии и Северной Америке [1–5 и др.]. Динамика его численности как интегральный показатель всех внутривидовых и внешних взаимодействий по-разному проявляется на обширном ареале вида. Этот аспект тем более важен, что с динамикой численности, в особенности с ее депрессиями, отчасти связывают утрату такого важного показателя, как генетическое разнообразие вида [6]. Работы, посвященные молекулярно-генетическому разнообразию лося, осуществлены в странах Скандинавии и Северной Америки, в России – в европейской части, на Дальнем

Востоке, частично в Сибири [5–7]. Молекулярно-генетический полиморфизм лося Западной Сибири изучен фрагментарно, хотя население этой части ареала вида представляет особый интерес, поскольку до недавнего времени считалось, что здесь обитает только европейский подвид лося, а граница между ареалами европейского и американского лося проходит по Енисею [3, 8]. Однако совсем недавно на территории Томской области обнаружены гаплотипы, присущие американским лосям [6]. Для лося таежной зоны характерны колебания численности высокой амплитуды: на протяжении первой половины XX в. отмечен глубокий спад численности вида, сменившийся затем резким подъемом, который привел в середине прошлого века к широкому расселению лося почти по всей территории прежнего ареала и за его пределы [9].

Москвитина Нина Сергеевна
Немойкина Ольга Викторовна
Тютеньков Олег Юрьевич
Холодова Марина Владимировна

Современная таксономия лося основана преимущественно на морфологических особенностях: строении черепа, окраске тела, размерных характеристиках животных из разных регионов [3]. Согласно уже устоявшимся представлениям, выделяют несколько подвидов лося, которые относятся к двум формам: европейской (*Alces alces ssp.*) и американской (*Alces americana ssp.*). Европейская включает в себя один подвид *A. a. alces* L. (Европа, Западная Сибирь). Все остальные подвиды входят в американскую группу, из которой на территории Евразии обитают *A. a. pfitzenmayeri* (Восточная Сибирь), *A. a. cameldes* Milne-Edwards (уссурийский лось) (Дальний Восток) и *A. a. buturlini* Chernyavsky et Zhelesnov (колымо-индигирский лось) (северо-восток Азии) [Grubb, Gardner, 1998, цит. по: 2]. *A. alces* имеет хромосомный набор $2n = 68$, а подвиды американской формы – $2n = 70$ [3].

Цель работы – анализ многолетней динамики населения лося Западной Сибири и особенностей молекулярно-генетического полиморфизма в настоящее время.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сообщение написано на основе литературных [2], архивных и фондовых материалов, отражающих состояние населения лося в пределах лесной и лесостепной зон Западной Сибири, в административных границах Тюменской, Томской, Новосибирской, Омской и Кемеровской областей. Размеры лосиных групп рассчитаны по архивным материалам авиаучетов копытных, любезно предоставленных лабораторией зоологии наземных позвоночных НИИ биологии и биофизики Томского госуниверситета.

Всего проанализировано 52 образца тканей лосей, добытых охотниками на юго-востоке Западной Сибири (2007–2009 гг.), и 4 образца с севера Западной Сибири – из Ямало-Ненецкого АО (2007 г.). В качестве молекулярно-генетического маркера использовали гипервариабельный фрагмент (464 пн) контрольного региона (левый домен) D-петли митохондриальной ДНК (мтДНК). Лабораторные исследования включали следующие основные этапы:

1. Выделение тотальной ДНК из заспиртованных мышц с помощью набора DiatomPrep200 (Изоген, Москва).

2. Проведение полимеразной цепной реакции (ПЦР) с праймерами LmPro (L15766) и TDKD (H00074), разработанными для этого вида [8, 10].

3. Очистка ПЦР-продукта осаждением в растворе уксусно-кислого аммония и этилового спирта с последующей промывкой 70%-м этиловым спиртом, охлажденным до -20 °C. Определение первичных нуклеотидных последовательностей в исследуемом фрагменте проводили методом автоматического секвенирования на генетическом анализаторе ABI-3130 (Applied Biosystems) с использованием набора BigDye 3.1 (Applied Biosystems, США).

В программе Mega 4.0 с использованием алгоритма ближайшего связывания (Neighbor-joining) построены дендрограммы; при помощи двухпараметрической модели Кимуры [Kimura, 1980, цит. по: 11] определен уровень нуклеотидной изменчивости (π). Гаплотипическое или генное разнообразие рассчитывали (H) в программе Arlequin 2.000 [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Западной Сибири в позднем неоплейстоцене лось входил в типичный комплекс мамонтовой фауны. Несмотря на то что этот вид был наиболее многочисленным из отмечаемых лесных видов, местонахождения его остатков на обширной территории Томского Приобья ограничены. Так, останки лосей найдены лишь в 9 из 137 пунктов (6,6 %) [13]. Все местонахождения приурочены к южной тайге и находятся на берегах рек Чулым, Тым, Шегарка и Обь в районе поселков Красный Яр, Молчаново и Старый Каргасок. Подтверждается мнение, что перигляциальные, по преимуществу тундростепные ландшафты, которые преобладали в это время, не способствовали процветанию лесных форм, в силу чего они были ограничены в своем распространении в основном пойменными участками [14]. Томское Приобье отнесено к числу районов Евразии, где лось в позднем неоплейстоцене был обычен. Значительное количество останков лося позднеплейстоценового периода отмечено в Поднепровье, на Урале, в Южном Приобье и Приморье. В этих рефугиумах в условиях относительной изо-

ляции могли сформироваться две современные формы лося.

Резкое увеличение численности и расширение ареала лося характерны для голоцена. В то время он стал для древнего человека основным объектом охоты и даже одомашнивания, о чем свидетельствуют наскальные рисунки [15]. В историческое время лось оставался важнейшим охотничьим ресурсом для коренных жителей тайги Сибири [16].

В Западной Сибири на современном этапе ареал и численность лося претерпевали значительные изменения [9]. Их связывают в основном с деятельностью человека, которая, с одной стороны, благотворно действует на состояние населения этого зверя, увеличивая площадь его местообитаний (гари, вырубки), с другой – способствует снижению поголовья за счет интенсивного промысла. Последнее особенно характерно для конца XIX – начала XX в., когда в результате неконтролируемого промысла большая часть ареала лося в западно-сибирской тайге стала территорией с низкой плотностью вида. К середине 50-х гг. прошлого столетия картина резко изменилась: очень сильно увеличился район высокой плотности вида, особенно в южной части таежной зоны, откуда лось широко распространился [9]. Надо полагать, что этому способствовали не только “меры

охраны и планового использования запасов лося”, но и чрезвычайно интенсивное освоение тайги региона, главным образом вынужденными переселенцами. А. В. Шер [14, с. 35] также подчеркивает, что с конца 40-х и вплоть до 60-х гг. “происходит поразительное по масштабам и скорости восстановление ареала лося и даже выход его за пределы ареала XIX в.”. Е. К. Тимофеева [17, с. 91] считает это необычайное увеличение численности лося одним из “удивительных явлений современной экологии животных”. На наш взгляд, это находит свое объяснение в масштабности лесоразработок и гулаговских лагерей, сформировавших экологические предпосылки для взрывного роста численности лося.

Оценивая численность лося в различных административных областях Западной Сибири за 1954–1998 гг., можно отметить, что в “лесных” областях – Тюменской и Томской – максимум численности составлял соответственно 41,4 и 39,1 тыс. при кратности изменений 9,9 и 12,2. На фоне растущей численности за этот период в целом в вышеназванных областях отмечаются различные тенденции динамики в промежутке 1961–1980 гг. и их совпадение с начала 80-х до конца 90-х гг. (рис. 1). Некоторое увеличение численности лося за весь рассматриваемый период про-

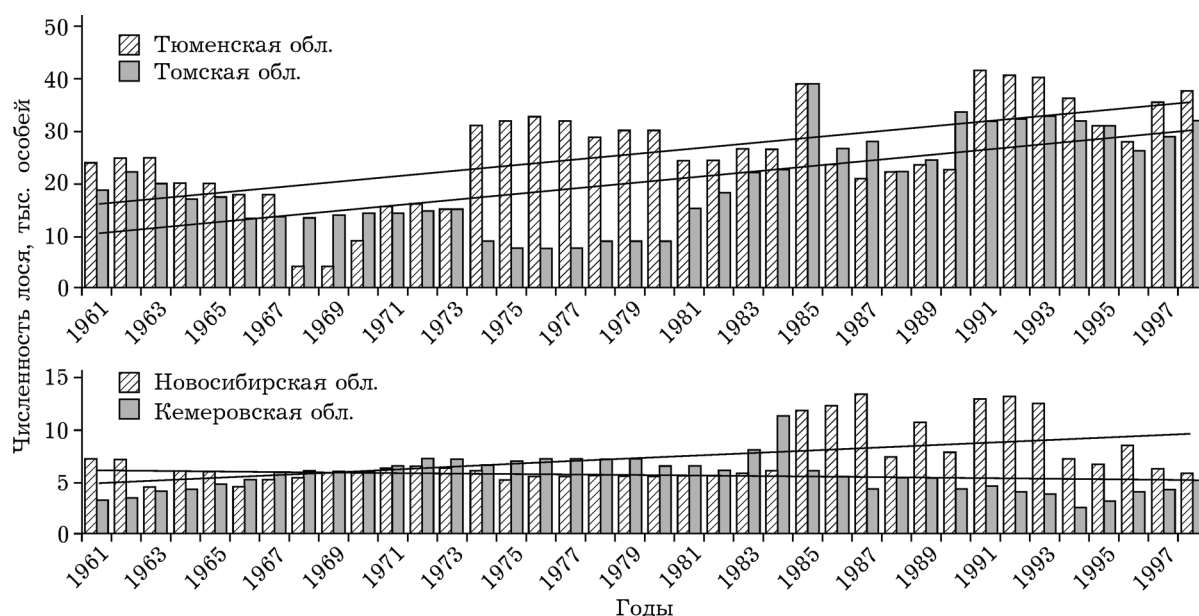


Рис. 1. Динамика и тренды численности лося в разных областях Западной Сибири во второй половине XX в. (по официальным данным государственного учета охотничьих животных)

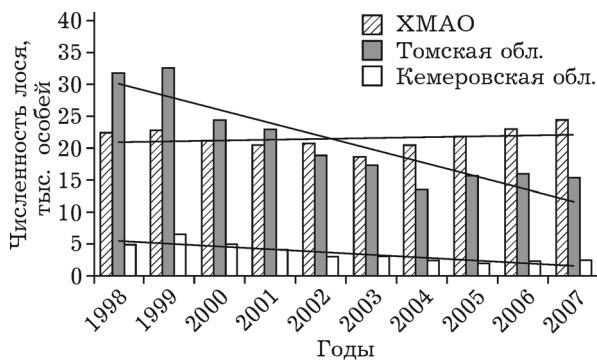


Рис. 2. Динамика и тренды численности лося в разных областях Западной Сибири в конце XX – начале XXI в. (по официальным данным государственного учета охотничьих животных)

исходит в Новосибирской и Омской областях, стабильно низкой она остается в Кемеровской. Таким образом, в целом по Западной Сибири с середины и до конца XX в. численность лося увеличивалась. В Ханты-Мансийском автономном округе (ХМАО), как бывшей части Тюменской области, рост численности сохранился и в начале XXI в. В Томской и Кемеровской областях в этот период наметилась тенденция снижения численности (рис. 2). Наряду с изменением численности лося в Томской области с 70-х гг. прошлого века до начала текущего изменился и средний размер групп: по данным авиаучетов, в марте в 1970-е гг. он составлял $1,91 \pm 0,10$ особей, в 1980-е – $1,68 \pm 0,03$, в 1990 – $1,60 \pm 0,05$, в 2003 – $1,59 \pm 0,07$.

Все это, видимо, могло сказаться и на генетическом разнообразии лося. По образцам лося, собранным на юго-востоке Западной Сибири, описано 23 гаплотипа. По филогенетическим отношениям четко выделяются два основных кластера гаплотипов мтДНК лосей, входящих в европейскую (28 образцов) и американскую (24 образца) группы. Европейскому типу соответствуют 12 гаплотипов, один из которых включает в себя 13 образцов, два – по два образца и восемь уникальных, которым соответствует по одному образцу (рис. 3, 4). Восточно-сибирскому типу соответствуют 11 гаплотипов, один из них включает в себя 5 образцов, два – по 4 образца, один – 3 образца, один – 2 образца и шесть являются уникальными (по одному образцу). Лоси из Ямало-Ненецкого АО вошли в группу европейских лосей.

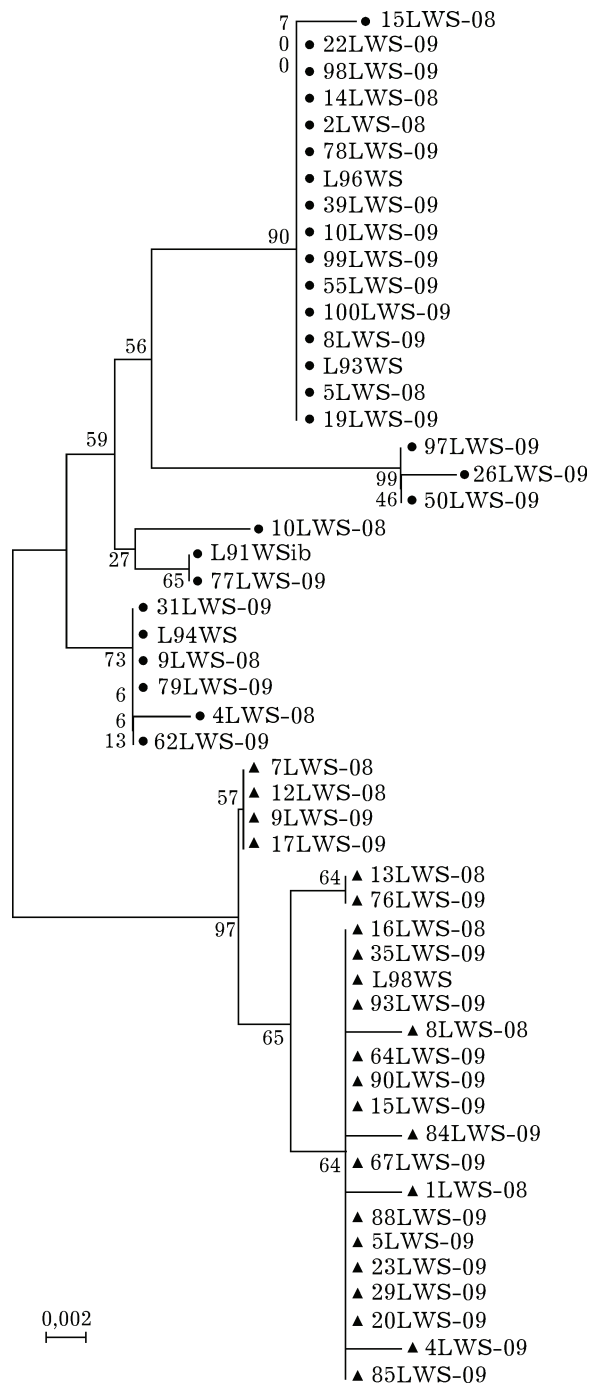


Рис. 3. Дендрограмма (NJ) нуклеотидных последовательностей Д-петли мтДНК лосей юго-востока Западной Сибири. Кругом маркированы образцы, относящиеся к европейской гаплогруппе, треугольником – к восточно-сибирской

Усредненный нуклеотидный состав исследованного фрагмента Д-петли мтДНК лосей Томской области характерен для митохондриального генома и включает 19,5 % цито-

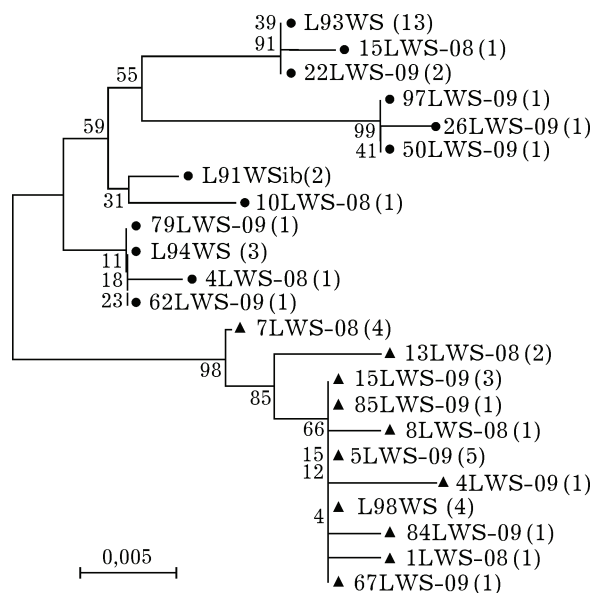


Рис. 4. Дендрограмма (NJ) нуклеотидных последовательностей Д-петли мтДНК лосей юго-востока Западной Сибири. Условные обозначения как на рис. 3. В скобках – количество образцов, входящих в каждый из гаплотипов

зина, 32,9 % тимина, 36,9 % аденина и 10,7 % гуанина. При выравнивании последовательностей выявлено 37 варибельных позиций, из них 26 транзиций и 11 трансверсий. У шести образцов (17LWS-09, 9LWS-09, 12LWS-08, 7LWS-08, 13LWS-08, 76LWS-09) обнаружена делеция в 75 пн, характерная для американских лосей [7]. Данные образцы сгруппированы в гаплотипы 7LWS-08 и 13LWS-08.

Уровень нуклеотидной изменчивости (π) составил $0,01856 \pm 0,00447$ (или 1,86 %). Эта величина существенно превышает значение аналогичного показателя для лосей того же подвида, обитающих в европейской части России и на Урале (соответственно 0,80 и 0,76 %) [18, 19]. Гаплотипическое или геновое разнообразие (H) для выборки лосей из Томской области составило $0,8690 \pm 0,0303$, что также превышает показатели, полученные для других частей ареала *A. alces*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Западной Сибири встречаются гаплотипы как *A. a. alces*, так и *A. a. pfizenmayeri*. В выборке они представлены в равных долях. Западная граница распростра-

нения *A. a. pfizenmayeri* сдвинулась – если раньше она проходила по Енисею, то теперь можно с уверенностью сказать, что *A. a. pfizenmayeri* расселился до Оби. На юго-востоке Западной Сибири выявлена зона возможной гибридизации *A. a. alces* и *A. a. pfizenmayeri*. Изменения ареала и колебания численности лося приводили к фрагментации заселенной им территории. Во время глубоких спадов численности в некоторых местах могли образовываться рефугиумы, где сохранялись редкие генетические линии. Впоследствии, при увеличении численности и расширении ареала, эти линии попадали в единый генофонд популяции, способствуя повышению изменчивости. Западная Сибирь представляет собой идеальную равнину, где нет естественных препятствий для передвижения лося, что способствовало распространению сохранившихся редких генетических линий.

Работа выполнена при поддержке грантами ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 годы; Государственный контракт от 15 июня 2009 г. № 02.740.11.0024; РФФИ(10-04-01351а); Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биологическое разнообразие” (подпрограмма “Генофонды и генетическое разнообразие”). Авторы признательны департаменту природных ресурсов и охраны окружающей среды (глава департамента – д-р техн. наук А. М. Адам) за помощь в сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Филонов К. П. Лось. М.: Лесн. пром-ть, 1983. 248 с.
2. Данилкин А. А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Олени (*Cervidae*). М.: ГЕОС, 1999. С. 199–300.
3. Боесков Г. Г. Систематика и происхождение современных лосей. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2001. 120 с.
4. Холодова М. В. и др. Изучение молекулярно-генетического разнообразия лося (*Alces alces* L.) центральной и северо-западной части России: анализ мтДНК // Вестник охотоведения. 2005. Т. 2, № 1. С. 26–33.
5. Hundertmark K. J. et al. Mitochondrial Philogeography of Moose (*Alces alces*): Late Pleistocene Divergence and Population Expansion // Mol. Phylogen. Evol. 2002. Vol. 22, N 3. P. 375–387.
6. Холодова М. В. Сравнительная филогенетика: молекулярные методы, экологическое осмысление // Молекулярная биология. 2009. Т. 43, № 5. С. 910–917.

7. Удина И. Г., Данилкин А. А., Боескоров Г. Г. Генетическое разнообразие лося (*Alces alces* L.) в Евразии // Генетика. 2002. Т. 38, № 8. С. 1125–1132.
8. Флеров К. К. О географическом распространении и систематике лосей // Докл. АН СССР. 1934. Т. 2. С. 1–7.
9. Лаптев И. П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1958. С. 107–119.
10. Mikko S., Andersson L. Low major histocompatibility complex class II diversity in European and North American moose // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1995. N 92. P. 4259–4263.
11. Tamura K. et al. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Molecular Biology and Evolution. 2007. N 24. P. 1596–1599.
12. Schneider S., Roessli D., Excoffier L. Arlequin. A software for population genetic data analysis. Ver. 2.000. Univ. Geneva, 2000.
13. Шпанский А. В. Четвертичные млекопитающие Томской области и их значение для оценки среды обитания. Томск, 2003. 162 с.
14. Шер А. В. История и эволюция лосей. // Биология и использование лося: обзор исследований. М., 1986. С. 6–34.
15. Скалон В. Н., Хороших П. П. Домашние лоси на наскальных рисунках в Сибири // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 3. С. 441–446.
16. Верещагин Н. К. Геологическая история лося и его освоение первобытным человеком // Биология и промысел лося. М., 1967. Сб. 6. С. 3–37.
17. Тимофеева Е. К. Лось. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 167 с.
18. Холодова М. В. Формирование филогеографической структуры и генетического разнообразия парнокопытных млекопитающих (*Artiodactyla*, *Ruminantia*): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 49 с.
19. Холодова М. В. и др. Полиморфизм контрольного региона мтДНК и филогеографическая структура европейского лося (*Alces alces alces* L.) на территории России // Лось в девственной и измененной человеком природе: тр. VI Междунар. симпозиума по лосю. Якутск, 2008. С. 45–48.

Retrospective Evaluation and Modern State of Elk (*Alces alces* L.) Population in West Siberia: Ecological and Molecular-Genetic Aspects

N. S. MOSKVITINA, O. V. NEMOIKINA, O. Yu. TYUTEN'KOV, M. V. KHOLODOVA*

*Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenin str., 36
E-mail: mns_k@mail.ru*

*A. N. Severtsov Institute of the Problems of Ecology and Evolution RAS 119071
Moscow, Leninsky ave., 33

The dynamics of habitat and number of elk in West Siberia is described on the basis of analysis of perennial data. For the south-eastern region of the West Siberian part of the habitat, on the basis of investigation of the structure of hypervariable domain of the D-loop of mtDNA, the joint habitation of elk with haplotypes of both European (*A. a. alces* L.) and East-Siberian (*A. a. pfizenmayeri* Zukowski) subspecies was demonstrated. The high nucleotide (π) and haplotypic (H) diversity substantially exceeding similar indices for elk in the European part of Russia and the Urals was demonstrated.

Key words: elk, West Siberia, number, phylogeny, habitat.