

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук**

На правах рукописи

Голосова Ольга Станиславовна

**Современная структура благородного оленя (*Cervus elaphus
sensu lato*) России: генетический и акустический аспекты**

1.5.12 – Зоология

**Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Научный руководитель:
доктор биологических наук
Марина Владимировна Холодова**

Москва, 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Актуальность исследования	4
Степень разработанности темы исследования	6
Цель и задачи работы	7
Научная новизна	7
Теоретическая и практическая значимость работы	8
Методы исследования	9
Положения, выносимые на защиту.....	10
Степень достоверности и апробация результатов.....	10
Публикации	11
Личный вклад соискателя	11
Структура и объем работы.....	11
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
Биология и распространение благородного оленя	12
Использование молекулярно-генетических методов в современных зоологических исследованиях и выбор актуальных маркеров	15
Современный взгляд на систематику и филогению благородного оленя.....	17
Филогеография благородного оленя	20
Благородный олень России.....	25
Особенности звукопродукции благородного оленя.....	32
Акустические параметры вокализаций разных форм <i>C. elaphus s.l.</i>	34
Гибридизация благородного и пятнистого оленей.....	39
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	43
2.1. Генетический анализ	43
2.1.2. Митохондриальный анализ.....	43
2.1.3. Микросателлитный анализ.....	44
2.1.4. Статистическая обработка результатов	45
2.2. Акустический анализ.....	47
2.2.1. Места и сроки сбора данных.....	47
2.2.2. Сбор данных для акустического анализа	49
2.2.3. Акустический анализ	51
2.2.4. Статистическая обработка данных.....	53
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ.....	55
2.1.1. Сбор данных для генетического анализа и выделение ДНК	55
3.1. Генетическая структура благородного оленя <i>C. elaphus s. l.</i> России	64

3.1.1. Общая характеристика генетической структуры благородного оленя <i>C. elaphus s. l.</i> России.....	64
3.1.2. Характеристика подвидов восточного благородного оленя, марала <i>C. s. sibiricus</i> и изюбря <i>C. s. xanthopygus</i> , по данным полиморфизма мтДНК и микросателлитных локусов яДНК	72
3.1.3. Характеристика европейского благородного оленя России <i>C. elaphus</i> по данным полиморфизма мтДНК и микросателлитных локусов яДНК	84
3.1.4. Выявление потенциальной гибридизации европейского благородного и пятнистого оленей и определение подвидовой принадлежности особей европейского благородного оленя неизвестного происхождения	97
3.2. Акустический анализ гонных вокализаций самцов благородного оленя <i>C. elaphus s. l.</i> России	114
3.2.1. Структурные особенности гонных криков восточного благородного оленя, марала <i>C. s. sibiricus</i> и изюбря <i>C. s. xanthopygus</i>	114
3.2.2. Структурные особенности гонных ревов европейского благородного оленя России	136
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ	144
4.1 Филогеографическая структура благородного оленя <i>Cervus elaphus s. l.</i> России.....	144
4.1.1. Филогенетические отношения внутри видового комплекса	144
4.1.2. Филогеографическая структура восточного благородного оленя России	145
4.1.3. Филогеографическая структура европейского благородного оленя России	148
4.2 Генетическое разнообразие благородного оленя <i>Cervus elaphus s. l.</i> России.....	151
4.3. Оценка потенциального уровня межвидовой гибридизации <i>C. elaphus</i> и <i>C. nippon</i> с помощью молекулярно-генетического анализа и разработка метода определения гибридов	154
4.4. Акустические особенности гонных вокализаций благородного оленя России.....	156
4.5. Заключение.....	163
ВЫВОДЫ	165
БЛАГОДАРНОСТИ	166
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	167
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	187

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Благородный олень *Cervus elaphus sensu lato (s.l.)* обладает обширным ареалом, высокой внутривидовой изменчивостью и экологической пластичностью (Гептнер и др., 1961). Являясь одним из наиболее распространенных и крупных растительноядных представителей мегафауны Голарктики, он играет важную роль в экологии сообществ и обладает высоким хозяйственным и промысловым значением (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999). Быстрое развитие и обширное применение молекулярно-генетических методов в зоологии вызвало большой интерес к благородному оленю как к объекту для изучения филогенетики и филогеографии. На данный момент благородного оленя *C. elaphus s.l.* все чаще рассматривают как видовой комплекс, включающий отдельные виды: восточный благородный олень *C. canadensis* и европейский благородный олень *C. elaphus*, которые значительно различаются как морфологически, так и генетически (Ludt et al., 2004; Павлинов, Лисовский, 2012; Meiri et al., 2018; и др.). Недавние исследования также позволили выделить в отдельный вид *C. hanglu*, объединяющий центральноазиатские подвиды благородного оленя (Lorenzini, Garofalo, 2015; Meiri et al., 2018; Doan et al., 2021; Mackiewicz et al., 2022).

В различные периоды внутри вида выделяли до 30 подвидов, основываясь на фенотипических признаках – морфометрии, окрасе, форме и ветвлении рогов (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Флеров, 1952; Ohtaishi, 1992, 1995). Развитие молекулярно-генетических методов позволило пересмотреть существующую систематику. Филогении и филогеографии благородного оленя посвящено множество работ (Polziehn, Strobeck, 1998; Mahmut et al., 2002; Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011 и др.). Для описания европейского благородного оленя исследователи все чаще отказываются от термина «подвид», так как существование выделенных ранее на основании географического принципа подвидов часто не подтверждается генетически. Вместо этого было описано пять митохондриальных линий/гаплогрупп (А-Е), к которым относятся все европейские благородные олени в зависимости от зоны рефугиума во времена последнего оледенения (Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Doan et al., 2018, 2021). Для восточного благородного оленя характерно более явное разделение на подвиды, так как он часто населяет более труднодоступные места и реже подвергался транслокациям или интродукциям. Американских вапити рассматривают или как один подвид *C. c. canadensis*, или как несколько (до шести) подвидов (Polziehn, Strobeck, 1998; Polziehn et al., 1998). На азиатской части ареала наряду с алтайским маралом *C. c. sibiricus* и дальневосточным изюбром *C. c. xanthopygus* выделяют

китайские и монгольские подвиды, чье систематическое положение часто неоднозначно (Ohtaishi, Gao, 1990; Ludt et al., 2004).

Начиная с римских времен и по сей день благородный олень подвержен сильному антропогенному воздействию, которое выражается не только в охотничьем прессе, но и в постоянных транслокациях и интродукциях (Zachos, Hartl, 2011). Так как структура видового комплекса довольно сложна и включает в себя множество разнообразных форм, подобные перемещения без учета видовой и подвидовой принадлежности могут привести (и уже привели в прошлом) к сильному нарушению естественной структуры видов и утрате редких подвидов (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Zachos, Hartl, 2011; Frantz et al., 2017). Отдельного внимания заслуживает возможная гибридизация европейского благородного и пятнистого *C. nippon* оленей, высокую вероятность которой надо учитывать при выпуске благородных оленей в природные условия (Zachos, Hartl, 2011).

На территории России обитает как европейский благородный олень (кавказский *C. e. maral* и воронежский, номинально относящийся к среднеевропейскому подвиду *C. e. hippelaphus*), так и восточный благородный олень (марал *C. c. sibiricus* и изюбрь *C. c. xanthopygus*) (Соколов, 1959; Данилкин, 1999; Павлинов, Лисовский, 2012). На данный момент состояние многих природных популяций благородного оленя России остается слабоизученным. К началу XX в. бесконтрольная охота привела к исчезновению природных популяций благородного оленя во многих районах как европейской, так и азиатской частей ареала (Данилкин, 1999). В середине прошлого века была запущена масштабная государственная программа по реакклиматизации благородного оленя, которая, с одной стороны, привела к практически полному восстановлению границ исторического ареала, но, с другой стороны, часто проводилась без учета видовой и подвидовой принадлежности животных (Павлов и др., 1974). Это привело к гибридизации между европейским и восточным благородными оленями и размыванию внутривидовой структуры европейского благородного оленя. Во многих случаях подобные выпуски были плохо задокументированы и недостаточно промониторены. В результате, на территории страны обитает множество популяций благородного оленя с неизвестным происхождением и неясным видовым (и подвидовым) статусом.

Большинство исследований, посвященных генетике благородного оленя, выполнены на митохондриальном маркере – гене цитохрома *b* (Pitra et al., 2004; Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Кузнецова и др., 2012, 2013; Markov et al., 2015; Lorenzini, Garofalo, 2015; Doan et al., 2017, 2018, 2021). Многие исследования также включают анализ контрольного региона (Mahmut et al., 2002; Polziehn, Strobeck, 2002; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Lorenzini, Garofalo, 2015). В связи с развитием мощности метода появляются исследования, выполненные на анализе полных митохондриальных геномов (митогеномов) (Mackiewicz et al., 2022; Xiao et al., 2023). Для

изучения на популяционном уровне используют анализ быстро мутирующих микросателлитных последовательностей ядерной ДНК (ядНК) (Kuehn et al., 2003; Dellicour et al., 2011; Zachos et al., 2016, Frantz et al., 2017) или сочетание митохондриальных и микросателлитных маркеров (Feulner et al., 2004; Niedzialkowska et al., 2012; Krojerova-Prokesova et al., 2015; Zhou et al., 2015; Carranza et al., 2016). Это позволяет оценить происхождение популяции как по отцовской, так и по материнской линии и оценить ее генетическое разнообразие. Использование микросателлитных маркеров способствует выявлению популяций смешанного происхождения. В местах перекрытия ареалов пятнистого и европейского благородного оленей микросателлитный анализ также незаменим для оценки потенциальной гибридизации двух видов, так как фенотипически гибриды, особенно второго и последующего поколений, различаются плохо (Goodman et al., 1999).

Необходимо отметить высокую акустическую изменчивость благородного оленя. Вокализации как самцов, так и самок сильно отличаются по основным частотно-временным параметрам у разных видов благородного оленя *C. elaphus s.l.*, а гонные крики самцов, к тому же, обладают подвидовой специфичностью (Никольский и др., 1979). Самцы восточного благородного оленя издают преимущественно одиночные гонные крики с высокой основной частотой, тогда как самцы европейского благородного оленя издают серии низкочастотных ревов при сходной длине вокального тракта (Frey, Riede, 2013; Reby et al., 2016). Центральноазиатский благородный олень, обитающий в центре происхождения вида, сохраняет в гонных криках и высокочастотную, и низкочастотную составляющие (Никольский и др., 1979). Причина подобного разделения до сих пор не известна. Скорее всего, она кроется в истории формирования видового комплекса: наличии двух основных частот у предковой формы (близкой к *C. hanglu*), утрате высокой основной частоты у *C. elaphus* и низкой – у *C. canadensis* (Никольский и др., 1979; Frey, Riede, 2013). Интерес к акустическим параметрам вокализаций благородного оленя привел к появлению целого ряда работ, посвященных данной теме, для разных подвидов и популяций Евразии и Северной Америки (Long et al., 1998; Nussey et al., 2006; Kidjo et al., 2008; Frey et al., 2012 и др.). Однако акустика благородного оленя России недостаточно изучена на современном уровне. В то же время, использование биоакустического подхода в изучении видов часто способствует лучшему пониманию их структуры и дополняет морфологические и генетические данные.

Степень разработанности темы исследования

Благородный олень России слабо изучен в генетическом плане. Нам известны всего две статьи, посвященные генетике благородного оленя России, выполненные на одном маркере – гене цитохрома *b* митохондриальной ДНК (мтДНК) (Кузнецова и др., 2012, 2013). В западных

исследованиях в лучшем случае присутствует несколько образцов с небольшой части ареала, часто – без указания точного географического происхождения образцов (Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Doan et al., 2018, 2021). Не была изучена потенциальная возможность гибридизации завезенного в европейскую часть страны уссурийского пятнистого оленя *C. nippon hortulorum* и местного европейского благородного оленя. Для уссурийского пятнистого оленя, обитающего в России, описан только полиморфизм гена цитохрома *b* (Aramilev, 2009).

Гонные вокализации благородного оленя России практически не изучены. Существует несколько ранних работ, включающих первое описание гонных криков кавказского благородного оленя, марала и изюбря (Никольский и др., 1979; Никольский, 1984; 2011). Ряд работ посвящен динамике гонной активности (Переладова, 1979, 1981; Volodin et al., 2013а; Володин и др., 2015). На современном уровне некоторые акустические параметры описаны для гонных криков марала (Volodin et al., 2013а, 2016а) и изюбря (Володин и др., 2015). Полного описания гонных вокализаций самцов благородного оленя России до сих пор не проводили. Исходя из вышеуказанных пробелов в изучении генетики и акустики благородного оленя *C. elaphus s. l.* России, мы определили направление данной работы.

Цель и задачи работы

Целью нашей работы стало описать современную структуру и разнообразие благородного оленя *C. elaphus s. l.* России по генетическим и акустическим характеристикам.

Для выполнения данной цели нами были поставлены следующие задачи:

- 1) Описать филогеографическую структуру благородного оленя России и оценить генетическое разнообразие по митохондриальному маркеру гену цитохрома *b*.
- 2) Оценить генетическое разнообразие благородного оленя России на основании полиморфизма аллелей микросателлитных локусов яДНК.
- 3) На основании полученных данных разработать метод выявления особей/популяций смешанного происхождения и межвидовых гибридов.
- 4) Проанализировать структуру гонных вокализаций самцов благородного оленя России. Сравнить акустические параметры гонных вокализаций восточного и европейского благородных оленей разных подвидов.

Научная новизна

В нашем исследовании впервые описана генетическая структура благородного оленя России на большой выборке с применением генетических маркеров с разной скоростью эволюции и типом наследования (мтДНК гена цитохрома *b* и микросателлитных локусов яДНК) с учетом происхождения популяций и истории транслокаций и интрогрессий.

Мы впервые выявили следы предкового полиморфизма и интрогрессии мтДНК генов изюбря в геноме марала. Было определено происхождение якутской популяции восточного благородного оленя, ее неоднородность и близость к американским подвидам, свидетельствующая о сохранении в Якутии редких гаплотипов, участвующих в колонизации Северной Америки.

Нами впервые было подтверждено обособленное относительно других европейских популяций положение воронежского и кавказского благородных оленей, которые образуют отдельную гаплогруппу E. Мы впервые показали полифилитичность подвида *C. e. maral* и отличное от благородных оленей Ирана и Турции происхождение благородных оленей Северного Кавказа и Закавказья.

Нами впервые был применен метод выявления межвидовых и межподвидовых гибридов благородного и пятнистого оленей с применением мтДНК и яДНК маркеров.

Впервые было проведено подробное описание структуры гонных вокализаций благородного оленя России двух видов и четырех подвидов. Было показано отличие структуры гонных криков восточного благородного оленя России (марала и изюбря) от гонных ревов европейского благородного оленя России (воронежского и кавказского).

Для восточного благородного оленя была показана ярко выраженная подвидоспецифичность гонных криков при наличии обратной зависимости основной частоты от длительности гонных криков. Впервые были выявлены и описаны паттерны основной частоты гонных криков восточного благородного оленя. Был отмечен высокий процент присутствия второй основной частоты (бифонаций) в гонных криках марала и изюбря. Впервые было выявлено влияние условий содержания на параметры гонных криков восточного благородного оленя.

Для европейского благородного оленя России были выявлены различия в параметрах гонных вокализаций между популяциями воронежского и кавказского благородных оленей. Для воронежского оленя были зафиксированы звуки, демонстрирующие такой редкий акустический феномен, как сцепление источника и фильтра. Было показано, что различия между акустическими параметрами гонных вокализаций у европейского благородного оленя выражены слабее, чем у восточного благородного оленя, что отражает историю видов и большего антропогенного пресса на популяции европейского благородного оленя.

Теоретическая и практическая значимость работы

Полученные в ходе работы данные существенно заполнили пробелы в исследовании генетики благородного оленя и структуры данного видового комплекса. Полученные нами акустические данные дополняют существующие описания как восточного, так и европейского

благородных оленей и поддерживают генетические и морфологические данные. Результаты данной работы расширяют знания в области микроэволюции крупных растительноядных млекопитающих. Выявленные нами характерные генетические и акустические черты восточного и европейского благородных оленей России могут служить основой для дальнейшего описания популяций благородного оленя, обитающих на территории нашей страны, уточнения их происхождения и видовой/подвидовой принадлежности. Также эти данные могут быть использованы при планировании природоохранных и природопользовательных мероприятий для сохранения существующей структуры видового комплекса. Разработанная нами панель микросателлитных локусов позволяет эффективно разделять особей р. *Cervus* на видовом и подвидовом уровнях, выявлять гибридов как в охотничьих хозяйствах, так и в природных популяциях. Полученные в ходе данной работы гаплотипы мтДНК были загружены в международную базу данных GenBank (NCBI), что существенно расширило объем имеющихся данных по благородному оленю России с известным происхождением.

Методы исследования

В ходе выполнения данной работы были применены следующие методы:

1. Генетическая составляющая работы была проведена на базе Кабинета методов молекулярной диагностики в составе ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН. В ходе работы были использованы как самостоятельно собранные образцы, так и образцы из коллекции Кабинета и материал из коллекции Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова. Работа включала сбор и консервацию образцов, выделение тотальной ДНК из разных типов тканей с помощью коммерческих наборов. Для мтДНК анализа мы проводили амплификацию мтДНК-фрагментов (гена цитохрома *b* или его фрагментов и D-петли) с последующим определением последовательности нуклеотидов методом секвенирования по Сэнгеру. Для анализа 8-15 аутосомных микросателлитных локусов мы проводили амплификацию с флуоресцентно мечеными праймерами с последующим определением длин фрагментов с помощью электрофореза на капиллярном секвенаторе. Статистическая обработка результатов включала в себя оценку генетического разнообразия по мтДНК и яДНК маркерам, построение филогенетических деревьев методом Байеса и максимального правдоподобия, построение медианных сетей и кластеризацию выборок с использованием байесовских алгоритмов, метод главных компонент (РСА).
2. Акустическая составляющая работы заключалась в первоначальном сборе материала с помощью автоматических звукозаписывающих систем с последующей

визуализацией и расшифровкой данных с использованием специального программного обеспечения. Были отобраны главные (самые длинные) гонные крики хорошего качества, которые были проанализированы по нескольким параметрам (в зависимости от видовой принадлежности и структуры звука). Полученные параметры были проанализированы статистическими методами (одно- и двухфакторный дисперсионный анализ) для выявления достоверных различий между подвидами и популяциями.

Положения, выносимые на защиту

1. Современная филогеографическая структура восточного благородного оленя *C. canadensis* подтверждает роль Алтай-Саянского региона как центра распространения вида. Благородные олени Якутии образуют две митохондриальные линии, одна из которых генетически близка американским вапити, что позволяет выдвинуть предположение о сохранении в Якутии предковых гаплотипов, носители которых участвовали в заселении Северной Америки в эпоху плейстоценовых оледенений.
2. Филогенетический анализ с участием музейных образцов позволяет предположить, что на равнинах юга России сохранились остатки автохтонной восточноевропейской популяции европейского благородного оленя *C. elaphus*, ранее имевшей связь с кавказской популяцией и впоследствии смешавшейся с воронежским оленем *C. e. hippelaphus*. Кавказский благородный олень *C. e. taral* не является монофилитичным подвидом, и для части современных оленей Кавказа показана генетическая связь с реликтовым оленем Мезолы *C.e. italicus* с Апеннинского полуострова.
3. Различия в параметрах гонных вокализаций благородного оленя европейской и восточной частей ареала России ярко выражены и отражают сложную структуру видового комплекса *Cervus elaphus s. l.*

Степень достоверности и апробация результатов

Результаты работы были представлены на 15 международных и российских конференциях: «VI Всемирный Конгресс мараловодов» (Усть-Каменогорск, Казахстан, 2014), «8th International Deer Biology Congress and International Wildlife Management Symposium» (Harbin, China, 2014), «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, Россия, 2016), «8th European Conference of Behavioural Biology» (Vienna, Austria, 2016), «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных» (Пенза, Россия, 2016), «11th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife» (Berlin, Germany, 2017), «VI Всероссийская конференция по поведению животных» (Москва, Россия, 2017), «2nd International

Young Scientists Conference on Biodiversity and Wildlife Conservation Ecological Issues» (Цахкадзор, Армения, 2018), «Wildlife Research and Conservation» (Berlin, Germany, 2019), «9-я международная научно-практическая конференция «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России» (Москва, Россия, 2021), «35th Congress of the International Union of Game Biologists» (Budapest, Hungary, 2021), «Международная научно-практическая конференция «Генетика, селекция, биотехнология: интеграция науки и практики в животноводстве» (Пушкин, Россия, 2021), «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН)» (Москва, Россия, 2022), «10-я Международная научно-практическая конференция «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России» (Москва, Россия, 2023), «Вторая всероссийская конференция «Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию» (Санкт-Петербург, Россия, 2023).

Публикации

По теме диссертации было опубликовано 17 работ, в том числе, 4 статьи в рецензируемых журналах, входящих в перечень научных журналов ВАК и базу цитирования WoS, 1 статья в сборнике и 12 тезисов на международных и российских конференциях.

Личный вклад соискателя

Большинство образцов для генетического анализа были взяты из коллекции Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН. Недостающие образцы были собраны автором лично или коллегами на местах. Отбор музейного материала из коллекции Зоологического музея МГУ был также проведен автором. Все лабораторные процедуры и анализ полученных результатов были проведены автором лично.

Установка звуковых ловушек для сбора звуков была проведена автором самостоятельно для кавказского оленя и, частично, для марала и воронежского оленя. В остальных случаях звуки уже были собраны, но не были обработаны. Расшифровка данных, их визуализация и статистическая обработка проведены лично автором. Автором были написаны статьи (полностью или частично) по материалам диссертационной работы.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, выводов и 4 глав (обзор литературы, материалы и методы, результаты исследования, обсуждение и заключение). Работа изложена на 243 страницах машинописного текста, включая 186 страниц основного текста и 57 страниц Приложений. Работа содержит 23 таблицы и 49 рисунков в основном тексте, 9 таблиц и 2 рисунка в Приложении. Список литературы включает 231 наименование, в том числе 183 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Биология и распространение благородного оленя

Благородный олень *C. elaphus s.l.* широко расселен по всей Голарктике. Его естественный ареал является кругобореальным (между 27° и 62° с.ш.) и включает европейско-переднеазиатскую, азиатскую и американскую части (Гептнер и др., 1961). Благородный олень обладает высокой экологической пластичностью и населяет горные, степные, лесостепные и горно-таежные местообитания (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999). Азиатская часть ареала благородного оленя включает в себя юг Казахстана, Таджикистан, Узбекистан, Монголию, значительную часть Китая (от северо-западных областей полосой к югу от пустыни Гоби), север Индии, в России охватывает южную Сибирь и Приморье (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999; Mahmut et al., 2002). В Европе благородный олень обитает повсеместно (во многом благодаря природоохранной деятельности), за исключением Северной Скандинавии – Исландии и Финляндии (Zachos, Hartl, 2011). Европейская часть ареала захватывает, в том числе, Северную Африку (Атласские горы) (Гептнер, Цалкин, 1947; Najji et al., 2007; Zachos, Hartl, 2011; Барышников, Тихонов, 2009). Благородный олень населяет горные районы Передней Азии – Кавказ и Предкавказье, Армянское и Иранское нагорья, где его ареал также носит очаговый характер, часто приуроченный к охраняемым природным территориям (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999). В Северной Америке еще недавно ареал охватывал почти все предгорные районы, однако сейчас (в основном, под действием антропогенного фактора) резко сократился и носит очаговый характер (Bryant, Maser, 1982; Polziehn et al., 1998). Вследствие антропогенного воздействия (прямого – в виде охоты и опосредованного – в виде утраты и фрагментации местообитаний) естественный ареал и структура видового комплекса существенно нарушены (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Zachos, Hartl, 2011; Frantz et al., 2017). В том числе, проводились массовые транслокации животных в несвойственные им местообитания: так, благородный олень был акклиматизирован в Марокко, Чили, Аргентине, Австралии и Новой Зеландии (Данилкин, 1999; Yerex, 2001; Flueck et al., 2003; West, 2018).

Благородный олень обладает ярко выраженной клинальной изменчивостью морфологических признаков. На юге и западе Евразии обитают более мелкие формы, на севере и востоке – более крупные (Гептнер и др., 1961). Размеры тела самцов варьируют от 80 см в холке при массе тела 100-110 кг у самых мелких островных форм (*C.e. corsicanus*) до 170 см и 400 – 500 кг у крупных сибирских и североамериканских оленей (Гептнер, Цалкин, 1947; Федосенко, 1980; Данилкин, 1999; Kidjo et al., 2008). Самки на 20-25 % мельче самцов (Данилкин, 1999). Окраска варьирует у подвидов.

Краниометрические характеристики отличаются меньшей географической изменчивостью, чем размеры тела или характеристики рогов. Последние являлись одним из основных диагностических признаков для выделения отдельных видов или подвидов оленей до развития молекулярно-генетических методов, так как существуют видо- и подвидоспецифичные паттерны ветвления рогов (Brooke, 1878; Гептнер, Цалкин, 1947). Было выделено три типа рогов (и, соответственно, три типа благородного оленя): гиппэлафоидный (европейский), мараловый и хангуловый (Гептнер, Цалкин, 1947). Рога гиппэлафоидного типа (европейский благородный олень) средние по размерам, образуют до 30 отростков, образуют крону, наиболее развит 1-й или 3-й отростки. Рога маралового типа (восточный благородный олень) самые крупные, не образуют кроны, число отростков не более 8, наиболее развит 4-й отросток, после которого ствол рога образует изгиб. Рога хангулового типа более мелкие, число отростков не более 5, не образуют кроны, наиболее развиты 1-й, 2-й и 3-й отростки (Гептнер, Цалкин, 1947). Очевидно, что форма и размер рогов находятся под генетическим контролем, и при работе с ископаемыми остатками рога до сих пор используются как таксономический признак на видовом и надвидовом уровнях, в том числе, из-за их высокой степени сохранности (Heskeberg et al., 2023). Однако высокая фенотипическая изменчивость и наличие переходных форм между разными типами ветвления делает данный признак малоприменимым на подвидовом уровне (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999).

Благородный олень ведет групповой и стадный образ жизни. Социальную организацию можно охарактеризовать как семейно-групповую, что в целом типично для большинства оленьих (Данилкин, 1999). В основном, группы небольшие (2-5 особей), но в осенне-зимний период олени образуют более крупные смешанные стада. Семейные группы состоят из самок, их детенышей и примкнувшего к ним на период размножения самца. Вне периода размножения самцы держатся отдельно или образуют самцовые (холостяцкие) группы (Clutton-Brock et al., 1979; Федосенко, 1980; Данилкин, 1999). Иногда в группе может быть несколько самцов, но только доминантный самец участвует в размножении (Федосенко, 1980). Благородные олени ведут оседлый образ жизни, располагая участками обитания от нескольких сотен до нескольких тысяч га (Данилкин, 1999). При этом обычными являются суточные перемещения в пределах участков обитания, которые связаны с посещением разных пастбищ, солонцов (которые также могут располагаться за границами участков обитания) и смены высотной поясности в горных районах (Федосенко, 1980; Данилкин, 1999). Территориальность у самцов развита слабо, однако в период размножения самцы как восточного, так и европейского благородных оленей занимают индивидуальные участки, на которых формируется гарем (Clutton-Brock et al., 1979; Федосенко, 1980).

Брачный период у благородных оленей приурочен к осеннему периоду, традиционно называемому гоном. Сроки гона различаются между популяциями и обычно охватывают период

с конца августа по конец октября – начало ноября (Struhsaker, 1967; Clutton-Brock, Albon, 1979; Pepin et al., 2001; Vocci et al., 2013; Volodin et al., 2013a, 2015, 2016; Rusin et al., 2019, 2021). Также гонная активность и сроки гона могут варьировать в разные года в пределах одной популяции (Vocci et al., 2013). Однако различия эти невелики, так как сроки гона жестко лимитированы в связи с продолжительностью беременности самки (8-8,5 мес) и последующим отелом. Оленята рождаются в конце весны – начале лета и должны успеть окрепнуть к зиме (Федосенко, 1980; Данилкин, 1999). Во время гона самцы становятся резко территориальными, что повышает их репродуктивный успех (Clutton-Brock et al., 1979). Основным маркером периода размножения у благородного оленя можно назвать гонные вокализации (Никольский, 1984), чьи акустические параметры видо- и подвидоспецифичны (подробно рассмотрено далее). Период гона можно условно разделить на три фазы по количеству гонных криков: начальную (характеризующуюся небольшим количеством одиночных криков от разных самцов), активную (когда много и, на пике гона, почти круглосуточно кричат практически все самцы) и фазу затухания (характеризующуюся резким спадом количества криков) (Rusin et al., 2019, 2021). На динамику гонной активности влияют погодные условия (осадки, температура) и время суток. Существует отрицательная корреляция между температурой воздуха и вокальной активностью самцов (Douhard et al., 2013; Volodin et al., 2013a). В сильный дождь олени кричат меньше (Pepin et al., 2001; Vocci et al., 2013). В целом, как сильные осадки, так и жаркая погода являются факторами, сильно снижающими активность благородного оленя (Федосенко, 1980). Еще одним фактором, существенно влияющим на вокальную активность самцов, является время суток и освещенность (Vocci et al., 2013; Volodin et al., 2013a; Baratelli, 2014). Во многих исследованиях показано, что вокальная активность повышается в вечерний и ночной период (Федосенко, 1980; Переладова, 1981; Baratelli, 2014; Vocci et al., 2013; Volodin et al., 2013a). На интенсивность гона существенное влияние оказывает антропогенный фактор (Bowyer, Kitchen, 1987; Vocci et al., 2013). Содержание в неволе также влияет на продолжительность и интенсивность гона (Pepin et al., 2001).

На динамику гона сильно влияет состояние самцов в популяции. Первыми начинают кричать матерые взрослые особи, однако вокальная активность отнимает у них очень много сил: они кричат, практически не переставая, сильно беспокоятся и практически не кормятся. Самки предпочитают самцов, которые кричат чаще, и тех, кто начинает кричать первыми (McComb, 1991). Когда гаремный самец ослабевает, его место занимает другой. (Федосенко, 1980; Bowyer, Kitchen, 1987). Крики сопровождаются ритуальными «сражениями» с деревьями и боями с другими самцами. Частота таких сражений отличается у разных видов и подвидов, при этом европейский благородный олень более агрессивен и чаще вступает в прямые столкновения с другими самцами (Clutton-Brock et al., 1979; Федосенко, 1980; Bowyer, 1981). Однако бои самцов несут ритуальный характер и редко являются причиной тяжелых травм или смерти (Struhsaker,

1967). Для марала характерно отсутствие гонных скоплений и низкий уровень прямых конфликтов (Федосенко, 1980). Самцы, затрачивающие больше энергии на ревы или находящиеся в худшей кондиции, заканчивают кричать раньше (Clutton-Brock, Albon, 1979). Крики вызывают агрессивную реакцию и ответные крики других самцов (Переладова, 1979; Clutton-Brock, Albon, 1979; Федосенко, 1980). Молодые или ослабленные самцы режут реже или не режут вовсе, находясь на периферии брачной группы и иногда тайком покрывая самок (Переладова, 1979). Если же молодому самцу удалось захватить гарем, он тоже кричит реже, опасаясь привлечь внимание более матерого самца (Clutton-Brock, Albon, 1979). В основные функции гонных вокализаций благородных оленей входит информирование других самцов о своем статусе, а также о том, что данный гарем (или участок) уже занят (Clutton-Brock, Albon, 1979; Bowyer, Kitchen, 1987). Подобная ритуализация снижает количество прямых столкновений и уменьшает затраты энергии по выяснению возраста и ранга (Clutton-Brock, Albon, 1979). Таким образом, частая смена самцов в гаремах становится механизмом, обеспечивающим большую генетическую изменчивость в популяциях. Рев также входит в ритуалы ухаживания и способствует более быстрому наступлению овуляции у самок (Федосенко, 1980; McComb, 1987).

Использование молекулярно-генетических методов в современных зоологических исследованиях и выбор актуальных маркеров

Начиная с конца прошлого века, генетические методы стали широко применять в зоологии (Awise, 2000; Банникова, 2004; Абрамсон, 2007; Холодова, 2009). В филогенетических и филогеографических исследованиях преобладает анализ полиморфизма последовательностей мтДНК. Это связано с более быстрым накоплением мутаций, и, следовательно, более высокой степенью полиморфизма на видовом и внутривидовом уровнях (Awise, 2000; Банникова, 2004). Кроме того, мтДНК передается только по материнской линии и не участвует в процессах рекомбинации. Представляя родственные отношения разных гаплотипов (аллелей мтДНК) в виде кладограмм, можно определить эволюционные взаимоотношения разных таксономических единиц (родов, видов или подвидов), в чем и состоит задача филогенетики (Hennig, 1966). Многие филогенетические кластеры имеют закономерности в географической локализации, что определило развитие такой науки, как филогеография, которая решает вопросы пространственного распределения филогенетических групп (Awise et al., 1987; Awise, 2000).

Наиболее распространенными митохондриальными маркерами позвоночных являются ген цитохрома *b* и некодирующий фрагмент – контрольный регион, включающий в себя D-петлю (Taberlet, 1996; Awise, 2000; Castresana, 2001; Холодова, 2009). Цитохром *b* является универсальным маркером для териологических исследований на уровнях от родового до внутривидового, что сделало его наиболее распространенным маркером в филогенетических и

филогеографических исследованиях млекопитающих (Банникова, 2004, Абрамсон, 2007; Холодова, 2009). Для решения задач на подвидовом и популяционном уровнях чаще выбирают контрольный регион, т.к. некодирующие последовательности не попадают под действие отбора и, следовательно, мутируют быстрее (Avice, 2000; Банникова, 2004; Холодова, 2009).

Значительная часть филогенетических и филогеографических исследований благородного оленя выполнено на цитохроме *b* (Pitra et al., 2004; Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Кузнецова и др., 2012, 2013; Markov et al., 2015; Lorenzini, Garofalo, 2015; Doan et al., 2017, 2018, 2021), существующие данные по контрольному региону поддерживают их (Mahmut et al., 2002; Polziehn, Strobeck, 2002; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Lorenzini, Garofalo, 2015). Иногда используют совмещенные фрагменты цитохрома *b* и контрольного региона (Meiri et al., 2014, 2018). В последнее время, в силу увеличения мощности молекулярно-генетических методов, появляются исследования, основанные на анализе полных митохондриальных геномов (митогеномов) благородного оленя (Mackiewicz et al., 2022; Xiao et al., 2023).

Ядерные гены отличаются большей консервативностью, поэтому их чаще используют для прояснения родственных связей таксонов надродового уровня (Банникова, 2004). Кроме того, существуют проблемы, требующие включения ядерных маркеров в филогенетический анализ. Например, к таким относится неразрешимая на уровне анализа мтДНК проблема отличия анцестрального (предкового) полиморфизма от интрогрессии митохондриальных генов одного вида в геном другого (Avice, 2000; Абрамсон, 2007). Митохондриальный анализ не позволяет оценить генетический вклад самцов и отследить их перемещения. Поэтому все чаще в филогеографических исследованиях используют сочетание ядерных и митохондриальных маркеров. Одним из наиболее популярных ядерных маркеров являются микросателлитные последовательности (Selkoe, Toonen, 2006; Allendorf, Luikart, 2007; Галинская и др., 2019). Это короткие tandemные повторы (STR, short tandem repeats), 2-9 нуклеотидов, повторяющиеся обычно 5-40 раз и разбросанные по ядерному геному (Selkoe, Toonen, 2006; Галинская и др., 2019). Сателлитная ДНК является некодирующей, не находится под действием отбора и, соответственно, быстрее накапливает мутации, что делает данный тип анализа широко применимым на популяционном уровне (Банникова, 2004; Selkoe, Toonen, 2006; Allendorf, Luikart, 2007; Галинская и др., 2019).

Так как благородный олень подвержен сильному антропогенному воздействию, при анализе структуры комплекса оптимально сочетать митохондриальные и микросателлитные маркеры. Зачастую транслокациям подвергаются именно самцы, которых используют для улучшения трофейных качеств поголовья, причем перемещения могут осуществляться на большие расстояния без учета видовой и подвидовой принадлежности животных (Кузнецова и др., 2013; Zachos et al., 2016). Естественное расселение также часто происходит за счет взрослых

самцов, которые расходятся в поисках свободной территории при повышении плотности популяции (Данилкин, 1999). Внутрипопуляционная изменчивость и уровень миграции (или интрогрессии) внутри одного вида лучше всего улавливается микросателлитами за счет их большей разрешающей способности (Selkoe, Toonen, 2006). Поэтому исследования состояния современных популяций благородного оленя *C. elaphus s.l.* основаны на анализе микросателлитов (Kuehn et al., 2003; Dellicour et al., 2011; Zachos et al., 2016, Frantz et al., 2017) или сочетании митохондриального и микросателлитного анализов (Feulner et al., 2004; Niedzialkowska et al., 2012; Krojerova-Prokesova et al., 2015; Zhou et al., 2015; Carranza et al., 2016).

Современный взгляд на систематику и филогению благородного оленя

Систематика настоящих оленей (р. *Cervus*) и близких им видов осложнена высокой пластичностью видов, с одной стороны, и сходством морфологии между разными видами, с другой. Род *Cervus* входит в трибу Cervini подсемейства Cervinae сем. Cervidae. Согласно наиболее общепринятым представлениям, он состоит из видов благородный олень *C. elaphus* и пятнистый олень *C. nippon* (Wilson, Reeder, 1993, 2005). Ранее в этот род включали замбаров (*Rusa timorensis*, *R. unicolor*, *R. marianna*), близкого им филиппинского пятнистого оленя *R. alfredi*, беломордого оленя *Przewalskium (Cervus) albirostris*, барасингу *Rucervus duvaucelii*, оленя-лиру *Rucervus (Panolia) eldii* и вымершего оленя Шомбургка *Rucervus schomburgki* (Groves, Grubb, 1987; Duckworth et al., 2008). Однако развитие молекулярно-генетических методов показало несовершенство существующей систематики внутри трибы Cervini (Emerson, Tate, 1993; Pitra et al., 2004; Heckeberg et al., 2016; Zurano et al., 2019). Стоит отметить, что положение *Przewalskium (Cervus) albirostris* до сих пор остается невыясненным до конца (Burgin et al., 2020). Недавно при исследовании полных митогеномов было выявлено его близкое положение к восточной линии р. *Cervus* (*C. canadensis* и *C. nippon*) и предложено снова включить его в р. *Cervus* (Mackiewicz et al., 2022).

Внутривидовая систематика *C. elaphus s.l.* довольно запутана из-за ярко выраженной внутривидовой изменчивости (на морфологическом, генетическом и акустическом уровнях), что привело к описанию разными авторами множества подвидов, дроблению и объединению вида в разные этапы становления систематики. Описавший вид Линней изначально объединил всех настоящих оленей названием *Cervus elaphus* (Linnaeus, 1758). После этого последовал период, когда разные авторы описывали некоторые расы благородного оленя как новые виды (например, вапити *C. canadensis*, кавказский олень *C. maral*, бухарский олень *C. bactrianus*, берберийский олень *C. barbarus*, хангул *C. hanglu*, марал *C. sibiricus*, изюбрь *C. xanthopygus* и т.д., Гептнер, Цалкин, 1947). Однако постепенно все новоописанные виды были переведены в ранг подвидов, число которых могло доходить до 30 (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Флеров, 1952; Ohtaishi, 1992,

1995). При описании подвидов в качестве диагностических признаков принимали размеры, особенности ветвления рогов, окрас, а также географическую локализацию оленей (Гептнер, Цалкин, 1947). При всем разнообразии подвидов, уже тогда выделяли три линии – западную (европейскую), центральноазиатскую и восточную (гиппэлафоидный, хангуловый и мараловый типы, соответственно) (Гептнер, Цалкин, 1947; Ohtaishi, 1992, 1995). Данные линии были выделены на основании морфологических характеристик (размеры тела и форма рогов), а также акустических особенностей (Гептнер, Цалкин, 1947; Никольский и др., 1979).

К восточной линии (мараловый тип) относили азиатские (кроме Центральной Азии) и североамериканские подвиды (вапити). Среди американских вапити было выделено 6 подвидов: манитобский вапити *C. e. manitobensis*, вапити Нельсона *C. e. nelsoni*, вапити Рузвельта *C. e. roosevelti*, калифорнийский вапити *C. e. nannodes*, и вымершие *C. e. merriami* и канадский вапити *C. e. canadensis* (Polziehn, Strobeck, 1998; Polziehn et al., 1998; русские названия – по Гептнер, Цалкин, 1947). Однако иногда всех американских вапити рассматривали в качестве одного подвида *C. e. canadensis* или в качестве отдельных видов *C. canadensis* и *C. nannodes* (Murie, 1951). На азиатской части ареала выделяли подвиды, населяющие территорию России: марал *C. e. sibiricus* и изюбрь *C. e. xanthopygus*, – а также обитающие в Китае и Монголии семиреченский марал *C. e. songaricus* и алашаньский марал *C. e. alashanicus* (Гептнер, Цалкин, 1947; Ohtaishi, 1992, 1995).

К оленям центральноазиатской линии (хангуловый тип) традиционно относили китайские подвиды: мансароварский олень *C. e. wallichii*, *C. e. kansuensis*, шу *C. e. macneilli*, яркендский олень *C. e. yarkandensis*, а также гималайский олень *C. e. affinis*, бухарский олень *C. e. bactrianus* и редкий индийский хангул *C. e. hanglu* (Гептнер, Цалкин, 1947; Ohtaishi, 1992, 1995; Данилкин, 1999).

Внутри европейской или западной линии (гиппэлафоидный тип) чаще всего выделяли следующие подвиды европейского благородного оленя: шотландский *C. e. scoticus*, норвежский *C. e. atlanticus*, шведский *C. e. elaphus*, испанский *C. e. hispanicus*, североафриканский (берберийский) *C. e. barbarus*, корсиканский *C. e. corsicanus*, крымский *C. e. brauneri* средневропейский *C. e. hippelaphus*, карпатский *C. e. montanus*, кавказский *C. e. taral* и реликтовый олень Мезолы из Италии *C. e. italicus* (Гептнер, Цалкин, 1947; Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999; Zachos, Hartl, 2011). Статус крымского и карпатского оленей в качестве отдельных подвидов вызывают сомнения (Соколов, 1959). Происхождение современного крымского оленя связано с оленями-интродуцентами других подвидов, завезенных для охоты (Данилкин, 1999). В целом, нарушенная постоянными транслокациями и интродукциями внутривидовая структура благородного оленя вынуждает исследователей отказываться от использования термина «подвид» и обращаться к описанию отдельных популяций, что все чаще

встречается в исследованиях европейского благородного оленя (Zachos, Hartl, 2011; Niedziałkowska et al., 2012; Karaiskou et al., 2014; Krojerova-Prokešova et al., 2015; Frantz et al., 2017). Этот подход также позволяет избежать возможных неточностей при определении границ распространения подвидов.

Уже довольно давно, начиная с выделения американских вапители *C. canadensis* в отдельный вид (Schreber, 1783 по Гептнер, Цалкин, 1947), открытым является вопрос о принадлежности всех благородных оленей к одному виду. В западной литературе вапители иногда рассматривали как отдельный вид *C. canadensis* (Bryant, Maser, 1982; Cockerill, 1984), однако в отечественной литературе всех благородных оленей было принято рассматривать как подвиды *C. elaphus* (Гептнер, Цалкин, 1947; Флеров, 1952; Соколов, 1979; Данилкин, 1999). Однако, по мере накопления молекулярно-генетических данных, все более логичным казалось разделение *Cervus elaphus s.l.* на два вида: европейский благородный олень *C. elaphus* и восточный благородный олень, или вапители, *C. canadensis* (Павлинов, Лисовский, 2012). Неоднократно и на разных маркерах (включая полный митохондриальный геном) включение беломордого и пятнистого оленей в филогенетический анализ в качестве сестринских групп демонстрировало четкое разделение гаплотипов благородного оленя на две монофилетические группы – *C. elaphus* и *C. canadensis* (Polziehn, Strobeck, 1998, 2002; Randi et al., 2001; Ludt et al., 2004; Pitra et al., 2004; Lorenzini, Garofalo, 2015; Meiri et al., 2018; Doan et al., 2018, 2021; Mackiewicz et al., 2022). По последним данным, восточный благородный олень *C. canadensis* образует восточную линию (группа вапитоидов) вместе с пятнистым и беломордым оленем, а европейский благородный олень *C. elaphus* образует западную линию (группа элафоидов) вместе с центральноазиатским *C. hanglu* (Meiri et al., 2018; Doan et al., 2021; Mackiewicz et al., 2022). Последний был также выделен в качестве отдельного вида, объединив некоторые подвиды центральноазиатской группы (Lorenzini, Garofalo, 2015; Meiri et al., 2018; Doan et al., 2021; Mackiewicz et al., 2022). Олени Центральной Азии (хангуловый тип) не однородны, но образуют две различные группировки: 1) центральноазиатские элафоиды, к которым относят *C. h. bactrianus*, *C. h. yarkandensis* и *C. h. hanglu*, образующие вид *C. hanglu* (IUCN, 2016); 2) китайские вапитоиды *C. c. wallichii*, *C. c. kansuensis* и *C. c. macneilli*, вместе с другими китайскими подвидами (*C. c. xanthopygus*, *C. c. alashanicus*) образующие отдельную кладу с высокой бутстрэп-поддержкой (Meiri et al., 2018).

Таким образом, по современным данным молекулярной систематики р. *Cervus* включает в себя пять видов: *C. elaphus*, *C. canadensis*, *C. hanglu*, *C. nippon* и *C. albirostris* (рис. 1). Термин *Cervus elaphus s.l.* применяется в качестве обобщающего, или если принадлежность к конкретному виду не известна. Разделение на подвиды, существовавшее долгое время на основании различий в размерах, окраске, строении рогов, а зачастую осуществлявшееся просто

по географическому принципу, зачастую не поддерживается современными генетическими данными, особенно в отношении европейского благородного оленя.

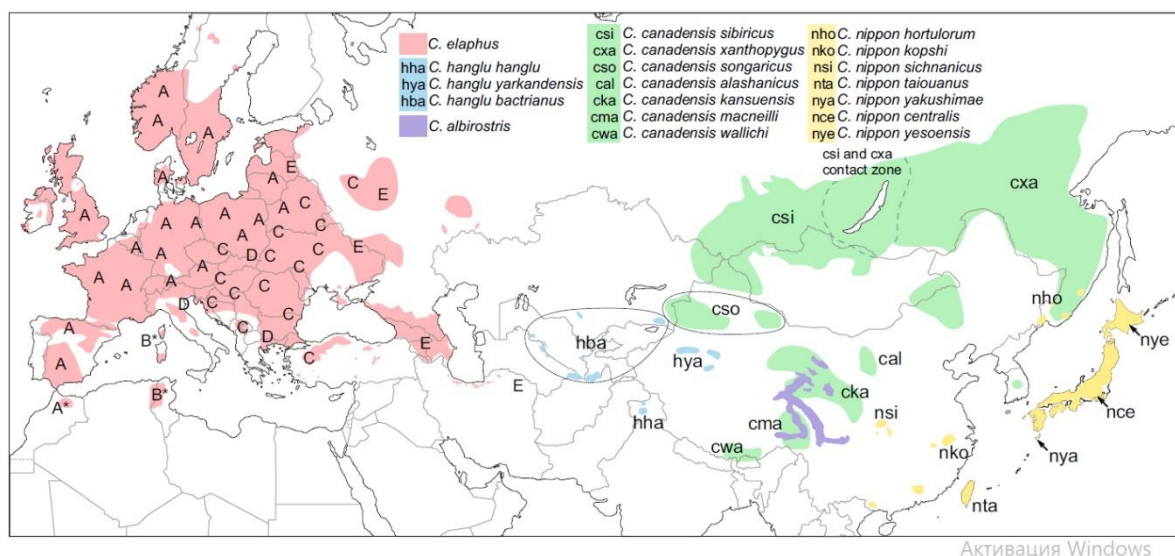


Рисунок 1. Евразийская часть современного ареала видов и подвидов р. *Cervus*. А – Е соответствуют гаплогруппам европейского благородного оленя (Mackiewicz et al., 2022).

Филогеография благородного оленя

Из-за широкого распространения и политипичности, филогеографии и филогении благородного оленя *C. elaphus s.l.* посвящено множество статей (Randi et al., 2001; Mahmut et al., 2002; Polziehn, Strobeck, 2002; Ludt et al., 2004; Pitra et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Zachos, Hartl, 2011; Lorenzini, Garofalo, 2015; Meiri et al., 2014, 2018; Doan et al., 2018, 2021; Mackiewicz et al., 2022). Еще до развития молекулярно-генетических методов на основании анализа фенотипических признаков (в первую очередь, морфологических особенностей, а также акустических параметров гонных вокализаций) были сделаны предположения о происхождении видового комплекса в Центральной Азии и распространении в двух направлениях: в Сибирь и, в дальнейшем, в Северную Америку, и в Европу (Гептнер, Цалкин, 1947; Флеров, 1952; Никольский и др., 1979; Вислобокова, 1990). Предположения о происхождении видового комплекса в Старом Свете были сделаны на основании большого разнообразия жизненных форм по сравнению с вапити Северной Америки, так как высокое фенотипическое разнообразие вида (видового комплекса) на определенной территории является хорошим маркером в определении его очага происхождения (Гептнер, Цалкин, 1947). Олени Центральной Азии (хангуловый тип) отличаются примитивными чертами в строении, что свидетельствует об их древности. Кроме того, рога хангулового типа представляют собой наиболее раннюю стадию развития рогов гиппэлафойдного типа (Гептнер, Цалкин, 1947). Параметры основной частоты в гонных криках

самцов отражают историю становления *C. elaphus s.l.*: европейский благородный олень издает ревы с низкой основной частотой, восточный благородный олень – крики с высокой основной частотой, а центральноазиатский, близкий к предковому типу, сохраняет в своих криках и низко- и высокочастотные составляющие (Никольский и др., 1979).

Согласно современным представлениям, основанным на анализе мтДНК, видовой комплекс возник в Центральной Азии в районе Таримского бассейна и распространился оттуда двумя ветвями, дав начало европейскому благородному оленю (западная линия) и пятнистому и восточному благородному оленям (восточная линия) (Mahmut et al., 2002; Ludt et al., 2004; Meiri et al., 2018; Doan et al., 2018, 2021; Mackiewicz et al., 2022). Наиболее древней известной формой считается *C. e. acoronatus* из среднего плейстоцена (Барышников, Тихонов, 2009). Вопрос о времени возникновения *Cervus elaphus s.l.* оказался более спорным, т.к. анализ ископаемых остатков не может дать однозначного ответа на данный вопрос, а молекулярные часы оценивают время возникновения от 7 – 3 до 0.8 – 0.2 млн. л.н., то есть разброс достаточно велик (Kuwayama, Ozawa, 2000; Polziehn, Strobeck, 2002; Ludt et al., 2004; Lorenzini, Garofalo, 2015). Подобные расхождения могут быть связаны с тем, что включение калибровок, основанных на ископаемых остатках, требует большой аккуратности в выборе калибровочных точек и может сильно влиять на результаты анализа (Mackiewicz et al., 2022). Старейшие остатки, принадлежащие благородному оленю, найдены в Европе и датируются 0.9 – 1 млн л.н. (Lister et al., 2010; Van der Made et al., 2017). Ранние палеонтологические находки благородного оленя в Европе и Юго-Западной Сибири датируются концом раннего и началом среднего плейстоцена (Алексеева, 1980; Foronova, 1999; Фофонова, 2001; Lister et al., 2010; Van der Made et al., 2017). На территории европейской части России ископаемые остатки встречались редко, чаще были найдены на палеолитических стоянках Крыма, Кавказа, Средней Азии, Алтая и юга Приморья, были найдены на севере Якутии (Барышников, Тихонов, 2009). Включение в анализ древних образцов с радиоуглеродной датировкой позволило сделать предположения о расхождении вапитоидов и элафоидов 1.40 или 1.38 млн л.н. (Meiri et al., 2018), по другим данным, 375 тыс. л.н. или 1.37 млн л.н. (Doan et al., 2021).

Все вышеописанные результаты получены на отдельных маркерах, в основном, на митохондриальном гене цитохрома *b*, однако, недавно вышедшее исследование полных митогеномов благородного оленя дает несколько иные временные значения (Mackiewicz et al., 2022). По этим данным анализа *Cervini* отделились от *Muntiacini* (Мунтжаковые) примерно 10.4 млн л.н. Примерно 7.5 млн л.н. от них отделилась линия *Axis + Rucervus*, 5.7 млн л.н. отделились лани (*Dama*), 4.4 млн л.н. – *Panolia + Elaphurus*, замбары (*Rusa*) отделились 3.6 (*R. alfredi*) и 2.9 (*R. timorensis + R. unicolor*) млн л.н. (Mackiewicz et al., 2022). Западная и Восточная линии р. *Cervus* разделились примерно 2.5 млн л.н. Разделение между центральноазиатским *C. hanglu* и

европейским *C. elaphus* произошло примерно 1.9 млн л.н. Беломордый олень *C. albirostris* отделился от ствола восточной линии примерно 1.7 млн л.н., пятнистый и восточный благородный олени разошлись примерно 1.6 млн л.н. (Mackiewicz et al., 2022). Получается, что пятнистый олень отделился от ствола благородного оленя позже, чем европейский благородный олень. Эти данные соответствуют современным взглядам на разделение видов *C. elaphus* и *C. canadensis*. Таким образом, западная линия включает в себя европейского благородного оленя *C. elaphus* и хангула *C. hanglu*, тогда как восточная линия включает в себя беломордого *C. albirostris*, пятнистого *C. nippon* и восточного благородного *C. canadensis* оленей (Lorenzini, Garofalo, 2015; Meiri et al., 2018; Doan et al., 2018, 2021; Mackiewicz et al., 2022). Эти данные расширяют известное ранее разделение *C. elaphus* на западную и восточную линии (Polziehn, Strobeck, 1998, 2002; Mahmut et al., 2002; Ludt et al., 2004; Pitra et al., 2004; Кузнецова и др., 2012) и проясняют межвидовые взаимоотношения р. *Cervus*.

Для многих видов современные филогеографические паттерны не совпадают с теми, которые были распространены до Последнего ледникового максимума (Last Glacial Maximum, LGM, 26.5 – 19 тыс. л.н.), считающегося одним из основных факторов, способствующих вымиранию или расхождению плейстоценовых популяций (Taberlet et al., 1998). Однако для благородного оленя было показано во многом сходное распространение родственных форм до и после LGM (Meiri et al., 2018). Вапитоиды были распространены шире на запад, чем сейчас: их ареал доходил до Урала, и заходил в Восточную Европу (Meiri et al., 2018; Doan et al., 2021). При этом древние (до LGM) вапитоиды генетически родственны современным маралам, населяющим те же места (например, Алтай, 39.5 тыс. л. до н.э.), хотя, судя по костным остаткам, тогда вапитоиды были крупнее (Meiri et al., 2018). Некоторые древние (до 41 тыс. л.н.) гаплотипы из Румынии и Крыма тоже принадлежат вапитоидам и родственны современным маралам, попадая в одну кладу с древними уральскими гаплотипами (Meiri et al., 2018). Во время LGM вапитоиды также заходили в Европу и на Урал, о чем свидетельствуют найденные там остатки (Doan et al., 2021; Niedzialkowska et al., 2021). Это можно связать с климатом, который был в то время неблагоприятным для элафоидов. То есть до определенного периода вапитоиды и элафоиды встречались совместно на территории Восточной Европы и на Урале, однако нет подтверждения тому, что они были распространены там в одно и то же время (Meiri et al., 2018; Doan et al., 2021; Niedzialkowska et al., 2021). После LGM *C. canadensis* больше не встречался в Европе (Doan et al., 2021; Niedzialkowska et al., 2021). Восточный благородный олень долгое время обитал на Урале, и ареал *Cervus elaphus s.l.* оставался непрерывным (50 тыс. л. до н.э. – 300 л.н., Гептнер и др., 1961; Meiri et al., 2018). Большое разнообразие гаплотипов (современных и древних) с Алтая и Тянь-Шаня предполагает, что эти районы стали центром распространения для вапитоидов (Mahmut et al., 2002; Ludt et al., 2004; Meiri et al., 2018). Далее вапитоиды распространились через

Западную Сибирь на Урал (примерно 22 – 0.4 тыс. л. до н.э.). Оттуда вапитоиды могли пойти в двух направлениях, - на восток и юго-восток, дав начало китайским подвидам и изюбря, и на северо-восток, и далее в Северную Америку, дав начало американским вапити (Meiri et al., 2018). Все вапитоиды образовывали до LGM три гаплогруппы (X, Y, также включающие в себя современных маралов, и Z, к которой относятся современные изюбри и китайские подвиды). Из них Y, которая изначально занимала западную часть ареала, в т.ч. территории Урала, Крыма и Румынии, к началу LGM стала самой обширной группой, распространившись на восток, по всей Сибири. Гаплогруппа Z, напротив, до LGM широко распространенная на Урале и в Северо-Восточной Сибири, после LGM встречается только на Дальнем Востоке России и в Китае (Doan et al., 2021). Представители гаплогруппы Y встречаются на территории Юго-Западной Сибири уже на протяжении 40 тыс. л., в т.ч., в период LGM, что свидетельствует о том, что Алтай мог быть рефугиумом для вапитоидов (Форонова, 2001; Doan et al., 2021), также возможным рефугиумом мог быть Урал (Niedzialkowska et al., 2021).

Наиболее вероятно, что колонизация Северной Америки через Берингию была простым (однократным) событием, которое произошло относительно недавно (Meiri et al., 2014). Об этом свидетельствуют, в том числе, небольшие дистанции между американскими гаплотипами (Meiri et al., 2018). Основанные на анализе ископаемых остатков и мтДНК ранние данные предполагали, что колонизация Америки восточным благородным оленем произошла примерно 80 (мтДНК анализ) – 40 (анализ остатков) тыс. л. н. (Mahmut et al., 2002; Polziehn, Strobeck, 2002). Однако генетический и радиоуглеродный анализ современных и древних образцов показал, что миграция восточного благородного оленя в Северную Америку произошла около 15 тыс. л.н. (Meiri et al., 2014). Скорее всего, миграция была ограничена кратковременным смягчением климата, которое позволило оленям перейти через Берингийский мост. После миграции произошло быстрое расселение благородного оленя по территории Северной Америки к югу (Meiri et al., 2014). Помимо вопроса, когда произошла колонизация Северной Америки, существует вопрос, какие вапитоиды участвовали в этой колонизации. Ранние исследования предполагали о возможном происхождении вапити от изюбря (Mahmut et al., 2002), однако в дальнейшем не нашли подтверждения. Кроме того, Mahmut с соавторами (2002) определил благородного оленя из Монголии как изюбря, хотя там распространен марал (Гептнер, Цалкин, 1947), что тоже могло создать некоторую неточность с определением предковых форм. Большинство исследований выявили близость американских вапити и маралов (Polziehn, Strobeck, 2002; Ludt et al., 2004; Кузнецова и др., 2012; Meiri et al., 2014, 2018; Doan et al., 2018, 2021). Было известно, что перед переходом Берингии восточные благородные олени длительное время обитали на территории Северо-Восточной Сибири (Meiri et al., 2014). По данным Doan с соавторами (2021) часть вапитоидов, участвовавших в колонизации Северной Америки, принадлежали к гаплогруппе Y

(современные маралы). Кузнецова с соавторами (2012) отмечала сходство американских гаплотипов и гаплотипов из Якутии.

История европейского благородного оленя тесно связана с рефугиумами во времена Последнего ледникового максимума, т.к. он гораздо менее устойчив к холодному климату, чем восточный благородный олень. С помощью анализа мтДНК маркеров (гена цитохрома *b* и контрольного региона) было выявлено, что все современные европейские благородные олени относятся к одной из пяти гаплогрупп (А – Е), в зависимости от LGM рефугиума (рис. 1; Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Doan, 2018, 2021). Большинство оленей принадлежат к гаплогруппам А – С (Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011): Олени митохондриальной линии А произошли из Иберийского рефугиума, откуда расселились в Северную, Западную и Центральную Европу, где они соседствуют с оленями митохондриальной линии С. Те, в свою очередь предположительно расселились из Балканского рефугиума по территории Центральной и Юго-Восточной Европы (Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011). Для популяций Центральной Европы (Чехия, Венгрия) показано смешанное А/С происхождение (Krojerova-Prokešova et al., 2015; Markov et al., 2015). Олени митохондриальной линии В представляют собой резко обособленную Африко-Сардинскую группу, представленную, на данный момент, интродуцированными популяциями Корсики, Сардинии, Алжира и Туниса (Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011). Анализ древних образцов показал, что материковая Италия (Аппенинский полуостров) являлся рефугиумом для оленей данной гаплогруппы, однако позже олени вымерли на материке и сохранились только в виде интродуцированных популяций на островах и в Африке (Doan et al., 2017). Данные по ядерным маркерам (микросателлиты) поддерживают разделение на эти три группы (Zachos et al., 2016). Урал и Крым, судя по всему, не являлись рефугиумами для элафоидов (Doan et al., 2018, 2021; Niedzialkowska et al., 2021).

Помимо трех основных митохондриальных линий, было показано наличие гаплогруппы D, к которой относят реликтового оленя Мезолы *C.e. italicus* из материковой Италии. По некоторым сведениям, к гаплотипам оленя Мезолы близки некоторые гаплотипы кавказского благородного оленя *C.e. maral* (Borowski et al., 2016; Doan et al., 2017; Meiri et al., 2018). Последний, судя по всему, является реликтовой формой, т.к. олени времен до LGM из Крыма и с Кавказа группируются с современными *C.e. maral* (Meiri et al., 2018). В эту же группу попадают древние олени из Сербии, обитавшие на историческом ареале паннонского оленя *C. e. pannoniensis*, морфологически описываемого как «маралоид» (т.е., близкий к кавказскому оленю, *C.e. maral*, а не к алтайскому маралу, как можно бы было подумать) (Banwell, 1998; Meiri et al., 2018). Однако генетически современный паннонский олень относится к группе С (Meiri et al., 2018). По-видимому, существует историческая связь между живущими ныне реликтовыми

подвидами (кавказский олень, олень Мезолы, паннонский олень), размытая последующей интродукцией, однако данных для однозначных выводов пока недостаточно. Известно, что до LGM (>45 тыс. л.н.) маралоидные формы занимала обширный ареал, достигающий до Урала (Meiri et al., 2018).

Некоторые исследователи разграничивают оленя Мезолы (гаплогруппа D) и кавказского оленя (гаплогруппа E) (Doan et al., 2021, Mackiewicz et al., 2022). При этом оленей европейской части России (воронежский благородный олень) и Кавказа (кавказский благородный олень) рассматривают как родственные формы, тогда как воронежский благородный олень был изначально завезен из Германии (см. ниже) и, согласно имеющимся данным, не родственен кавказскому благородному оленю (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999). Воронежские олени образуют отдельную кладу W5 (Doan et al., 2018), которую можно рассматривать как отдельную гаплогруппу.

Вопреки ранним предположениям о том, что до LGM благородный олень не обладал сложной филогеографической структурой, анализ древних образцов показал, что некоторые гаплогруппы существовали до LGM (A, C, D), а некоторые (B, E) появились уже после. Кроме того, несколько древних групп исчезли после LGM (Doan et al., 2021). Таким образом, современная филогеографическая структура европейского благородного оленя представляет собой не просто результат сокращения и агрегации в рефугиумах древних популяций и их последующего расселения, но и заменой одних гаплогрупп другими. Некоторые благородные олени сохранили хотя бы частично свой исторический ареал (например, олень Мезолы или кавказский благородный олень), но многие древние группы были вытеснены новыми линиями после Последнего ледникового максимума.

Благородный олень России

На территории России обитает два подвида *C. elaphus* в европейской части ареала (кавказский благородный олень *C.e. taral* и воронежский благородный олень, номинально относящийся к *C.e. hippelaphus*) и два подвида *C. canadensis* на азиатской части ареала (марал *C. c. sibiricus* и изюбрь *C.c. xanthopygus*) (Соколов, 1959; Данилкин, 1999; Кузнецова и др., 2012). Статус крымского подвида *C.e. brauneri* не подтвержден, т.к. современная крымская популяция – результат смешения местного оленя с кавказским *C.e. taral* и среднеевропейским *C.e. hippelaphus* (Данилкин, 1999; Кузнецова и др., 2013). Стоит отметить, что программа по реакклиматизации, активно проводимая в нашей стране с середины прошлого века, существенно повлияла на структуру благородного оленя России, хотя и позволила восстановить его исторический ареал, так как выпуски часто осуществляли без учета видовой и подвидовой

принадлежности животных. Ниже мы подробно остановимся на описании каждого из четырех подвидов.

Воронежский благородный олень *C.e. hippelaphus*

Морфологически близок к другим подвидам европейского благородного оленя: размеры средние (масса самцов до 284 кг, высота в холке 129-136 см, длина тела 208-227 см). Летняя окраска рыже-бурая, нет потемнений на ногах, зеркало средних размеров. Рога типичны для европейского благородного оленя, образуют крону (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999).

К началу XX в. в результате неконтролируемой охотничьей деятельности и оскудения промысловой фауны европейский благородный олень был полностью истреблен в равнинных областях европейской части России (Гептнер и др., 1961; Лихацкий и др., 2012). Небольшие популяции остались лишь на Кавказе, в Крыму (дошла до наших дней в составе смешанной с интродуцентами популяции), в царских охотах в Беловежской пуше и под Петербургом (впоследствии последние две популяции были полностью уничтожены) (Данилкин, 1999). Большинство ныне существующих популяций европейской части России – потомки европейских благородных оленей из Воронежского заповедника. История этой популяции началась в середине XIX века, когда около 10 особей были завезены в имение Рамонь Воронежской области, на территорию охотничьих угодий герцогов Ольденбургских, из Германии (Павлов и др., 1974; Лихацкий и др., 2012). В конце XIX в. на них уже проводили охоту, что говорит о том, что поголовье на тот момент уже было значительным (Лихацкий и др., 2012). В годы гражданской войны несколько (7 или 11 по разным данным) особей сбежали из вольера и стали основателями популяции на территории современного Воронежского заповедника. Последний был основан в 1927 г. и стал центром расселения (естественного и искусственного) благородных оленей по всей европейской части России (Павлов и др., 1974; Соломатин, 1974). То есть популяция прошла через два бутылочных горлышка и оба раза смогла быстро восстановить (и увеличить) свою численность (Кузнецова и др., 2013). Во многом это произошло благодаря усиленным природоохранным действиям, борьбе с волками и зимней подкормке (Павлов и др., 1974).

С конца 30-х годов благородные олени стали систематически выходить за пределы Воронежского заповедника (Лихацкий и др., 2012). Они расселялись по Воронежской и Липецкой (первые группы отмечены в 1938 г.) областям. С 1968 г., в рамках программы по реаклиматизации, воронежского благородного оленя начали завозить в Ростовскую область, чуть позже (с 1971 г.) – в Белгородскую область (Лихацкий и др., 2012). Кроме того, был предпринят ряд выпусков в другие местообитания: на Кавказ, в Саратовскую, Смоленскую, Владимирскую, Брянскую, Волгоградскую, Рязанскую, Калужскую, Московскую области, в Краснодарский край (охотхозяйство «Красный лес»), в Беларусь, на Украину (Павлов и др.,

1974). Всего в Воронежском заповеднике было отловлено 4152 оленя (Лихацкий, 1997). Однако часто в один и тот же локалитет выпускали благородных оленей разного происхождения (Павлов и др., 1974).

Вторым крупным центром восстановления европейского благородного оленя в СССР и Европе была Беловежская пуща, и именно оттуда часто завозили оленей в те же места, что и воронежских (Павлов и др., 1974; Кузнецова и др., 2013). В Беловежскую пущу завозили благородных оленей из разных районов Европы: Германии, Австрии, Польши, Чехии (помесные с американскими вапити) (Данилкин, 1999). Соответственно, в местах выпусков воронежского оленя и оленей из Беловежской пущи сформировались популяции смешанного происхождения. Так произошло в Брянской и Тверской областях, некоторых областях Украины (Житомирская, Львовская область) и Беларуси (Минская, Могилевская области) (Павлов и др., 1974; Кузнецова и др., 2013). Генетически олени из Беловежской пущи принадлежат к митохондриальной линии А (Niedzialkowska et al., 2011), тогда как воронежский олень обладает явной обособленностью от родственной ему митохондриальной линии С (Кузнецова и др., 2013), хотя его генетический статус не вполне определен. Все современные воронежские благородные олени юга европейской части России (Воронежская, Белгородская, Липецкая, Ростовская области) – потомки тех нескольких особей, которых когда-то завезли из Германии и которые развивались изолированно, без примеси других подвидов, так как в этих районах реакклиматизация проводилась только за счёт благородных оленей Воронежского заповедника (Павлов и др., 1974).

Кавказский благородный олень *C.e. maral*

Обладает крупными для европейского благородного оленя размерами (масса самцов до 340 кг, высота в холке в среднем 146 см, длина тела 230 см). Летняя окраска с желтоватым оттенком, без потемнений на нижней части тела. Зеркало небольшое, белое или рыжеватое, у взрослых особей иногда проявляется пятнистость. Рога крупные, часто не образуют кроны (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999).

Европейский благородный олень был многочисленным видом на Кавказе вплоть до XVIII в. Начиная с XVIII в. ареал начинает сокращаться и распадаться на отдельные очаги. Еще в дореволюционные времена на Кавказ завозили оленей из Европы: так, в конце XIX в. в Боржомское охотничье хозяйство (Грузия) завезли 83 благородных оленя из Австрии, Литвы и Северного Кавказа (Павлов и др., 1974). В начале XX в. благородный олень был полностью истреблен на территории Северной Осетии (Данилкин, 1999). Начиная с середины прошлого столетия начали проводить работы по реакклиматизации благородного оленя на Кавказе. При этом реинтродукцию проводили как за счет местного кавказского, так и за счет других европейских благородных оленей, в том числе, воронежского (Александров, 1968). Так, в

Кабардино-Балкарию в 1957 г. было выпущено 44 особи из Крыма, а в Северной Осетии и Ставропольском крае (Тебердинский заповедник) реакклиматизацию проводили за счет благородных оленей Кавказского заповедника, что, конечно, более правильно с точки зрения сохранения естественной внутривидовой структуры (Павлов и др., 1974). В Армению, в Дилижанский заповедник, где местный благородный олень был истреблен к 20-м гг. прошлого столетия, также завозили оленей из Кавказского заповедника – 20 годовалых особей в 1971 г. (Павлов и др., 1974). В 1961 г. был выпуск кавказского оленя в пределах Азербайджана (Алиев, 1963). В Краснодарском крае встречаются как местный кавказский, так и интродуцированный среднеевропейский благородные олени (в 1986 г. численность кавказского оленя составляла около 1450 особей, а среднеевропейского – 619 особей, Петрашов, 1992 по Данилкин, 1999). Сейчас благородный олень на Кавказе встречается в горнолесных местообитаниях Краснодарского и Ставропольского краев, Кабардино-Балкарии, Дагестане, Северной Осетии, Армении и Азербайджане, но его ареал остается очаговым и приуроченным к особо охраняемым природным территориям (Данилкин, 1999). Основные популяции сосредоточены в Кавказском заповеднике на Западном Кавказе, и на стыке Лагодехского заповедника (Грузия), Закатальского заповедника (Азербайджан) и Тляртинского заказника (Дагестан, Россия) на Восточном Кавказе (Трепет, Eskina, 2017). При этом популяция Восточного Кавказа, судя по всему, очень небольшая (меньше 600 особей на момент 2017 г.) (Трепет, Eskina, 2017). В окрестностях рек Терек (Дагестан), Уруп (Карачаево-Черкессия), Псоу (Абхазия) сохранились небольшие группировки кавказского оленя, экологическое влияние которых весьма незначительно (Трепет, Eskina, 2017). При этом подвидовой статус кавказских популяций находится под сомнением – ввиду выпусков оленей других подвидов в пределах ареала кавказского оленя *C.e. maral*. В генетических работах немногочисленные образцы с Кавказа и Предкавказья часто несли гаплотипы, близкие воронежскому оленю (Кузнецова и др., 2012; Doan et al., 2018, 2021). В работе Кузнецовой с соавторами (2012) воронежский олень из Белгородской области образовал одну гаплогруппу с оленями Дагестана, Адыгеи, Карачаево-Черкессии. К сожалению, без четкой географической привязки образцов сложно делать предположения об их происхождении, так что взаимоотношения воронежского и кавказского благородных оленей на юге нашей страны, без сомнения, требуют изучения на большем количестве образцов с учетом истории реакклиматизации благородного оленя на Кавказе и в сопредельных областях. При этом важно отметить, что благородные олени Турции и Ирана, также относящиеся к подвиду *C.e. maral*, судя по всему, генетически отличаются от кавказского оленя России (Кузнецова и др., 2012, 2013; Doan et al., 2018, 2021).

Марал *C. c. sibiricus*

Крупный олень (масса самцов до 416 кг, высота в холке в среднем 150 см, длина тела 230-240 см) с массивными большими рогами (наиболее развит четвертый отросток). Летняя окраска буровато-коричневая, ноги и грива темнее корпуса. Зеркало рыжеватое, большое, заходит на круп (Гептнер, Цалкин, 1947; Федосенко, 1980; Данилкин, 1999).

Подвид распространен в Южной и Западной Сибири до Байкала. Вне России его ареал охватывает Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Северную Монголию. В пределах своего ареала встречается только в горных местообитаниях (Данилкин, 1999). Ранее выделяли две формы марала – алтайский *C.c. sibiricus* и семиреченский *C.c. songaricus* (Гептнер и др., 1961), однако было показано и морфологически (Соколов, 1959) и генетически (Ludt et al., 2004; Lorenzini, Garofalo, 2015), что различия между ними незначительны, и их следует рассматривать как один подвид.

Ареал марала начал сокращаться позже, чем ареал европейского благородного оленя, благодаря более медленному освоению сибирских земель. Но к началу XX в. из-за неконтролируемой охоты марал сохранился только в труднодоступных горно-таежных местообитаниях, основные популяции сосредоточены на Алтае, в Саянах и Предбайкалье (Федосенко, 1980; Данилкин, 1999). Марал обладает ценными трофейными качествами – крупными размерами, массивными рогами, поэтому его активно используют для «улучшения» местных популяций благородного оленя. Кроме того, высоко ценятся молодые рога – панты, для получения которых оленей специально разводят в пантовых хозяйствах (Луницын, Борисов, 2012). В СССР с 1937 по 1970 г. было расселено около 900 особей (в основном, алтайского происхождения). Марала выпускали в Калужской, Московской, Ярославской, Тверской, Свердловской областях, Башкирии (для восстановления ареала марала на Урале), Украине (Киевская и Херсонская области), несколько особей было выпущено в Казахстане (Заилийский и Таласский Алатау), в Латвии и Эстонии (Павлов и др., 1974). Маралы далеко расходятся от места выпуска, что также способствует последующей гибридизации с местными популяциями благородного оленя (Данилкин, 1999). В ряде локалитетов маралы не прижились, в некоторых – создали устойчивые популяции. В Башкирском заповеднике маралы были акклиматизированы успешно: в 1941 году была завезена партия из 66 животных, которая прижилась и разрослась, дав начало крупной популяции (Павлов и др., 1974). В 90-е гг. ее ареал резко сократился до нескольких мелких разрозненных очагов, однако несколько лет назад началась новая программа по восстановлению численности марала в Башкирском заповеднике, для чего было завезено несколько голов с Алтая для содержания в вольерном комплексе и последующих выпусков в природу. На данный момент численность марала на территории заповедника составляет около 150 особей при положительной динамике роста (данные с официального сайта ГПЗ «Башкирский»). Выпуск в Свердловской области стал неудачным, все звери погибли (Павлов и

др., 1974). В ряде хозяйств центральных областей (Калужской, Московской, Ярославской, Тверской) результаты акклиматизации марала не были проконтролированы, или же выпуски были неуспешны. Однако в Тверской области в Завидовском хозяйстве маралы прижились после нескольких выпусков (1937, 1949, 1954, 1965, 1970 гг.), в результате роста численности олени стали встречаться далеко за пределами хозяйства (Павлов и др., 1974). Прижились олени и в Ярославской области (по данным Павлова с соавторами на 1974 г.). Попытки акклиматизировать марала в Московской области оказались не такими успешными, выпущенные группировки постепенно вымерли, о судьбе некоторых нет данных. Также нет данных о результатах выпусков марала на Украине, хотя Кузнецова с соавторами (2007) обнаружила гаплотипы алтайского марала в выборке из Украины, то есть по крайней мере некоторые выпуски оказались успешными. В настоящее время марала активно разводят в различных регионах России в охотничьих и пантовых хозяйствах (Луницын, Борисов, 2012). Начиная с 90-х гг., нет организованного учета транслокаций благородного оленя по территории страны, так что точных данных о количестве и локализации таких перемещений нет. Даже если хозяйство огорожено, маралы часто сбегают из вольер, и их дальнейшая судьба неизвестна.

Отдельного упоминания заслуживает так называемый асканийский степной марал, гибрид, выведенный в начале прошлого века в заповеднике «Аскания-Нова». Для его создания использовали среднеевропейского, кавказского, крымского благородных оленей, марала, изюбря и американских вапити (Павлов и др., 1974; Данилкин, 1999). Целью было вывести крупных оленей с ветвистыми рогами, приспособленных к обитанию в степных условиях. Фенотипически асканийский гибрид близок к маралу, но неприхотлив к пище и легко переносит недостаток пресной воды. Асканийского степного марала выпускали на Украине, в Харьковской и Херсонской (о. Бирючий) областях, начиная с 1928 г. Были выпуски в Молдову, Грузию, Казахстан. В пределах территории России асканийских гибридов выпускали в Хоперском и Мордовском заповедниках (Воронежская область) и в Тверской области (Павлов и др., 1974). Оленей из «Аскании-Нова» завозили в Абхазию, однако нет сведений о результатах этого выпуска. В Хоперском заповеднике асканийских гибридов выпустили небольшой группой (6 особей) в 1936 г., но уже в 1940 г. 5 выживших особей были переданы в Мордовский заповедник. Здесь уже обитали выпущенные в 1937 году 4 особи, которые и положили начало популяции асканийского степного марала в Мордовии (Павлов и др., 1974). В результате, асканийский марал сохранился только в пределах Мордовского заповедника, так как за его границами становился легкой добычей браконьеров и страдал от недостатка подкормки (Павлов и др., 1974). На начало 80-х гг. после регуляции численности популяция насчитывала всего 20-30 особей (Данилкин, 1999). Попытки по расселению асканийского оленя в Тверской области оказались успешными: олени из Безбородовского госохотхозяйства расселились сначала по территории соседнего

Завидовского заповедно-охотничьего хозяйства (сейчас – Завидовский заповедник), а потом стали регулярно выходить за их территорию (Павлов и др., 1974).

Изюбрь *C.с. xanthopygus*

Длина тела самцов составляет 220-230 см, вес до 340 кг. Летняя окраска красновато-рыжая, ноги без потемнений. Часто бывает темный ремень по спине, зеркало рыжее с черной каймой снизу. Рога более тонкие и меньших размеров, чем у марала, в строении присутствуют примитивные черты (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999).

На территории России подвид населяет Забайкалье и Дальний Восток. Вне России встречается в Северном Китае (Данилкин, 1999). Обладающий примитивным строением, некрупными (относительно марала) ростом и рогами, изюбрь не имеет столь высокого хозяйственного значения, как марал, и не представлял интереса как объект реакклиматизации. К 20-м годам прошлого века изюбрь стал редким из-за неумеренной охоты, однако постепенно, к 50-м годам XX в., его численность была восстановлена (Павлов и др., 1974). Изюбрь держится лесных местообитаний, избегая населенных пунктов, крупных магистралей и многоснежных районов (Павлов и др., 1974; Данилкин, 1999). Изюбрия искусственно расселяли только в пределах Дальневосточного федерального округа, исключением стал выпуск нескольких изюбрей из зоопарка в Одесскую область. Изюбрия пытались акклиматизировать на Сахалине, но выпуски были неудачными, звери погибали от суровых условий. Выпуск в Одесской области (1967 г.), напротив, оказался удачным, – в 1971 г. там было учтено 20 голов (Павлов и др., 1974), однако нам не удалось найти данных о современном состоянии популяции.

Марал и изюбрь морфологически похожи, четкая дифференциация по морфометрическим параметрам не выражена (Данилкин, 1999). Кроме того, эти подвиды генетически довольно близки друг другу (Кузнецова и др., 2012) и легко образуют гибридные популяции на границах ареалов. В Предбайкалье, Забайкалье и Якутии встречаются особи с промежуточными морфологическими признаками, что свидетельствует об их смешанном происхождении (Данилкин, 1999; Степанова, Аргунов, 2016а). При выраженной клинальности признаков и непрерывности ареалов выявить точную границу распространения двух подвидов невозможно без использования молекулярно-генетических методов. Разные авторы по-разному определяли границу распространения подвидов, основываясь на морфологических признаках: или в Забайкалье и Якутии (Флеров, 1952; Гептнер и др., 1961; Егоров, 1965), или в Предбайкалье (Свиридов, 1978; Устинов, 1988). Генетический анализ с целью определить границы распространения подвидов до сих пор не был проведен. Кузнецова с соавторами (2012) предположили, что граница между подвидами расположена в Предбайкалье, однако анализ был

выполнен только на мтДНК гене цитохроме *b*, который не позволяет оценить вклад самцов, что является важным аспектом в определении границ потенциально гибридной зоны.

Особенности звукопродукции благородного оленя

Акустические коммуникации млекопитающих играют большую роль во взаимодействиях между кон- и гетероспецификами, неся информацию, заключенную в определенных акустических «ключках» (Никольский, 1984). Звук зарождается в источнике (верхняя гортань, или ларинкс, у млекопитающих) за счет колебания голосовых связок и проходит по вокальному тракту, который представляет собой акустический фильтр, перераспределяющий звуковую энергию между частотами (усиливающий одни и ослабляющий другие) (Fant, 1960; Taylor, Reby, 2010). Частота колебаний голосовых связок соответствует основной частоте звука. На спектрограмме (зависимости частоты от времени, построенной с помощью преобразования Фурье) она выглядит как нижняя полоска частотного спектра, над которой расположены кратные ей гармонические частоты (или гармоники) (Кленова, Володин, 2021). Помимо обычных фонаций, выделяют некоторые «нелинейные» вокальные феномены, связанные с рассинхронизацией или нарушением сцепления в работе голосовых связок (Wilden et al., 1998; Володин и др., 2005). К ним относится детерминированный хаос (вызванный рассинхронизацией в работе сцепленных голосовых связок), бифонации (наличие второй основной частоты) и субгармоники (колебания двух голосовых связок синхронны, но их периодичность разная) (Wilden et al., 1998; Володин и др., 2005). Нелинейные феномены в вокализациях можно отнести к маркерам дискомфорта или стресса, что показано для собак *Canis lupus* (Riede et al., 2001), домашних кошек *Felis catus* (Riede, Stolle-Malorny, 1999) и большой панды *Ailuropoda melanoleuca* (Stoeger et al., 2012), или как фактор, повышающий индивидуальность звуков, например, у красных волков *Cuon alpinus* (Volodina et al., 2006) или императорских пингвинов *Aptenodytes forsteri* (Aubin et al., 2000). Помимо этого, у высоких и низких частот различается направленность и дальность распространения: низкие частоты расходятся дальше, а высокие – более направленно (Никольский, 1984; Miller, 2002). Поэтому некоторые млекопитающие со сложным социальным поведением (например, коллективной охотой) используют бифонации, то есть сочетание в вокализации низко- и высокочастотной составляющей, для оценки дистанции и направлении движения до соседа, например, косатки *Orcinus orca* (Miller, 2002) и красные волки (Volodin et al., 2006). Две основные частоты взаимодействуют, образуя комбинаторные частоты (Wilden et al., 1998; Volodin, Volodina, 2002).

Субгармоники так же, как и бифонации, способствуют повышению индивидуальности в вокализациях: так, субгармоники в криках пятнистых гиен *Crocuta crocuta* помогают им узнавать

друг друга по голосу (Peters et al., 2004). Детерминированный хаос часто встречается в звуках, чья функция – оказать прямой эффект на получателя (напугать или привлечь внимание). Это интенсивные отрывистые звуки с шумовым заполнением, или имеющие эффект акустического испуга (в случае оборонительного поведения), или активно привлекающие внимание (часто такие звуки используют детеныши в адрес своих родителей) (Owren, Rendall, 2001; Rendall et al., 2009). Для многих Cervidae показано наличие подобных криков тревоги – лая, действительно напоминающего собачий, он может быть как тональным, так и содержать детерминированный хаос. Лай описан для европейской косули *Capreolus capreolus* (Reby et al., 1999), пятнистого оленя (Minami, Kawamichi, 1992; Long et al., 1998), благородного оленя (Struhsaker, 1967; Переладова, Око, 1981; Volodin et al., 2013a), замбара *Rusa unicolor* и мунджака *Muntiacus vaginalis* (Володин и др., 2017).

На основании современных представлений о звукопродукции (теория «источника – фильтра»), длина вокального тракта не влияет на параметры основной частоты (Fant, 1960; Taylor, Reby, 2010). Однако именно в вокальном тракте происходит фильтрация и усиление резонансных (формантных) частот за счет ослабления антирезонансных частот (Fant, 1960; Taylor, Reby, 2010). Формантные частоты хорошо заметны в шумовых или низкочастотных (где гармоники расположены близко друг к другу) криках (Reby, McComb, 2003). Изменяя длину вокального тракта, можно управлять формантными частотами. Так как увеличение длины вокального тракта ограничено физическими размерами тела, форманты можно считать честным ключом к размеру животного (Fitch, Reby, 2001; Reby, McComb, 2003). Ранее считалось, что таким ключом является основная частота (Morton, 1977), однако это предположение не подтвердилось на внутривидовом уровне (McComb, 1991; Masataka, 1994; Reby, McComb, 2003). Одним из способов увеличить длину вокального тракта является опускание гортани. Благородный олень относится к небольшой группе млекопитающих, которые могут в процессе вокализаций оттягивать гортань до грудины (Fitch, Reby, 2001; Reby et al., 2016). Гонные крики самцов как европейского, так и восточного благородного оленя издаются при максимально опущенной гортани и максимально удлиненном вокальном тракте (Frey et al., 2012; Frey, Riede, 2013). Показано, что самки европейского благородного оленя предпочитают крики самцов с более низкими формантами (Charlton et al., 2007). Кроме того, опускание гортани может способствовать продуцированию более громких звуков у млекопитающих (Fitch, 2000).

Европейский и восточный благородные олени, имея сходную относительную длину вокального тракта (Frey, Riede, 2013), издают гонные крики очень разной основной частоты – у европейского благородного оленя от 40 Гц у *C.e. corsicanus* (Kidjo et al., 2008) до 216 Гц у *C.e. hispanicus* (Volodin et al., 2015), у восточного благородного оленя от 660 Гц у *C.c. xanthopygus* (Володин и др., 2015) до 2080 Гц у *C.c. nelsoni* (Feighny et al., 2006) и до 2800 Гц у вапити

неустановленного подвида (Reby et al., 2016). Причины столь высокой акустической изменчивости до сих пор неизвестны. Скорее всего, она кроется в истории формирования видового комплекса: наличии двух основных частот у предковой формы (близкой к *C. hanglu*), утрате высокой основной частоты у *C. elaphus* и низкой – у *C. canadensis* (Никольский и др., 1979; Frey, Riede, 2013). При этом низкая основная частота иногда сохраняется в гонных криках восточного благородного оленя (Feighny et al., 2006; Reby et al., 2016).

Механизмы звукопродукции у европейского и восточного благородных оленей различны. Размеры гортани у самцов европейского благородного оленя больше, чем у самок, что позволяет им издавать звуки с более низкой основной частотой, в то время как у восточного благородного оленя половой диморфизм в размерах ларинкса не выражен (Frey, Riede, 2013). Европейский благородный олень оттягивает гортань до грудины, восточный благородный олень – только на половину этого расстояния (Frey, Riede, 2013). При этом, восточный благородный олень напрягает мускулатуру гортани, что приводит к напряжению голосовых связок и их более короткой эффективной длине. Европейский благородный олень сохраняет голосовые связки в более расслабленном и удлинённом состоянии (Frey, Riede, 2013). Судя по всему, ширина вокального тракта в процессе звукопродукции больше у европейского благородного оленя, чем у восточного (Frey, Riede, 2013). За счет этого происходит оптимальное сохранение энергии звука для каждого из типов вокализаций, низкой у европейского благородного оленя и высокой у восточного европейского оленя (Titze, Riede, 2010; Frey, Riede, 2013).

Акустические параметры вокализаций разных форм *C. elaphus s.l.*

Европейский благородный олень издает серии низкочастотных гонных ревов (бутов) (Никольский и др., 1979). Главный рев в буге определяется как самый длинный (Reby, McComb, 2003; Frey et al., 2012). При этом ревы обладают высокой индивидуальной изменчивостью: 51% правильных причислений у оленей Мезолы *C.e. italicus* (Della Libera et al., 2015), 62% у испанского оленя *C.e. hispanicus* (Passilongo et al., 2013), 70% у шотландского оленя *C.e. scoticus* (Reby, McComb, 2003), 79% у корсиканского оленя *C.e. corsicanus* (Kidjo et al., 2008), 72% у интродуцированных в итальянские Альпы *C.e. hippelaphus* (Vocci et al., 2013). Основной вклад в индивидуальность, судя по всему, принадлежит формантным частотам (Kidjo et al., 2008).

Количество ревов в буге может составлять от 1 до 22 и варьирует у разных подвигов. Параметры основной чистоты и длительности также подвидоспецифичны. Ниже всех ревут островные формы, обладающие самыми мелкими размерами: так, средняя основная частота корсиканского благородного оленя *C.e. corsicanus* (митохондриальная линия В) составляет 40.1 ± 3.2 Гц при длительности 1.8 ± 0.3 с. Минимальная основная частота составляет 32.1 ± 2.7 Гц,

максимальная – 52.0 ± 8.3 Гц. Количество ревов в буге в среднем равно 2.6 ± 2.2 (разброс от 1 до 22) (Kidjo et al., 2008).

Благородные олени митохондриальной линии А имеют более высокие значения основной частоты: так, шотландский олень *C.e. scoticus* имеет среднюю основную частоту 106.9 ± 25.9 Гц, минимальную 61.7 ± 15 Гц, максимальную 136.8 ± 34.8 Гц при средней длительности рева 1.9 ± 0.5 с (Reby, McComb, 2003). Однако, данные были собраны на острове Рам, куда завозили благородных оленей из Великобритании и материковой Европы, и где зафиксированы гаплотипы, близкие корсиканскому оленю, поэтому подвидовая принадлежность популяции находится под сомнением (Nussey et al., 2006). Акустический анализ гонных вокализаций *C.e. scoticus* из ирландской популяции графства Керри показал более высокие значения основной частоты: средняя основная частота равна 174 Гц, минимальная 133 Гц, максимальная 210 Гц, средняя длительность рева составляет 2.3 с (Long et al., 1998). Получается, что благородные олени с острова Рам издают гонные ревы, имеющие более низкую основную частоту, чем у *C.e. scoticus*, и более высокую, чем у *C.e. corsicanus*, что отражает их смешанное происхождение.

Основная частота в гонных ревах испанского благородного оленя *C.e. hispanicus*, также принадлежащего к линии А, составляет 186.0 ± 27.0 Гц при средней длительности рева 1.96 ± 0.49 Гц (Frey et al., 2012). Минимальная основная частота составляет 106.7 ± 17.1 Гц, максимальная – 222.7 ± 34.5 Гц. Количество ревов в буге составляет от 1 до 12 (Frey et al., 2012; Passilongo et al., 2013) и в среднем равно 2.11 ± 1.71 (Frey et al., 2012) или 3.1 рева на буг (Passilongo et al., 2013). Доля одиночных ревов составляет 34.4% (Frey et al., 2012) или более чем 40% (Passilongo et al., 2013). Всего 10.9% гонных ревов содержат детерминированный хаос (Frey et al., 2012). Ревы с хаосом обладают большей длительностью (2.12 ± 0.49 с по данным Frey et al., 2012; 2.11 ± 0.14 с по данным Passilongo et al., 2013), чем тональные (1.88 ± 0.50 с по данным Frey et al., 2012; 1.83 ± 0.12 с по данным Passilongo et al., 2013) и обладают более высокой максимальной основной частотой (235.7 ± 28.7 Гц по данным Frey et al., 2012; 220.3 ± 10.8 по данным Passilongo et al., 2013), чем тональные (222.7 ± 34.5 Гц по данным Frey et al., 2012; 207.2 ± 9.0 по данным Passilongo et al., 2013). Ревы оленей с фермы (средняя основная частота 215.7 ± 27.3 Гц) достоверно выше ревов диких оленей (средняя основная частота 189.2 ± 25.8 Гц) (Volodin et al., 2015). Авторы связывают это с лучшими условиями на ферме и стремлении испанского оленя поднимать, а не опускать основную частоту гонных ревов, или же с большим уровнем беспокойства от людей в неволе.

Интродуцированная в итальянских Альпах популяция благородного оленя, номинально относящаяся к *C.e. hippelaphus*, принадлежит к митохондриальной линии А и имеет австрийское происхождение (Apollonio et al., 2010; Lorenzini, Garofalo, 2015). Максимальная основная частота

гонных вокализаций в среднем равна 273.57 Гц, минимальная – 149.55 Гц, средняя длительность рева составляла всего 1.18 с (Vocci et al., 2013).

Данных по акустике благородных оленей митохондриальной линии С не так много. Описаны гонные вокализации интродуцированных в Аргентине оленей австро-венгерского происхождения (Hurtado et al., 2012). Средняя основная частота составляет 131.7 Гц, шумовые крики короче тональных (0.65 ± 0.07 с против 1.43 ± 0.19 с) (Hurtado et al., 2012). Однако генетически эта популяция не была изучена, так что ее принадлежность к линии С не подтверждена.

Гонные вокализации изучены для паннонского оленя *C.e. pannoniensis*. Это крупный (до 454 кг) олень, имеющий в своем строении черты, сближающие его с восточным благородным оленем (Vanwell, 1998a,b; 2002). Как и кавказского благородного оленя, его относят к маралоидам (Vanwell, 1998a,b). Его ареал приурочен к карпатскому региону, охватывая южные районы Венгрии, северную часть Хорватии, Югославию и Сербию к югу от Дуная и северную часть Болгарии (Vanwell, 1998a). Морфологически он резко отличается от обитающего в северных районах Венгрии *C.e. hippelaphus* (Vanwell, 1998a,b; 2002). Акустические параметры его гонных криков также отличаются от других европейских популяций (Volodin et al., 2019). Буты состоят из 1 – 15 ревов (в среднем 3.18 ± 2.17). Доля одиночных ревов составляет 24.37%. Максимальная основная частота равна 168.3 ± 60.5 Гц. Длительность главных ревов небольшая и в среднем составляет 1.13 ± 0.50 с (Volodin et al., 2019). В отличие от испанских оленей, у паннонских оленей тональные ревы длиннее, чем шумовые (1.27 ± 0.55 с против 0.87 ± 0.25 с) и имеют более высокую основную частоту (179 ± 61 Гц против 147 ± 54 Гц) (Volodin et al., 2019). По своим акустическим характеристикам паннонские олени оказались близки к оленям из Аргентины (см. абзац выше), имеющих частично венгерское происхождение, что может говорить о том, что паннонские олени были использованы для акклиматизации в Аргентине (Volodin et al., 2019).

Олень Мезолы *C.e. italicus*, образующий митохондриальную линию D, является реликтовой формой, населяющей материковую Италию (Zachos et al., 2014; Doan et al., 2017). Он издает гонные ревы со средней основной частотой 78.64 ± 13.89 Гц, максимальной основной частотой 91.08 ± 16.68 Гц и минимальной основной частотой 59.83 ± 17.83 Гц. Длительность гонных ревов в среднем составляет 1.47 ± 0.46 с (Della Libera et al., 2015). То есть основная частота в ревах оленя Мезолы в 2 раза выше, чем в ревах корсиканского оленя (линия В), но гораздо ниже, чем в ревах других европейских благородных оленей (линии А и С), в том числе, интродуцированных в Италию (Della Libera et al., 2015).

Европейский благородный олень, обитающий в России, почти не изучен в акустическом плане. Описание гонных ревов кавказского оленя встречается в работах А. А. Никольского (Никольский и др., 1979; Никольский, 1984). По этим данным, число ревов в буре составляет от

1 до 12, чаще 2 – 5. Доля одиночных ревов составляет 13 %. Длительность ревов варьирует от 0,23 до 4,80 с, 65% ревов имеют длительность 1 с (Никольский и др., 1979). Доминантная (обладающая наибольшей энергией в спектре) частота занимает диапазон от 300 до 500 Гц, кроме того, присутствует второй, менее выраженный пик, в диапазоне частот 1400 – 1600 Гц (Никольский и др., 1979). Однако, доминантная частота не является синонимом основной частоты, так что сравнить эти данные с данными по другим подвидам нельзя. Для кавказского оленя описаны общие закономерности пространственно-временной динамики гона (Переладова, 1981). Акустические параметры ревов воронежского оленя не описаны.

Акустика гонных криков центральноазиатского благородного оленя на данный момент практически не изучена. Известно, что они издают крики с двумя основными частотами – высокой и низкой (Никольский, 1975, Никольский и др., 1979). Описание гонных вокализаций приведено для бухарского оленя *C.e. bactrianus*. Крики в основном одиночные (76%), самая длинная серия состоит из 7 криков. Длительность выше, чем у европейского благородного оленя: 54% гонных криков имеют длительность 1 – 2 с (разброс от 0,30 до 3,10 с). Распределение доминантных частот в спектре свидетельствует о наличии двух независимых акустических источников (Никольский, 1975, Никольский и др., 1979). В криках бухарского оленя, как и в криках восточных подвигов, выражена частотная модуляция, часто присутствуют седлообразные крики с понижением основной частоты в середине звука (Никольский и др., 1979). Доминантные частоты имеют три пика: основной пик на частоте 700 – 900 Гц, низкочастотный пик на частоте 400 Гц и высокочастотный пик на частоте 1200 – 1600 Гц (Никольский и др., 1979). На основании сходства акустических признаков (выраженная частотная модуляция, большая длительность, в подавляющем случае одиночные крики) А.А. Никольский с соавторами (1979) относил бухарского оленя к восточной линии, что впоследствии не подтвердилось генетическими данными (Lorenzini, Garofalo, 2015; Meiri et al., 2018; Doan et al., 2018, 2021; Mackiewicz et al., 2022).

Восточный благородный олень издает длинные одиночные гонные крики с высокой основной частотой, иногда сопровождаемые серией коротких докриков (Struhsaker, 1967; Никольский и др., 1979). Часто в криках присутствует вторая низкая основная частота, по своим значениям (145 Гц у американских вапити) сравнимая с основной частотой европейского благородного оленя (Reby et al., 2016). Крики характеризуются наличием ярко выраженной частотной модуляции (Никольский и др., 1979). Характерный гонный крик восточного благородного оленя имеет постепенное повышение, выход на пролонгированное плато и

понижение в конце звука (Struhsaker, 1967; Никольский и др., 1979; Volodin et al., 2013a). Иногда в середине звука присутствует седлообразное понижение (Никольский и др., 1979).

Гонные вокализации восточного благородного оленя изучены достаточно слабо. Для американских вапити акустические параметры часто приведены без учета их подвидовой принадлежности. По данным Reby с соавторами (2016) средняя длительность гонного крика составляет 2.8 ± 0.5 с, средняя основная частота равна 1426.4 ± 558.9 Гц (при разбросе от 145 до 4187 Гц), максимальная основная частота в среднем равна 2824 ± 318 Гц, минимальная основная частота в среднем равна 305 ± 80 Гц. Данные в этом исследовании были собраны у четырех самцов с фермы в Новой Зеландии, один из которых является гибридом вапити ($> 90\%$) и европейского благородного оленя, еще у одного неизвестна подвидовая принадлежность, и двое принадлежат подвиду *C. c. manitobensis*, в анализ были включены всего 42 гонных крика. Для *C. c. nelsoni* средняя длительность гонного крика составляет 2.37 с, максимальная основная частота плато равна 2.08 кГц при разбросе от 1.65 до 2.55 кГц (Feighny et al., 2006). При этом выборка также была небольшой – 19 главных гонных криков от 10 самцов. Данные по длительности гонных криков согласуются с данными Struhsaker (1968), который описал разброс длительности от 2.50 до 2.85 с и отметил типичное наличие коротких докриков в буге (их длительность варьирует от 0.05 до 0.25 с). Для американских вапити было описано присутствие в гонных криках второй низкой основной частоты со средним значением 145 ± 15 Гц при разбросе от 76 до 250 Гц (Reby et al., 2016). Минимальная вторая основная частота имеет среднее значение 107 ± 12 Гц, максимальная – 193 ± 27 Гц (Reby et al., 2016).

Данных по акустике гонных вокализаций марала немного. Известно, что они издают одиночные (79% у алтайского марала) крики или серии, состоящие из главного крика и нескольких (1 – 6) коротких докриков (Никольский и др., 1979). Марал издает гонные крики с более низкой основной частотой, чем американские вапити: минимальная основная частота в среднем равна 0.29 ± 0.05 кГц (Volodin et al., 2013a, 2016a), максимальная основная частота в среднем равна 1.23 ± 0.21 кГц (Volodin et al., 2013a, 2016a) и может достигать 1.50 кГц (Никольский и др., 1979; Никольский, 2011). При этом их длительность больше и в среднем равна 3.07 ± 0.52 с (Volodin et al., 2013a). Обычно длительность крика составляет более 2 – 3 с (Никольский и др., 1979). Подробного описания структуры гонных криков самцов марала до сих пор не проводили.

Изюбрь является скрытным и малоизученным подвидом, так что данных по его акустике еще меньше, чем по акустике марала: на данный момент известна только одна статья, посвященная, в первую очередь, динамике гона, в которой содержится описание некоторых акустических параметров гонных криков (Володин и др., 2015). Изюбрь так же издает в основном одиночные крики, иногда сопровождаемые несколькими короткими докриками. Основная

частота этих криков ниже, чем у марала (максимальная основная частота в среднем составляет 0.66 ± 0.15 кГц, минимальная – 0.19 ± 0.05 кГц), а длительность больше (в среднем, 3.41 ± 0.65 с) (Володин и др., 2015).

Гибридизация благородного и пятнистого оленей

Пятнистый олень *C. nippon*, изначально занимающий небольшой ареал на юго-востоке Азии, в результате антропогенного воздействия был интродуцирован во многие страны Европы и Америки (Bartos, 2009). При этом его естественный ареал был сокращен и сейчас носит очаговый характер (Данилкин, 1999). На основании морфологических признаков изначально выделяли 13 подвидов пятнистого оленя, 6 из которых были найдены в Японии (*C. n. yesoensis*, *C. n. centralis*, *C. n. nippon*, *C. n. mageshimae*, *C. n. yakushimae*, *C. n. keramae*), а 7 на материковой части ареала (*C.n. sichuanicus*, *C.n. kopschi*, *C.n. hortulorum* – встречающиеся в дикой природе, а также уничтоженные в дикой природе *C.n. pseudaxis* из Вьетнама и *C.n. taiouanus* с Тайваня, однако в 1986 году началась программа по восстановлению природной популяции *C.n. taiouanus*) (Krojerova-Prokešova et al., 2013).

На территории России обитает уссурийский пятнистый олень (*C.n. hortulorum*), который иногда встречается в западной литературе под названием *C.n. dubowskii*. Его естественный ареал включает юг Приморского края, Северо-Восточный Китай и Корею. Также он акклиматизирован в европейской части России и во многих странах Европы (Данилкин, 1999; Krojerova-Prokešova et al., 2013). Внутри подвида различают две группировки, представленные аборигенными (исконно дикими) и парковыми (реинтродуцированными в Приморье из совхозов в XX в.) особями (Данилкин, 1999; Aramilev, 2009). К концу XX в. дикий уссурийский пятнистый олень сохранился только в Лазовском заповеднике, на острове Аскольд, на южном склоне Партизанского хребта, в истоках р. Партизанская и южнее бухты Ольги (Барышников, Тихонов, 2009). В других районах Приморья обитают интродуцированные парковые олени (юго-восточные склоны Сихотэ-Алиня, Ханкайский и Хасанский районы) (Барышников, Тихонов, 2009). Восстановление естественного ареала происходило и за счет аборигенных, и за счет парковых животных, также, как и расселение в европейскую часть России и Европы (Данилкин, 1999; Aramilev, 2009). Уссурийского пятнистого оленя расселяли в Чехии, Ирландии, Дании, Новой Зеландии и других странах, однако часто в местах интродукций происходило смешение с японскими подвидами, которых также активно использовали при расселении (Perez-Espona et al., 2009; Krojerova-Prokešova et al., 2013). В пределах России пятнистого оленя интродуцировали в европейской части (от Ленинградской области на севере до Ростовской на юге, в Хоперском заповеднике обитает крупное стадо до 150 голов), на Урале (Свердловская область) и на Алтае

(Соколов, 1959; Барышников, Тихонов, 2009). Также пятнистых оленей завозили на Северный Кавказ (Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария, Дагестан) и в Закавказье (Гирканский заповедник в Азербайджане и Дилижанский заповедник в Армении) (Барышников, Тихонов, 2009).

Актуальным долгое время считался вопрос возможной гибридизации уссурийского пятнистого оленя и изюбря *C. c. xanthopygus*, а также высказывались предположения о гибридном происхождении уссурийского пятнистого оленя, но на данный момент установлено, что массовой гибридизации в местах перекрывания естественных ареалов нет (Aramilev, 2009). Существуют сведения о редких гибридизациях, при которых потомство наследует фенотип либо пятнистого оленя, либо изюбря, без присутствия выраженных переходных черт (Aramilev, 2009). Таким образом, в пределах естественных ареалов существуют какие-то механизмы, сдерживающие межвидовую гибридизацию. Наиболее очевидным различием кажется разница в размерах, которая не размывается вследствие гибридизации из-за наследования фенотипа отца или матери.

В то же время, для более мелкого европейского благородного оленя картина совершенно иная. Известно, что в местах интродукций пятнистые олени свободно скрещиваются с местным европейским благородным оленем, создавая гибридные популяции (Harrington, 1973; Abernethy, 1994; Goodman et al., 1999; Diaz et al., 2006; McDevitt et al., 2009; Senn, Pemberton, 2009; Senn et al., 2010a,b; Smith et al., 2018; Štohllová Putnová et al., 2021; McFarlane et al., 2020; McFarlane, Pemberton, 2021). При этом гибриды европейского благородного и пятнистого оленя фертильны, несмотря на разный набор хромосом (для благородного оленя $2N = 68$; для пятнистого $2N = 64$, Herzog, Harrington, 1991). Это постепенно ведет к размытию видовых границ в зонах симпатрии (Senn, Pemberton, 2009). В основном, гибриды несут мтДНК европейского благородного оленя, что говорит о преимущественной гибридизации между самками благородного и самцами пятнистого оленей (Goodman et al., 1999; Senn, Pemberton, 2009; Senn et al., 2010b; Smith et al., 2018). Гибриды несут промежуточные морфологические и акустические черты, что способствует дальнейшей гибридизации (Senn et al., 2010a; Long et al., 1998; Wyman et al., 2016). Однако внешне гибриды все равно выглядят очень похожими либо на пятнистых, либо на европейских благородных оленей, и оценить наличие гибридов «на глаз» очень сложно (Goodman et al., 1999; Senn et al., 2010b). Гибридные зоны не имеют четких границ, непостоянны и постепенно расширяются из-за активного расселения пятнистого оленя и его гибридов (Abernethy, 1994; Perez-Espona et al., 2009). Например, в Ирландии наблюдения за тремя основными популяциями показали, что они ежегодно расширяют свою территорию на 4.6% (Perez-Espona et al., 2009). Первичная гибридизация может происходить за счет расселения самцов пятнистого оленя в поисках свободной территории. Оказавшись вдали от конспецификов, они находят поблизости только самок европейского благородного оленя, что и провоцирует гибридные скрещивания

(Perez-Espona et al., 2009; Senn, Pemberton, 2009; Senn et al., 2010b). Репродуктивный успех более мелкого пятнистого оленя можно связать с его высокой агрессивностью и ярко выраженной территориальностью (Miura, 1984).

Идентификация гибридов морфометрическими методами затруднена из-за невозможности исключить следы гибридизации при работе с современными образцами. Генетические методы более точные, но существует проблема, как отличить гибридные аллели от следов анцестрального полиморфизма (Perez-Espona et al., 2009). Во многих исследованиях было отмечено низкое аллельное разнообразие интродуцированного пятнистого оленя по сравнению с благородным, что может быть связано с эффектом основателя (Abernethy, 1994; Senn, Pemberton, 2009; Senn et al., 2010b; Štöhllová Putnová et al., 2021).

Лучше всего гибридизация благородного и пятнистого оленя изучена на Британских островах, где она более выражена вследствие ограниченной территории (Abernethy, 1994; Goodman et al., 1999; Perez-Espona et al., 2009; McDevitt et al., 2009; Senn, Pemberton, 2009; Senn et al., 2010a,b; Smith et al., 2018; McFarlane et al., 2020; McFarlane, Pemberton, 2021). Пятнистый олень был впервые завезен на Британские острова в 1860 г., и уже в конце XIX века были зафиксированы первые случаи гибридизации (Perez-Espona et al., 2009). Однако, несмотря на быстрые темпы расселения пятнистого оленя, первичная гибридизация, судя по всему, происходит не так часто: один раз в 500 или 1000 скрещиваний в зоне симпатрии, то есть гибриды первого поколения относительно редки (Goodman et al., 1999). Однако, как уже было сказано выше, постепенное размытие фенотипических различий приводит к увеличению темпов последующей гибридизации (Senn et al., 2010a). В целом, количество гибридов для большинства популяций Британских островов не очень велико (в среднем, 6.9% в Шотландии, 9.4% в Ирландии), хотя в некоторых локалитетах может достигать 40% за короткий срок в несколько десятилетий (Goodman et al., 1999; Senn, Pemberton, 2009). Интересно, что при интрогрессии американских вапити и пятнистых оленей в Шотландию и материковую Англию последние оказывают гораздо большее влияние на нативную популяцию европейского благородного оленя, тогда как случаи гибридизации с вапити редки (Smith et al., 2018).

Помимо Британии, пятнистый олень широко распространен на территории Чехии, куда он был завезен впервые в конце XIX в. Анализ зон симпатрии показал средний уровень гибридизации в 10.6% (Štöhllová Putnová et al., 2021). По всей видимости, быстрое распространение пятнистого оленя (что было отмечено в Чехии) способствует повышению уровня гибридизации. Также гибридные зоны были описаны в Германии (Herzog, Gehle, 2016), Польше (Biedrzycka et al., 2012), России (Калининград, из выборки в 18 оленей 3 были гибридами, Biedrzycka et al., 2012) и Литве (Ražanskė et al., 2017).

Высокая вариативность акустических параметров гонных вокализаций благородного оленя наталкивает на мысль об их возможной роли в распознавании самками самцов своего вида. Различия в вокализациях могли бы стать одним из биологических барьеров, препятствующих смешению популяций разных видов. В то время как европейские благородные олени издают серии низкочастотных ревов (в среднем диапазоне 40 – 216 Гц, см. выше), пятнистые олени издают одиночные крики, состоящие из высокочастотной (1976 ± 843 Гц) и низкочастотной (655 ± 464 Гц) частей (Приложение 1; Yen et al., 2013). Проигрывание криков самцов пятнистого и европейского благородного оленей самкам европейского благородного оленя в эструсе показало, что самки проявляют больший интерес к крикам конспецификов (Wyman et al., 2011). Однако 2 из 20 самок проявляли больший интерес к крикам пятнистых оленей, что свидетельствует о том, что различия в акустических параметрах гонных криков не являются надежным презиготическим барьером для европейского благородного и пятнистого оленей (Wyman et al., 2011). Выбор гетероспецификов с высокочастотными криками можно объяснить тем фактом, что самки европейского благородного оленя, находясь в эструсе, предпочитают самцов с более высокой основной частотой криков (Reby et al., 2010). Самки пятнистого оленя не продемонстрировали предпочтения крикам кон- или гетероспецификов (Wyman et al., 2014). Любопытно, что самки европейского благородного оленя в эструсе не различали крики самцов своего вида и гибридов, то есть крики гибридов не воспринимаются самками как крики другого вида, что способствует дальнейшему смешению (Wyman et al., 2016). Возможно, это связано с тем, что крики гибридов имеют промежуточные значения акустических параметров. Так, крики гибридов, записанные в Ирландии, совмещали в себе черты криков обоих видов и имели значения основной частоты от 129 до 2053 Гц (Long et al., 1998). Одним из барьеров, препятствующих гибридизации, можно считать разницу в сроках гона у пятнистого и европейского благородного оленя (у пятнистого оленя в Европе он начинается позже, в середине октября, Machacek et al., 2014). Однако при наблюдении за популяциями оленей в Чехии было замечено, что вследствие гибридизации происходит смещение сроков (у европейского благородного оленя гон сдвигается на более поздние сроки, у пятнистого, наоборот, начинается раньше, Machacek et al., 2014). С одной стороны, это является еще одним показателем гибридизации (очень плохо заметным со стороны, так как сроки гона меняются очень медленно, со скоростью 0.62 дня в год), с другой, - фенотипическим признаком, способствующим дальнейшему смешению (Machacek et al., 2014).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Генетический анализ

2.1.2. Митохондриальный анализ

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с использованием набора для полимеразной цепной реакции (ПЦР) 5xMasterMix (Диалат, Москва, Россия) с добавлением полимеразы SmartTAQ (концентрация 2,5 ед./мкл, Диалат). Для амплификации полного гена цитохрома *b* мтДНК (*cyt b*) мы использовали праймеры Cytb-ung-F (прямой) (5'-GAAAAACCATCGTTGT(C/T)ATTCA-3') и Cytb-ung-R (обратный) (5'-TTTTCTGGTTTACAAGACCAGT(G/A)T-3') (Zvychaynaya et al., 2013). Режим амплификации включал первичную денатурацию на 95°C – 3 мин; 35 циклов: 94°C – 20 с, 55°C – 20 с, 72°C – 130 с; и финальную элонгацию на 72°C – 5 мин. Для амплификации гена цитохрома *b* из образцов, содержащих малое количество ДНК или деградированную ДНК, мы использовали 3 пары праймеров на короткие фрагменты гена:

- 1) Glu (прямой) (5'-TGATATGAAAAACCATCGTTG-3') и CB2 (обратный) (5'-CCSTCAGAATGATATTTGTCCTCA-3') для получения коротких фрагментов длиной до 450 п.н. (первая треть гена, Palumbi et al., 2002). Температура отжига X = 50°
- 2) CBsh1-F (прямой) (5'-СТТСТАТТТАСAGТТАТАGССАСAGСА-3') и CBsh1-R (обратный) (5'-GGGAATTGATCGTAGGATTGCG-3') для получения коротких фрагментов длиной до 501 п.н. (вторая треть гена). Температура отжига X = 59°. Праймеры были разработаны в программе Primer3Plus v. 3.3.0 (Untergasser et al., 2012).
- 3) CBsh4-F (прямой) (5'-АССТГААТГАТАСТТССАТТТГСА-3') и CBsh4-R (обратный) (5'-CGATTGTGCTGGTGATTGGT-3') для получения коротких фрагментов длиной до 311 п.н. (третья треть гена). Праймеры были разработаны в программе Primer3Plus v. 3.3.0 (Untergasser et al., 2012). Температура отжига X = 58°

Режим амплификации включал первичную денатурацию на 94°C – 3 мин; 40 циклов: 94°C – 15 с, X°C – 15 с, 72°C – 45 с; и финальную элонгацию на 72°C – 6 мин.

Для получения коротких последовательностей гена цитохрома *b* длиной 417 п.н. мы использовали пару праймеров Glu/CB2.

Для амплификации полной D-петли мтДНК мы использовали праймеры Fdl (прямой) (5'-ССАСТАТСААСАСССААAGСТG-3') и Rdl (обратный) (5'-GCATTTTCAGTGCCTTGCT-3') (Сорокин и др., 2011). Режим амплификации включал первичную денатурацию на 94°C – 3 мин; 30 циклов: 94°C – 30 с, 60°C – 30 с, 72°C – 80 с; и финальную элонгацию на 72°C – 6 мин.

Очистку продукта амплификации проводили методом осаждения раствором 70% этилового спирта с добавлением 3М ацетата натрия. Для образцов, содержащих малое количество ДНК, мы использовали ферментную очистку с помощью ExoSAP-IT® Express PCR Product Cleanup (Termofisher scientific, USA).

ПЦР с терминирующими нуклеотидами проводился с помощью набора ABI PRISM® Big-Dye™ Terminator v. 3.1 Kit (Termofisher scientific, USA). Очистку продукта сиквенс-ПЦР проводили методом осаждения раствором 70% этилового спирта с добавлением 3М ацетата натрия. Определение первичных нуклеотидных последовательностей проводили на автоматических секвенаторах ABI PRISM 3500 и 3130 (Termofisher scientific, USA). Первичная обработка результатов проводилась в программе Sequencing Analysis software v.5.4 (Termofisher scientific, USA). Полученные последовательности были выравнены с помощью программы BioEdit (Hall, 1999). Длинные гаплотипы из данного исследования были добавлены в международную базу данных Генбанк (GenBank NCBI, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (табл. 1).

2.1.3. Микросателлитный анализ

Был проведен анализ полиморфизма 8-15 микросателлитных локусов. Для 9 подобранных нами локусов праймеры и условия амплификации указаны в таблице 3.

Таблица 3. Праймеры, использованные для амплификации аутосомных микросателлитных локусов (от 5'- к 3'-концу). F – прямой, R – обратный.

Локус	Праймеры	Диапазон аллелей (п.н.)	Краситель	Ссылка
MM12 ¹	F caagacaggtgtttcaatct R atcgactctgggatgatgt	88–96	R6g	Kuehn et al., 2003
CSSM14 ¹	F aaatgacctctcaatggaagcttg R gaattctggcacttaataggattca	134–138	R6g	Kuehn et al., 2003
BM757 ²	F tggaaacaatgtaaacctggg R ttgagccaccaaggaacc	160–220	Tamra	Bishop et al., 1994
BM1818 ²	F agtgctttcaaggccatgc R gctgggaatataaccsaagg	233–255	Tamra	Kuehn et al., 2003
CSSM19 ³	F ttgtcagcaacttctgtatcttt R tgttttaagccaccaattatttg	133–169	R6g	Kuehn et al., 2003
BM4107 ³	F agcccctgctattgtgtgag	162–172	Fam	Bishop et al., 1994

	R ataggctttgcattgttcagg			
CSSM22 ³	F tctctctaattggagttggttttg	211–217	Fam	Kuehn et al., 2003
	R atatcccaactgaggataagaattc			
CSPS115 ³	F aaagtgacacaacagcttctccag	241–257	Tamra	Kuehn et al., 2003
	R aacgagtgctctagtttggtgtg			
Haut14 ⁴	F ccaggaagatgaagtgacc	104–136	Tamra	Kuehn et al., 2003
	R tgaccttcaactcatgtattaa			

Циклы:

¹ 94°C – 3 мин; 30 циклов: 93°C – 30 с; 56°C – 1 мин; 72°C – 30 с; 72°C – 30 мин

² 94°C – 3 мин; 40 циклов: 93°C – 30 с; 56°C – 1 мин; 72°C – 30 с; 72°C – 30 мин

³ 94°C – 3 мин; 35 циклов: 94°C – 15 с; 56°C – 15 с; 72°C – 30 с; 72°C – 30 мин

⁴ 94° – 3 мин; 35 циклов: 94° – 30 с, 53° – 1 мин, 72° – 1 мин; 72° - 30 мин

ПЦР проводили с использованием набора для полимеразной цепной реакции (ПЦР) 5xMasterMix (Диалат, Москва, Россия) с добавлением полимеразы SmartTAQ (концентрация 2,5 ед./мкл, Диалат). Для всех образцов все локусы из табл. 3 были амплифицированы отдельно.

Помимо вышеуказанных были амплифицированы локусы Rt1, OheQ, FCB193, C32, BMS745, T40 из коммерческого мультиплексного набора COrDIS Alces (Гордиз, Россия) по протоколу производителя.

Фрагментный анализ проводили на секвенаторе ABI PRISM 3130 (Termofisher scientific, США) с визуализацией в программе GeneMapper version 4.1 (Termofisher scientific, USA). Для образцов плохого качества (деградированный, музейный материал, экскременты) анализ был повторен три раза во избежание искажения результатов.

2.1.4. Статистическая обработка результатов

мтДНК

Полученные нами результаты мы сравнили с данными из Генбанка (Приложение 3). Медианные сети гаплотипов были построены в программе Network v. 10 (Fluxus Technology Ltd, UK, www.fluxus-engineering.com). Филогенетическое дерево гаплотипов было построено с помощью пакета программ BEAST v. 2.7.5 (Bouckaert et al., 2019). Формирование исходного XML файла, включающего нуклеотидные последовательности и все предполагаемые параметры построения, производилось с помощью программы BEAUti v/ 2.7.5. С помощью программы MEGA X (Kumar et al., 2018) была выбрана статистическая модель НКУ+G (Hasegawa-Kishino-Yano model с учетом неравновероятности замен, Hasegawa et al., 1985). Байесовская

реконструкция проводилась на основании 50 000 000 итераций по методу Монте-Карло для марковских цепей (МКМЦ) с записью каждые 1000 итераций; первые 20% записей отбрасывались как период отжига (burn-in). Оценка достоверности построений в программе BEAST проводилась с помощью программы Tracer v. 1.7.2 (Rambaut et al., 2018); эффективное число измерений (ESS) для всех параметров было более 200. Итоговое филогенетическое дерево было построено в программе TreeAnnotator v. 2.7.5 (Drummond, Rambaut, 2007) и визуализировано с помощью программы FigTree 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

Филогенетические деревья отдельно для каждого вида были также построены по методу максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) в программе MEGA X (Kumar et al., 2018) с использованием модели НКУ+G (Hasegawa-Kishino-Yano model с учетом неравновероятности замен, Hasegawa et al., 1985) для восточного благородного оленя, и НКУ+G+I (Hasegawa-Kishino-Yano model с учетом инвариантных (невариабельных) сайтов и неравновероятности замен, Hasegawa et al., 1985) для европейского благородного оленя. Поддержка узлов указана для 1000 бутстрэп-повторов. Деревья представлены в сжатом виде (condensed tree – мультифуркационное дерево, где длина внутренних ветвей с низкими значениями статистической поддержки (<50%) принимается равной 0). Выбор оптимальной эволюционной модели также проводили в программе MEGA X. Генетические p -дистанции (среднее $\pm SE$) были посчитаны в программе MEGA X. Коэффициент D теста на нейтральность Таджимы, генетическая Fst дифференциация, гаплотипическое (h) и нуклеотидное (π) разнообразие были посчитаны в программе Arlequin v. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

Микросателлиты

Все локусы были протестированы на отклонение от равновесия Харди-Вайнберга с помощью программы GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012). Частоты нуль-аллелей были определены в программе CERVUS 3.0 (Kalinowski et al., 2007). Уровень генетической дифференциации (Fst), а также показатели генетического разнообразия (число аллелей на локус (N_a), число эффективных аллелей (N_e), наблюдаемая гетерозиготность (H_o), ожидаемая гетерозиготность (H_e), индекс фиксации (F), индекс разнообразия Шеннона (I)) были рассчитаны с помощью программы GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012). Расчет индивидуальных генетических дистанций и анализ главных координат (PCoA) на их основе также проводили в программе GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012). Аллельное разнообразие (A_R) было посчитано в программе FSTAT v. 2.9 (Goudet, 1995) при минимальном размере выборки 9 особей. Для определения наиболее вероятного количества субпопуляций мы использовали алгоритм STRUCTURE v. 2.3 (Pritchard et al., 2000). Пять повторностей были заданы для определения числа кластеров (K). Значения K были заданы от 1 до 10; 500 000 итераций по методу Монте-Карло для

марковских цепей (МКМЦ) после 150 000 испытаний на отказ (burn-in). Анализ был проведен с использованием модели генетического смешения (admixture) и скоррелированности частот аллелей в разных популяциях. Проверку достоверности результатов кластеризации данных с помощью программы STRUCTURE осуществляли с помощью метода Эванно (Earl, von Holdt, 2012) и по методу Притчарда (Pritchard et al., 2010; Kopelman et al., 2015). Филогенетические деревья на основании *Da* генетических дистанций по Нею были построены методом присоединения соседей (Neighbor-joining (NJ)) и UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Averages) в программе POPTREE2 (Takezaki et al., 2010).

2.2. Акустический анализ

2.2.1. Места и сроки сбора данных

Марал

Гонные крики самцов марала были записаны в трех локалитетах: природном (Хакасия), полувольном (Тверь) и фермерском (Кострома) в течение периода гона 2013 и 2015 годов с помощью автоматических звукозаписывающих устройств – сонгметров Song Meter SM2+ (Wildlife-Acoustics Inc., Concord, MA, USA).

Хакасия: Государственный природный заповедник “Хакасский”, республика Хакасия. Сонгметр был установлен в охранной зоне участка заповедника "Малый Абакан" (северный склон Западных Саян) в верховьях лога Кайзас (52°07'N, 89°32'E) в период с 11 сентября по 10 октября 2013 года. Лог представлял собой узкую ручьевую долину в верхнем ярусе горной тайги, вытянутую в меридиональном направлении со значительным повышением к югу (до 1680 м). Каменистые склоны лога были покрыты лесом из пихты и кедра с большими полянами. Учеты численности марала в месте сбора данных проведены не были, в целом по Хакасии плотность маралов в период гона 2011 года составляла 0.002 особей/га (Казаков, 2012).

Тверь: Полубратовское охотничье хозяйство, Калининский район Тверской области. Сонгметр был установлен на опушке большой лесной поляны в месте активного гона (56°30'N, 35°27'E), данные были собраны с 29 августа по 17 ноября 2013 года. Это частное охотхозяйство общей площадью 5000 га огороженной территории, на которой олени обитают в условиях, приближенных к естественным, с незначительной подкормкой в течение зимнего периода. Животные были завезены в 2006 году с ферм Алтая, так что их подвидовая принадлежность не вызывает сомнений. Поголовье в год записи оценочно насчитывало 400 голов (точного подсчета не проводили), примерная плотность животных составляла 0.08 особей/га.

Кострома: Костромской мараловодческий комплекс (то же, что «Ферма 1» в генетическом анализе), Парфеньевский район Костромской области (58°24'N, 43°15'E) в период

с 5 сентября по 25 ноября 2015 года. Территория, на которой содержатся животные, представляет собой две вольеры по 35 га каждая. Самки с детенышами и самцы содержались отдельно за исключением периода гона, когда все олени могли беспрепятственно переходить из вольеры в вольеру. В год записи поголовье насчитывало 140 животных, включая 38 взрослых самцов, 57 самок и 45 детенышей, плотность животных составляла 2.0 особи/га. Из-за небольшого размера территории и, соответственно, высокой плотности, оленей ежедневно подкармливали.

Изюбрь

Гонные крики самцов изюбря были записаны в трех природных популяциях: в двух популяциях Хабаровского края (Хехцир и Анюй) и в одной популяции Приморья (Уссурийск) с помощью автоматических звукозаписывающих устройств – сонгметров SongMeter SM2+ (Wildlife-Acoustics Inc., Concord, MA, USA) в периоды гона 2014, 2015, 2017 и 2018 гг. Все сонгметры с указанными координатами постоянно находились на своих местах в течение всего времени сбора данных и не посещались людьми для снижения беспокойства животных.

Уссурийск: Государственный природный заповедник “Уссурийский”, Приморский край. Данные были собраны в периоды гона 2014 и 2015 гг. В 2014 г. материал был собран с 18 сентября по 16 октября в восточной части заповедника. Для записи звуков использовали шесть сонгметров. Сонгметры были размещены по долинам рек Суворовка и Корявая с минимальной дистанцией между соседними в 1 км. Два сонгметра постоянно находились на своих местах: сонгметр А на водоразделе рек Суворовка и Корявая (43°39'11"N, 132°38'38"E), и сонгметр С на опушке леса рядом с бывшей китайской деревней (43°38'17"N, 132°39'06"E), четыре других постоянно перемещали на разные точки записи в долине реки Суворовка для повышения вероятности записи криков изюбрей. В 2015 г. материал был собран в период с 31 августа по 22 октября 2015 г. на двух вышеуказанных точках по аналогии с прошлым годом.

Хехцир: Государственный природный заповедник “Большехехцирский”, Хабаровский край. Материал был собран в период гона с 24 августа по 22 октября 2017 г. Для записи звуков использовали три сонгметра, которые были размещены в местах концентрации самцов изюбря во время гона, в точках “Отстой” (48°8'48"N, 134°50'46"E), “Мишкин ключ” (48°6'49"N, 134°51'24"E) и “Одыр” (48°6'37" N, 134°52'48"E) с минимальной дистанцией между соседними точками в 2 км. Сонгметры были установлены на деревьях на высоте 2-4 м над землей, рядом с открытыми местами: обрывом над лесным массивом (“Отстой”), большими полянами (“Мишкин ключ”) и перекрестком лесных дорог (“Одыр”).

Анюй: Национальный парк “Анюйский”, Хабаровский край. Материал был собран в период гона с 21 августа по 07 ноября 2018 г. Для записи звуков использовали три сонгметра, которые были размещены в местах концентрации самцов изюбря во время гона, в точках “Пунчи”

(49°20'49"N, 137°23'42" E), “Сопки” (49°23'1"N, 137°9'54"E) и “Бехан” (49°14'30"N, 136°43'18"E) с минимальной дистанцией между соседними точками в 26 км. Сонгметры были установлены на деревьях на высоте 2–5 м над землей, рядом с открытыми местами: в стороне от протока напротив каменной стены (“Пунчи”), большими полянами (“Сопки”) и кормовыми полями в охранной зоне национального парка (“Бехан”).

Воронежский благородный олень

Гонные ревы самцов воронежского оленя были записаны в период гона с 30 августа по 26 октября 2016 г. в частном охотничьем хозяйстве в Белгородской области (50°37'12"N, 36°52'48"E). Площадь хозяйства составляет около 20 тыс. Га. Для записи звуков использовали два сонгметра, установленных на высоте 2–4 м над землей и разделенных дистанцией в 1,7 км. Охотничье хозяйство представляет собой неогороженный участок лесостепи: обширные открытые пространства полей, перемежающиеся с лесом (примерно 30%) и изрезанные балками – оврагами с крутыми склонами, покрытыми лесом и кустарником. Поголовье оленей оценочно насчитывает 1500 особей (Rusin et al., 2021). Данная популяция возникла во времена программы по реакклиматизации благородного оленя между 1971 и 1990 гг., когда 127 оленей были завезены в Белгородскую область из Воронежского заповедника (Лихацкий и др., 2012).

Кавказский благородный олень

Гонные ревы самцов кавказского оленя были записаны в государственном природном биосферном заповеднике “Кавказский”. Данные были собраны в период гона с 27 сентября по 25 октября 2020 г. Сонгметр был установлен на высоте 3 м над землей на восточном склоне г. Ятыргварты на высоте 2109 м в субальпийском поясе, перемежающимся облесенными (в основном, березой) балками (43°52'45"N, 40°38'56"E). Популяция Кавказского заповедника, судя по всему, является автохтонной и избежала интродукций европейских благородных оленей других подвидов. Поголовье оленей на 2015 г. составляло 1529 особей (Trepet, Eskina, 2017).

2.2.2. Сбор данных для акустического анализа

Каждый сонгметр, используемый для записи, был оснащен двумя всенаправленными микрофонами, установленными горизонтально под углом в 180° относительно друг друга. Запись звуков происходила при установленных параметрах: частота дискретизации 22050 Гц, 16 бит, стерео-режим. Если в одной локации использовали несколько сонгметров, периоды записи между соседними сонгметрами были рассинхронизированы, чтобы исключить возможность одновременной записи одного крика на два или больше приборов. Использование сонгметров позволило охватить большой период наблюдений, при этом не беспокоя животных и обеспечивая

равномерный сбор данных, не зависящий от работы конкретного исследователя (Volodin et al., 2016b).

Марал

В каждом локалитете мы установили по одному сонгметру, который позволял записывать звуки по заранее заданной программе. Запись звуков происходила круглосуточно по 5 минут каждые полчаса (Хакасия) или каждый час (Тверь, Кострома), 240 или 120 минут в сутки соответственно. Каждая 5-минутная запись сохранялась в виде отдельного wav-файла.

Для акустического анализа были использованы только звуки хорошего качества, без наложений звуков других животных, не разорванные ветром или дождем. Для анализа мы выбрали 435 звуков: по 145 звуков из каждого локалитета. Для Хакасии эта выборка включала все звуки хорошего качества, для Твери и Костромы в анализ были включены первые 145 звуков хорошего качества.

Изюбрь

Запись звуков происходила в Уссурийске круглосуточно по 5 минут каждые полчаса (гон 2014 г.) или каждый час (гон 2015 г.), 240 или 120 минут в сутки на каждый сонгметр соответственно. В Хехцире запись звуков была ежедневной в режиме 5 минут каждый час с 06.00 до 18.00 и 5 минут каждые полчаса с 18.00 до 06.00, суммарно 180 минут в сутки на каждый сонгметр. В Анюе запись звуков была ежедневной в режиме 5 минут каждый час с 06.00 до 18.00 и 5 минут каждые полчаса с 01.00 до 05.00, суммарно 140 минут в сутки на каждый сонгметр. Каждая 5-минутная запись сохранялась в виде отдельного wav-файла.

Для акустического анализа были использованы только звуки хорошего или нормального качества, без наложений звуков других животных, не разорванные ветром или дождем. Так как количество криков было небольшим, для Уссурийска мы объединили массивы данных за два года. Для анализа мы выбрали 598 криков: 249 из Уссурийска (202 за гон 2014 и 47 за гон 2015 гг.); 255 из Хехцира и 94 из Анюя. Для всех популяций были проанализированы все звуки хорошего качества, подходящие для анализа.

Воронежский благородный олень

Запись звуков происходила по 5 минут каждые полчаса в период наибольшей вокальной активности животных с 18:00 до 7:00, 130 минут в сутки для каждого сонгметра. Каждая 5-минутная запись сохранялась в виде отдельного wav-файла. Для акустического анализа были использованы только звуки хорошего качества, без наложений звуков других животных, не разорванные ветром или дождем. Для анализа мы отобрали 467 бутов (последовательностей

гонных ревов), суммарно состоявших из 1335 ревов. Мы постарались охватить весь период гона, чтобы включить в анализ как можно больше звуков от разных самцов (учитывая естественную ротацию самцов во время гона)

Кавказский благородный олень

Запись звуков происходила по 10 минут каждые полчаса в период наибольшей вокальной активности животных с 20:00 до 7:00, всего 220 минут в сутки. Для акустического анализа были использованы только звуки хорошего качества, без наложений звуков других животных, не разорванные ветром или дождем. Для анализа мы отобрали 362 бута, суммарно состоявших из 1242 ревов. Мы постарались охватить весь период гона, чтобы включить в анализ как можно больше звуков от разных самцов (учитывая естественную ротацию самцов во время гона).

2.2.3. Акустический анализ

Восточный благородный олень

Измерения параметров звуков были проведены в спектрографической программе Avisoft SASLab Pro v. 5.2.07 (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). Перед началом акустического анализа для лучшего частотного разрешения мы понижали частоту дискретизации до 11025 Гц и отфильтровывали нижние 50 Гц для удаления фонового низкочастотного шума. Спектрограммы были построены со следующими установками: окно Хемминга, длина быстрого преобразования Фурье (FFT) 1024 точки, перекрытие по частотной оси (frame) – 50%, перекрытие по временной оси (overlap) – 93.75%. Все измерения автоматически переносились в Microsoft Excel (Microsoft Corp., Redmond, WA, USA).

В анализ вошли главные гонные крики, иногда сопровождаемые несколькими короткими «докриками» до или после главного крика. Каждый главный крик имел хорошо отличимое плато основной частоты. Плато основной частоты обычно было расположено в центральной части гонного крика, часто имело максимальные значения основной частоты и высокую интенсивность. Плато обычно имело горизонтальный вид на спектрограмме, поскольку основная частота, как правило, менялась незначительно. В некоторых случаях на плато присутствовали короткие относительно длительности самого плато повышения основной частоты с последующим снижением до уровня плато. Их длительность не превышала 50% длительности плато.

В каждом главном крике восточного благородного оленя мы измеряли 13 акустических переменных: 4 временные, 4 энергетические характеристики и 5 измерений основной частоты

($g0$) (рис. 2). В окне спектрограммы мы измеряли длительности подъема или понижения частоты до плато ($dur up$), самого плато ($dur plat$) и понижения частоты после плато ($dur down$), а также общую длительность звука ($dur all$). Также измеряли начальную ($g0 begin$), конечную ($g0 end$) основную частоту и основную частоту в точке плато ($g0 plat$), также отмечали максимальную ($g0 max$), часто совпадающую с частотой плато, и минимальную основную частоту ($g0 min$), часто совпадающую с начальной или конечной основной частотой. В окне энергетического спектра для плато мы измеряли пиковую частоту звука ($g peak plat$), отражающую уровень частоты максимальной амплитуды и нижнюю, среднюю и верхнюю квантили спектра звука $q25$, $q50$ и $q75$, покрывающие соответственно 25%, 50% и 75% энергии на энергетическом спектре звука.

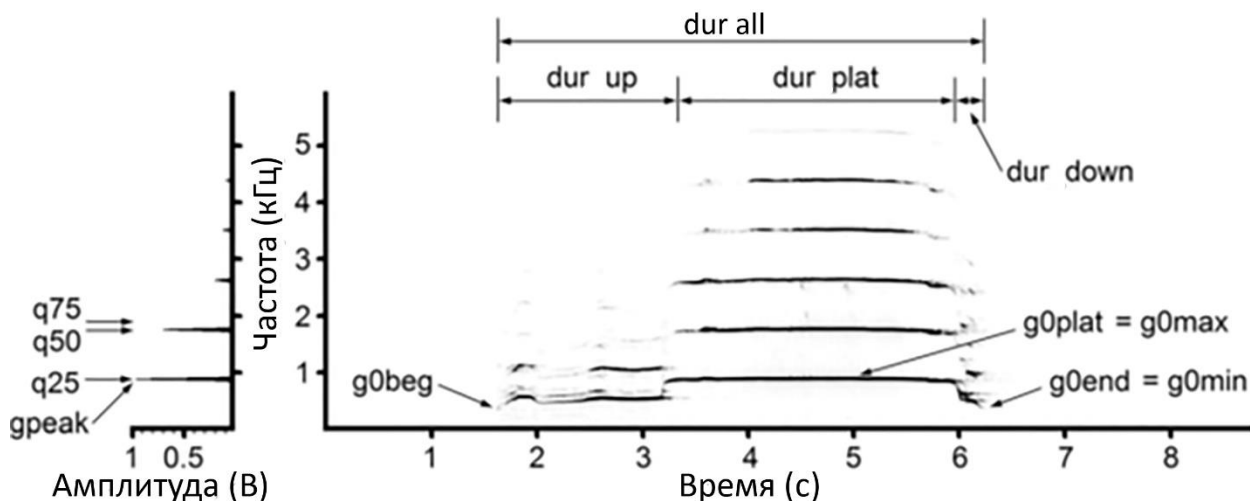


Рисунок 2. Измерение акустических переменных на примере гонного крика марала. Объяснения приведены в тексте. Модифицированная иллюстрация из статьи Golosova et al., 2017.

Помимо этого, в гонных криках марала мы измеряли среднюю по звуку основную частоту ($g0 mean$) в программе Praat DSP (Boersma, Weenink, 2013), используя метод, предложенный Reby, McComb (2003). Контур основной частоты был выделен с помощью алгоритма кросс-корреляции. Частотный диапазон, в котором мы строили контур, составлял от 100 до 2000 Гц, временной шаг (time steps) 0.01с.

В каждом главном крике обоих подвидов мы также отмечали наличие или отсутствие второй низкой основной частоты $f0$ (если на спектрограмме была видна сама вторая основная частота или комбинаторные частоты, возникающие при взаимодействии двух основных частот) и измеряли ее значения (минимальное $f0 min$ и максимальное $f0 max$). Кроме этого, в каждом крике отмечали наличие или отсутствие детерминированного хаоса в тех случаях, когда выделение фрагмента с хаосом не вызывало сомнений.

Измерения параметров звуков были проведены в спектрографической программе Avisoft SASLab Pro v. 5.2.07 (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). Перед началом акустического анализа для лучшего частотного разрешения мы понижали частоту дискретизации до 11025 Гц и отфильтровывали нижние 50 Гц для удаления фонового низкочастотного шума. Спектрограммы были построены со следующими установками: окно Хемминга, длина быстрого преобразования Фурье (FFT) 1024 точки, перекрытие по частотной оси (frame) – 50%, перекрытие по временной оси (overlap) – 96.87%. Все измерения автоматически переносились в Microsoft Excel (Microsoft Corp., Redmond, WA, USA).

Анализ гонных вокализаций проводился на уровне бутов (последовательности гонных ревов) и на уровне главного рева. Для каждого бута мы измеряли число ревов в буге и определяли самый длинный рев и самый высокочастотный рев, и затем выделяли самые длинные ревы в бугах как «главные» ревы (Frey et al., 2012) для отдельного анализа. Главные ревы были классифицированы в соответствии с их акустической структурой на два типа: либо на обычные ревы, с хорошо видимой основной частотой и гармониками, либо на шумовые ревы, без хорошо видимой основной частоты (Reby, McComb, 2003; Kidjo et al., 2008; Frey et al., 2012). Фрагменты детерминированного хаоса и субгармоник занимали менее 50% длительности обычных ревов и от 50 до 100% длительности шумовых ревов (Frey et al., 2012). Для главного рева мы также отмечали его положение (в начале, середине или конце буга), а также максимальную основную частоту ($f_0 \max$) и длительность. Для измерения максимальной основной частоты мы выбирали участок длиной 100 мс с наибольшей основной частотой и в окне энергетического спектра с помощью гармонического курсора измеряли расстояние между гармониками (кратных основной частоте).

2.2.4. Статистическая обработка данных

Статистическая обработка была проведена в программе STATISTICA, v. 8.0 (Statsoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Все средние приведены как среднее \pm SD, все тесты были двусторонними, различия считали достоверными при $p < 0.05$. Значения переменных, распределения которых отклонялись от нормального (тест Колмогорова-Смирнова), были трансформированы с помощью квадратного корня или логарифмирования. Сравнение результатов статистического анализа трансформированных и нетрансформированных переменных были очень сходными, поэтому для дальнейшего анализа мы использовали исходные данные. Все выборки были проверены на гомоскедатичность (равенство дисперсий, тест Левена). Нарушение гомоскедатичности по возможности компенсировалось сходным размером анализируемых выборок. Сравнение процентных соотношений проводили с помощью критерия χ^2 с поправкой Йэйтса (Yates corrected

χ^2). Влияние различных факторов на структуру гонных вокализаций в нескольких выборках оценивали с помощью дисперсионного анализа с пост-хок тестом Тюкей (Tukey post hoc test) или пост-хок тестом Тюкей для неравных выборок (Unequal N post hoc test). Для парных сравнений мы использовали двухвыборочный t-критерий Стьюдента для независимых переменных.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

2.1.1. Сбор данных для генетического анализа и выделение ДНК

Образцы для генетического анализа были собраны в 2004-2021 гг. на территории России, Испании и Венгрии (табл. 1, Приложение 2). Всего в анализ вошло 228 образцов: 40 образцов изюбря (дикие животные из разных частей ареала), 59 образцов марала (дикие и из оленеводческих хозяйств), 13 образцов восточного благородного оленя из Якутии, 43 образца воронежского оленя (дикие и из оленеводческих хозяйств), 39 образцов кавказского оленя (современные, из разных регионов Северного Кавказа и Закавказья, и исторические, из Кавказского заповедника первой половины XX в.), 24 образца испанского благородного оленя *C.e. hispanicus* и 10 образцов паннонского оленя из Венгрии *C.e. pannoniensis* (табл. 2). Кроме того, для разработки метода выявления гибридов европейского благородного и пятнистого оленей в анализ включили 10 образцов европейского благородного оленя и 34 образца пятнистого оленя из частного оленеводческого хозяйства в Смоленской области (Ферма 3) и 10 образцов дикого пятнистого оленя из популяции Приморья (табл. 15, 16 в результатах). В анализ вошли как собственноручно собранные образцы, так и образцы из коллекций Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН и Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (в дальнейшем, Зоомузей). Музейные образцы датировались 1933-1945 гг. Образцы мягких тканей и экскрементов хранились в 96%-ном спирте, образцы цельной крови – в виде сухих отпечатков на бумаге или в пробирках с раствором КЗ ЭДТА (Sarstedt AG & Co., Nümbrecht, Germany). Образцы костного и рогового вещества из Зоомузея высверливались из препаратов непосредственно перед выделением и некоторое время хранились в герметичных пробирках в виде костной муки. При сборе образцов соблюдались протоколы, препятствующие контаминации ДНК.

Таблица 1. Список образцов и *cyt b* гаплотипов восточного и европейского благородных оленей из данного исследования.

<i>Cyt b</i> гаплотип	Номер в Генбанке	Образцы	Географическое происхождение	Подвид
Восточный благородный олень <i>C. canadensis</i>				
2SIB	ON677311	2sib	«Костромской мараловодческий»	<i>C.c. sibiricus</i>
3SIB	ON677312	3sib		<i>C.c. sibiricus</i>
4SIB	ON677313	4sib		<i>C.c. sibiricus</i>

5SIB	ON677314	5sib, 7sib, 12sib, 14sib, 15sib, 18sib, 20sib, 21sib, 28sib	комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	<i>C.c. sibiricus</i>
		20f, 28f, 41f, 44f	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	<i>C.c. sibiricus</i>
		183k, 200k	Алтай, дикая популяция	<i>C.c. sibiricus</i>
8SIB	ON677315	8sib	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	<i>C.c. sibiricus</i>
11SIB	ON677316	11sib		<i>C.c. sibiricus</i>
9SIB	ON677317	9sib		<i>C.c. sibiricus</i>
13SIB	ON677318	13sib		<i>C.c. sibiricus</i>
17SIB	ON677319	17sib, 25sib, 27sib, 29sib		<i>C.c. sibiricus</i>
22SIB	ON677320	22sib		<i>C.c. sibiricus</i>
23SIB	ON677321	23sib		<i>C.c. sibiricus</i>
24SIB	ON677322	24sib		<i>C.c. sibiricus</i>
26SIB	ON677323	26sib		<i>C.c. sibiricus</i>
11F	ON677324	11f, 13f, 16f, 23f, 24f, 27f, 30f, 34f, 37f, 38f, 40f, 42f, 45f, 47f		ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал
21F	ON677325	21f	<i>C.c. sibiricus</i>	
25F	ON677326	25f, 50f	<i>C.c. sibiricus</i>	
33F	ON677327	33f	<i>C.c. sibiricus</i>	

39F	ON677328	39f		<i>C.c. sibiricus</i>
49F	ON677329	49f		<i>C.c. sibiricus</i>
206K	ON677344	206k, 207k	Иркутская обл., г. Аныгджер	<i>C.c. sibiricus</i>
208K	ON677345	208k, 210k	Иркутская обл., г. Аныгджер	<i>C.c. sibiricus</i>
		720k	ГПЗ «Столбы», г. Красноярск	<i>C.c. sibiricus</i>
		1555k	Красноярский край, Новоселовский район	<i>C.c. sibiricus</i>
209K	ON677346	209k	Иркутская обл., г. Аныгджер	<i>C.c. sibiricus</i>
		76yak	Центральная Якутия, Мегино-Кангаласский район	<i>C.c. sibiricus/xanthopygus</i>
		81yak	Центральная Якутия, Хангаласский район	<i>C.c. sibiricus/xanthopygus</i>
		85yak, 86yak, 87yak	Южная Якутия, Олекминский район	<i>C.c. sibiricus/xanthopygus</i>
717K	ON677347	717k	Саяно-Шушенский заповедник	<i>C.c. sibiricus</i>
718K	ON677348	718k		<i>C.c. sibiricus</i>
75YAK	ON677349	75yak, 77yak	Центральная Якутия, Мегино-Кангаласский район	<i>C.c. sibiricus/xanthopygus</i>
		82yak, 83yak	Центральная Якутия, Хангаласский район	<i>C.c. sibiricus/xanthopygus</i>
		1053k, 1054k	Южная Якутия, бассейн р. Олекма	<i>C.c. sibiricus/xanthopygus</i>
79YAK	ON677350	79yak	Центральная Якутия, Хангаласский район	<i>C.c. sibiricus/xanthopygus</i>
1051K	ON677351	1051k	Южная Якутия, бассейн р. Олекма	<i>C.c. sibiricus/xanthopygus</i>

1ХАН	ON677330	1хant	Хабаровский край, нац. парк «Аньюский»	<i>C.c. xanthopygus</i>
2ХАН	ON677331	2хant	Хабаровский край, район р. Лазо	<i>C.c. xanthopygus</i>
		161хant, 162хant	Приморский край, Дальнегорский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		212хant	Приморский край, Красноармейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		384хant	Приморский край, Тернейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		1001хant, 1002хant, 1003хant, 1005хant	Хабаровский край	<i>C.c. xanthopygus</i>
3ХАН	ON677332	3хant	Хабаровский край, Хехцирский заказник	<i>C.c. xanthopygus</i>
		104хant	Приморский край, Дальнегорский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		190хant	Приморский край, Красноармейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
4ХАН	ON677333	4хant	Приморский край, Анучинский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		163хant, 247хant, 340хant	Приморский край, Дальнегорский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		197хant, 232хant	Приморский край, Тернейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		218хant	Приморский край, Красноармейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		1004хant	Хабаровский край, район имени Лазо	<i>C.c. xanthopygus</i>
		1006хant	Хабаровский край	<i>C.c. xanthopygus</i>
		103ХАН	ON677334	103хant

106XAN	ON677335	106xant	Приморский край, Пожарский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
118XAN	ON677336	118xant, 152xant, 175xant, 381xant	Приморский край, Тернейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		138xant	Приморский край, Пожарский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		159xant	Приморский край, Дальнегорский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
153XAN	ON677337	153xant	Приморский край, Тернейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
160XAN	ON677338	160xant	Приморский край, Дальнегорский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		174xant, 182xant	Приморский край, Тернейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
		343xant	Приморский край, Пожарский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
166XAN	ON677339	166xant	Приморский край, Дальнегорский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
181XAN	ON677340	181xant	Приморский край, Тернейский район	<i>C.c. xanthopygus</i>
184XAN	ON677341	184xant		<i>C.c. xanthopygus</i>
185XAN	ON677342	185xant		<i>C.c. xanthopygus</i>
229XAN	ON677343	229xant		<i>C.c. xanthopygus</i>
Европейский благородный олень <i>C. elaphus</i> , “длинные” гаплотипы (1104 п.н.)				
2BELG	MT119264	2belg, 7belg, 11belg, 13belg, 14belg, 17belg, 18belg	Охотхозяйство Боровское, «Русский лес», Белгородская область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)

		1lip, 2lip, 3lip, 4lip, 5lip, 7lip, 8lip, 9lip, 10lip, 11lip, 13lip, 14lip, 15lip, 17lip, 18lip, 19lip, 20lip	Природный парк «Олений», Липецкая область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
		37vor, 38vor, 40vor, 41vor	Воронежская область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
15BELG	MT119267	15belg	Охотхозяйство Боровское, «Русский лес», Белгородская область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
6LIP	MT119265	6lip	Природный парк «Олений», Липецкая область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
12LIP	MT119266	12lip, 16lip	Природный парк «Олений», Липецкая область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
26VOR	MT119268	26vor	Воронежская область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
1AZ		1az, 2az, 3az, 4az	ГПЗ «Илисуйский», Азербайджан, Закавказье	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
		1066k	Дагестан, Северный Кавказ	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)

1MARAL		1m, 2m, 3m, 4m, 8m	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
		144k	Карачаево-Черкессия, Северный Кавказ	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
		190k, 191k, 192k, 193k	Северная Осетия, Северный Кавказ	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
5MARAL		5m	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
S1886		S1886	Московский зоопарк, XX в.	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
S222		S44222	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1945 г.	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
S223		S44223, S44228	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1945 г.	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
S226		S44226	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1945 г.	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
S229		S44229	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1945	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
		S22377	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1933	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
		197k, 198k	Адыгея, Северный Кавказ	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
3OSET		3oset, 4oset, 5oset	Северная Осетия, Северный Кавказ	Кавказский олень (<i>C.e. maral</i>)
POL1	MT119269	1pan	Александрийский лес, Венгрия	Паннонский олень (<i>C.e. pannoniensis</i>)
SPAIN1	MT119273	123his, 979his	ферма Albasete, Испания	Испанский олень (<i>C.e. hispanicus</i>)
POL2	MT119270	029his, 227his,	ферма Albasete, Испания	Испанский олень (<i>C.e. hispanicus</i>)

		247his, 309his, 313his, 320his, 401his, 414his, 415his, 416his, 418his, 457his, 532his, 701his, 910his		
007	MT119271	007his	ферма Albacete, Испания	Испанский олень (<i>C.e. hispanicus</i>)
023	MT119272	023his, 217his		
061		061his		
317		317his		
417		417his		
Европейский благородный олень <i>C. elaphus</i> , “короткие” гаплотипы (417 п.н.)				
701UTR		701utr, 704utr	ГПЗ «Утриш», Краснодарский край	Кавказский олень, или помесь с воронежским оленем
		101 belg, 102belg, 103belg, 104belg, 106belg	Белгородская область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
		24vor, 25vor, 31vor, 32vor	Воронежская область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
708UTR		708utr	ГПЗ «Утриш», Краснодарский край	Кавказский олень, или помесь с воронежским оленем

107BEL		107belg	Белгородская область	Воронежский олень (<i>C.e. hippelaphus</i>)
YUG1		Зран, бран	Александрийский лес, Венгрия	Паннонский олень (<i>C.e. pannoniensis</i>)

Выделение ДНК проводили с помощью коммерческих наборов по прописям производителя. ДНК из образцов мягких тканей и цельной крови была выделена с помощью набора DIAtom™ DNA Prep (Изоген, Россия). ДНК из экскрементов была выделена с помощью набора QiaAmp® Fast DNA Stool mini Kit (Qiagen GmbH, Germany). Для выделения ДНК из музейных образцов мы использовали набор QiaAmp® DNA Investigator Kit (Qiagen GmbH, Germany).

Таблица 2. Количество образцов из разных локалитетов, включенных в генетический анализ.

Подвид, Локалитет	Общее количество образцов	МтДНК анализ	Микросателлитный анализ
Восточный благородный олень:	112	112	112
Марал:	59	59	59
Ферма 1	24	24	24
Ферма 2	24	24	24
Природная популяция	11	11	11
Изюбрь (природная популяция)	40	40	40
Благородный олень Якутии (природная популяция)	13	13	13
Европейский благородный олень	116	100	91
Воронежский олень:	43	43	24
Воронежская область	9	9	0
Белгородская область	14	14	8
Липецкая область	20	20	16
Кавказский олень:	39	31	34
Кавказский заповедник (современные образцы)	6	6	5

Кавказский заповедник (образцы первой половины XX в.).	15	7	15
Природная популяция Северного Кавказа и Закавказья ГПЗ «Утриш» (возможно, помесь кавказского и воронежского оленей)	15	15	14
Испанский олень, Испания	24	23	24
Паннонский олень, Венгрия	10	3	9
Итого:	228	212	203

3.1. Генетическая структура благородного оленя *C. elaphus s. l.* России

3.1.1. Общая характеристика генетической структуры благородного оленя *C. elaphus s. l.* России

Цитохром *b*

На основании анализа 197 последовательностей длинного фрагмента (1104 п. н.) гена цитохрома *b* мтДНК (*cyt b*) были описаны 63 гаплотипа (табл. 1). Для выявления положения благородного оленя *C. elaphus s. l.* России относительно других благородных оленей Голарктики мы включили в выравнивание 38 *cyt b* последовательностей восточного благородного оленя и 95 *cyt b* последовательностей европейского благородного оленя из Генбанка (Приложение 3). Конечное выравнивание включало 159 *cyt b* гаплотипов. Выравнивание не содержало инсерций или делеций (инделей), из 191 (17.3%) полиморфных сайтов 138 (12.5%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий (*R*) составило 6.91. Не было выявлено ни одного общего гаплотипа для восточного и европейского благородных оленей.

На основании данного выравнивания было построено филогенетическое дерево методом байесовской реконструкции (рис. 3). В качестве внешней группы мы выбрали гаплотип европейской лани *Dama dama* (номер в Генбанке MN746794). Кластер европейского благородного оленя занял внешнее положение по отношению к «восточному» кластеру, включившему в себя клады пятнистого и восточного благородного оленей. Центральноеазиатский благородный олень *C. hanglu bactrianus* (AY142327) оказался ближе к европейскому

благородному оленю. Гаплотипы восточного благородного оленя образовали два кластера – кластер маралов и американских вапити и кластер изюбря (рис. 3А). Внутри кластера европейского благородного оленя было показано разделение на все 5 описанных ранее гаплогрупп А-Е (рис. 3Б). Во всех обсуждаемых случаях поддержка в узлах была высокой и приближалась к 1 (рис. 3А).

Генетическая *p*-дистанция между выборками восточного и европейского благородных оленей составила 0.054 ± 0.006 . Наибольшая дистанция была отмечена между выборками изюбря и кавказского благородного оленя, наименьшая – между выборками марала и благородного оленя из Якутии и между выборками кавказского и воронежского оленей (табл. 4).

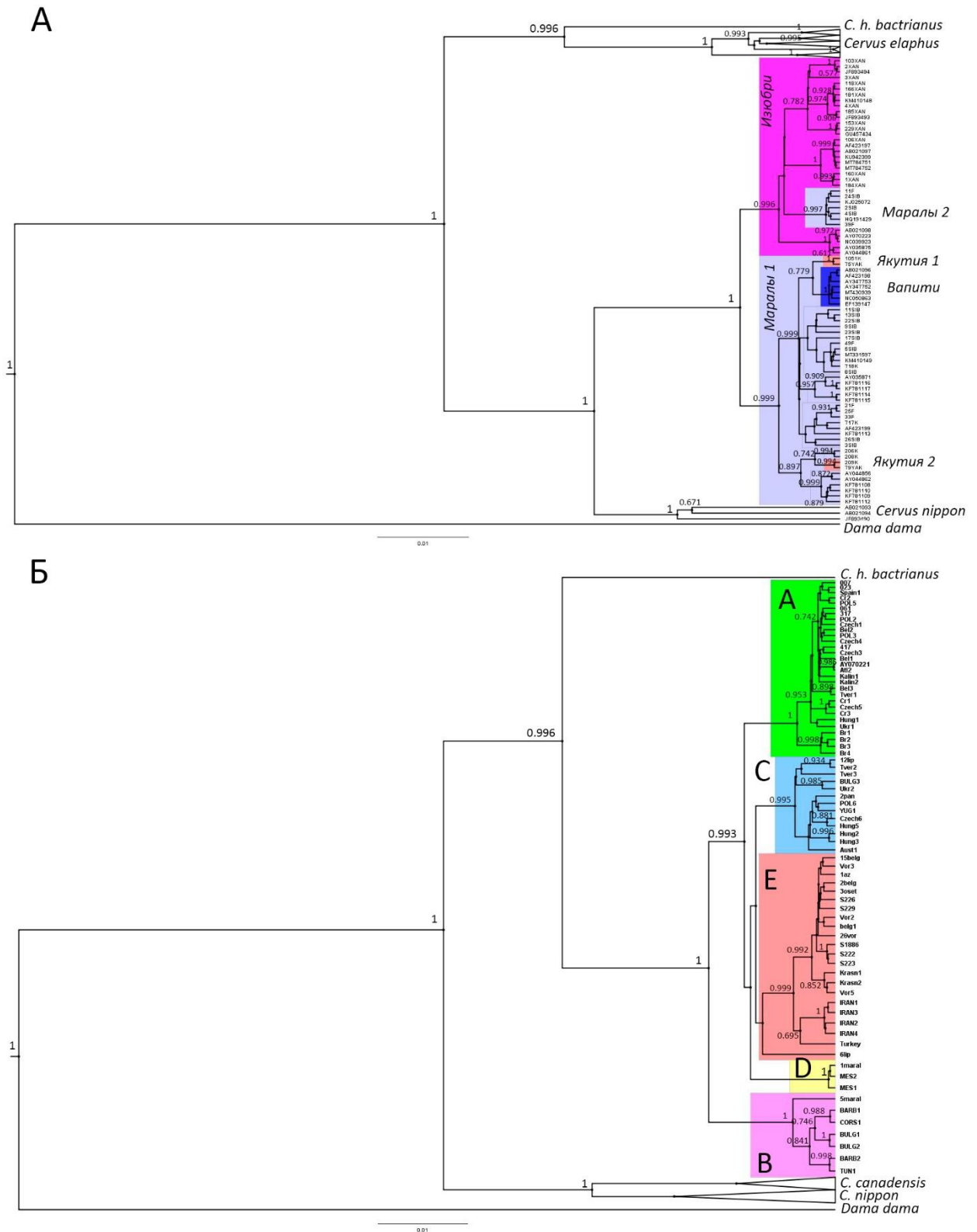


Рисунок 3. Филогенетическое древо *cut b* гаплотипов (1104 п.н.) **А** – подробно для восточного благородного оленя, **Б** – подробно для европейского благородного оленя, построенное на основании 159 последовательностей методом байесовской реконструкции с помощью программы BEAST с применением модели НКУ+G. В узлах указаны достоверные (>50%) значения поддержки. Часть ветвей сжато для удобства представления информации.

Таблица 4. Генетическая p -дистанция (среднее $\pm SE$) между выборками благородного оленя *C. elaphus s. l.* России, основанная на анализе длинного (1104 н. п.) фрагмента *cyt b*.

	Марал	Изюбрь	Благородный олень из Якутии	Кавказский олень
Изюбрь	0.011 \pm 0.002			
Благородный олень из Якутии	0.008 \pm 0.002	0.014 \pm 0.003		
Кавказский олень	0.055 \pm 0.006	0.057 \pm 0.006	0.055 \pm 0.006	
Воронежский олень	0.051 \pm 0.006	0.053 \pm 0.006	0.051 \pm 0.006	0.008 \pm 0.002

Микросателлиты

Для общей выборки благородного оленя *C. elaphus s. l.* России (168 образцов, из которых 59 образцов марала, 40 образцов изюбря, 13 образцов благородного оленя из Якутии, 32 образца кавказского благородного оленя, 24 образца воронежского благородного оленя) был проведен анализ по 11 микросателлитным локусам яДНК (MM12, CSSM14, BM757, BM1818, CSSM19, BM4107, CSSM22, Haut14, Rt1, OheQ, BMS745) (табл. 2, Приложение 2). Всего было найдено 156 аллелей. Наиболее консервативным был локус CSSM14 (7 аллелей), наиболее вариабельными были локусы BM757 и CSSM19 (по 23 аллели). Для локуса BM1818 были отмечены высокие частоты нуль-аллелей (0.35), что спровоцировало отклонение от равновесия Харди-Вайнберга по этому локусу в 4 выборках из 6 (Приложение 4). Относительно высокие значения частот нуль-аллелей также были отмечены для локусов CSSM14 (0.14), BM757 (0.12), Rt1 (0.12) и OheQ (0.13). Исключение данных локусов не повлияло на характер результатов, поэтому мы использовали все локусы для последующего анализа. Отклонения от равновесия Харди-Вайнберга по 5 локусам было отмечено в выборке марала (BM757, BM1818, CSSM19, Rt1 и BMS745), по 4 локусам в выборке благородного оленя из Якутии (BM757, Haut14, Rt1 и OheQ) и по 3 локусам в выборке воронежского оленя (CSSM14, BM757, BM1818) (Приложение 4).

При кластеризации выборки с использованием байесовских алгоритмов в программе STRUCTURE при количестве кластеров (K), равном двум, генотипы восточного благородного оленя отделились от генотипов европейского благородного оленя (рис. 4А). При $K = 3$ выборка восточного благородного оленя образовала два кластера: марал и изюбрь, где кластер марала был более гетерогенным. Выборка из Якутии включала в себя смешанные гаплотипы. Кластер европейского благородного оленя остался гомогенным (рис. 4Б).

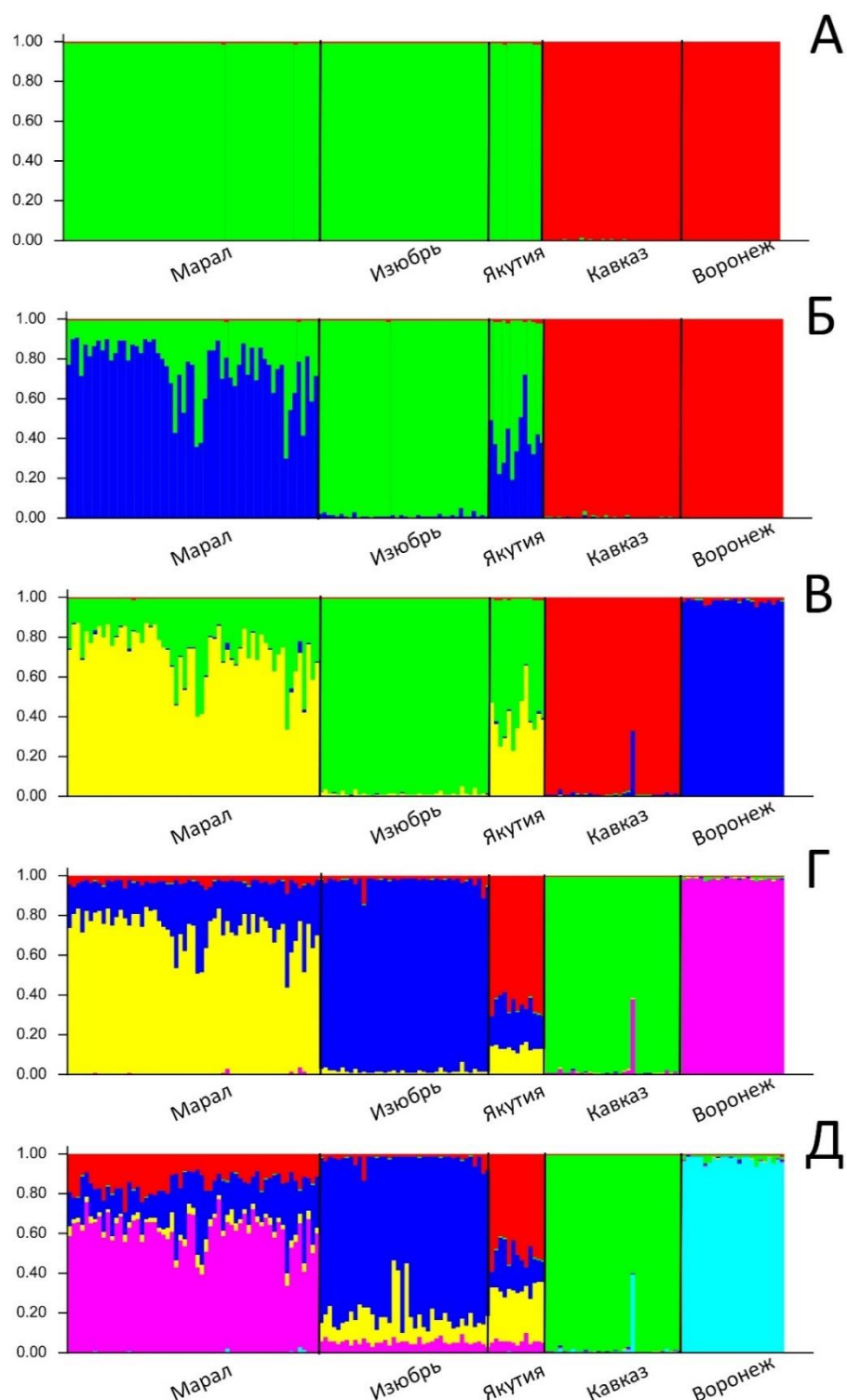


Рисунок 4. Кластеризация выборки благородного оленя *C. elaphus s. l.* России, где А – для $K=2$, Б – для $K=3$, В – для $K=4$; Г – для $K=5$; Д – для $K=6$. По оси абсцисс – генотипы, по оси ординат – вероятность принадлежности к одному из кластеров. Применена модель генетического смешения (admixture) со скоррелированными частотами аллелей в популяциях. Обозначения: Якутия - благородный олень из Якутии, Кавказ – кавказский благородный олень, Воронеж – воронежский благородный олень.

При $K = 4$ выборка европейского благородного оленя образовала два кластера: кластер воронежского оленя и кластер кавказского оленя (рис. 4В). При этом генотип 144к из Карачаево-Черкессии нес смешанные черты «воронежского» и «кавказского» кластеров. При дальнейшей кластеризации выборки кластеры европейского благородного оленя оставались гомогенными (рис. 4Г,Д). Метод Эванно показал оптимальное значение кластеров, равное четырем (рис. 4В, 5).

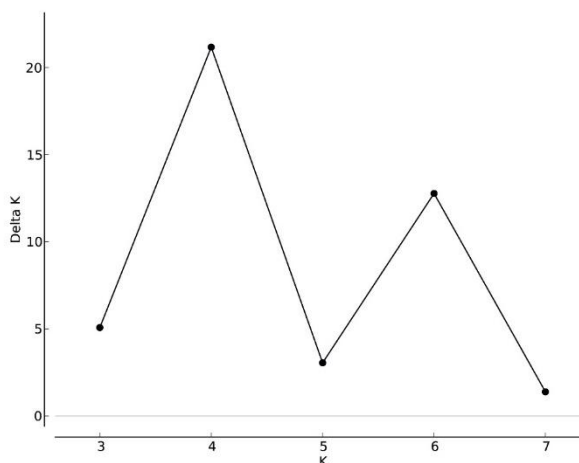


Рисунок 5. Определение оптимального количества кластеров (K) в выборке благородного оленя *C. elaphus s. l.* России с помощью метода Эванно. По оси абсцисс – значения K , по оси ординат – значения показателя правдоподобности для данного количества кластеров ΔK .

Генетическая F_{st} дифференциация между выборками восточного благородного оленя была выражена гораздо слабее, чем между выборками европейского благородного оленя (табл. 5, рис. 6). Воронежский благородный олень сильнее отличался от восточного благородного оленя, чем кавказский (табл. 5, рис. 6).

Таблица 5. Генетическая F_{st} дифференциация между выборками благородного оленя *C. elaphus s. l.* России, основанная на анализе 11 микросателлитных локусов. Для всех значений $p \leq 0.001$.

	Марал	Изюбрь	Благородный олень из Якутии	Кавказский олень
Изюбрь	0.040			
Благородный олень из Якутии	0.044	0.050		
Кавказский олень	0.075	0.102	0.089	
Воронежский олень	0.158	0.198	0.194	0.101

Уровень F_{st} дифференциации был максимальным между выборками воронежского благородного оленя и изюбря, минимальным – между выборками марала и изюбря (табл. 5, рис. 6). Дифференциация между общими выборками восточного и европейского благородных оленей составила 0.087.



Рисунок 6. Анализ выборок благородного оленя *C. elaphus s.l.* России методом главных координат (PCoA) на основании уровня F_{st} дифференциации. Обозначения: Якутия – благородный олень из Якутии, Кавказ – кавказский олень, Воронеж – воронежский олень.

В общей выборке было обнаружено 49 частных (характерных только для определенной выборки или популяции) аллелей. Больше всего частных аллелей (20) было отмечено для выборки кавказского оленя (табл. 6, Приложение 5). В то же время, в выборке воронежского оленя было отмечено всего 5 частных аллелей. Для марала количество частных аллелей было равно 9, для изюбря – 11, для благородного оленя из Якутии – 4. Из 156 аллелей 66 встречались только в генотипах восточного благородного оленя, 35 – только в генотипах европейского благородного оленя (Приложение 5).

Для оценки показателей генетического разнообразия мы исключили музейные образцы из выборки кавказского оленя. Большинство показателей генетического разнообразия оказались выше в выборках восточного благородного оленя (марал и изюбрь), чем в выборках европейского благородного оленя (табл. 6). Однако, ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность, а также число частных аллелей оказались выше в выборке современного кавказского оленя (табл. 6). Воронежский олень имел самые низкие значения показателей генетического разнообразия (табл. 6). Для выборки марала и благородного оленя из Якутии отмечены относительно высокие значения индекса фиксации.

В данном разделе мы подчеркнули ярко выраженные различия между восточным и европейским благородными оленями. Далее мы подробнее остановимся на генетических и акустических особенностях каждого из этих видов.

Таблица 6. Показатели генетического разнообразия (среднее \pm SE) благородного оленя *C. elaphus s.l.* России на основании анализа полиморфизма 11 микросателлитных локусов яДНК. Обозначения: N – число образцов, N_a – число аллелей на локус, N_e – число эффективных аллелей, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность, F – индекс фиксации, I – индекс разнообразия Шеннона, A_R – аллельное разнообразие.

Выборка	N	N_a	N_e	H_o	H_e	F	I	N частных аллелей	A_R
Марал	59	8.909 ± 1.404	4.191 ± 0.747	0.564 ± 0.089	0.621 ± 0.085	0.093 ± 0.060	1.452 ± 0.231	0.818 ± 0.263	6.012
Изюбрь	40	8.545 ± 1.171	4.367 ± 0.785	0.608 ± 0.081	0.634 ± 0.084	0.037 ± 0.020	1.493 ± 0.218	1.000 ± 0.357	6.255
Благородный олень из Якутии	13	4.909 ± 0.836	3.330 ± 0.583	0.527 ± 0.090	0.584 ± 0.078	0.096 ± 0.081	1.175 ± 0.191	0.364 ± 0.203	4.830
Кавказский олень	18	6.182 ± 0.644	3.499 ± 0.506	0.632 ± 0.072	0.641 ± 0.059	0.013 ± 0.060	1.352 ± 0.148	1.818 ± 0.296	5.546
Воронежский олень	24	4.091 ± 0.392	2.138 ± 0.175	0.477 ± 0.067	0.488 ± 0.056	0.024 ± 0.056	0.891 ± 0.106	0.455 ± 0.207	5.117

3.1.2. Характеристика подвидов восточного благородного оленя, марала *C. c. sibiricus* и изюбря *C. c. xanthorugus*, по данным полиморфизма мтДНК и микросателлитных локусов яДНК

Цитохром *b*

На основании анализа 112 последовательностей полного гена цитохрома *b* мтДНК (1140 п.н.) был описан 41 гаплотип (табл. 1). Выравнивание не содержало инделей, из 64 (5.6%) полиморфных сайтов 48 (4.2%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзаций/трансверсий (*R*) составило 7.42. Не было выявлено ни одного общего гаплотипа для марала и изюбря.

Медианная сеть 41 гаплотипа восточного благородного оленя показала разделение выборки на две большие группировки, одну из которых образовали гаплотипы марала и благородного оленя из Якутии, другую – гаплотипы изюбря (рис. 7). Большая часть гаплотипов марала образовали группу «Маралы 1». Алтайские маралы из дикой природы и оленеводческих хозяйств несли близкие или идентичные гаплотипы (табл. 1, рис. 7). Маралы Саян (Саяно-Шушенский заповедник, гаплотипы 717K и 718K) были близки к алтайским маралам.

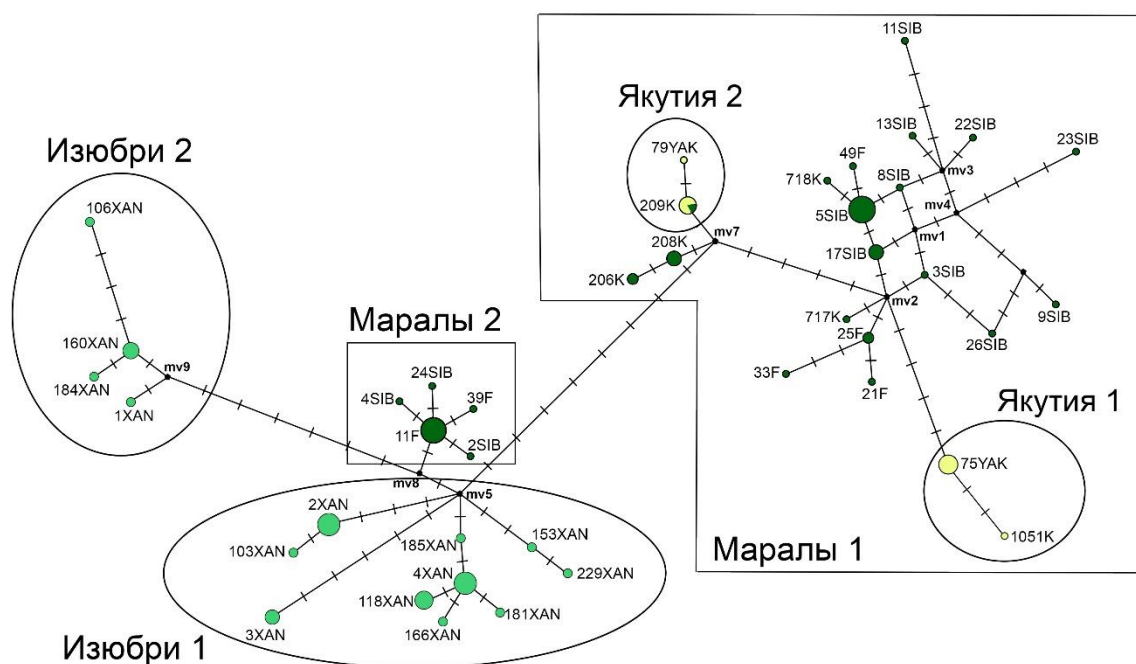


Рисунок 7. Медианная сеть гаплотипов восточного благородного оленя на основании 112 последовательностей полного гена цитохрома *b* (1140 п.н.). Темно-зеленым отмечены гаплотипы марала, светло-зеленым – гаплотипы изюбря, желтым – гаплотипы благородного оленя из Якутии. Черточки обозначают мутации, размер кружков пропорционален частоте гаплотипов, длина ветвей пропорциональна генетическим дистанциям. Модифицированная иллюстрация из статьи Голосовой и др., 2022.

Несколько обособленное положение заняли маралы Красноярского края и Иркутской области (гаплотипы 206К, 208К, рис. 7). В группировку «Маралы 1» также вошли все гаплотипы из Якутии. Однако выборка из Якутии оказалась неоднородна: часть гаплотипов образовала обособленную группу «Якутия 1» (гаплотипы 75УАК и 1051К), тогда как другая часть (гаплотипы 79УАК и 209К) образовала группу «Якутия 2», близкую к гаплотипам из Красноярского края и Иркутской области, причем гаплотип 209К был найден как у оленей Якутии, так и у марала Иркутской области (табл. 1, рис. 7). Группы «Якутия 1» и «Якутия 2» были разделены большим количеством мутаций ($n = 8$), при том что гаплотипы из двух разных групп были найдены у благородных оленей из одних и тех же районов (табл. 1, рис. 7).

Во вторую большую группировку вошли все гаплотипы изюбря и несколько гаплотипов марала (гаплогруппа «Маралы 2») (рис. 7). Группу «Маралы 2» образовали гаплотипы части алтайских маралов из оленеводческих хозяйств (табл. 1). Выборка изюбря также оказалась неоднородна и состояла из двух групп: «Изюбри 1» и «Изюбри 2», разделенных довольно большим количеством мутаций ($n = 7$, табл. 1, рис. 7). При этом в распределении гаплотипов изюбря на медианной сети не было географической закономерности: как и в случае с благородными оленями из Якутии, гаплотипы из двух разных групп были найдены у изюбрей из одних и тех же районов (табл. 1, рис. 7).

У всех маралов из группы «Маралы 2» полиморфный кодон 110 кодировал метионин (M), что также было характерно для некоторых изюбрей, но не для маралов из основной группы «Маралы 1», у которых 110 кодон кодировал лейцин (L) (Приложение 6). У всех изюбрей и маралов из группы «Маралы 2» кодон 356 кодировал валин (V), а не изолейцин, как у маралов из группы «Маралы 1» и благородных оленей из Якутии. У оленей из группы «Якутия 2» произошла замена 190А (аланин) на 190Т (треонин) (Приложение 6).

Генетическая *Fst* дистанция была наименьшей между выборками марала и изюбря (табл. 7). По уровню *Fst* дифференциации выборка благородного оленя из Якутии была ближе к выборке марала, чем к выборке изюбря (табл. 7).

Таблица 7. Генетическая *Fst* дифференциация между выборками восточного благородного оленя России, основанная на анализе гена цитохрома *b* мтДНК. Для всех значений $p < 0.001$. По Голосова и др., 2022.

	Благородный олень из Якутии	Марал
Марал	0.199	
Изюбрь	0.207	0.123

В целом, показатели генетического разнообразия были самыми низкими в выборке благородного оленя из Якутии, хотя уровень нуклеотидного разнообразия (π) в выборке оленя из Якутии был таким же, как в выборке изюбря (табл. 8). Выборка марала имела самые высокие показатели генетического разнообразия, хотя показатель гаплотипического разнообразия (h) был таким же, как в выборке изюбря. При сходном размере выборок, число гаплотипов в выборке марала было больше, чем в выборке изюбря (табл. 8). Коэффициент D теста на нейтральность Таджимы был отрицательным для выборки изюбря и положительным для выборок марала и благородного оленя из Якутии (табл. 8). Для общей выборки восточного благородного оленя он имел положительные значения, однако для всех значений $p \gg 0.05$.

Для выявления филогенетических отношений между подвидами восточного благородного оленя мы включили в анализ последовательности из Генбанка (Приложение 3). Финальное выравнивание содержало 150 последовательностей (112 полученных нами в ходе исследования и 38 из Генбанка) полного гена цитохрома *b* (1140 п.н.). На его основании было описано 72 гаплотипа (Приложение 3). Из 96 (8.4%) переменных сайтов 65 (5.7%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий (R) составило 4.74.

На основании данного выравнивания нами было построено дерево гаплотипов по методу максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) с использованием модели НКУ+G (Hasegawa-Kishino-Yano model с применением дискретного гамма-распределения (5 категорий), рис. 8). В качестве внешних групп мы включили в анализ последовательности центральноазиатского (*C. hanglu bactrianus*, номер в Генбанке AY142327) и европейского (*C. e. atlanticus*, AY070221) благородных оленей, пятнистого оленя (*C. nippon*, AB021093, AB021094, JF893490) и европейской лани (*D. dama*, MN746794). Топология ML дерева соответствовала топологии байесовского дерева (рис. 3, 8). Гаплотипы лани и других видов благородного оленя (*C. h. bactrianus* и *C. e. atlanticus*) образовали внешние ветви по отношению к гаплотипам восточного благородного оленя *C. canadensis* и пятнистого оленя *C. nippon* (рис. 8). Гаплотипы восточного благородного оленя образовали две группировки с высокой бутстрэп-поддержкой (97%): в одну из них вошли все гаплотипы изюбря и китайских подвидов, в другую – большинство гаплотипов марала, американских вапити и благородных оленей из Якутии (рис. 8, Приложение 3). Часть гаплотипов марала (алтайского *C. c. sibiricus* и семиреченского *C. c. songaricus*) вошла в один кластер с изюбрем, образовав обособленную кладу (группа «Маралы 2»). Гаплотипы китайских подвидов *C. c. kansuensis*, *C. c. macneilli* и *C. c. wallichii* оказались родственны изюбрю, образовав при этом отдельную кладу с высокой (99%) бутстрэп-поддержкой. Последовательности редкого подвида *C. c. alashanicus* (распространенного в Монголии и северном Китае) несли идентичный изюбрю гаплотип 106XAN (Приложение 3).

Таблица 8. Показатели генетического разнообразия (среднее \pm *SD*) восточного благородного оленя России на основании мтДНК анализа. По Голосова и др., 2022.

Выборка	N образцов	N гаплотипов	N полиморфных сайтов	Гаплотипическое разнообразие (h)	Нуклеотидное разнообразие (π)	Среднее число попарных различий (PD)	Коэффициент Таджимы (D)
Марал	59	24	33 (2.9%)	0.877 ± 0.029	0.008 ± 0.004	8.678 ± 4.064	0.727
Изюбрь	40	14	29 (2.5%)	0.877 ± 0.029	0.005 ± 0.003	6.031 ± 2.934	-0.396
Благородный олень из Якутии	13	4	12 (1.1%)	0.680 ± 0.089	0.005 ± 0.003	5.308 ± 2.740	1.521
В целом	112	41	64 (5.6%)	0.946 ± 0.001	0.010 ± 0.005	10.804 ± 4.953	0.617

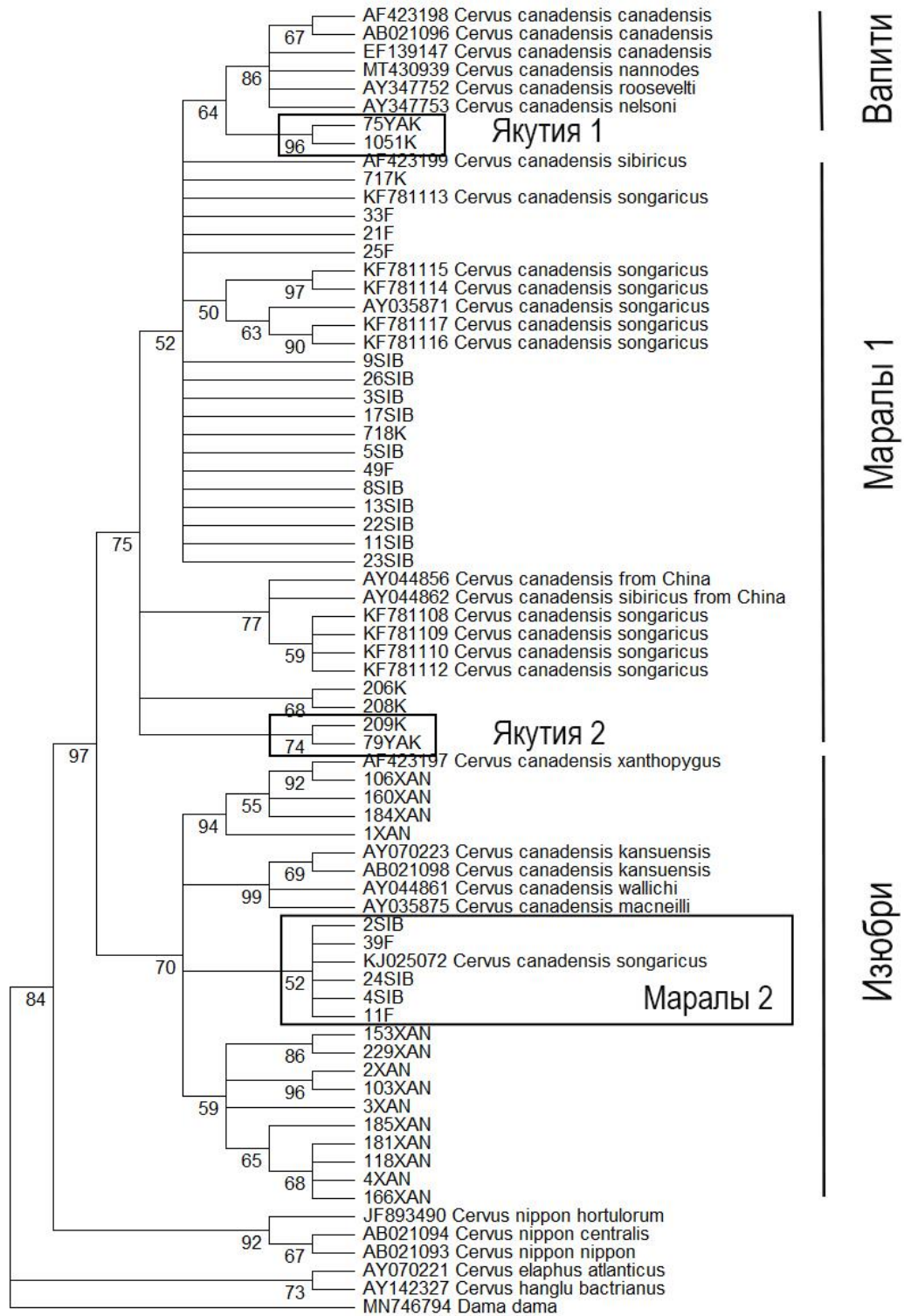


Рисунок 8. Филогенетическое древо *cyt b* гаплотипов (1140 п.н.), построенное на основании 150 последовательностей методом максимального правдоподобия (ML) с применением модели НКУ+G. В узлах указаны достоверные (>50%) значения бутстрэп-поддержки для ML алгоритмов (1000 повторов). По Голосова и др., 2022 (с изменениями).

Обособленная от других гаплотипов из России группа «Якутия 1» оказалась родственна североамериканским гаплотипам (рис. 8). Гаплотипы из группы «Якутия 2» образовали отдельную кладу. Семиреченский марал *C. c. songaricus* нес близкие или идентичные алтайскому маралу *C. c. sibiricus* гаплотипы (рис. 8, Приложение 3).

Микросателлиты

Для всей исходной выборки (112 образцов) был проведен анализ по 12 микросателлитным локусам яДНК (MM12, CSSM14, BM757, BM1818, CSSM19, BM4107, CSSM22, CSPS115, Haut14, Rt1, OheQ, BMS745) (табл. 2, Приложение 2). Всего было найдено 127 аллелей. Наиболее консервативным был локус CSSM22 (4 аллели), наиболее варибельным был локус Haut14 (18 аллелей). Три локуса показали высокие частоты нуль-аллелей: для BM1818 данный показатель был равен 0.41 и спровоцировал отклонение от равновесия Харди-Вайнберга по этому локусу (Приложение 4). Относительно высокие значения частот нуль-аллелей также были отмечены для локусов BM757 (0.11), CSSM14 (0.10) и OheQ (0.10). Исключение данных локусов не повлияло на характер результатов, поэтому мы использовали все локусы для последующего анализа. Отклонения от равновесия Харди-Вайнберга по четырем локусам было отмечено в выборке благородного оленя из Якутии (BM757, Haut14, Rt1 и OheQ) и по пяти локусам в выборке марала с Фермы 1 (BM757, BM1818, BM4107, OheQ и BMS745) (Приложение 4).

Кластерный анализ в программе STRUCTURE и последующим применением метода Эванно показал наиболее вероятное разделение выборки на два кластера ($K = 2$, рис. 9А, 10А). Генотипы изюбря сформировали гомогенный кластер, тогда как генотипы марала – гораздо более гетерогенный (кроме «Фермы 1»). Выборка из Якутии демонстрировала смешанные черты и наибольшую гетерогенность. При значениях K от 2 до 4 была показана ярко выраженная гомогенность выборки марала с Фермы 1 (рис. 9А–В). Учитывая небольшую численность маралов в хозяйстве, фиксированное количество самцов, допущенных к размножению, и отсутствие потока генов (хозяйство расположено в Костромской области вдали от нативной популяции марала), в данном локалитете могут сохраняться редкие аллели, влияющие на кластеризацию. Для исключения возможности подобного влияния мы провели анализ для четырех оставшихся выборок отдельно (рис. 9Г). В результате было выделено три кластера ($K=3$), два из которых (кластер изюбря и кластер благородного оленя из Якутии) обладали высокой степенью гомогенности (рис. 9Г, 10Б). Генотипы марала образовали отдельный кластер с более низкой вероятностью принадлежности к нему (рис. 9Г).

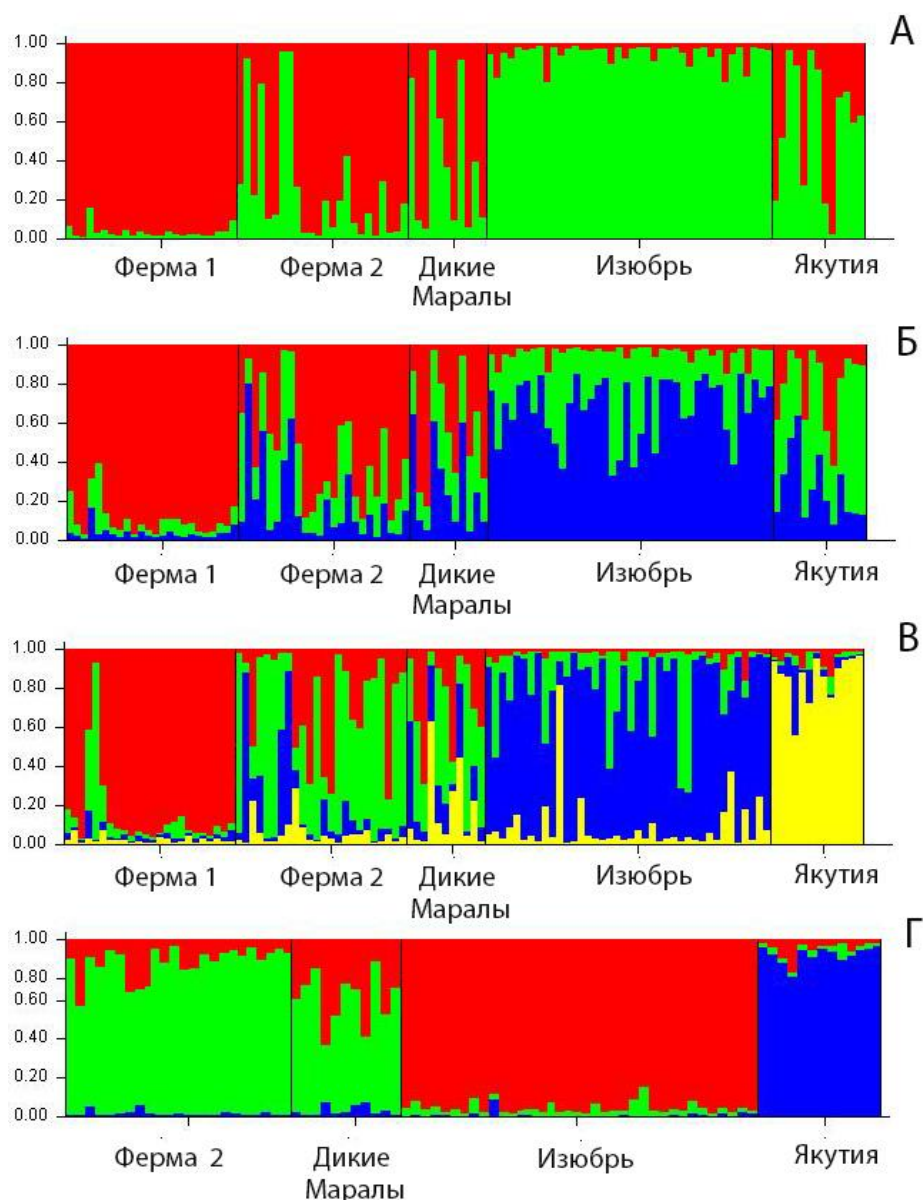


Рисунок 9. Кластеризация выборки восточного благородного оленя: А-В – для пяти выборок, где А – для $K=2$, Б – для $K=3$, В – для $K=4$; Г – для четырех выборок ($K=3$) (без Фермы 1). По оси абсцисс – генотипы, по оси ординат – вероятность принадлежности к одному из кластеров. Применена модель генетического смешения (admixture) со скоррелированными частотами аллелей в популяциях. Обозначения: Ферма 1 – маралы с Фермы 1 (Костромской мараловодческий комплекс), Ферма 2 – маралы с Фермы 2 (ОПХ «Новоталицкое»), Якутия – благородный олень из Якутии. По Голосова и др., 2022.

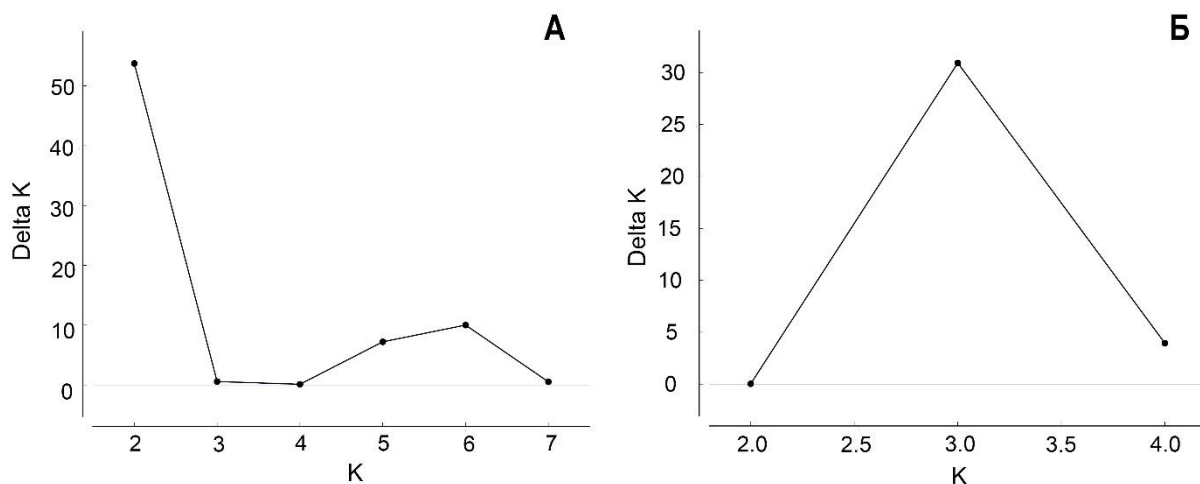


Рисунок 10. Определение оптимального количества кластеров (K) в выборке с помощью метода Эванно. По оси абсцисс – значения K, по оси ординат – значения показателя правдоподобности для данного количества кластеров ΔK . А – для пяти выборок, K=2; Б – для четырех выборок (без Фермы 1), K=3.

Генетическая F_{st} дифференциация оказалась довольно слабо выраженной (табл. 9, рис. 11). Различия по F_{st} были максимальными между выборками изюбря и благородного оленя из Якутии ($F_{st} = 0.051$, $p \leq 0.001$) и минимальными между выборками изюбря и марала ($F_{st} = 0.037$, $p \leq 0.001$). Дистанция между выборками марала и благородного оленя из Якутии имела промежуточное значение ($F_{st} = 0.047$, $p \leq 0.001$). Если рассматривать значения F_{st} дифференциации между отдельными локалитетами, то больше всего различались выборки благородного оленя из Якутии и дикого марала, меньше всего – выборки марала с двух ферм (табл. 9, рис. 11). В целом, выборка из Якутии сильно отличалась по F_{st} как от выборок марала, так и от выборки изюбря (табл. 9, рис. 11).

Таблица 9. Генетическая F_{st} дифференциация между выборками восточного благородного оленя, основанная на анализе 12 микросателлитных локусов. Для всех значений $p \leq 0.001$. По Голосова и др., 2022.

	Марал Ферма 1	Марал Ферма 2	Марал (дикий)	Изюбрь
Марал Ферма 2	0.032			
Марал (дикий)	0.054	0.034		
Изюбрь	0.062	0.040	0.041	
Якутия	0.056	0.057	0.071	0.051



Рисунок 11. Анализ выборок восточного благородного оленя методом главных координат (РСоА) на основании уровня *Fst* дифференциации.

При анализе выборок методом главных координат на основании индивидуальных генетических дистанций было видно слабую дифференциацию и отсутствие ярко выраженных группировок (рис. 12). Часть генотипов марала (в основном, с Фермы 1) были расположены близко друг к другу, образуя слабо обособленное облако. Генотипы дикого марала и марала с Фермы 2 были расположены близко к генотипам изюбря. Генотипы из Якутии так же не образовали единого скопления, хотя явно родственные генотипы 1051к, 1053к и 1054к из одной точки сбора были расположены рядом (рис. 12).

Филогенетическая реконструкция на основании *Da* генетических дистанций, осуществленная с помощью метода NG (neighbor-joining) и UPGMA, показала одинаковую топологию (рис. 13А,Б; Приложение 7). Общая картина согласуется с другими полученными данными микросателлитного анализа: маралы образовали один кластер, при этом маралы из оленеводческих хозяйств были ближе друг к другу, чем к маралам из природы. Изюбрь образовал внешнюю по отношению к кластеру марала кладу с высокой (100%) бутстрэп-поддержкой (рис. 13Б). Выборка благородного оленя из Якутии же заняла наиболее удаленное от других групп положение (рис. 13А,Б).

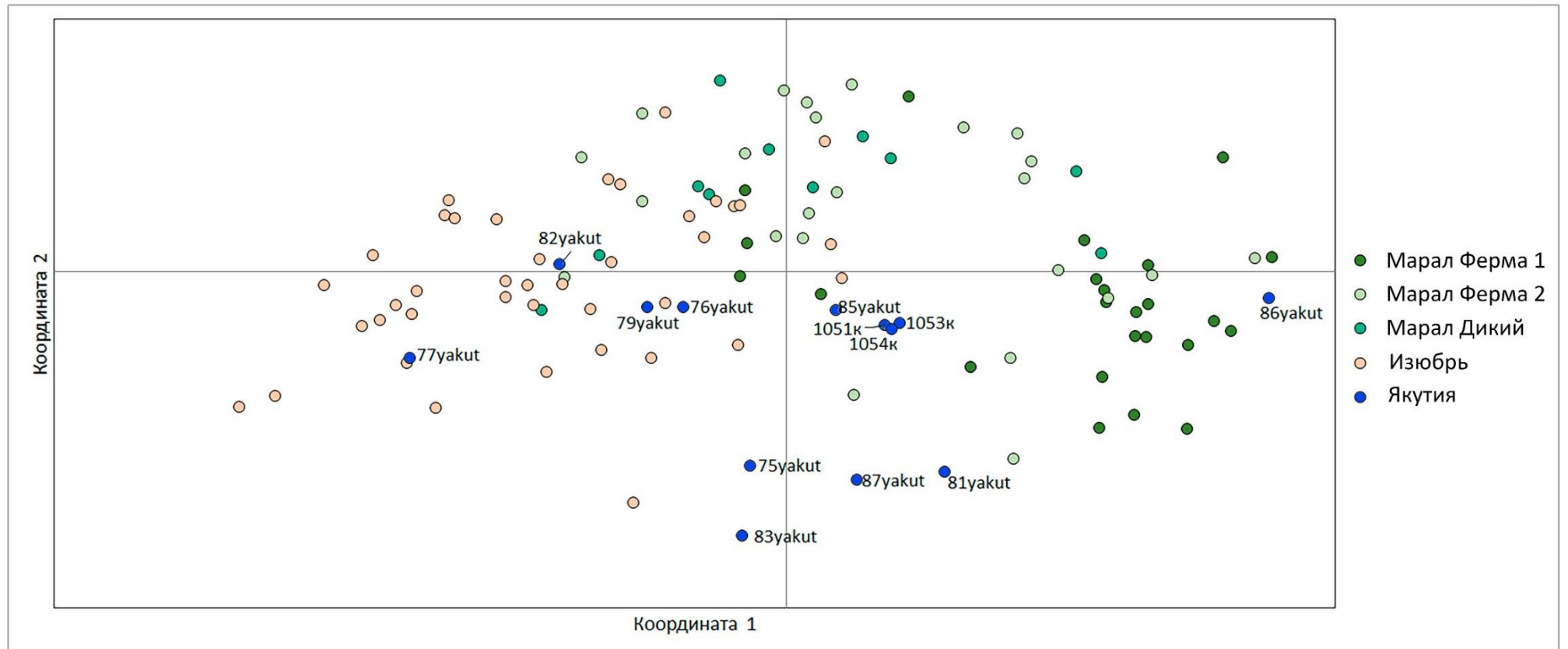


Рисунок 12. Анализ выборок восточного благородного оленя методом главных координат (PCoA) на основании индивидуальных генетических дистанций. Зеленым отмечены генотипы марала, оранжевым – генотипы изюбря, синим – генотипы благородного оленя из Якутии. Номера генотипов из Якутии обозначены на рисунке. Модифицированная иллюстрация из статьи Голосовой и др., 2022.

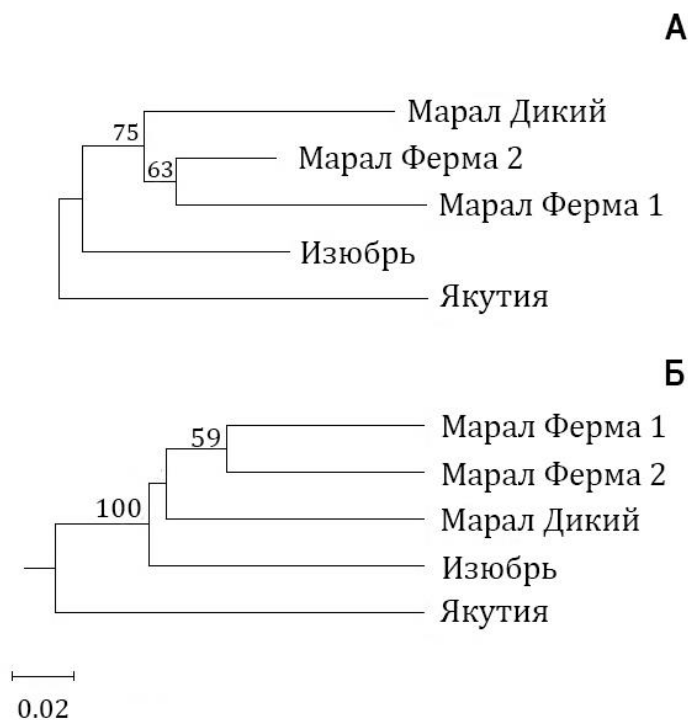


Рисунок 13. Филогенетические деревья, построенные на основании *Da* генетических дистанций методом А - NJ; Б – UPGMA. В узлах указаны достоверные (>50%) значения бутстрэп-поддержки. Обозначения: Якутия – благородный олень из Якутии.

В общей выборке было обнаружено 40 приватных аллелей. Из них 18 были приватными для изюбря, 17 для марала и 5 для благородного оленя из Якутии (табл. 10, Приложение 5). Внутри выборки марала самая высокая доля приватных аллелей была отмечена для марала с Фермы 1 (табл. 10).

Показатели генетического разнообразия на основании частот аллелей 12 микросателлитных локусов были самыми высокими в выборке изюбря и самыми низкими в выборке благородного оленя из Якутии (табл. 10). Для марала генетическое разнообразие было сходным для выборок из природы и оленеводческих хозяйств (Ферма 1 и Ферма 2). Для Фермы 1 не было отмечено влияния вольерного содержания, хотя индекс фиксации (*F*) в данной выборке имел несколько более высокие значения, чем в других (табл. 10). В выборках дикого марала и благородного оленя из Якутии индекс фиксации был выше, чем в выборках марала с Фермы 2 и изюбря (табл. 10). Однако для более достоверной оценки показателей генетического разнообразия и возможного уровня инбридинга в популяциях благородного оленя из Якутии и дикого марала следует увеличить размер анализируемых выборок.

Таблица 10. Показатели генетического разнообразия (среднее \pm SE) восточного благородного оленя России на основании анализа полиморфизма 12 микросателлитных локусов яДНК. Обозначения: N – число образцов, N_a – число аллелей на локус, N_e – число эффективных аллелей, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность, F – индекс фиксации, I – индекс разнообразия Шеннона, A_R – аллельное разнообразие.

Выборка	N	N_a	N_e	H_o	H_e	F	I	N частных аллелей	A_R
Марал (Ферма 1)	24	6.250 ± 0.897	3.705 ± 0.626	0.538 ± 0.088	0.600 ± 0.080	0.090 ± 0.078	1.296 ± 0.196	0.667 ± 0.225	5.160
Марал (Ферма 2)	24	6.250 ± 0.946	3.339 ± 0.557	0.597 ± 0.085	0.573 ± 0.077	-0.037 ± 0.040	1.225 ± 0.194	0.167 ± 0.112	4.959
Марал (дикий)	11	5.500 ± 0.900	3.819 ± 0.694	0.530 ± 0.082	0.579 ± 0.086	0.075 ± 0.036	1.250 ± 0.217	0.083 ± 0.083	5.500
Марал (в целом)	59	8.417 ± 1.373	4.026 ± 0.702	0.561 ± 0.081	0.615 ± 0.078	0.089 ± 0.055	1.409 ± 0.215	1.417 ± 0.434	5.760
Изюбрь	40	8.250 ± 1.109	4.179 ± 0.741	0.599 ± 0.074	0.626 ± 0.077	0.038 ± 0.018	1.454 ± 0.202	1.500 ± 0.379	5.891
Благородный олень из Якутии	13	4.750 ± 0.780	3.158 ± 0.560	0.503 ± 0.086	0.553 ± 0.078	0.078 ± 0.075	1.113 ± 0.185	0.417 ± 0.193	4.562

3.1.3. Характеристика европейского благородного оленя России *C. elaphus* по данным полиморфизма мтДНК и микросателлитных локусов яДНК

Цитохром *b*

Конечное выравнивание длинного фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК (1104 п. н.) включало 61 последовательность европейского благородного оленя России из данного исследования (33 для воронежского благородного оленя и 28 для кавказского, табл. 1, 2). Было описано 14 гаплотипов (табл. 1). Выравнивание не содержало инделей, из 48 (4.4%) полиморфных сайтов 35 (3.2%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий (R) составило 18.40. Не было выявлено ни одного общего гаплотипа для воронежского и кавказского благородных оленей.

Для выявления положения европейского благородного оленя России относительно других подвидов мы включили в выравнивание 23 последовательности гена цитохрома *b* испанского благородного оленя *C. e. hispanicus* (гаплогруппа А), 1 последовательность паннонского оленя из Венгрии *C. e. pannoniensis* (гаплогруппа С) и 69 последовательностей благородных оленей из разных частей Европы из базы данных Генбанк (табл. 1; Приложение 3). На основании анализа 154 последовательностей длинного фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК (1104 п. н.) было описано 74 гаплотипа (рис. 14, Приложение 3). Выравнивание не содержало инделей, из 100 (9.1%) полиморфных сайтов 64 (5.8%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий (R) составило 7.21. Не было выявлено ни одного общего гаплотипа для благородных оленей России и других стран.

Медианная сеть гаплотипов, построенная на основании 154 последовательностей длинного фрагмента гена цитохрома *b* показала разделение всех гаплотипов на 5 ранее описанных групп (рис. 14). Гаплогруппу А образовали гаплотипы из Центральной и Западной Европы (Швеции, Шотландии, Испании, Германии, Польши, Чехии, Венгрии, Беларуси, Украины), а также гаплотипы из Калининграда, Крыма и один гаплотип из Тверской области. Близкое к ним положение заняли гаплотипы из Брянского заповедника (BR1–4). Гаплогруппу В образовали гаплотипы из Северной Африки, Корсики и Сардинии. Кроме того, в нее вошли некоторые гаплотипы из Болгарии (рис. 14). Гаплогруппу С образовали гаплотипы из Центральной и Восточной Европы (Австрии, Югославии, Польши, Чехии, Венгрии, Беларуси, Украины, Болгарии), а также один гаплотип воронежского оленя из данного исследования (12LIP) и два гаплотипа из Тверской области.

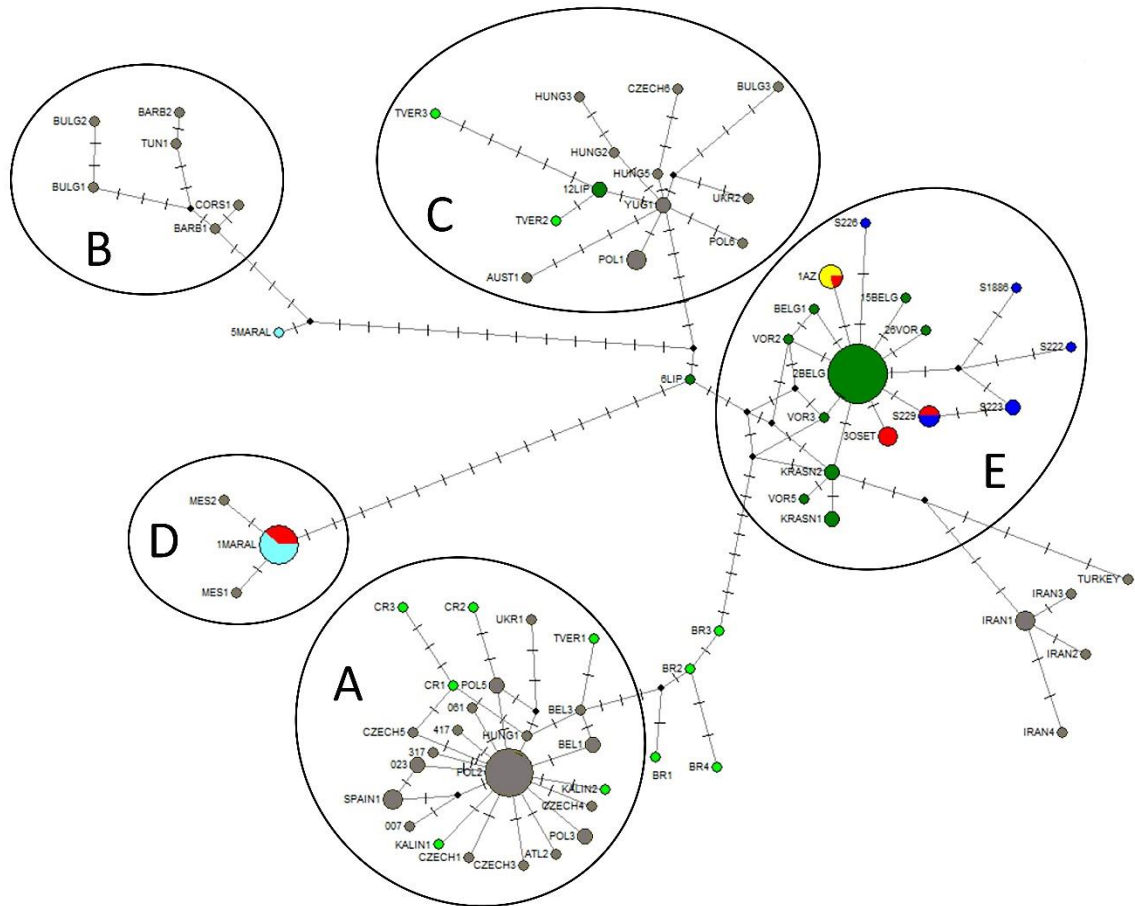


Рисунок 14. Медианная сеть гаплотипов европейского благородного оленя на основании 154 последовательностей длинного фрагмента гена цитохрома *b* (1104 п. н.). Темно-зеленым отмечены гаплотипы воронежского оленя, синим – гаплотипы из Кавказского заповедника первой половины XX в., голубым – современные гаплотипы из Кавказского заповедника, красным – другие гаплотипы с Северного Кавказа, желтым – гаплотипы из Закавказья, светло-зеленым – гаплотипы европейского оленя из других регионов России, серым – гаплотипы европейского благородного оленя из других локалитетов (Европа, Турция, Иран, Северная Африка). Черточки обозначают мутации, размер кружков пропорционален частоте гаплотипов, но длина ветвей не пропорциональна генетическим дистанциям.

Гаплогруппа D была образована гаплотипом, найденным у современных благородных оленей из Кавказского заповедника, Карачаево-Черкессии и Северной Осетии (1MARAL), и гаплотипами оленя Мезолы *C. e. italicus*. Гаплогруппа E была образована гаплотипами из России: в нее вошли как большинство гаплотипов воронежского оленя, так и гаплотипы из Кавказского заповедника первой половины XX в., Адыгеи, Дагестана, Северной Осетии и Азербайджана (рис. 14). Благородный олень из Адыгеи (верховья р. Сахрай) нес один гаплотип S229 с благородным оленем из Кавказского заповедника первой половины XX в. Гаплотип 6LIP, найденный у

воронежского оленя из Липецкой области, занял на гаплогсети промежуточное положение между гаплогруппами С и Е. Гаплотип 5MARAL оказался близок к гаплотипам группы В. Гаплотипы из Турции и Ирана заняли на сети обособленное положение, близкое к гаплогруппе Е. Для гаплогрупп А и Е была видна характерная звездообразная структура с центральным гаплотипом. Для гаплогруппы А это был гаплотип POL2, найденный у благородных оленей Польши, Шотландии, Швеции и Испании. Для гаплогруппы Е это был гаплотип воронежского оленя 2BELG, найденный у благородных оленей Воронежской, Белгородской, Липецкой областей и Краснодарского края (рис. 14).

На основании данного выравнивания нами было построено дерево гаплотипов по методу максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) с использованием модели НКУ+G+I (рис. 15). В качестве внешних групп мы включили в анализ последовательности европейской лани (*D. dama*, номер в Генбанке MN746794), пятнистого оленя (*C. nippon*, AB021093), центральноазиатского (*C. hanglu bactrianus*, AY142327) и восточного (*C. c. canadensis*, AB021096, и *C. c. xanthopygus*, AB021097) благородных оленей. Топология ML дерева соответствовала топологии байесовского дерева (рис. 3, 15). Гаплотипы лани, пятнистого и восточного благородного оленей образовали внешние ветви по отношению к гаплотипам центральноазиатского и европейского благородных оленей (рис. 15).

Оба дерева поддержали существующее распределение на гаплогруппы. Гаплогруппа В образовала отдельную от других европейских гаплотипов кладу вместе с гаплотипом из Кавказского заповедника 5MARAL с высокой поддержкой. Гаплогруппа А образовала кладу с гаплотипами из Брянского заповедника. Гаплогруппа С являлась внешней по отношению к сестринскимкладам D и Е (рис. 3, 15). Гаплотипы из Турции и Ирана образовали одну кладу с гаплотипами группы Е на обоих деревьях.

Анализ аминокислотного состава показал, что кавказские олени из гаплогруппы D имели замены валина (V) на изолейцин (I) в полиморфных позициях 118 и 295. Кроме данной группы, это было характерно только для оленей Мезолы. В целом, кавказские олени гаплогруппы D сильно отличались по аминокислотному составу гена цитохрома *b* от кавказских оленей гаплогруппы Е (Приложение 6).

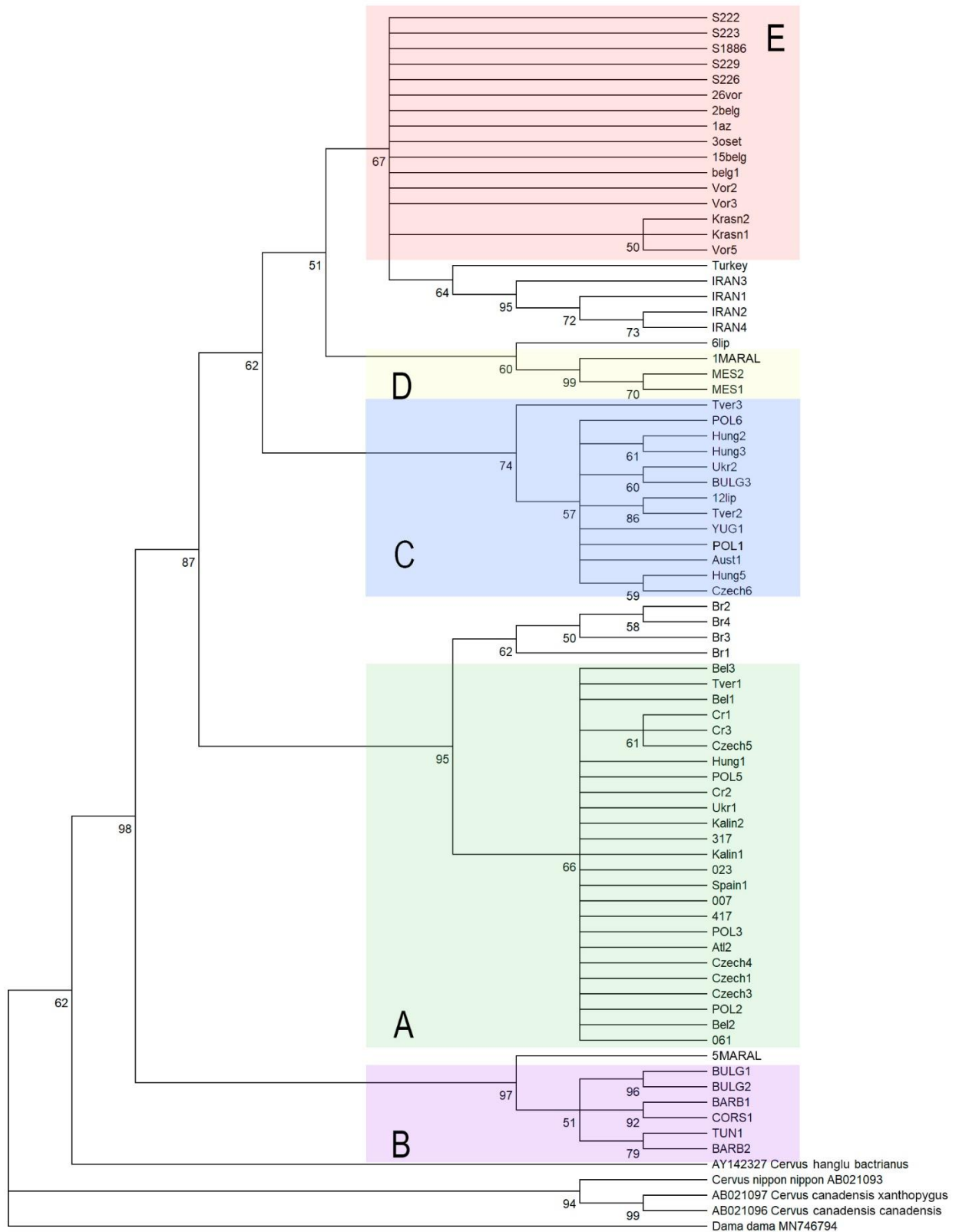


Рисунок 15. Филогенетическое дерево *cyt b* гаплотипов (1104 п. н.), построенное на основании 154 последовательностей методом максимального правдоподобия (ML) с применением модели НКУ+G+I. В узлах указаны достоверные (>50%) значения бутстрэп-поддержки для ML алгоритмов (1000 повторов).

Для подсчета уровня F_{st} дифференциации и показателей генетического разнообразия мы исключили из выборки кавказского оленя образцы первой половины XX в. и посчитали все коэффициенты отдельно для кавказского оленя из гаплогрупп E и D. В выборки кавказского и воронежского оленей были включены последовательности из данного исследования и из Генбанка. Выборка испанского оленя была сформирована из полученных нами последовательностей и включена для сравнения.

Уровень F_{st} дифференциации оказался наибольшим между выборками из России и выборкой испанского оленя (табл. 11). Выборка кавказского оленя из гаплогруппы D была немного ближе к выборке кавказского оленя из гаплогруппы E, чем к выборке воронежского оленя, однако различия между этими значениями были не велики (табл. 11). Наименьшая дистанция наблюдалась между выборками кавказского оленя из гаплогруппы E и воронежского оленя. В целом, уровень дифференциации между выборками оказался достаточно высок.

Таблица 11. Генетическая F_{st} дифференциация между выборками европейского благородного оленя, основанная на анализе длинного фрагмента гена цитохрома b мтДНК (1104 п. н.). Для подсчета дистанций использована двухпараметрическая модель Кимуры (Kimura 2-parameter model). Обозначения: * – $p < 0.05$, *** – $p < 0.001$.

	Кавказский олень D	Кавказский олень E	Воронежский олень
Кавказский олень E	0.863***		
Воронежский олень	0.874***	0.162*	
Испанский олень	0.930***	0.951***	0.914***

Показатели генетического разнообразия для европейского благородного оленя России имели невысокие значения (табл. 12). Показатель гаплотипического разнообразия (h) был самым низким в выборке кавказского оленя из гаплогруппы D, при этом показатель нуклеотидного разнообразия (π) был в этой выборке самым высоким. Наоборот, выборка кавказского оленя из гаплогруппы E демонстрировала самое высокое значение h при самом низком значении π (табл. 12). Выборка воронежского оленя имела промежуточные значения данных показателей. Коэффициент D теста на нейтральность Таджимы был положительным для кавказского оленя из гаплогруппы E и отрицательным для выборок кавказского оленя из гаплогруппы D и воронежского оленя (табл. 12). Однако, для кавказского оленя из гаплогруппы E значения были недостоверны (табл. 12). Для общей выборки европейского благородного оленя России было отмечено достаточно высокое гаплотипическое разнообразие при низком нуклеотидном. Коэффициент Таджимы имел отрицательные значения при низкой степени достоверности.

Следует отметить, что небольшой размер выборок кавказского оленя не позволяет нам однозначно судить о генетическом состоянии популяций.

Для того, чтобы включить в анализ некоторые образцы плохого качества (из ГПЗ «Утриш», Белгородской и Воронежской области, а также образцы паннонского оленя из Венгрии), мы сформировали выравнивание короткого фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК длиной 417 п. н. (табл. 1, Приложение 3). На основании анализа 169 последовательности было описано 40 гаплотипов. Выравнивание не содержало инделей, из 36 (8.6%) полиморфных сайтов 19 (4.6%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий (R) составило 5.02. На основании данного выравнивания была построена медианная сеть гаплотипов (Приложение 8). Несмотря на сократившееся число гаплотипов, топология сети оказалась сходной с топологией сети длинных гаплотипов (рис. 14, Приложение 8). Сохранилось деление на 5 основных гаплогрупп, однако теперь гаплотипы из Ирана и Турции (TURKEY, IRAN1, IRAN3) вошли в гаплогруппу E. Благородные олени из Утриша также несли гаплотипы из группы E – свой гаплотип 708UTR и общий с оленями Воронежской и Белгородской областей, Северного Кавказа и Закавказья центральный гаплотип 2BELG (Приложение 8). Паннонские олени несли короткий *cyt b* гаплотип 2YUG, общий для благородных оленей Югославии, Польши и Венгрии и принадлежащий к группе C (Приложение 8).

Таблица 12. Показатели генетического разнообразия (среднее \pm *SD*) европейского благородного оленя России на основании мтДНК анализа.

Выборка	N образцов	N гаплотипов	N полиморфных сайтов	Гаплотипическое разнообразие (H)	Нуклеотидное разнообразие (π)	Среднее число попарных различий (PD)	Коэффициент Таджимы (D)
Кавказский олень D	14	2	26 (2.4%)	0.143 \pm 0.119	0.003 \pm 0.002	3.714 \pm 1.995	-2.322; $p < 0.001$
Кавказский олень E	10	3	3 (0.3%)	0.689 \pm 0.104	0.001 \pm 0.001	1.378 \pm 0.924	1.077; $p = 0.86$
Воронежский олень	43	11	17 (1.5%)	0.515 \pm 0.093	0.002 \pm 0.001	1.920 \pm 1.114	-1.637; $p < 0.05$
В целом	67	16	45 (4.1%)	0.760 \pm 0.046	0.007 \pm 0.004	7.778 \pm 3.668	-0.577; $p = 0.32$

Микросателлиты

Микросателлитный анализ по 8 микросателлитным локусам (MM12, CSSM14, BM757, BM1818, CSSM19, BM4107, CSSM22, CSPS115) был проведен для 88 образцов европейского благородного оленя (31 образец кавказского оленя, 24 образца воронежского оленя, 24 образца испанского оленя, 9 образцов паннонского оленя) (табл. 2, Приложение 2). Всего было найдено 89 аллелей. Наиболее консервативными были локусы MM12 и CSSM14 (по 6 аллелей), наиболее варибельным был локус BM4107 (19 аллелей). Два локуса показали высокие частоты нуль-аллелей, спровоцировавшие отклонения от равновесия Харди-Вайнберга по этим локусам: для MM12 данный показатель был равен 0.24, для CSPS115 – 0.34. Исключение данных локусов не повлияло на характер результатов, поэтому мы использовали все локусы для последующего анализа. Относительно высокие значения частот нуль-аллелей также были отмечены для локусов CSSM14 (0.19), BM757 (0.11) и BM1818 (0.14). Отклонения от равновесия Харди-Вайнберга по четырем локусам были отмечены в выборках кавказского оленя (MM12, BM757, BM1818 и CSPS115) и воронежского оленя (CSSM14, BM757, BM1818 и CSPS115), по трем локусам – в выборке испанского оленя (CSSM14, BM757, CSPS115) и по двум – в выборке паннонского оленя (CSSM14, CSSM19) (Приложение 4).

Кластеризация выборки с помощью алгоритма STRUCTURE не показала разделение выборки кавказского оленя на группы D и E. При количестве кластеров, равном двум, генотипы воронежского оленя образовали отдельный кластер. Генотипы из кавказской и европейских выборок образовали второй кластер, при этом выборка кавказского оленя была гетерогенна: генотипы из Азербайджана, Карачаево-Черкессии, некоторые генотипы из Северной Осетии и генотипы из Кавказского заповедника первой половины XX в. демонстрировали более низкую вероятность принадлежности к «европейскому» кластеру при более высокой вероятности принадлежности к кластеру воронежского оленя (рис. 16А). При оптимальном количестве кластеров $K = 3$, выявленном с помощью метода Эванно, выборка воронежского оленя образовала отдельный гомогенный кластер, который сохранил свою обособленность и при больших значениях K (рис. 16Б–Г). Выборка кавказского оленя осталась гетерогенной: часть генотипов принадлежала к тому же кластеру, что и генотипы паннонского оленя (все современные и исторические генотипы из Кавказского заповедника, генотипы из Карачаево-Черкессии, Адыгеи и Дагестана, часть генотипов из Северной Осетии), часть – к тому же кластеру, что и генотипы испанского оленя (генотипы из Азербайджана, некоторые генотипы из Северной Осетии) (рис. 16Б).

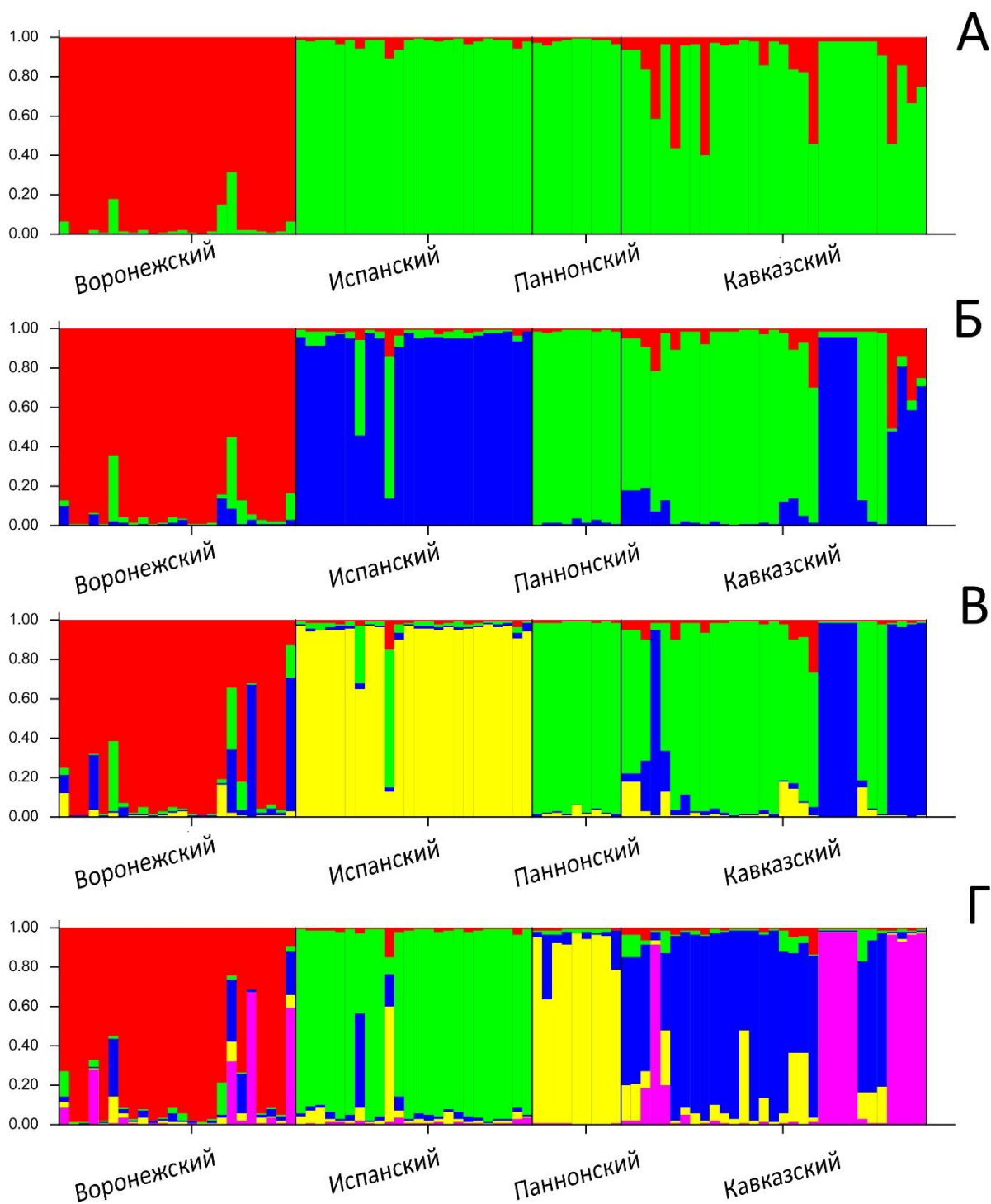


Рисунок 16. Кластеризация выборки европейского благородного оленя, при А – $K=2$, Б – $K=3$, В – $K=4$; Г – $K=5$. По оси абсцисс – генотипы, по оси ординат – вероятность принадлежности к одному из кластеров. Применена модель генетического смешения (admixture) без учета географического происхождения образцов (без LOCPRIOR) со скоррелированными частотами аллелей в популяциях.

Таблица 13. Генетическая *Fst* дифференциация между выборками европейского благородного оленя, основанная на анализе 8 микросателлитных локусов. Для всех значений $p \leq 0.001$.

	Воронежский олень	Кавказский олень	Испанский олень
Кавказский олень	0.087		
Испанский олень	0.119	0.048	
Паннонский олень	0.150	0.073	0.075

Уровень *Fst* дифференциации оказался максимальным между выборками паннонского и воронежского благородных оленей, минимальным – между выборками кавказского и испанского благородных оленей (табл. 13; рис. 17). В целом, выборка воронежского оленя сильнее отличалась по уровню *Fst* от европейских популяций, чем выборка кавказского оленя. Различия между выборками кавказского и воронежского оленей по данному показателю были выражены сильнее, чем между выборками кавказского оленя и благородных оленей из Европы (табл. 13; рис. 17).

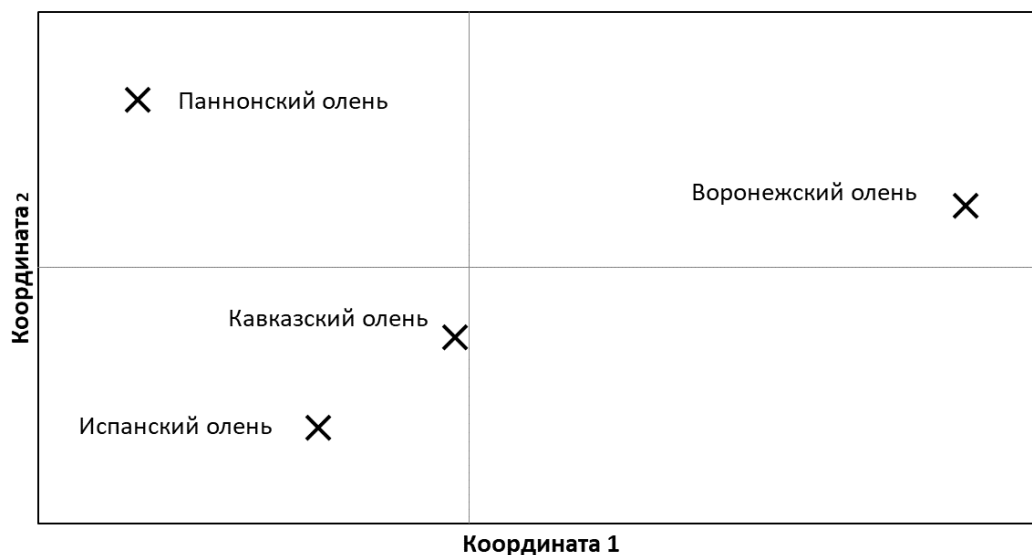


Рисунок 17. Анализ выборок европейского благородного оленя методом главных координат (PCoA) на основании уровня *Fst* дифференциации.

Метод анализа главных координат на базе индивидуальных генетических дистанций показал формирование на плоскости выраженных группировок для выборок воронежского,

испанского и паннонского благородных оленей (рис. 18). Выборка кавказского благородного оленя не сформировала обособленного облака генотипов. При этом генотипы с Кавказа были явно ближе к европейским генотипам, чем к генотипам воронежского оленя (рис. 18).

В общей выборке была обнаружена 41 приватная аллель. Из них только 4 были приватными для воронежского оленя, 15 для кавказского оленя, 12 для испанского оленя, 10 для паннонского оленя (табл. 14). Внутри выборки кавказского оленя только одна аллель была приватной для кавказского оленя первой половины XX в., и 10 – для современного кавказского оленя (Приложение 5).

Для оценки показателей генетического разнообразия мы выделили генотипы, обнаруженные у музейных образцов кавказского оленя, в отдельную группу («Кавказский олень музей», табл. 14). Все показатели генетического разнообразия были самыми низкими в выборке воронежского оленя (табл. 14). Современный кавказский благородный олень, наоборот, отличался высокими показателями генетического разнообразия, а показатель наблюдаемой гетерозиготности (H_o) был самым высоким в его выборке (табл. 14). Остальные показатели генетического разнообразия были выше всего в выборке испанского оленя (табл. 14). Однако, если рассматривать только современные выборки, число приватных аллелей было наивысшим для кавказского оленя (1.750 ± 0.491). Выборка современного кавказского оленя имела однозначно более высокие показатели генетического разнообразия, чем выборка кавказского оленя первой половины XX в. (табл. 14). Индекс разнообразия Шеннона (I) имел невысокие (<1.5) значения для всех выборок и был выше в выборках испанского и современного кавказского благородных оленей. В выборках испанского и паннонского оленей наблюдались более высокие значения H_o по сравнению с H_e , что привело к высоким значениям индекса фиксации F в выборках из Европы (табл. 14). Однако небольшой размер выборок не позволяет нам делать однозначных выводов об уровне генетического разнообразия и инбридинга в исследуемых популяциях.

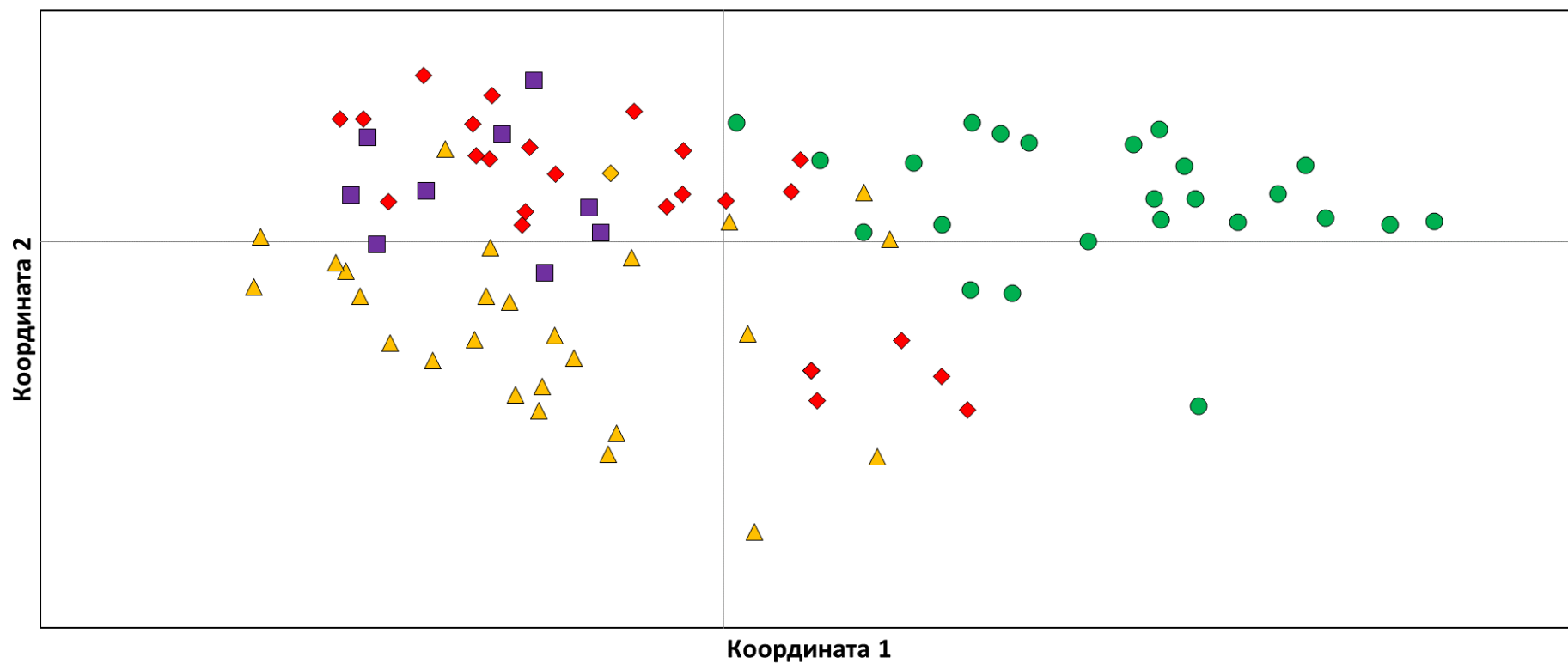


Рисунок 18. Анализ выборок европейского благородного оленя методом главных координат (РСоА) на основании индивидуальных генетических дистанций. Зелеными кругами отмечены генотипы воронежского оленя, красными ромбами – генотипы кавказского оленя, оранжевыми треугольниками – генотипы испанского оленя, фиолетовыми ромбами – генотипы паннонского оленя.

Таблица 14. Показатели генетического разнообразия (среднее \pm SE) европейского благородного оленя на основании анализа полиморфизма 8 микросателлитных локусов яДНК. Обозначения: N – число образцов, N_a – число аллелей на локус, N_e – число эффективных аллелей, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность, F – индекс фиксации, I – индекс разнообразия Шеннона, A_R – аллельное разнообразие.

Выборка	N	N_a	N_e	H_o	H_e	F	I	N приватных аллелей	A_R
Кавказский олень современный	19	6.375 ± 0.944	3.754 ± 0.666	0.609 ± 0.081	0.673 ± 0.051	0.103 ± 0.086	1.415 ± 0.168	1.250 ± 0.366	4.961
Кавказский олень музей	12	4.875 ± 0.972	3.277 ± 0.576	0.594 ± 0.094	0.626 ± 0.059	0.055 ± 0.129	1.224 ± 0.191	0.125 ± 0.125	4.405
Воронежский олень	24	4.375 ± 0.420	2.403 ± 0.168	0.547 ± 0.066	0.562 ± 0.045	0.025 ± 0.079	1.038 ± 0.088	0.500 ± 0.189	3.501
Испанский олень	24	6.375 ± 0.778	4.222 ± 0.717	0.581 ± 0.075	0.714 ± 0.045	0.200 ± 0.068	1.487 ± 0.151	1.625 ± 0.460	5.018
Паннонский олень	9	5.125 ± 0.934	3.515 ± 0.682	0.507 ± 0.091	0.656 ± 0.048	0.254 ± 0.122	1.311 ± 0.172	1.375 ± 0.596	4.979

3.1.4. Выявление потенциальной гибридизации европейского благородного и пятнистого оленей и определение подвидовой принадлежности особей европейского благородного оленя неизвестного происхождения

Оценка происхождения и выявление следов гибридизации были проведены нами для 34 образцов фенотипически пятнистого оленя и 10 образцов фенотипически европейского благородного оленя из частного охотничьего хозяйства в Смоленской области («Ферма 3», табл. 15, 16). В качестве образцов с известным видовым статусом мы включили в анализ 10 образцов уссурийского пятнистого оленя *C. n. hortulorum* из природной популяции Дальнего Востока из коллекции Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН (табл. 15).

Первый этап исследования

На первом этапе мы оценивали происхождение 14 особей фенотипически пятнистого оленя и 10 особей фенотипически европейского благородного оленя без морфологических признаков, указывающих на следы гибридизации (табл. 15). В качестве оценки их происхождения по материнской линии и выявлении видовой и подвидовой принадлежности мы провели филогенетический анализ по гену цитохрома *b* и D-петле мтДНК.

Таблица 15. Список образцов первого этапа исследования, их гаплотипы по мтДНК и подвидовая принадлежность.

№ образца	№ особи	Гаплотип цитохром <i>b</i>	Гаплотип D-петля	Вид/Подвид	Гаплогруппа/ Происхождение
Образцы из охотхозяйства «Ферма 3»:					
1a	1	H4	1NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
2a	2	H4	14NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
3a	3	H7	3NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
4a	4	H4	4NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
5a	5	H5	11NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный
6a	6	H4	1NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
7a	7	H4	1NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
8a	8	H4	14NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
9a	9	H5	11NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный
10a	10	H5	10NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный
11a	11	H5	11NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный
12a	12	H4	14NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
13a	13	H4	14NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый

14a	14	H4	14NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
15a	004	H2	15ELAP	Европейский благородный олень	A
16a	008	H2	16ELAP	Европейский благородный олень	A
17a	009	H2	17ELAP	Европейский благородный олень	A
18a	055	H3	18ELAP	Среднеевропейский благородный олень	A
19a	11	H2	19ELAP	Европейский благородный олень	A
20a	100	H2	20ELAP	Европейский благородный олень	A
21a	56	H3	21ELAP	Европейский благородный олень	A
22a	156	H2	22ELAP	Европейский благородный олень	A
23a	155	H1	24ELAP	Европейский благородный олень	C
24a	6	H1	24ELAP	Европейский благородный олень	C

Образцы из коллекции Кабинета:

25a	Коллекция кабинета	H4	25NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
26a	Коллекция кабинета	H4	26NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
27a	Коллекция кабинета	H4	25NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
28a	Коллекция кабинета	H4	28NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
29a	Коллекция кабинета	H4	25NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Парковый
30a	Коллекция кабинета	H5	11NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный
31a	Коллекция кабинета	H5	11NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный
32a	Коллекция кабинета	H5	11NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный

33a	Коллекция кабинета	H5	11NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный
34a	Коллекция кабинета	H6	11NIPP	Уссурийский пятнистый олень	Аборигенный

mtДНК

Цитохром b

Для исследуемой выборки было получено выравнивание из 34 последовательностей общей длиной 1134 п.н. (полный цитохром *b* без первых шести нуклеотидов). Выравнивание не содержало инделей, из 92 (8.1%) переменных сайтов 91 (8.0%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий составило $R=1.34$. На основании данного выравнивания было описано 7 гаплотипов (4 для пятнистого и 3 для европейского благородного оленя) (табл. 15). Не было выявлено ни одного общего гаплотипа для пятнистого и европейского благородного оленей.

Для выяснения филогенетического статуса оленей из исследуемой выборки мы сравнили полученные последовательности с уже имеющимися данными. Общее выравнивание полного гена цитохрома *b* содержало 207 последовательностей (34 полученных в ходе данного исследования, 20 последовательностей воронежского оленя, полученных нами ранее, и 153 последовательности благородного и пятнистого оленей из Генбанка) (Приложение 9). Общая длина выравнивания составила 1134 п.н. Из 216 (19.0%) переменных сайтов 166 (14.6%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий составило $R=18.54$. Всего в выравнивании было выявлено 126 гаплотипов (табл. 15, Приложение 9).

Для удобства представления информации мы сформировали два выравнивания, одно из которых включило в себя 75 последовательностей гена цитохрома *b* пятнистого и восточного благородного оленей, другое – 132 последовательности европейского благородного оленя. Для каждого выравнивания была построена медианная сеть гаплотипов (рис. 19, 20).

Медианная сеть 46 гаплотипов пятнистого и восточного благородного оленей была построена на основании 220 мутаций (табл. 15, рис. 19, Приложение 9). Маралы и изюбри сформировали две отдельные гаплогруппы, гаплотипы японского пятнистого оленя также образовали отдельную группу, хотя часть из них была расположена ближе к группе материкового пятнистого оленя, в которую вошли гаплотипы из Китая, Дальнего Востока, Чехии и Южной Кореи.

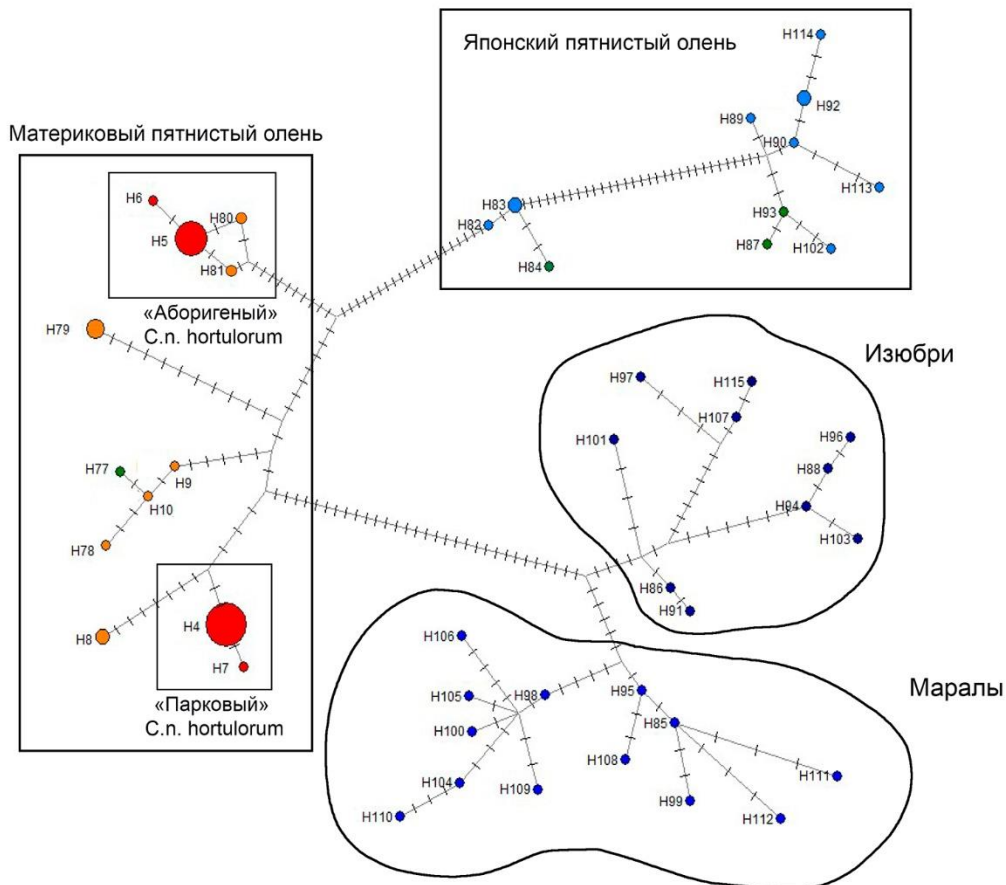


Рисунок 19. Медианная сеть гаплотипов пятнистого и восточного благородного оленей на основании 75 последовательностей гена цитохрома *b* (1134 п.н.). Красным отмечены гаплотипы пятнистого оленя из данного исследования, оранжевым - гаплотипы пятнистого оленя из материковой Азии, зеленым – гаплотипы пятнистого оленя из Чехии, голубым – гаплотипы японского пятнистого оленя, синим – гаплотипы марала, темно-синим – гаплотипы изюбря. Черточки обозначают мутации, размер кружков пропорционален частоте гаплотипов, однако длина ветвей не пропорциональна генетическим дистанциям.

Исследуемые пятнистые олени несли гаплотипы, сходные или идентичные найденным в природе у уссурийского подвида *C. n. hortulorum*. При этом они образовали две группы, соответствующие «аборигенным» и «парковым» пятнистым оленям. Гаплотип H5 был найден у пятнистых оленей №№ 5а, 9а – 11а, а также у пятнистых оленей из коллекции кабинета №№ 30а – 33а, для которых установлено происхождение от аборигенных популяций, и пятнистого оленя из дикой популяции Приморья из Генбанка (рис. 19, Приложение 9). Также он был близок гаплотипу H6, который был найден у «аборигенного» пятнистого оленя № 34а. Близкие к ним гаплотипы H80 и H81 из Китая также относились к уссурийскому подвиду (рис. 19, Приложение 9). Напротив, гаплотип H4 был найден у пятнистых оленей №№ 1а, 2а, 4а, 6а – 8а, 12а – 14а и

«парковых» оленей №№ 25а – 29а из коллекции кабинета (рис. 19, Приложение 9). Близкий ему гаплотип Н7 был найден у пятнистого оленя № 3а. Таким образом, для данных особей можно говорить о происхождении от «парковых» пятнистых оленей. Отдельно стоит отметить большое количество мутаций (т.е. большую генетическую дистанцию) между «парковыми» и «аборигенными» гаплотипами.

Медианная сеть 80 гаплотипов европейского благородного оленя была построена на основании 172 мутаций (табл. 15, рис. 20, Приложение 9). Все гаплотипы образовали описанные ранее гаплогруппы (А-С, Е).

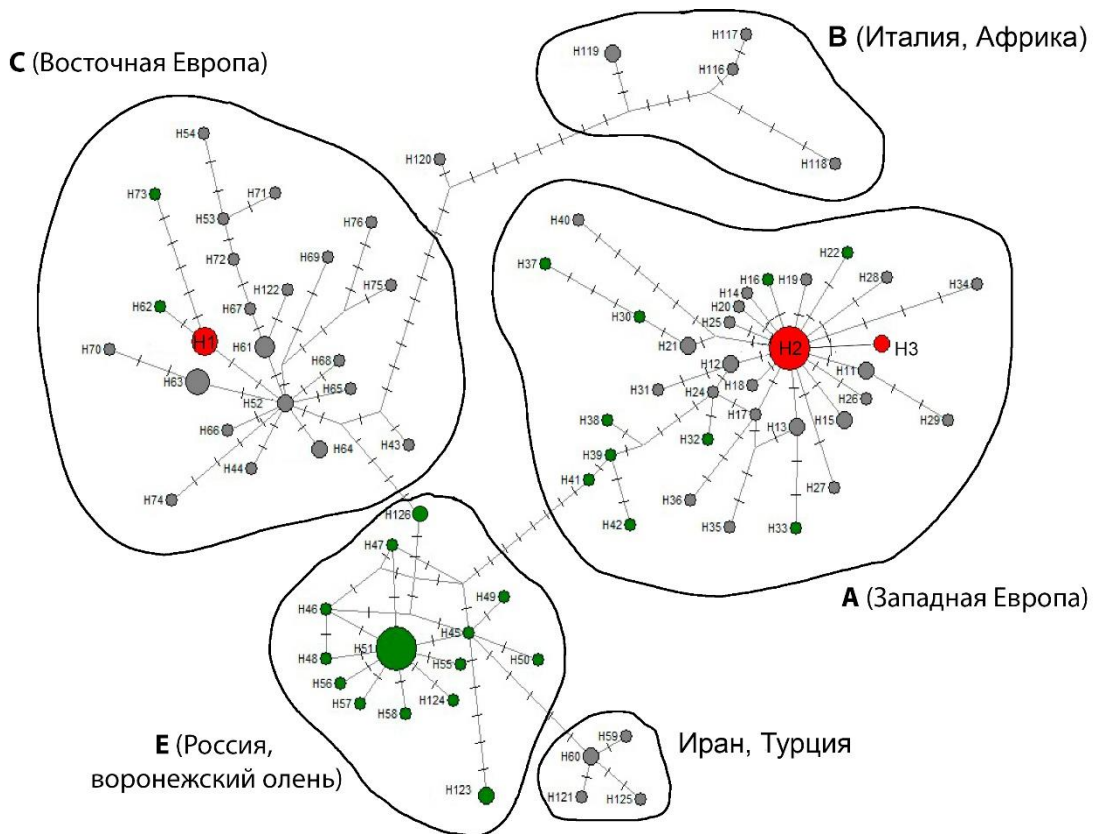


Рисунок 20. Медианная сеть гаплотипов европейского благородного оленя на основании 132 последовательностей гена цитохрома *b* (1134 п.н.). Красным отмечены гаплотипы из данного исследования, зеленым – остальные гаплотипы из России, серым – другие гаплотипы европейского благородного оленя. Черточки обозначают мутации, размер кружков пропорционален частоте гаплотипов, однако длина ветвей не пропорциональна генетическим дистанциям.

Исследуемые европейские благородные олени несли 3 гаплотипа (табл. 15, рис. 20). Один из них (Н1) был найден у №№ 23а, 24а, а также у некоторых воронежских оленей (Приложение 9). При этом он входил не в гаплогруппу Е, объединявшую большинство воронежских оленей, а в гаплогруппу С (включавшую гаплотипы из Восточной и Центральной Европы: Венгрии, Чехии,

Австрии, Германии, Украины, Словакии, Польши) (Приложение 9). Родственными данному оказались гаплотипы H62 и H73 из Тверской области, популяции смешанного происхождения. Два других гаплотипа, H2 и H3, вошли в гаплогруппу A (Центральная и Северная Европа), вместе с гаплотипами из Венгрии, Чехии, Германии, Норвегии, Швеции, Испании, Шотландии, а также Крыма и Калининградской области (рис. 20, Приложение 9). Гаплотип H2, занимавший в своей гаплогруппе центральное положение, был найден не только у большей части благородных оленей из данного исследования (№№ 15а – 17а, 19а, 20а, 22а), но и у благородных оленей Норвегии, Швеции, западной части Польши, Чехии и Шотландии (Приложение 9). Подобное центральное положение на гаплогруппе и высокая частота свидетельствуют о том, что данный гаплотип является предковым для прочих гаплотипов данной группы. Близкий к нему гаплотип H3 был найден только у благородных оленей из данного исследования (№№ 18а, 21а).

D-петля

Для исследуемой выборки было получено выравнивание из 34 последовательностей D-петли общей длиной 967 п.н. Выравнивание содержало 165 (17.1%) переменных сайтов, из них в 88 (9.1%) присутствовали индели, из 89 (9.2%) сайтов, содержащих замены, 88 (9.1%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий составило R=26.74. На основании данного выравнивания было описано 18 гаплотипов (9 для пятнистого и 9 для европейского благородного оленя) (табл. 15). Не было выявлено ни одного общего гаплотипа для пятнистого и европейского благородного оленей.

Для сравнительного анализа исследуемой выборки по D-петле мы сформировали два выравнивания. Одно из них, общей длиной 979 п.н., содержало 88 последовательностей пятнистого оленя (24 полученных в ходе данного исследования и 64 последовательности пятнистого оленя из базы GenBank). Второе, общей длиной 791 п.н., содержало 60 последовательностей европейского благородного оленя (10 полученных в ходе данного исследования, 18 полученных ранее последовательностей воронежского оленя и 32 последовательности из Генбанка, Приложение 10). Всего было найдено 104 гаплотипа. Не было выявлено ни одного общего гаплотипа для пятнистого и европейского благородного оленей.

Для каждого выравнивания были построены медианные сети гаплотипов. Медианная сеть 61 гаплотипа пятнистого оленя была построена на основании 266 мутаций (рис. 21, Приложение 10).

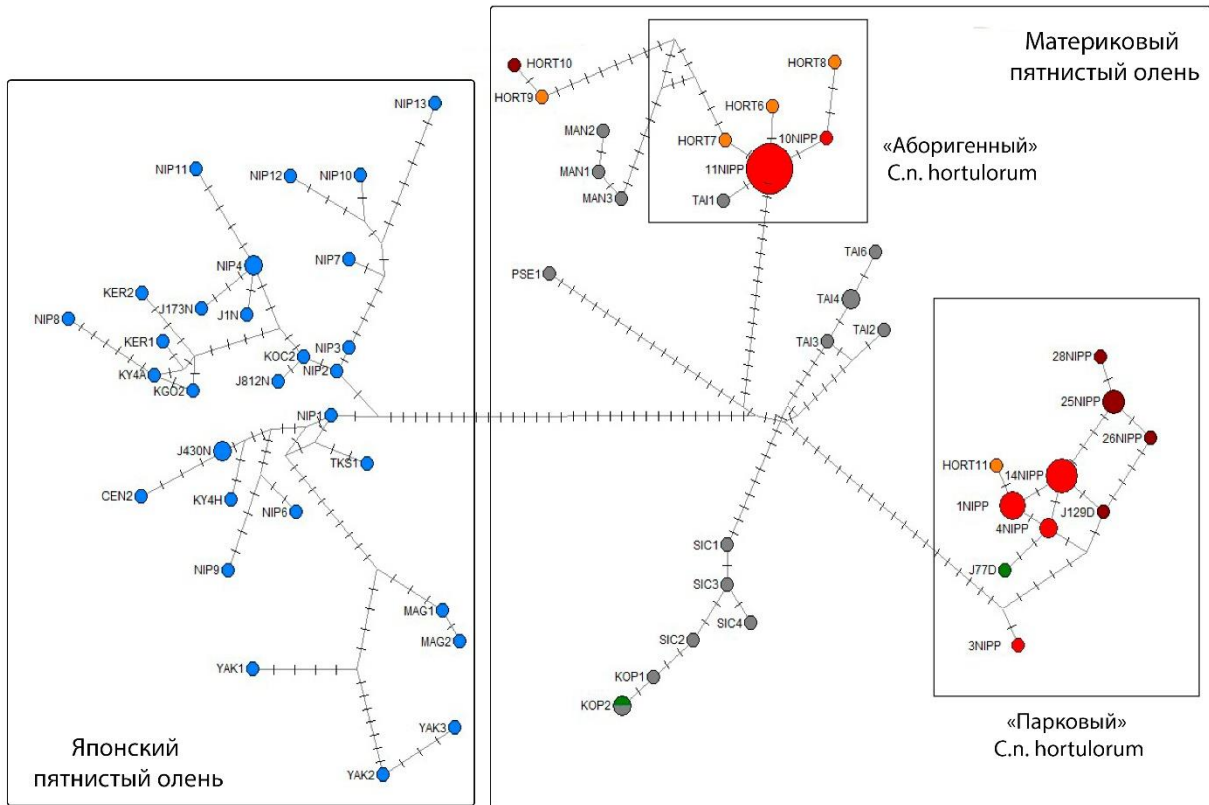


Рисунок 21. Медианная сеть гаплотипов пятнистого оленя на основании 88 последовательностей D-петли (979 п.н.). Красным отмечены гаплотипы пятнистого оленя с «Фермы 3», коричневым – гаплотипы уссурийского оленя с Дальнего Востока (в т.ч. из коллекции Кабинета), оранжевым – прочие гаплотипы уссурийского пятнистого оленя, серым – гаплотипы других материковых подвидов, зеленым – гаплотипы пятнистого оленя из Чехии, голубым – гаплотипы японского пятнистого оленя. Черточки обозначают мутации, размер кружков пропорционален частоте гаплотипов, однако длина ветвей не пропорциональна генетическим дистанциям.

Распределение гаплотипов D-петли пятнистого оленя было сходным с распределением гаплотипов цитохрома *b*. За счет более быстрого накопления мутаций в данном фрагменте, количество выявленных гаплотипов было выше, однако, сохранилось разделение гаплотипов уссурийского пятнистого оленя на две группы, в одну из которых вошли «аборигенные» гаплотипы, в т.ч. занимающий центральное в своей группе положение 11NIPP (найденный у пятнистых оленей №№ 5а, 9а, 11а; у аборигенных оленей с Дальнего Востока №№ 30а – 34а, а также у некоторых *C.n. hortulorum* из Генбанка) и 10NIPP (найденный у пятнистого оленя № 10а) (табл. 15, рис. 21, Приложение 10). Вторая группа была образована «парковыми» гаплотипами, в т.ч. 1NIPP (№№ 1а, 6а, 7а), 3NIPP (№ 3а), 4NIPP (№ 4а и пятнистый олень из Чехии) и наиболее распространенным 14NIPP (№№ 2а, 8а, 12а – 14а, пятнистый олень из Чехии и Приморья).

Помимо этого, в группу вошел гаплотип из Чехии J77D, гаплотип J129D из Лазовского заповедника (Приморье) и «парковые» гаплотипы из коллекции Кабинета 25NIPP, 26NIPP, 28NIPP (№№ 25a – 29a) (табл. 15, рис. 21, Приложение 10).

Медианная сеть 43 гаплотипов европейского благородного оленя была построена на основании 199 мутаций (рис. 22, Приложение 10).

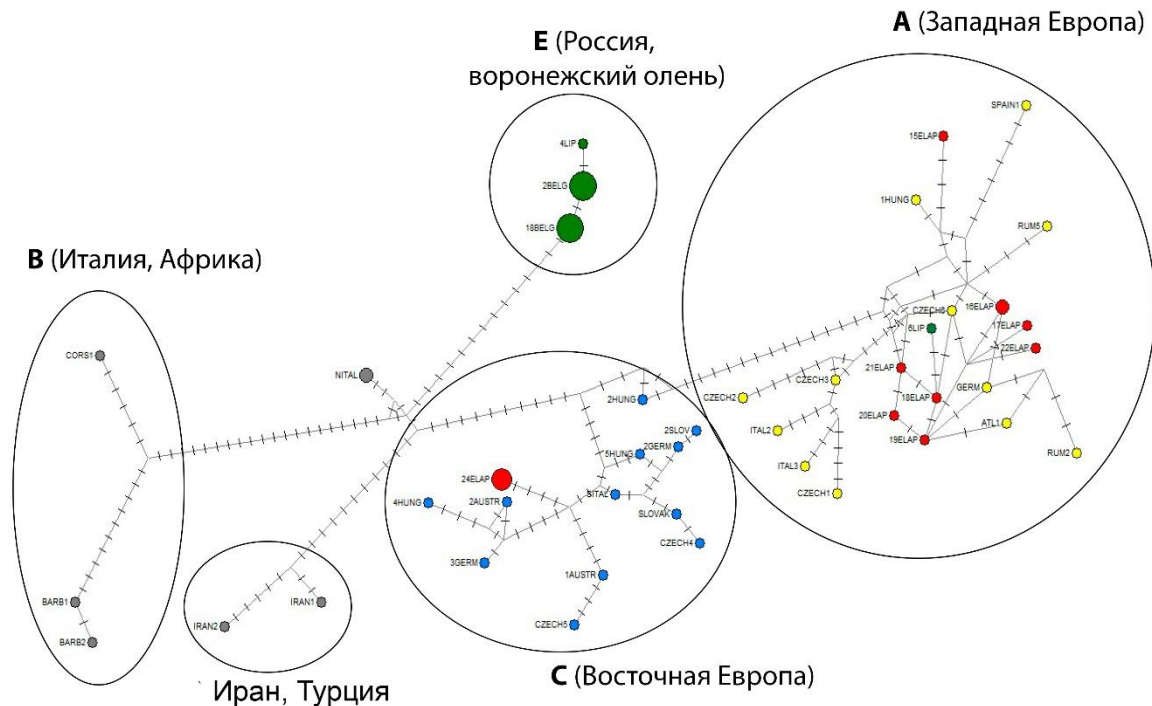


Рисунок 22. Медианная сеть гаплотипов европейского благородного оленя на основании 60 последовательностей D-петли (791 п.н.). Красным отмечены гаплотипы из данного исследования, зеленым – остальные гаплотипы из России, голубым – гаплотипы Восточной и Центральной Европы (С), желтым – гаплотипы Западной и Центральной Европы (А), серым – остальные гаплотипы европейского благородного оленя. Черточки обозначают мутации, размер кружков пропорционален частоте гаплотипов, однако длина ветвей не пропорциональна генетическим дистанциям.

Для европейского благородного оленя топология распределения гаплотипов D-петли также оказалась сходной с распределением гаплотипов цитохрома *b*. Сохранилось разделение на описанные ранее гаплогруппы, большинство исследуемых образцов несли собственные гаплотипы, которые вошли в гаплогруппу А (вместе с гаплотипами из Шотландии, Норвегии, Испании, частично Венгрии, Италии и Чехии) (рис. 22, Приложение 10). Исключение составили образцы №№ 23а, 24а, которые несли отдельный гаплотип 24ELAP, найденный также у

воронежских оленей 121ip и 161ip и относящийся к гаплогруппе С (вместе с гаплотипами из Австрии, Словакии, частично Венгрии, Италии и Чехии) (рис. 22, Приложение 10).

Таким образом, по митохондриальным маркерам выявлено наличие двух обособленных групп как внутри выборки уссурийского пятнистого оленя («аборигенные» и «парковые»), так и внутри выборки европейского благородного оленя (западноевропейские (гаплогруппа А) и (восточноевропейские (гаплогруппа С)). Данные по D-петле поддерживают данные по цитохрому *b*. Условно можно номинально отнести исследуемого благородного оленя к средневропейскому подвиду *C.e. hippelaphus*, как и остальных благородных оленей России, Восточной и Центральной Европы, однако принять во внимание генетическую неоднородность, свойственную как данной выборке (смешанное происхождение, А/С), так и подвиду в целом.

Микросателлиты

Для оценки возможной гибридизации между пятнистым и европейским благородным оленями из исследуемой выборки мы провели фрагментный анализ 36 образцов по 15 микросателлитным локусам: 34 образца из данного исследования и два образца воронежского благородного оленя (121ip и 161ip), которые несли один мтДНК гаплотип с благородными оленями №23а и №24а.

В результате было выявлено 156 аллелей. Наиболее вариабельным был локус VM757 (20 аллелей), наиболее консервативными – локусы С32 и Т40 (по 3 аллели). При этом 114 аллелей были приватными (то есть характерными только для пятнистого/европейского благородного оленей): 61 для пятнистого оленя и 53 для европейского благородного оленя (Приложение 11). Генетические дистанции между двумя выборками при этом были небольшими, однако отличия были достоверными ($F_{st}=0,133, p \leq 0.001$).

Байесовский анализ с помощью алгоритма STRUCTURE показал разделение общей выборки на два кластера с высокой вероятностью принадлежности к каждому из них (рис. 23). К одному кластеру принадлежали все генотипы пятнистого оленя, к другому – все генотипы европейского благородного оленя. Оба кластера были гомогенны – что свидетельствует об отсутствии гибридизации между особями разных видов в данной выборке.



Рисунок 23. Кластеризация выборки пятнистого и европейского благородного оленей при $K=2$. По оси абсцисс – генотипы, по оси ординат – вероятность принадлежности к одному из кластеров. Применена модель генетического смешения (admixture) со скоррелированными частотами аллелей в популяциях.

Метод анализа главных координат на базе индивидуальных генетических дистанций продемонстрировал наличие двух ярко выделенных группировок (пятнистый олень и европейский благородный олень) (рис. 24). Внутри группировки «пятнистый олень» присутствовало разделение на две группы генотипов, в одну из которых вошли все генотипы диких пятнистых оленей с Дальнего Востока (и «парковых», и «аборигенных»), в другую – все генотипы пятнистого оленя с «Фермы 3». При этом разделения на «парковых» и «аборигенных» пятнистых оленей выявлено не было (рис. 24).

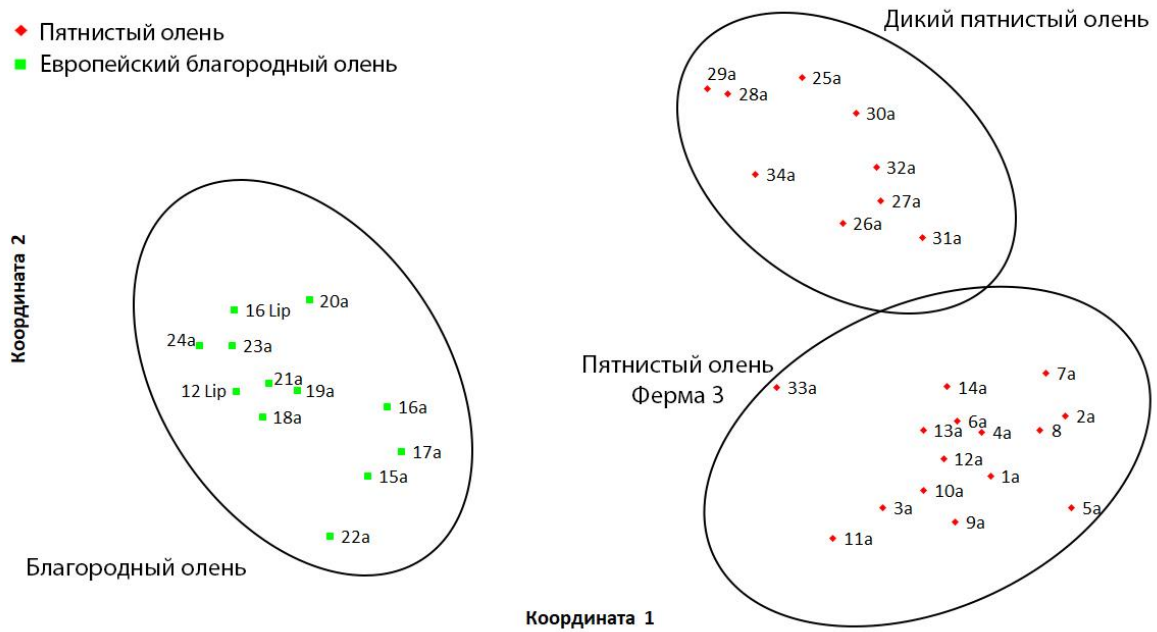


Рисунок 24. Анализ главных координат (PCoA) на базе индивидуальных генетических дистанций. Номера на рисунке соответствуют номерам особей из табл. 15.

Второй этап исследования

На втором этапе основной задачей было выявить следы гибридизации у 20 особей фенотипически пятнистых оленей, чьи морфологические черты (в основном, окрас или строение рогов) несколько отличались от типичных для пятнистого оленя (табл. 16).

Таблица 16. Список образцов, их гаплотипы и видовая принадлежность на основании митохондриального и микросателлитного анализа.

№ образца	Видовая принадлежность (по данным микросателлитного анализа)	Гаплотип цитохром b	Происхождение по мтДНК
1	пятнистый олень	H4	Уссурийский пятнистый олень («паркового» происхождения)
2	пятнистый олень		
3	пятнистый олень		
4	пятнистый олень		
5	пятнистый олень		
6	пятнистый олень		
8	пятнистый олень		
9	пятнистый олень		
11	пятнистый олень		

13	пятнистый олень		
14	пятнистый олень		
15	пятнистый олень		
16	Гибрид пятнистого и европейского благородного оленя!		
18	пятнистый олень		
19	пятнистый олень		
20	пятнистый олень		
7	пятнистый олень	Н5	Уссурийский
10	пятнистый олень		пятнистый олень
12	пятнистый олень		(«аборигенного»
17	пятнистый олень		происхождения)

Цитохром b

Общая длина выравнивания митохондриального гена цитохрома *b* составила 1134 п.н. (полный цитохром *b* без первых шести нуклеотидов). По данным анализа мы определили принадлежность всех особей в исследуемой выборке к двум ранее выявленным гаплотипам пятнистого оленя Н4 и Н5 (табл. 15; рис. 19).

Микросателлиты

Для выявления потенциальных гибридов в исследуемой выборке мы провели ее анализ по 13 микросателлитным локусам. Для сравнения мы включили в анализ все генотипы из предыдущего этапа исследования. В результате анализа 56 генотипов было выявлено 148 аллелей. Число аллелей на локус варьировалось от 3 (Т40) до 22 (ВМ757).

Метод анализа главных координат на базе индивидуальных генетических дистанций показал наличие двух групп (пятнистый олень и европейский благородный олень, рис. 25). При этом генотип 16 (соответствует номеру животного) занял промежуточное положение между облаками генотипов пятнистого и европейского благородного оленей (рис. 25). Фенотипически особь №16 ближе к благородному оленю (размеры и окрас).

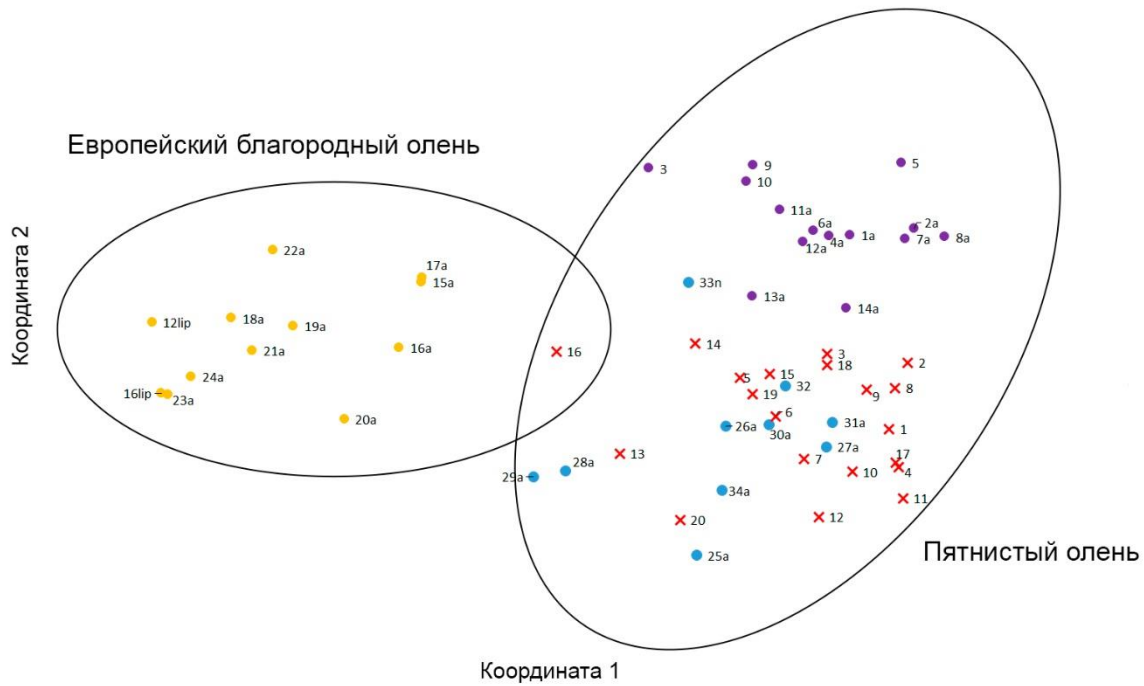


Рисунок 25. Анализ главных координат (PCoA) на базе индивидуальных генетических дистанций. Оранжевыми кружками отмечены генотипы европейского благородного оленя, голубыми – генотипы пятнистого оленя из природной популяции Дальнего Востока, фиолетовыми – генотипы пятнистого оленя с Фермы 3 (I этап исследования), красными крестами – генотипы пятнистого оленя с Фермы 3 (II этап исследования). Номера на рисунке соответствуют номерам особей из табл. 15, 16.

Для выявления возможной гибридизации с восточным благородным оленем (марал *C. s. sibiricus* и изюбрь *C. s. xanthopygus*), мы включили в исследуемую выборку 20 генотипов марала и изюбря (рис. 26). На плоскости они образовали отдельное облако, не перекрываемое с облаками пятнистого и европейского благородного оленей, так что гибридов с восточным благородным оленем не выявлено (рис. 26). После этого генотипы марала и изюбря были исключены из дальнейшего анализа во избежание искажения результатов.

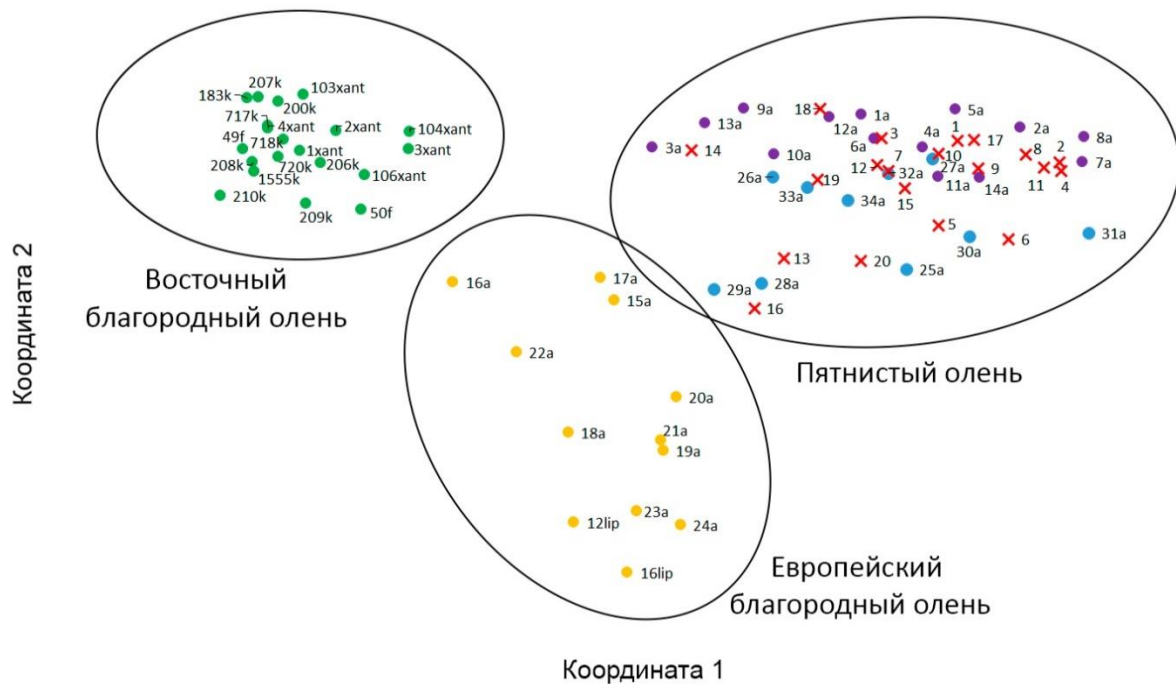


Рисунок 26. Анализ главных координат (PCoA) на базе индивидуальных генетических дистанций. Зелеными кружками отмечены генотипы восточного благородного оленя (марал и изюбрь), оранжевыми – генотипы европейского благородного оленя, голубыми – генотипы пятнистого оленя из природной популяции Дальнего Востока, фиолетовыми – генотипы пятнистого оленя с Фермы 3 (I этап исследования), красными крестами – генотипы пятнистого оленя с Фермы 3 (II этап исследования).

Для уточнения происхождения оленя №16 мы провели кластерный анализ для выборки пятнистого и европейского благородного оленей с помощью программы STRUCTURE. В результате выборка образовала 2 кластера при оптимальном $K = 2$ (рис. 27А, 28А). Генотип №16 показал низкую вероятность принадлежности к своему кластеру, однако картина была осложнена наличием гетерогенности внутри выборки пятнистого оленя из природной популяции при данном значении K (рис. 27А).

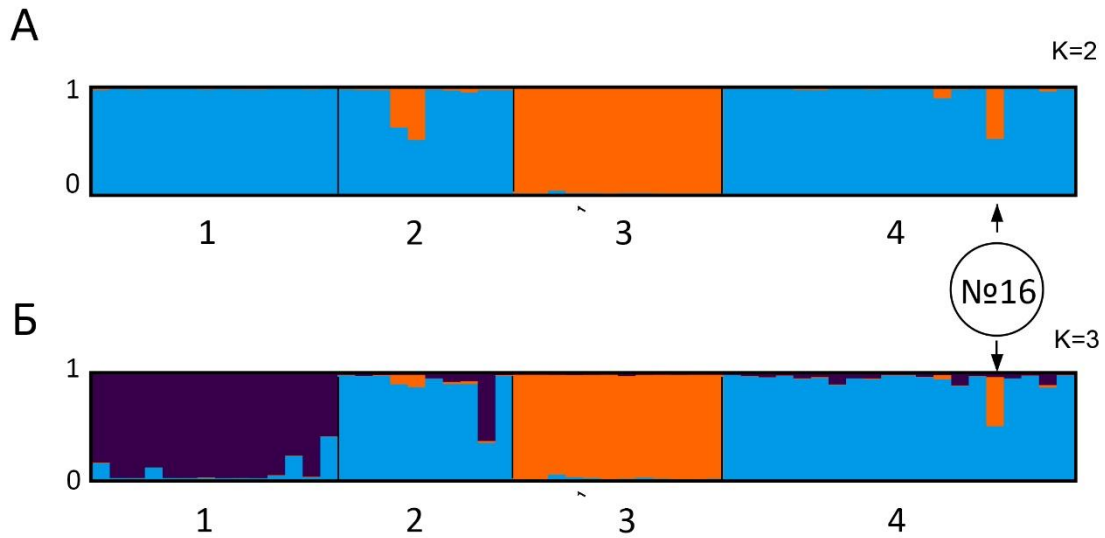


Рисунок 27. Кластеризация выборки пятнистого и европейского благородного оленей для А: $K = 2$; Б: $K = 3$. По оси абсцисс – генотипы, по оси ординат – вероятность принадлежности к одному из кластеров. Цифры соответствуют выборкам: 1 – пятнистый олень с Фермы 3 (I этап исследования), 2 – пятнистый олень из природной популяции Дальнего Востока, 3 – европейский благородный олень, 4 – пятнистый олень с Фермы 3 (II этап исследования). Применена модель генетического смешения (admixture) со скоррелированными частотами аллелей в популяциях.

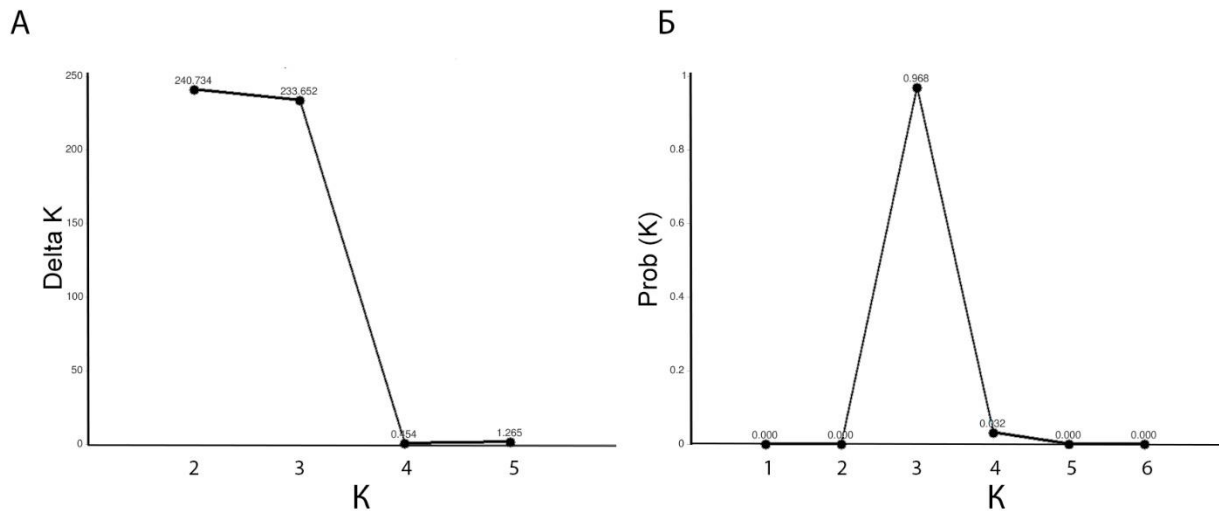


Рисунок 28. Определение оптимального числа кластеров по методу Эванно (А) и по методу Притчарда (Б). По оси абсцисс – значения K , по оси ординат – значение определяющего параметра.

Однако при количестве кластеров, равном трем ($K=3$), из всех генотипов пятнистого оленя только генотип оленя №16 имел высокий процент вероятности принадлежности к кластеру европейского благородного оленя (обозначенный оранжевым цветом, рис. 27Б). Остальная

выборка демонстрировала высокий уровень гомогенности. Проверка оптимального количества кластеров показала, что по методу Эванно оптимальным количеством кластеров является $K=2$, однако $K=3$ имеет близкие к нему значения дельта K (рис. 28А). В то же время метод Притчарда (Pritchard et al. 2010; Kopelman et al., 2015) выявил оптимальное число кластеров, равное 3 (рис. 28Б). Поэтому мы приняли за оптимальное разделение на 3 кластера. Для оленя №16, таким образом, показано гибридное происхождение (по 50% аллелей, характерных для европейского благородного и пятнистого оленей (рис. 29)).



Рисунок 29. Кластеризация выборки пятнистого и европейского благородного оленей при $K=3$ для отдельных генотипов. По оси абсцисс – генотипы (соответствуют номерам образцов), по оси ординат – вероятность принадлежности к одному из кластеров. Применена модель генетического смешения (admixture) со скоррелированными частотами аллелей в популяциях.

Пятнистые олени из исследуемой выборки (Ферма 3, II этап) образовали один кластер с дикими пятнистыми оленями из природной популяции Дальнего Востока, а не с пятнистыми оленями с Фермы 3 (I этап) (рис. 29). Распределение частот аллелей в данной выборке было близко к таковому в выборке из природной популяции, что также отразилось на уровне F_{st} дифференциации (табл. 17). Генетическая дифференциация между исследуемой выборкой и выборкой пятнистого оленя из природной популяции была в два раза ниже, чем между исследуемой выборкой и выборкой пятнистого оленя с Фермы 3 (I этап) (табл. 17). Однако сами значения F_{st} дифференциации были небольшими. При этом дифференциация между двумя выборками пятнистого оленя с Фермы 3 и выборкой европейского благородного оленя была существенно выше, что подтвердило отсутствие массовой гибридизации (табл. 17).

Таблица 17. Генетическая *Fst* дифференциация между выборками пятнистого и европейского благородного оленей, основанная на анализе 13 микросателлитных локусов. Для всех значений $p < 0.05$.

	Пятнистый олень Ферма 3 I этап	Пятнистый олень Дикий	Европейский благородный олень
Пятнистый олень Дикий	0,079		
Европейский благородный олень	0,125	0,098	
Пятнистый олень Ферма 3 II этап	0,065	0,032	0,111

3.2. Акустический анализ гонных вокализаций самцов благородного оленя *C. elaphus s. l. России*

3.2.1. Структурные особенности гонных криков восточного благородного оленя, марала *C. c. sibiricus* и изюбря *C. c. xanthopygus*

Марал

Общая характеристика гонных криков марала

Все гонные крики марала были классифицированы на три паттерна в зависимости от контура основной частоты: трапециевидный, понижающийся или седлообразный (рис. 30). Для всех криков было характерно наличие хорошо выраженного плато контура основной частоты, как правило, в области максимальной основной частоты. Крики с трапециевидным паттерном имели хорошо выраженные подъем основной частоты в начале, горизонтальное плато и понижение в конце крика. Крики с понижающимся паттерном отличались отсутствием подъема основной частоты, так как начальная основная частота находилась выше или на том же уровне, что и плато. Крики с седлообразным паттерном имели начальный подъем основной частоты и хорошо выраженное плато, которое могло находиться до или после резкого понижения основной частоты (при этом основная частота в точке понижения была ниже, чем в точках начала и окончания звука). Чаще всего встречались крики с трапециевидным контуром основной частоты (74.3%), реже с понижающимся (23.7%), крики с седлообразным контуром составляли всего 2.1%.

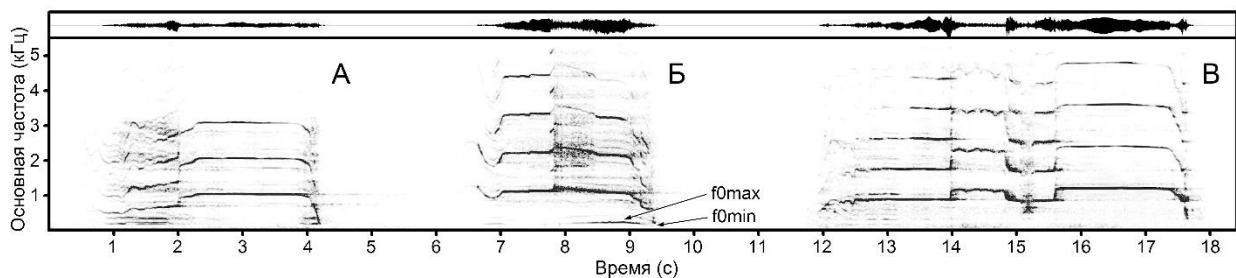


Рисунок 30. Паттерны гонных криков марала на спектрограмме (зависимости основной частоты $g0$ от времени): А – трапециевидный, Б – понижающийся, В – седлообразный. Максимальное значение второй (низкой) основной частоты отмечено на рисунке как $f0\ max$, минимальное значение второй основной частоты отмечено как $f0\ min$. Модифицированная иллюстрация из статьи Golosova et al., 2017.

Из 435 гонных криков марала (по 145 криков из каждого локалитета) 355 криков (81.6%) были одиночными, остальные 80 (18.4%) издавались вместе с серией коротких криков. Все крики были высокочастотными: максимальная основная частота варьировала от 0.52 до 2.56 кГц (в

среднем 1.36 ± 0.29 кГц), минимальная основная частота варьировала от 0.12 до 0.99 кГц (в среднем 0.41 ± 0.18 кГц) (табл. 18). Длительность криков варьировала от 0.83 до 5.95 с и в среднем составляла 3.12 ± 0.70 с. Вторая низкая основная частота была отмечена в 331 (76.1%) криках, детерминированный хаос – в 73 (16.8%) криках марала. В среднем, минимальное значение второй (низкой) основной частоты составило 182.3 ± 82.4 Гц, максимальное – 207.1 ± 95.6 Гц.

Таблица 18. Акустические параметры (среднее \pm SD) гонных криков марала. Расшифровка обозначений популяций и контуров основной частоты представлена в тексте. Прочие обозначения: *n* – число криков; *dur all* – длительность крика; *dur up* – длительность подъема основной частоты перед плато; *dur plato* – длительность плато; *dur down* – длительность падения основной частоты после плато; *g peak plato* – пиковая частота плато; *q25 plato* – первая квартиль энергетического спектра плато; *q50 plato* – средняя квартиль энергетического спектра плато; *q75 plato* – третья квартиль энергетического спектра плато; *g0 begin* – начальная основная частота; *g0 plato* – основная частота плато; *g0 end* – конечная основная частота; *g0 max* – максимальная основная частота; *g0 min* – минимальная основная частота; *g0 mean* – средняя основная частота. По Golosova et al., 2017.

Акустическая переменная	Для всех криков (n=435)	Локалитет			Контур		
		Хакасия (n=145)	Тверь (n=145)	Кострома (n=145)	Трапецевидный (n=323)	Понижающийся (n=103)	Седлообразный (n=9)
<i>dur all</i> (с)	3.12 \pm 0.70	3.29 \pm 0.85	3.14 \pm 0.65	2.93 \pm 0.51	3.11 \pm 0.69	3.10 \pm 0.67	3.92 \pm 0.90
<i>dur up</i> (с)	0.97 \pm 0.57	1.02 \pm 0.63	0.83 \pm 0.52	1.04 \pm 0.53	1.02 \pm 0.55	0.76 \pm 0.54	1.29 \pm 1.08
<i>dur plato</i> (с)	1.63 \pm 0.77	1.70 \pm 0.92	1.83 \pm 0.74	1.34 \pm 0.52	1.58 \pm 0.76	1.78 \pm 0.78	1.34 \pm 0.75
<i>dur down</i> (с)	0.53 \pm 0.44	0.57 \pm 0.51	0.47 \pm 0.39	0.55 \pm 0.40	0.50 \pm 0.39	0.54 \pm 0.48	1.34 \pm 0.92
<i>g peak plato</i> (кГц)	1.35 \pm 0.47	1.24 \pm 0.47	1.38 \pm 0.52	1.42 \pm 0.40	1.37 \pm 0.46	1.24 \pm 0.48	1.59 \pm 0.60
<i>q25 plato</i> (кГц)	1.00 \pm 0.32	0.81 \pm 0.27	1.09 \pm 0.21	1.11 \pm 0.36	1.02 \pm 0.32	0.94 \pm 0.29	1.03 \pm 0.27
<i>q50 plato</i> (кГц)	1.41 \pm 0.37	1.28 \pm 0.33	1.46 \pm 0.39	1.49 \pm 0.35	1.44 \pm 0.37	1.29 \pm 0.34	1.54 \pm 0.40
<i>q75 plato</i> (кГц)	2.24 \pm 0.63	2.17 \pm 0.68	2.38 \pm 0.55	2.17 \pm 0.62	2.23 \pm 0.62	2.26 \pm 0.63	2.28 \pm 0.67
<i>g0 begin</i> (кГц)	0.82 \pm 0.37	0.81 \pm 0.46	0.92 \pm 0.31	0.72 \pm 0.30	0.70 \pm 0.31	1.15 \pm 0.33	1.05 \pm 0.34
<i>g0 plato</i> (кГц)	1.28 \pm 0.29	1.22 \pm 0.35	1.25 \pm 0.22	1.37 \pm 0.26	1.32 \pm 0.28	1.16 \pm 0.28	1.32 \pm 0.18
<i>g0 end</i> (кГц)	0.43 \pm 0.21	0.38 \pm 0.20	0.50 \pm 0.15	0.42 \pm 0.25	0.42 \pm 0.21	0.46 \pm 0.21	0.54 \pm 0.25
<i>g0 max</i> (кГц)	1.36 \pm 0.29	1.30 \pm 0.36	1.32 \pm 0.23	1.45 \pm 0.22	1.37 \pm 0.28	1.31 \pm 0.30	1.46 \pm 0.21
<i>g0 min</i> (кГц)	0.41 \pm 0.18	0.35 \pm 0.17	0.49 \pm 0.15	0.37 \pm 0.19	0.39 \pm 0.17	0.46 \pm 0.20	0.46 \pm 0.15
<i>g0 mean</i> (кГц)	1.12 \pm 0.23	1.04 \pm 0.30	1.12 \pm 0.16	1.19 \pm 0.19	1.13 \pm 0.23	1.08 \pm 0.25	1.15 \pm 0.16

Сравнение общей структуры гонных криков марала из трех локалитетов

Процентные соотношения гонных криков марала с разными паттернами основной частоты были не одинаковы в трех локалитетах (рис. 31). Трапециевидный паттерн являлся самым распространенным во всех локалитетах, при этом самое высокое количество криков с этим паттерном было отмечено в Костроме (84.8%), что достоверно отличалось от Хакасии (66.9%; $\chi^2=11.77$, $df=1$, $p<0.001$) и Твери (71.0%; $\chi^2=7.24$, $df=1$, $p=0.007$). Крики с понижающимся паттерном встречались чаще всего в Хакасии (30.4%), реже – в Твери (27.6%), еще реже в Костроме (13.1%). При этом процент криков из Костромы был достоверно ниже по сравнению с криками из Хакасии ($\chi^2=11.68$, $df=1$, $p<0.001$) и Твери ($\chi^2=8.51$, $df=1$, $p=0.004$). Седлообразный паттерн встречался очень редко во всех трех популяциях: 2.8% криков в Хакасии, 1.4% криков в Твери и 2.1% в Костроме (рис. 31).

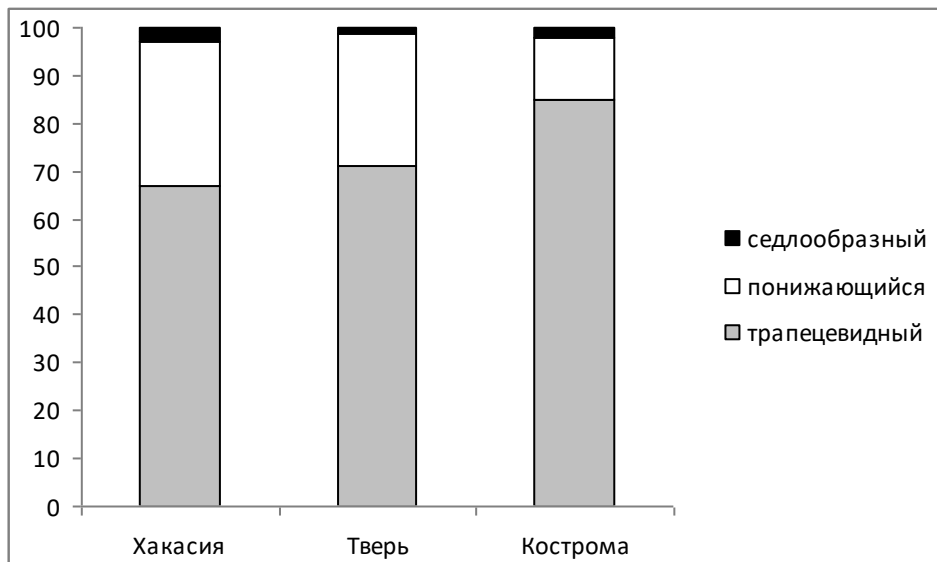


Рисунок 31. Процентные соотношения гонных криков марала с разными паттернами основной частоты в трех локалитетах.

В Хакасии и Твери мы отметили одинаковое количество криков, содержащих детерминированный хаос, он встречался в 22.8% криков (рис. 32). В Костроме только 4.8% криков содержали детерминированный хаос, что было достоверно ниже, чем в Хакасии и Твери ($\chi^2=18.13$, $df=1$, $p<0.001$ для обоих сравнений). При этом внутри основных паттернов (трапециевидного и понижающегося) соотношение криков с детерминированным хаосом также было неодинаково. Для трапециевидного паттерна число криков с детерминированным хаосом не различалось достоверно в Хакасии (28.9%) и Твери (26.2%) и было достоверно больше, чем в Костроме (4.1%; $\chi^2=24.25$, $df=1$, $p<0.001$ и $\chi^2=20.84$, $df=1$, $p<0.001$ соответственно). Однако для понижающегося паттерна число криков с детерминированным хаосом было сходным в трех

локалитетах: 11.4% в Хакасии, 15.0% в Твери и 10.5% в Костроме, различия не достигали порога достоверности.

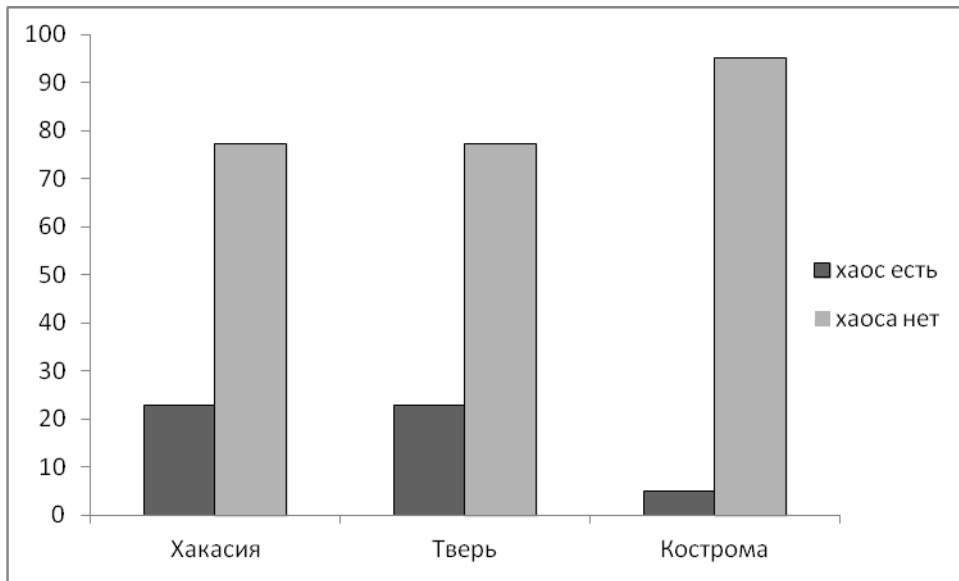


Рисунок 32. Процент гонных криков марала с детерминированным хаосом в трех локалитетах.

Вторая низкая основная частота в криках чаще всего встречалась в Костроме (86.9%), реже в Хакасии (79.3%, различия недостоверны) и наиболее редко в Твери (62.1%) (рис. 33). По встречаемости второй низкой основной частоты Тверь достоверно отличалась от Хакасии ($\chi^2=9.59$, $df=1$, $p=0.002$) и от Костромы ($\chi^2=22.23$, $df=1$, $p<0.001$) (рис. 33).

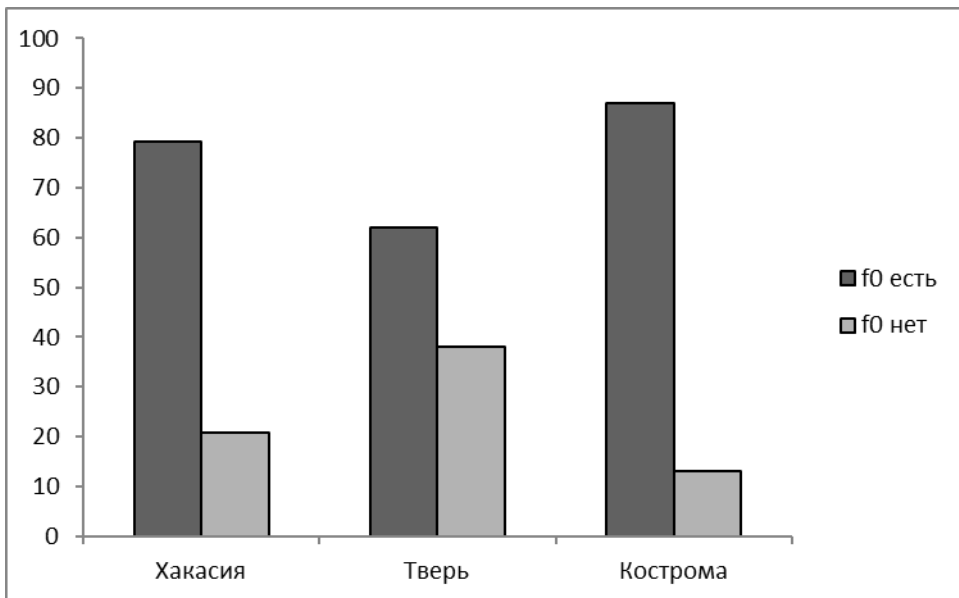


Рисунок 33. Процент гонных криков марала со второй основной частотой (f_0) в трех локалитетах.

Сравнение частотно-временных параметров гонных криков марала из трех локалитетов

Поскольку седлообразный паттерн основной частоты был отмечен только в 9 криках (2.1%, n=435 криков), мы исключили их из последующего анализа. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали достоверное влияние локалитета на все акустические параметры гонных криков, за исключением основной частоты плато (*g0 plato*) (табл. 19). Паттерн основной частоты оказывал достоверное влияние на длительность подъема (*dur up*), пиковую частоту (*g peak plato*) и среднюю квартиль плато (*q50 plato*), начальную (*g0 begin*), минимальную (*g0 min*) основную частоту и основную частоту плато (*g0 plato*). Совместное влияние двух факторов было обнаружено только для длительности плато (*dur plato*) и понижения после плато (*dur down*), а также на начальную основную частоту (табл. 19).

Таблица 19. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для оценки влияния факторов «паттерн крика» и «локалитет», а также их совместного влияния на параметры гонных криков марала. *F* – критерий Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы. Достоверные значения выделены жирным шрифтом. По Golosova et al., 2017.

Параметр	Фактор		
	Локалитет	Паттерн	Локалитет+Паттерн
<i>dur all</i>	$F_{2,420}=5.65; p=0.004$	$F_{1,420}=0.78; p=0.38$	$F_{2,420}=0.01; p=0.99$
<i>dur up</i>	$F_{2,420}=4.17; p=0.02$	$F_{1,420}=14.8; p<0.001$	$F_{1,420}=0.46; p=0.63$
<i>dur plato</i>	$F_{2,420}=7.35; p<0.001$	$F_{1,420}=3.54; p=0.61$	$F_{1,420}=4.40; p=0.02$
<i>dur down</i>	$F_{2,420}=5.01; p=0.007$	$F_{1,420}=0.06; p=0.81$	$F_{1,420}=9.01; p<0.001$
<i>g peak plato</i>	$F_{2,420}=3.06; p=0.05$	$F_{1,420}=4.91; p=0.03$	$F_{1,420}=0.70; p=0.50$
<i>q25 plato</i>	$F_{2,420}=34.2; p<0.001$	$F_{1,420}=2.57; p=0.11$	$F_{1,420}=1.22; p=0.30$
<i>q50 plato</i>	$F_{2,420}=10.69; p<0.001$	$F_{1,420}=7.80; p=0.01$	$F_{1,420}=0.16; p=0.86$
<i>q75 plato</i>	$F_{2,420}=4.94; p=0.008$	$F_{1,420}=0.00; p=0.99$	$F_{1,420}=0.19; p=0.82$
<i>g0 begin</i>	$F_{2,420}=4.87; p=0.008$	$F_{1,420}=135.9; p<0.001$	$F_{1,420}=5.12; p=0.01$
<i>g0 plato</i>	$F_{2,420}=1.70; p=0.18$	$F_{1,420}=20.16; p<0.001$	$F_{1,420}=1.78; p=0.17$
<i>g0 end</i>	$F_{2,420}=12.41; p<0.001$	$F_{1,420}=1.39; p=0.24$	$F_{1,420}=2.52; p=0.08$
<i>g0 max</i>	$F_{2,420}=3.84; p=0.02$	$F_{1,420}=1.18; p=0.28$	$F_{1,420}=2.26; p=0.11$
<i>g0 min</i>	$F_{2,420}=21.59; p<0.001$	$F_{1,420}=7.31; p=0.01$	$F_{1,420}=2.25; p=0.11$
<i>g0 mean</i>	$F_{2,420}=7.83; p<0.001$	$F_{1,420}=1.50; p=0.22$	$F_{1,420}=1.00; p=0.37$

В целом, акустические параметры гонных криков в большей степени зависели от принадлежности животных к одному из трех локалитетов, чем от контура основной частоты (трапецевидного или понижающегося паттернов). Исключение составляли длительность

подъема, основная частота плато и особенно начальная основная частота, на которые паттерн крика влиял значительно сильнее, чем локалитет (табл. 19). Два из этих параметров: длительность подъема и начальная основная частота, – были связаны с различиями в контуре основной частоты гонных криков с трапециевидным и понижающимся паттернами (рис. 30).

Сравнение между тремя локалитетами и двумя паттернами основной частоты показало, что длительность гонных криков была достоверно выше в Хакасии по сравнению с Костромой для трапециевидного паттерна, и не различалась достоверно между Хакасией и Тверью и Тверью и Костромой (табл. 19; рис. 34А). Длительность криков с понижающимся паттерном также была наибольшей в Хакасии и наименьшей в Костроме, однако все различия были недостоверными (табл. 19; рис. 34А). Внутри локалитетов длительность криков не различалась между разными паттернами. Длительность плато гонных криков с трапециевидным паттерном не различалась между Хакасией и Тверью и была достоверно больше, чем в Костроме (табл. 19; рис. 34Б). Кроме того, длительность плато криков с понижающимся паттерном была достоверно выше в Твери, чем в Хакасии (табл. 19; рис. 34Б). Внутри локалитетов длительность плато не различалась между разными паттернами.

В случае начальной основной частоты было отмечено сильное влияние паттерна для всех трех локалитетов: начальная основная частота криков с понижающимся паттерном всегда была выше, чем в криках с трапециевидным паттерном (табл. 19; рис. 34В). Это вполне закономерно и, как было сказано выше, связано с контуром основной частоты у разных паттернов. Кроме того, начальная основная частота у криков с трапециевидным паттерном была достоверно выше в Твери по сравнению с другими локалитетами (табл. 19; рис. 34В), и не различалась для криков с понижающимся паттерном. Паттерн крика также влиял на основную частоту плато: она была выше у криков с трапециевидным паттерном по сравнению с криками с понижающимся паттерном, но только в Костроме эти различия были достоверными (табл. 19; рис. 34Г). Основная частота плато криков с трапециевидным паттерном в Костроме была достоверно выше, чем в Твери и Хакасии, основная частота плато криков с понижающимся паттерном не различалась между локалитетами (табл. 19; рис. 34Г). Конечная основная частота в Твери была достоверно выше, чем в Хакасии, для трапециевидного паттерна и выше, чем в Костроме, для понижающегося паттерна (табл. 19; рис. 34Д). Внутри локалитетов конечная основная частота не различалась между разными паттернами.

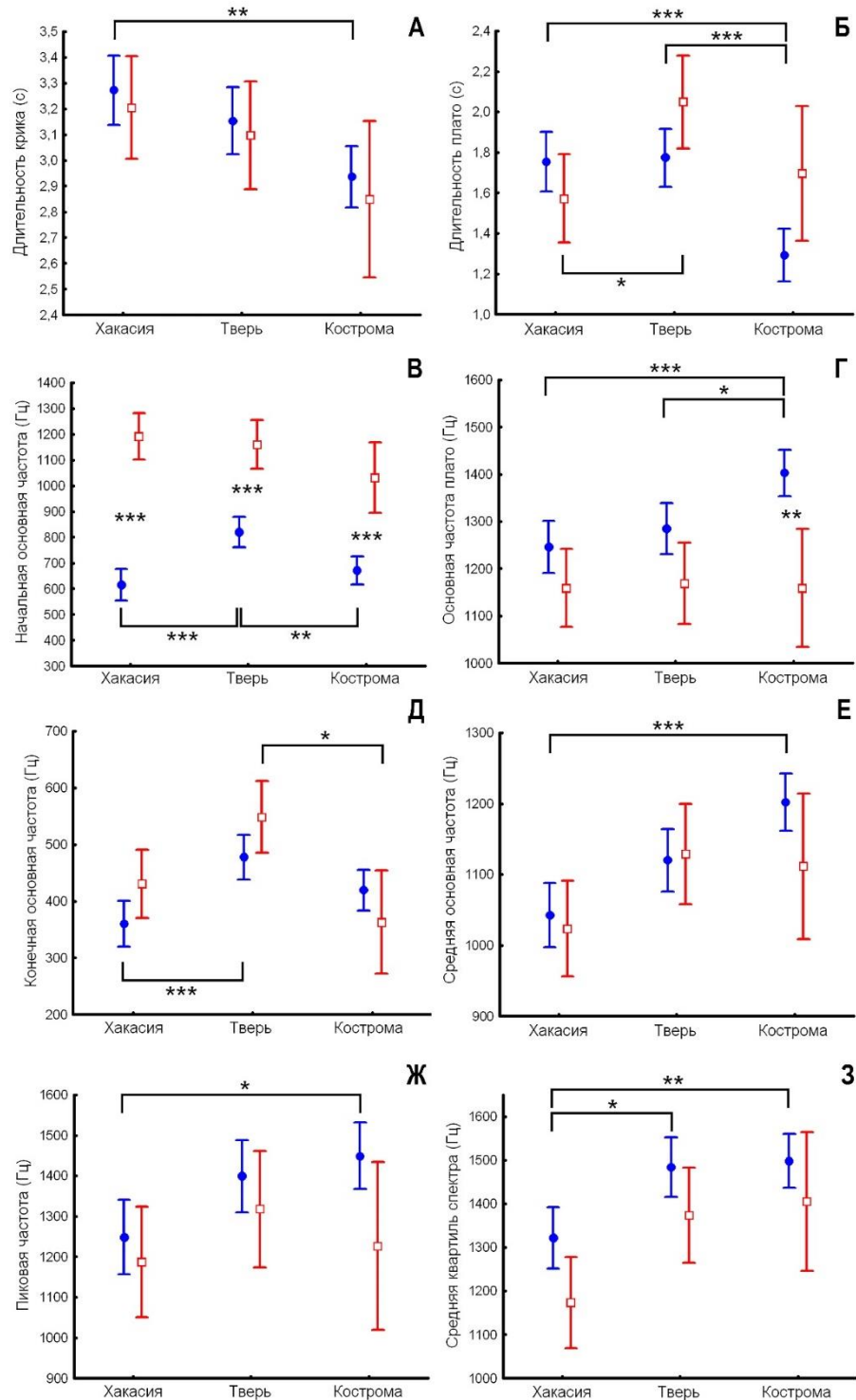


Рисунок 34. Сравнение акустических параметров главных гонных криков марала между тремя локалитетами и двумя паттернами основной частоты: трапецевидным (синие сплошные круги) и понижающимся (красные пустые квадраты). А – длительность крика, Б – длительность плато, В – начальная основная частота, Г – основная частота плато, Д – конечная основная частота, Е – средняя основная частота, Ж – пиковая частота плато, З – медиана энергетического спектра плато. Круги и квадраты показывают средние, усы - 95% доверительного интервала. * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$; *** - $p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест.

Средняя основная частота криков с трапециевидным паттерном была достоверно выше в Костроме по сравнению с Хакасией и не различалась достоверно между Хакасией и Тверью и Тверью и Костромой (табл. 19; рис. 34Е). Средняя основная частота криков с понижающимся паттерном не различалась между локалитетами. Внутри локалитетов средняя основная частота не различалась между разными паттернами (табл. 19; рис. 34Е).

Пиковая частота плато гонных криков с трапециевидным паттерном была достоверно ниже в Хакасии по сравнению с Костромой, и не различалась достоверно между Хакасией и Тверью и Тверью и Костромой (табл. 19; рис. 34Ж). Пиковая частота плато криков с понижающимся контуром не различалась между локалитетами. Внутри локалитетов пиковая частота плато не различалась между разными паттернами (табл. 19; рис. 34Ж). Средняя квартиль (медиана) энергетического спектра плато была достоверно ниже в Хакасии, чем в Твери и Костроме для трапециевидного паттерна и не показывала достоверных различий для понижающегося паттерна (табл. 19; рис. 34З). Как и в предыдущих случаях, внутри локалитетов средняя квартиль энергетического спектра плато не различалась между разными паттернами. Таким образом, для энергетических и временных параметров гонных криков было отмечено только влияние локалитета, а влияние паттерна не было обнаружено.

Таким образом, влияние локалитета на большинство частотных, временных и энергетических параметров было выражено сильнее, чем влияние паттерна. Помимо начальной основной частоты и основной частоты плато, не было выявлено влияние паттерна на акустические параметры гонных криков. Крики с трапециевидным паттерном из Костромы достоверно отличались от криков из других локалитетов по таким параметрам, как длительность плато и основная частота плато, и, хотя бы от одного локалитета, – по длительности, пиковой частоте плато, медиане, начальной основной частоте и средней основной частоте (табл. 19; рис. 35А). Различия между криками понижающегося паттерна были менее выражены и присутствовали только в значениях длительности плато между Хакасией и Тверью, и в значениях конечной основной частот между Тверью и Костромой (табл. 19; рис. 35Б). Общие тенденции таковы, что гонные крики с трапециевидным паттерном в Костроме обладают более высоким и коротким плато, чем крики из других локалитетов, в Твери – более высокой конечной основной частотой, в Хакасии – более низким значением средней квартили энергетического спектра плато (табл. 19; рис. 35А).

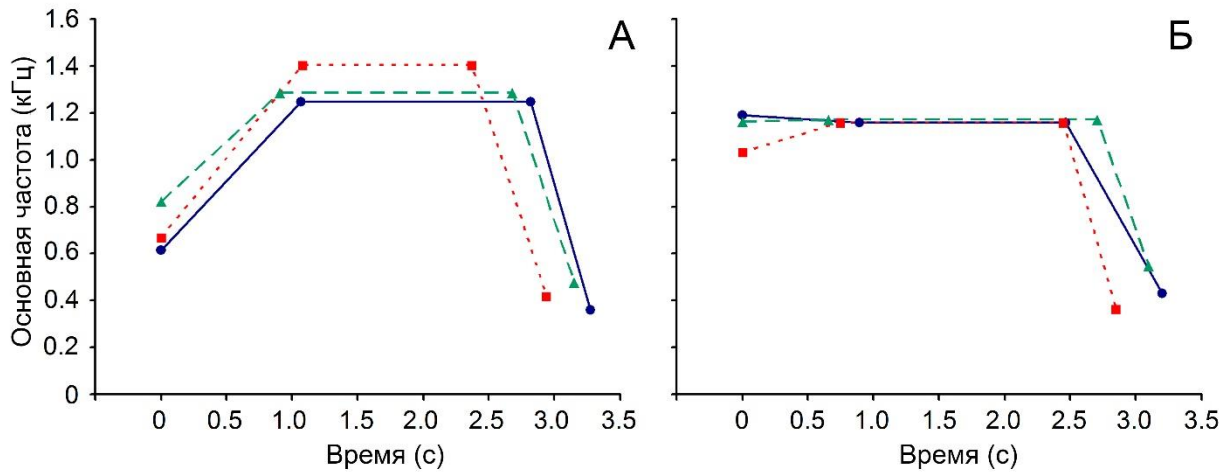


Рисунок 35. Межпопуляционные различия контуров основной частоты (g_0) в криках марала с трапециевидным (А) и понижающимся (Б) паттернами. Красным отмечен контур основной частоты криков маралов из Костромы, зеленым – из Твери, синим - из Хакасии. Модифицированная иллюстрация из статьи Golosova et al., 2017.

Изюбрь

Общая характеристика гонных криков изюбря

По форме контура основной частоты все крики изюбря были отнесены к одному из трех паттернов, описанных ранее для марала: трапециевидный (82.6% криков), понижающийся (13.7% криков) и седлообразный (3.7% криков) (рис. 36). Гонные крики в основном имели хорошо выраженное плато контура основной частоты (рис. 36). Из 598 гонных криков изюбря (249 из уссурийской популяции, 255 из хехцирской и 94 из анюйской) 476 криков (79.6%) были одиночными, остальные 122 (20.4%) состояли из длинного главного крика и нескольких коротких докриков (1-7). Среднее количество криков на бут составило 1.3 ± 0.6 . Длительность главного крика составляла от 1.34 до 6.43 с (в среднем 3.35 ± 0.76 с) табл. 20). Максимальная основная частота составляла от 190 до 1190 Гц (в среднем 627 ± 156 Гц); минимальная – от 70 до 441 Гц (в среднем 200 ± 57 Гц) (табл. 20). В 164 криках (27.4%) присутствовала вторая низкая основная частота (от 52 до 220 Гц), в 26.8% криков были отмечены фрагменты детерминированного хаоса. В среднем, минимальное значение второй основной частоты составило 101.9 ± 27.4 Гц, максимальное – 118.5 ± 28.0 Гц.

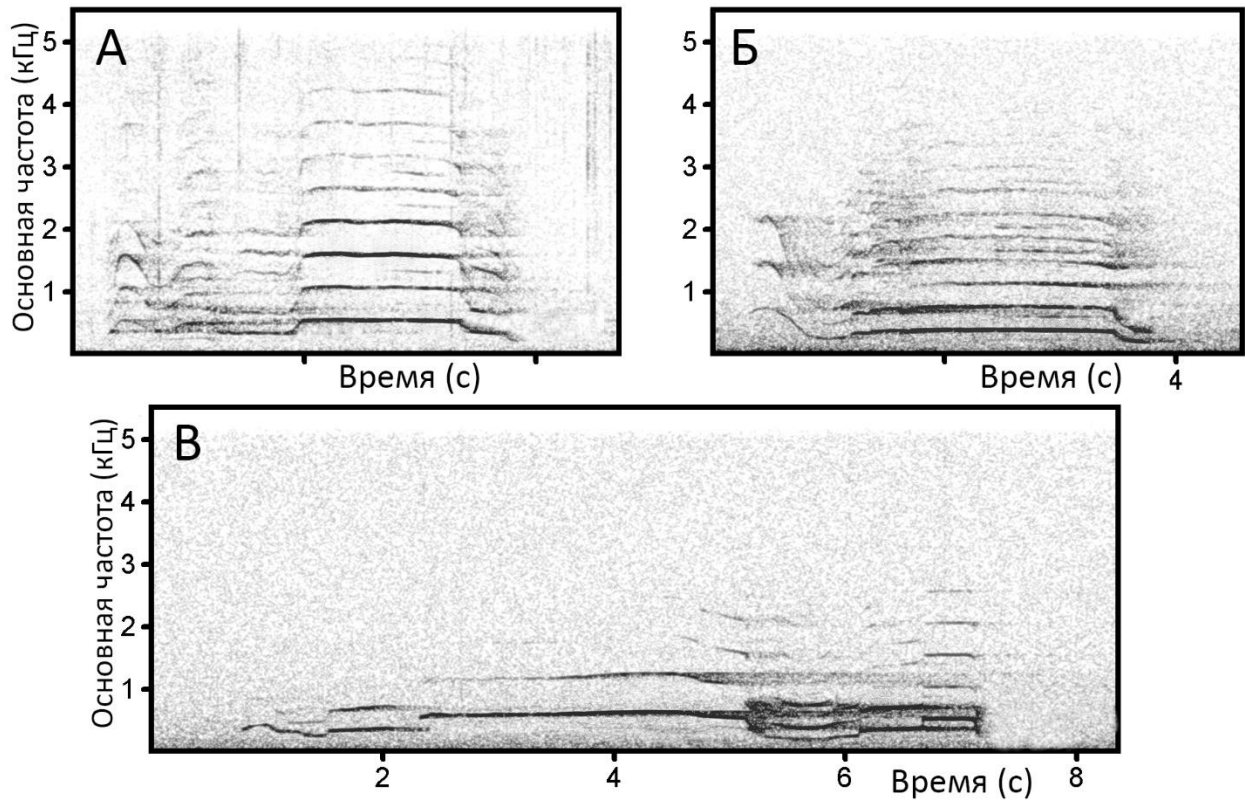


Рисунок 36. Паттерны гонных криков изюбря: А – трапециевидный, Б – понижающийся, В – седлообразный.

Таблица 20. Акустические параметры (среднее \pm SD) гонных криков изюбря. Расшифровка обозначений популяций и контуров основной частоты представлена в тексте. Прочие обозначения как в табл. 18.

Акустическая переменная	Для всех криков (n=598)	Популяция			Контур		
		Уссурийск (n=249)	Хехцир (n=255)	Анхой (n=94)	Трапецевидный (n=494)	Понижающий (n=82)	Седлообразный (n=22)
<i>dur all</i> (с)	3.35 \pm 0.76	3.45 \pm 0.68	3.23 \pm 0.78	3.41 \pm 0.83	3.29 \pm 0.72	3.52 \pm 0.73	4.23 \pm 0.98
<i>dur up</i> (с)	1.00 \pm 0.58	1.06 \pm 0.53	0.95 \pm 0.59	0.94 \pm 0.67	1.01 \pm 0.56	0.88 \pm 0.55	1.16 \pm 0.95
<i>dur plato</i> (с)	1.55 \pm 0.65	1.48 \pm 0.54	1.53 \pm 0.71	1.80 \pm 0.72	1.52 \pm 0.65	1.78 \pm 0.65	1.31 \pm 0.67
<i>dur down</i> (с)	0.81 \pm 0.55	0.92 \pm 0.48	0.75 \pm 0.58	0.67 \pm 0.56	0.76 \pm 0.48	0.86 \pm 0.60	1.76 \pm 0.88
<i>g peak plato</i> (Гц)	592.86 \pm 178.66	631.57 \pm 198.16	574.71 \pm 148.53	539.57 \pm 179.33	599.62 \pm 182.56	556.34 \pm 162.48	577.27 \pm 129.00
<i>q25 plato</i> (Гц)	537.32 \pm 113.39	572.61 \pm 115.34	519.57 \pm 105.94	492.02 \pm 100.67	538.20 \pm 114.01	531.34 \pm 113.47	540.00 \pm 102.49
<i>q50 plato</i> (Гц)	854.83 \pm 266.89	871.69 \pm 270.00	803.25 \pm 235.66	950.11 \pm 306.53	860.71 \pm 280.20	843.90 \pm 199.99	763.64 \pm 132.76
<i>q75 plato</i> (Гц)	2076.27 \pm 582.97	1934.46 \pm 519.04	2078.24 \pm 567.61	2446.60 \pm 625.14	2071.13 \pm 598.39	2117.20 \pm 498.57	2039.09 \pm 536.66
<i>g0 begin</i> (Гц)	359.90 \pm 182.90	342.63 \pm 174.43	384.94 \pm 192.71	337.71 \pm 170.81	305.44 \pm 129.90	668.12 \pm 144.77	433.91 \pm 166.15
<i>g0 plato</i> (Гц)	592.60 \pm 155.73	641.58 \pm 155.51	562.81 \pm 137.98	543.66 \pm 167.09	601.30 \pm 156.96	539.46 \pm 148.02	595.17 \pm 117.44
<i>g0 end</i> (Гц)	208.60 \pm 62.69	203.98 \pm 63.41	216.71 \pm 62.30	198.83 \pm 59.76	208.43 \pm 62.49	200.68 \pm 58.91	241.82 \pm 72.55
<i>g0 max</i> (Гц)	627.38 \pm 156.42	664.32 \pm 159.77	609.73 \pm 140.94	577.39 \pm 166.44	616.10 \pm 158.68	686.20 \pm 137.63	661.36 \pm 116.93
<i>g0 min</i> (Гц)	200.21 \pm 56.52	198.12 \pm 58.65	205.76 \pm 55.13	190.64 \pm 53.34	199.02 \pm 56.07	200.68 \pm 58.91	225.14 \pm 54.31

Сравнение общей структуры гонных криков изюбря из трех популяций

Процентные соотношения гонных криков изюбря с разными паттернами основной частоты были не одинаковы в трех популяциях (рис. 37). Трапецевидный паттерн являлся самым распространенным во всех популяциях. В Уссурийске было отмечено самое высокое количество криков с этим паттерном (90.4%), что достоверно выше, чем в Хехцире (76.5%; $\chi^2=16.52$, $df=1$, $p<0.001$) и Анюе (78.7%; $\chi^2=7.26$, $df=1$, $p=0.007$). Крики с понижающимся паттерном встречались в Уссурийске, наоборот, реже (7.6%), чем в Хехцире (18.0%; $\chi^2=11.24$, $df=1$, $p<0.001$) и Анюе (18.1%; $\chi^2=6.87$, $df=1$, $p=0.009$). Хехцир и Анюй не отличались по процентному соотношению криков с трапецевидным и понижающимся паттернами. Седлообразный паттерн встречался очень редко во всех трех популяциях: 2.0% криков в Уссурийске, 5.5% криков в Хехцире и 3.2% в Анюе (рис. 37).

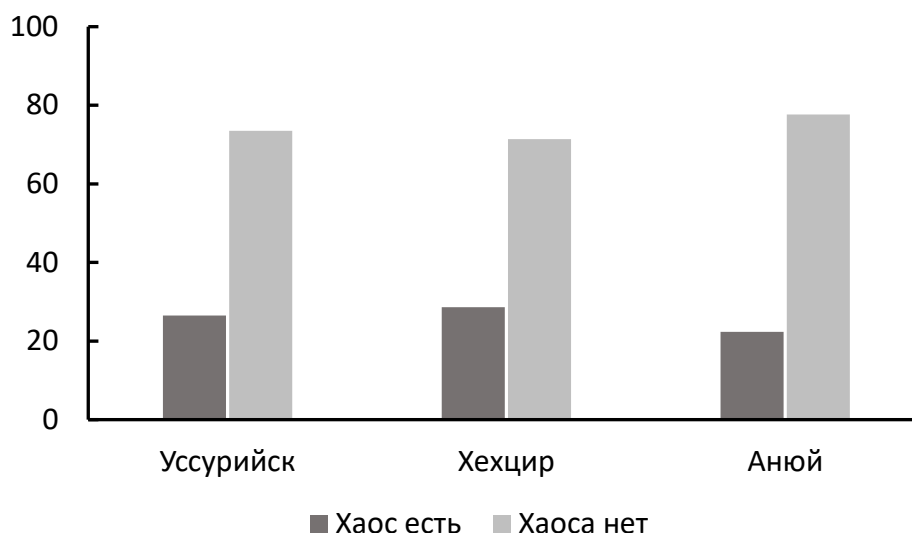


Рисунок 37. Процентные соотношения гонных криков изюбря с разными паттернами основной частоты в трех популяциях.

Во всех трех популяциях наблюдался сходный процент криков, содержащих детерминированный хаос (26.5% в Уссурийске, 28.6% в Хехцире, 22.3% в Анюе, рис. 38А). Популяции также не различались по процентному соотношению криков, содержащих вторую основную частоту (28.5% в Уссурийске, 29.4% в Хехцире, 19.2% в Анюе, рис. 38Б).

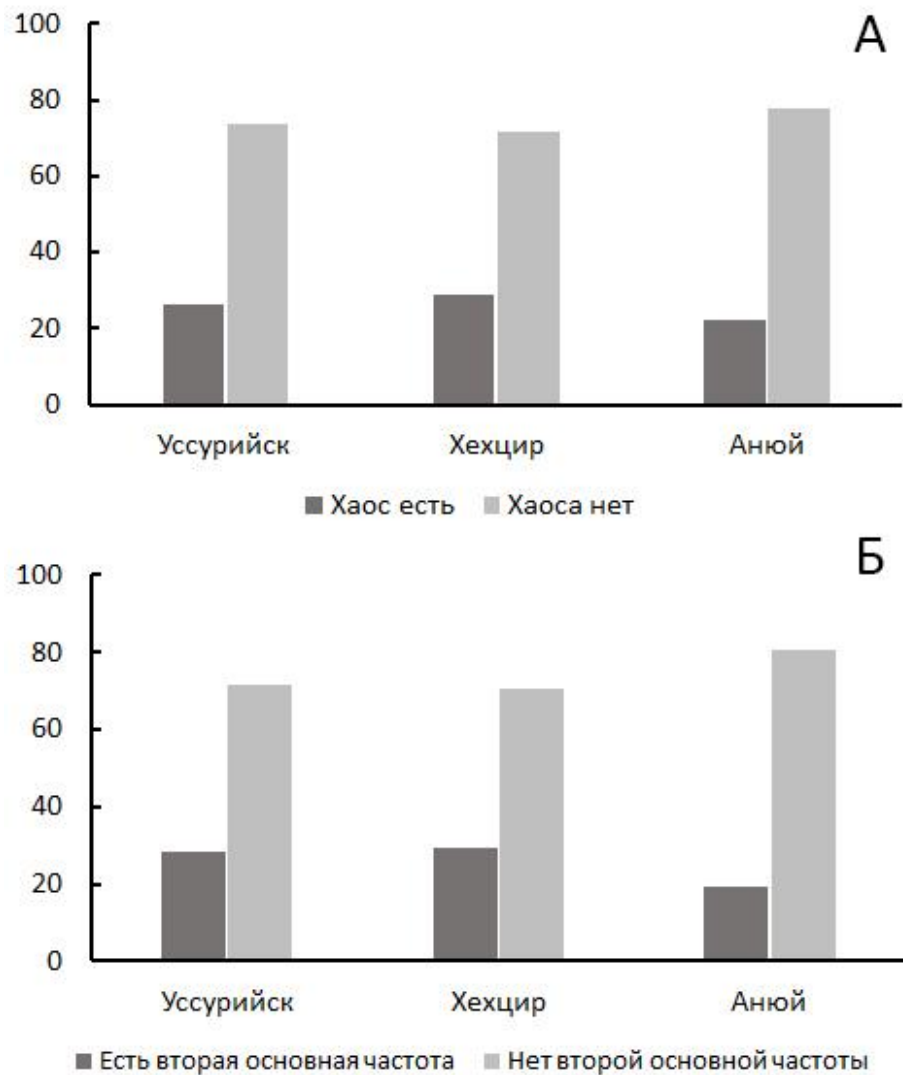


Рисунок 38. Процент гонных криков изюбря, содержащих детерминированный хаос (А) и вторую основную частоту (Б) в трех популяциях.

Сравнение частотно-временных параметров гонных криков изюбря из трех популяций

Седлообразный паттерн был отмечен только в 22 криках (3.7%, $n=598$ криков), поэтому мы исключили его из последующего анализа с применением параметрических тестов. Сравнив влияние факторов «популяция» и «паттерн» с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, мы зафиксировали более выраженное влияние первого фактора (табл. 21). Фактор популяции оказывал достоверное влияние на 9 частотно-временных параметров: длительность крика (*dur all*), длительность плато (*dur plato*) и понижения после плато (*dur down*), пиковую частоту (*g peak plato*), первую (*q25 plato*) и третью (*q75 plato*) квантили плато, начальную (*g0 begin*), максимальную основную частоту (*g0 max*) и основную частоту плато (*g0 plato*) (табл. 21). Паттерн основной частоты оказывал достоверное влияние на 6 частотно-временных параметров: длительность крика, длительность плато и понижения после плато, начальную, максимальную

основную частоту и основную частоту плато (табл. 21). Совместное влияние двух факторов было отмечено только для начальной основной частоты и было слабым (на грани достоверности) (табл. 21).

Таблица 21. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для оценки влияния факторов «популяция» и «паттерн крика», а также их совместного влияния на параметры гонных криков изюбря. F – критерий Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы. Достоверные значения выделены жирным шрифтом.

Параметр	Фактор		
	Популяция	Паттерн	Популяция+Паттерн
<i>dur all</i>	$F_{2,570}=9.88; p<0.001$	$F_{2,570}=12.18; p<0.001$	$F_{2,570}=1.57; p=0.21$
<i>dur up</i>	$F_{2,570}=0.68; p=0.51$	$F_{2,570}=2.34; p=0.13$	$F_{2,570}=0.16; p=0.86$
<i>dur plato</i>	$F_{2,570}=3.62; p=0.03$	$F_{2,570}=8.90; p=0.003$	$F_{2,570}=0.92; p=0.40$
<i>dur down</i>	$F_{2,570}=10.33; p<0.001$	$F_{2,570}=8.71; p=0.003$	$F_{2,570}=1.22; p=0.30$
<i>g peak plato</i>	$F_{2,570}=4.88; p=0.008$	$F_{2,570}=3.50; p=0.06$	$F_{2,570}=1.22; p=0.30$
<i>q25 plato</i>	$F_{2,570}=14.42; p<0.001$	$F_{2,570}=0.11; p=0.74$	$F_{2,570}=0.90; p=0.41$
<i>q50 plato</i>	$F_{2,570}=2.75; p=0.07$	$F_{2,570}=1.04; p=0.31$	$F_{2,570}=2.08; p=0.13$
<i>q75 plato</i>	$F_{2,570}=12.72; p<0.001$	$F_{2,570}=0.90; p=0.34$	$F_{2,570}=2.10; p=0.12$
<i>g0 begin</i>	$F_{2,570}=6.31; p=0.002$	$F_{2,570}=469.88; p<0.001$	$F_{2,570}=3.03; p=0.049$
<i>g0 plato</i>	$F_{2,570}=7.70; p<0.001$	$F_{2,570}=6.56; p=0.01$	$F_{2,570}=0.40; p=0.67$
<i>g0 end</i>	$F_{2,570}=1.68; p=0.19$	$F_{2,570}=1.04; p=0.31$	$F_{2,570}=0.11; p=0.90$
<i>g0 max</i>	$F_{2,570}=7.50; p<0.001$	$F_{2,570}=16.33; p<0.001$	$F_{2,570}=0.29; p=0.75$
<i>g0 min</i>	$F_{2,570}=1.55; p=0.21$	$F_{2,570}=0.04; p=0.84$	$F_{2,570}=0.02; p=0.99$

Сравнение между тремя популяциями и двумя паттернами основной частоты показало, что длительность трапецевидных гонных криков была достоверно выше в популяции Уссурийска по сравнению с трапецевидными криками в популяции Хехцира, то же отмечено для понижающихся криков из этих популяций (рис. 39А). Различия по длительности плато были выявлены только между трапецевидными криками из Уссурийска (где она была достоверно ниже) и Анюя (рис. 39Б). Длительность понижения после плато была больше в криках обоих паттернов из Уссурийска по сравнению с Хехциром и Анюем (рис. 39В). Не было зафиксировано различий в длительности подъема внутри или между популяциями. Ни для одного параметра длительности не было выявлено различий между паттернами внутри популяций.

Для начальной основной частоты было отмечено сильное влияние паттерна и совместное влияние паттерна и популяции (табл. 21, рис. 39Г). По данному параметру все трапецевидные

крики отличались от всех понижающихся (и между, и внутри популяций) с высокой достоверностью (рис. 39Г). Основная частота плато в трапециевидных криках из Уссурийска была достоверно выше, чем в трапециевидных и понижающихся криках из Хехцира и Анюя (рис. 39Д). Максимальная основная частота в криках из Уссурийска также была выше, чем в популяциях Хабаровского края (рис. 39Е). Трапециевидные крики из Уссурийска достоверно отличались от трапециевидных криков из Хехцира и Анюя, то же было отмечено и для понижающихся криков. Понижающиеся крики из Хехцира имели достоверно более высокую максимальную основную частоту, чем трапециевидные крики из Анюя. Для популяции Хехцира было отмечено достоверное различие по данному параметру криков с разными паттернами: понижающиеся крики имели достоверно более высокие значения максимальной основной частоты, чем трапециевидные (рис. 39Е). Значения минимальной и конечной основной частоты не различались по паттернам или популяциям.

Крики с трапециевидным паттерном из Уссурийска имели достоверно более высокие значения первой квартили энергетического спектра плато по сравнению с трапециевидными криками из Хехцира и Анюя (рис. 39Ж). Крики с понижающимся паттерном из Уссурийска были достоверно выше, чем крики из Анюя (и трапециевидные, и понижающиеся) (рис. 39Ж). Напротив, по значениям третьей квартили энергетического спектра крики из Уссурийска (обоих паттернов) были достоверно ниже, чем трапециевидные крики из Анюя (рис. 39З). Трапециевидные крики из Хехцира также были достоверно ниже, чем трапециевидные крики из Анюя (рис. 39З). Пиковая частота различалась достоверно ($p=0.009$) только между трапециевидными криками из Уссурийска (где она имела более высокие значения) и трапециевидными криками из Хехцира. Значения средней квартили энергетического спектра были достоверно ($p<0.001$) выше в трапециевидных криках из Анюя, чем в трапециевидных криках из Хехцира. Ни для одного энергетического параметра не было выявлено различий между паттернами внутри популяций.

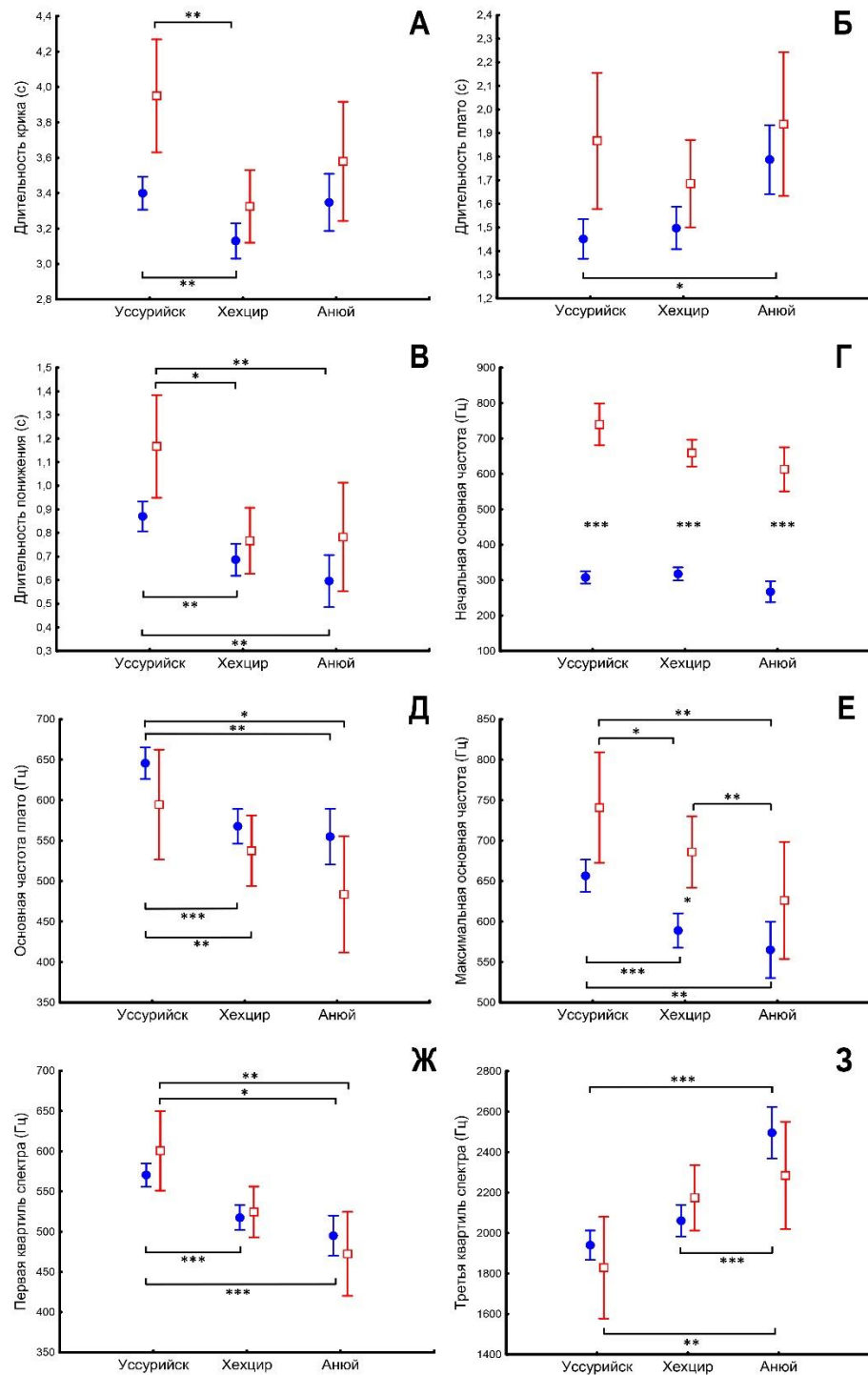


Рисунок 39. Сравнение акустических параметров главных гонных криков изюбря между тремя популяциями и двумя паттернами основной частоты: трапециевидным (синие сплошные круги) и понижающимся (красные пустые квадраты). А – длительность крика, Б – длительность плато, В – длительность понижения после плато, Г – начальная основная частота, Д – основная частота плато, Е – максимальная основная частота, Ж – первая квартиль энергетического спектра плато, З – третья квартиль энергетического спектра плато. Круги и квадраты показывают средние, усы – 95% доверительного интервала. * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$; *** - $p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок.

Как и в случае с маралом, влияние популяции на акустические параметры гонных вокализаций изюбря было выражено сильнее, чем влияние паттерна. По большинству акустических параметров популяция Уссурийска отличалась от популяций Хабаровского края (Хехцира и Анюя). Различия между двумя популяциями Хабаровского края были выражены слабее. Внутри популяций только параметры основной частоты (начальная и максимальная) различались между криками разных паттернов. Сравнение контуров основной частоты показало высокую основную частоту и большую длительность криков из Уссурийска для обоих паттернов (рис. 40А,Б). Трапецевидные крики из Уссурийска были длинными, но имели короткое плато. (рис. 40А).

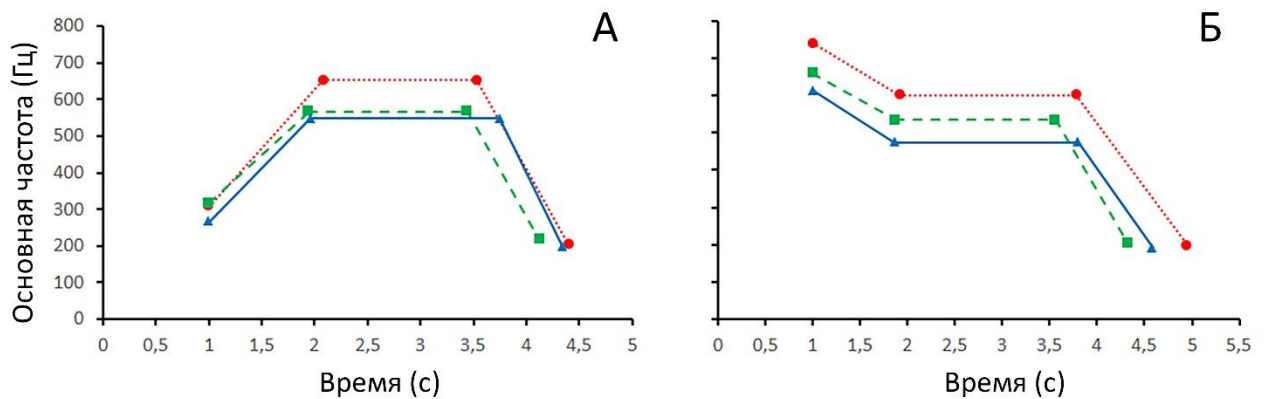


Рисунок 40. Межпопуляционные различия контуров основной частоты (g_0) в криках изюбря с трапецевидным (А) и понижающимся (Б) паттернами. Красным отмечен контур основной частоты криков изюбря из Уссурийска, зеленым – из Хехцира, синим - из Анюя.

Сравнение основных параметров гонных криков марала и изюбря

Сравнение общей структуры гонных криков марала и изюбря

Марал и изюбрь отличались по процентному соотношению гонных криков с разными паттернами основной частоты (рис. 41А). Трапецевидный паттерн был самым распространенным как для марала, так и для изюбря, однако марал издавал крики с трапецевидным паттерном реже, чем изюбрь ($\chi^2=10.13$, $df=1$, $p=0.002$) и чаще издавал крики с понижающимся паттерном ($\chi^2=16.34$, $df=1$, $p<0.001$). Крики марала реже содержали детерминированный хаос ($\chi^2=13.78$, $df=1$, $p<0.001$) (рис. 41Б). В криках марала гораздо чаще присутствовала вторая (низкая) основная частота f_0 ($\chi^2=237.04$, $df=1$, $p<0.001$) (рис. 41В). И марал, и изюбрь издавали, в основном, одиночные крики, различий по соотношению одиночных и издаваемых в составе бута (вместе с серией коротких докриков) криков выявлено не было (рис. 41Г).

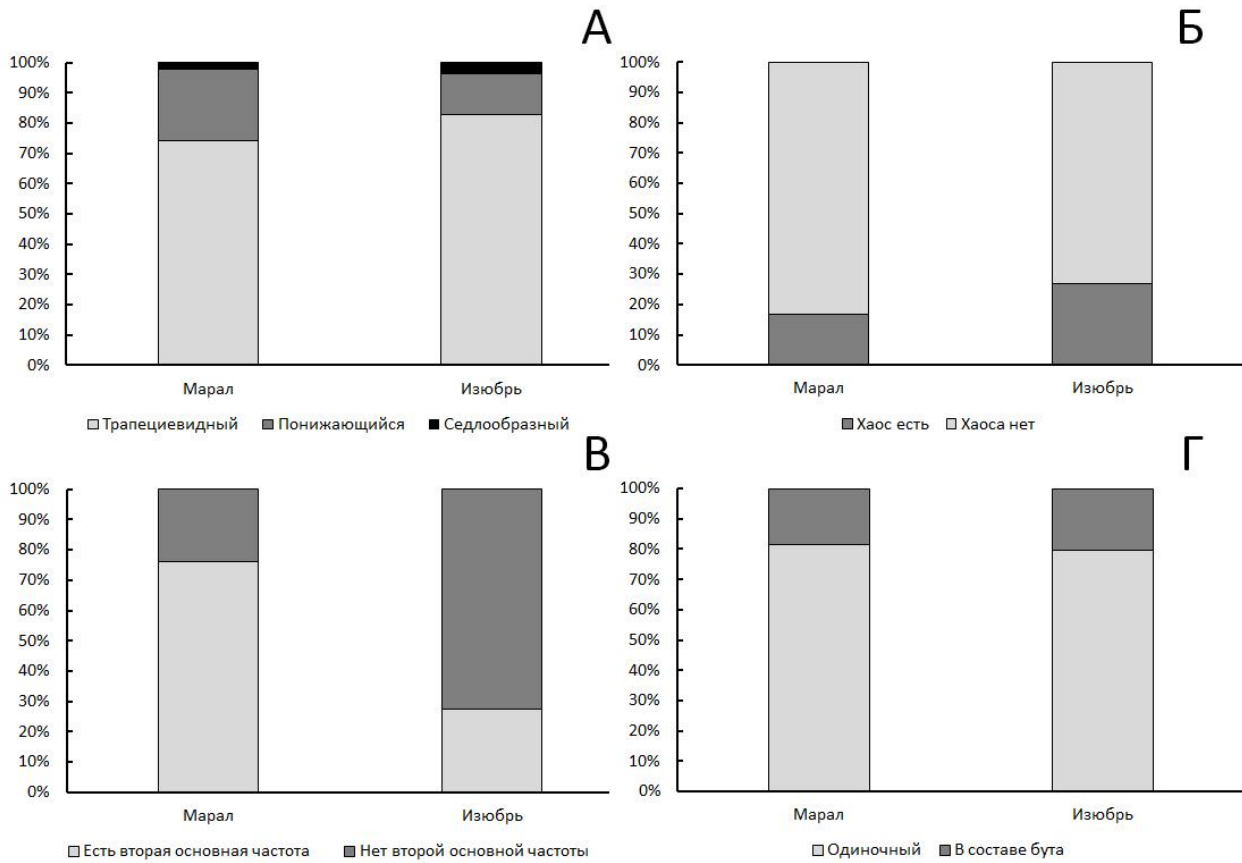


Рисунок 41. Процентное соотношение гонных криков восточного благородного оленя А – с разными паттернами основной частоты, Б – содержащих детерминированный хаос, В – содержащих вторую основную частоту, Г – одиночных или издаваемых в составе бута.

Сравнение частотно-временных параметров гонных криков марала и изюбря

Сравнение влияния факторов «подвид» и «паттерн» ожидаемо показало более выраженное влияние подвидовой принадлежности на акустические параметры гонных криков восточного благородного оленя (табл. 22). Фактор подвида влиял на большинство (11 из 13) параметров, за исключением длительности подъема (*dur up*) и длительности плато (*dur plato*). Это влияние было сильно выражено, что отражалось в больших значениях критерия Фишера (табл. 22). Паттерн основной частоты достоверно влиял на 8 из 13 акустических параметров: длительность подъема и длительность плато, пиковую частоту плато (*g peak plato*), первую (*q25 plato*) и среднюю (*q50 plato*) квантили энергетического спектра плато, начальную основную частоту (*g0 begin*) и основную частоту плато (*g0 plato*), а также минимальную основную частоту (*g0 min*). Влияние на длительность крика (*dur all*) было слабым, на грани достоверности. Совместное влияние двух паттернов было отмечено для 8 параметров из 13: длительности крика, первой и третьей квантили плато и всех параметров основной частоты (табл. 22; рис. 42).

Таблица 22. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для оценки влияния факторов «подвид» и «паттерн крика», а также их совместного влияния на параметры гонных криков восточного благородного оленя. F – критерий Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы. Достоверные значения выделены жирным шрифтом.

Параметр	Фактор		
	Подвид	Паттерн	Подвид+Паттерн
<i>dur all</i>	$F_{1,998}=27.20; p<0.001$	$F_{1,998}=3.85; p=0.05$	$F_{1,998}=4.51; p=0.03$
<i>dur up</i>	$F_{1,998}=1.11; p=0.29$	$F_{1,998}=16.73; p<0.001$	$F_{1,998}=1.55; p=0.21$
<i>dur plato</i>	$F_{1,998}=0.31; p=0.58$	$F_{1,998}=15.65; p<0.001$	$F_{1,998}=0.31; p=0.58$
<i>dur down</i>	$F_{1,998}=58.04; p<0.001$	$F_{1,998}=3.53; p=0.06$	$F_{1,998}=0.84; p=0.36$
<i>g peak plato</i>	$F_{1,998}=713.97; p<0.001$	$F_{1,998}=9.83; p=0.002$	$F_{1,998}=2.41; p=0.12$
<i>q25 plato</i>	$F_{1,998}=587.46; p<0.001$	$F_{1,998}=5.54; p=0.02$	$F_{1,998}=3.93; p=0.048$
<i>q50 plato</i>	$F_{1,998}=404.21; p<0.001$	$F_{1,998}=10.20; p=0.002$	$F_{1,998}=6.44; p=0.01$
<i>q75 plato</i>	$F_{1,998}=9.60; p=0.002$	$F_{1,998}=0.57; p=0.45$	$F_{1,998}=0.03; p=0.86$
<i>g0 begin</i>	$F_{1,998}=548.84; p<0.001$	$F_{1,998}=468.00; p<0.001$	$F_{1,998}=5.20; p=0.02$
<i>g0 plato</i>	$F_{1,998}=1391.58; p<0.001$	$F_{1,998}=34.43; p<0.001$	$F_{1,998}=5.85; p=0.02$
<i>g0 end</i>	$F_{1,998}=402.74; p<0.001$	$F_{1,998}=2.34; p=0.13$	$F_{1,998}=4.78; p=0.03$
<i>g0 max</i>	$F_{1,998}=1439.39; p<0.001$	$F_{1,998}=0.24; p=0.62$	$F_{1,998}=11.34; p<0.001$
<i>g0 min</i>	$F_{1,998}=467.96; p<0.001$	$F_{1,998}=12.15; p<0.001$	$F_{1,998}=11.05; p<0.001$

Сравнение между тремя популяциями и двумя паттернами основной частоты показало, что длительность криков обоих паттернов была достоверно больше у изюбря по сравнению с трапециевидными криками марала (рис. 42А). Длительность понижающихся криков марала была достоверно меньше, чем понижающихся криков изюбря, однако длительность понижающихся криков марала не отличалась от длительности трапециевидных криков изюбря (рис. 42А). Внутри подвидов крики разных паттернов не отличались по длительности. Длительность подъема основной частоты в трапециевидных криках изюбря была достоверно больше, чем длительность подъема основной частоты в понижающихся криках марала ($p<0.05$). Для гонных криков марала была отмечена большая длительность подъема основной частоты в трапециевидных криках по сравнению с понижающимися ($p<0.01$). Длительность плато различалась достоверно только между трапециевидными криками изюбря и понижающимися криками марала: у марала плато в криках с понижающимся паттерном было длиннее ($p<0.05$). Различия в значениях этих двух параметров обусловлены фактором паттерна (табл. 22).

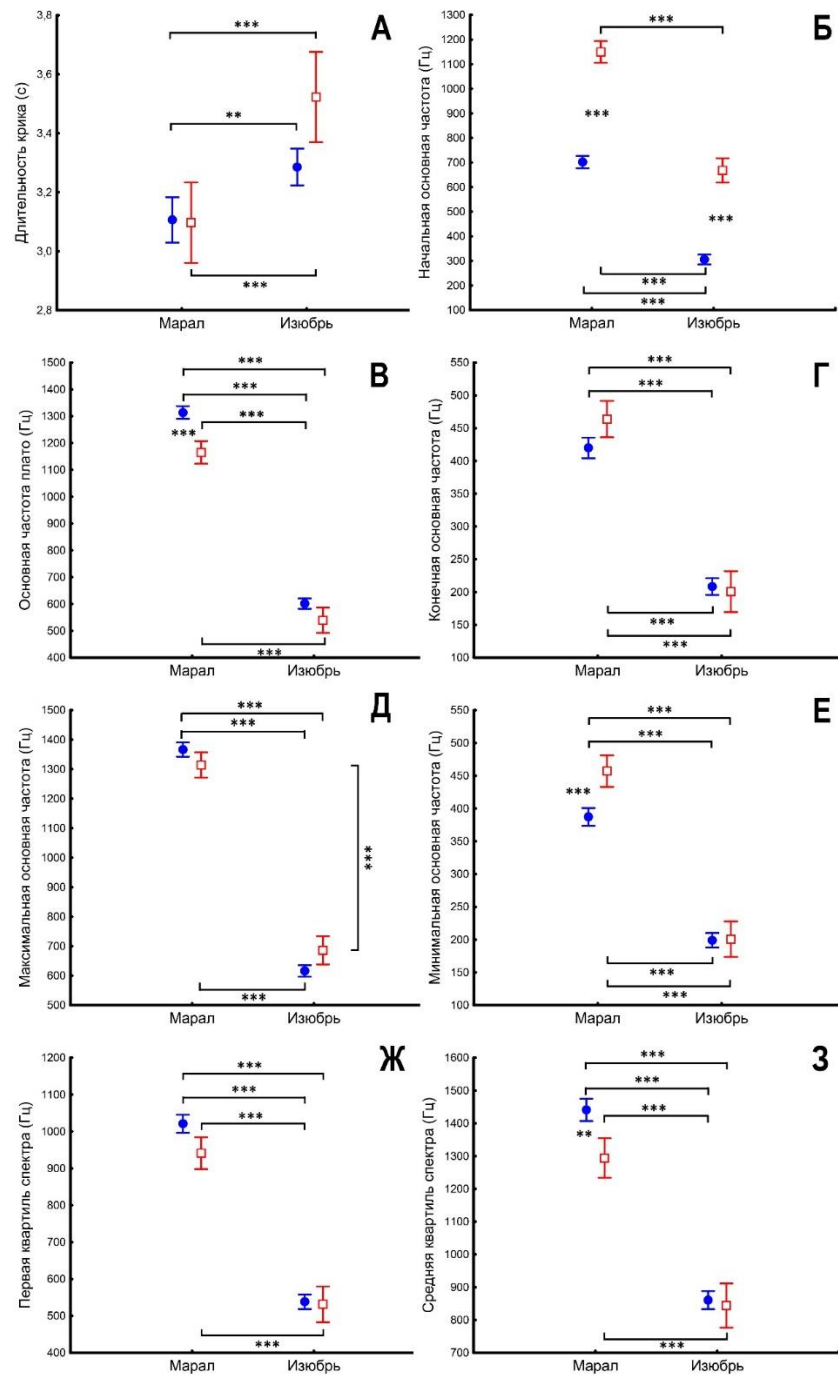


Рисунок 42. Сравнение акустических параметров главных гонных криков между двумя подвидами восточного благородного оленя (марал и изюбрь) и двумя паттернами основной частоты: трапецевидным (синие сплошные круги) и понижающимся (красные пустые квадраты). А – длительность крика, Б – начальная основная частота, В – основная частота плато, Г – конечная основная частота, Д – максимальная основная частота, Е – минимальная основная частота, Ж – первая квартиль энергетического спектра плато, З – средняя квартиль (медиана) энергетического спектра плато. Круги и квадраты показывают средние, усы – 95% доверительного интервала. * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$; *** - $p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок.

На длительность понижения основной частоты после плато, напротив, влиял фактор подвида, и отличия здесь были выражены сильнее: крики марала с трапециевидным контуром основной частоты имели достоверно более короткое понижение основной частоты после плато, чем крики изюбря обоих паттернов ($p < 0.001$). Крики марала с понижающимся контуром основной частоты также имели более короткое понижение основной частоты после плато, чем крики изюбря с трапециевидным ($p < 0.01$) и понижающимся ($p < 0.001$) контурами основной частоты. Внутри подвигов крики с трапециевидным и понижающимся контурами не отличались по данному параметру.

Так как на все показатели основной частоты оказывали влияние оба фактора, различия между подвидами были хорошо выражены (табл. 22). Начальная основная частота не различалась только между понижающимися криками изюбря и трапециевидными криками марала (рис. 42Б). Основная частота плато различалась во всех криках между подвидами и паттернами, за исключением внутривидовых различий в криках изюбря: трапециевидные и понижающиеся крики изюбря не различались по данному параметру (рис. 42В). Конечная и максимальная основная частота различались между криками двух подвигов, но не внутри подвида (рис. 42Г,Д). Минимальная основная частота, напротив, различалась в криках марала разных паттернов и была достоверно ниже в криках марала с трапециевидным контуром основной частоты (рис. 42Е). Все параметры основной частоты были ниже у изюбря, по сравнению с маралом.

Пиковая частота была достоверно выше в криках марала ($p < 0.001$ для всех попарных сравнений). Внутри подвида она была выше для трапециевидных криков ($p < 0.05$). Первая квартиль энергетического спектра плато была достоверно выше в криках марала (рис. 42Ж). Трапециевидные крики марала имеют более высокие значения данного показателя по сравнению с понижающимися, однако различия находятся на грани достоверности ($p = 0.052$). Средняя квартиль (медиана) также достоверно выше в криках марала, внутри подвида крики с трапециевидным контуром основной частоты имеют достоверно более высокие значения данного параметра (рис. 42З). Третья квартиль спектра отличается только между криками трапециевидного паттерна двух подвигов ($p < 0.01$) и имеет более высокие значения для марала. Крики изюбря двух паттернов не отличаются друг от друга по энергетическим показателям.

Сравнив контуры основной частоты двух подвигов, можно наглядно увидеть ярко выраженные различия в значениях основной частоты как для трапециевидных, так и для понижающихся криков (рис. 43А,Б). Гонные крики марала имели более высокую основную частоту, но при этом меньшую длительность (в основном, за счет длительности понижения основной частоты после плато).

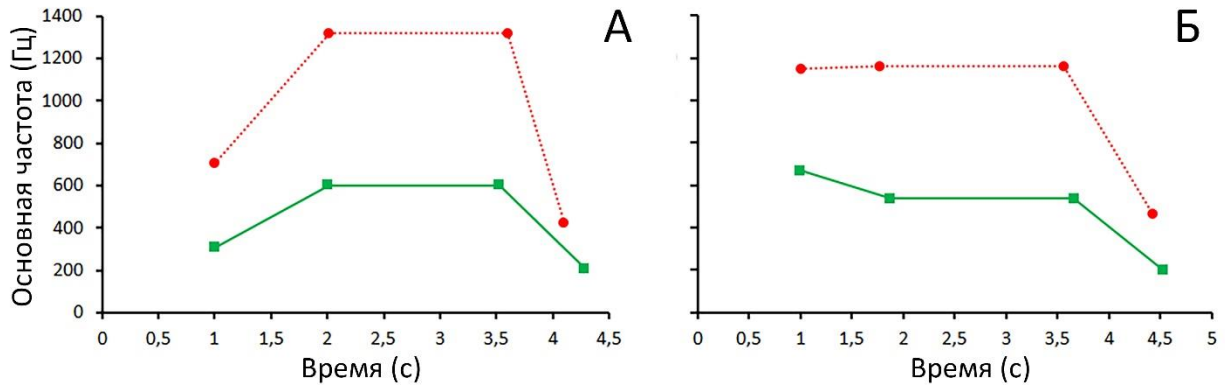


Рисунок 43. Различия контуров основной частоты (g_0) восточного благородного оленя в криках с трапециевидным (А) и понижающимся (Б) паттернами. Красным отмечен контур основной частоты криков марала, зеленым – изюбря.

3.2.2. Структурные особенности гонных ревов европейского благородного оленя России

Общая характеристика гонных ревов воронежского благородного оленя (*C.e. hippelaphus*)

Буты (последовательности гонных ревов) воронежского благородного оленя состояли из 1-13 ревов (в среднем 2.85 ± 1.79) (табл. 23, рис. 44А). Одиночные ревы составляли 21.8% от общего числа. Буты, содержащие два рева, составляли 28.2% от общего числа. Среди 229 бутов, состоящих из 3 и более ревов, главные (самые длинные) ревы занимали первую позицию в 17.9% бутов, промежуточную – в 44.5% бутов, последнюю – в 37.6% бутов. Средняя длительность главного рева составляла 2.46 ± 1.14 с (табл. 23). При этом для воронежского оленя было отмечено наличие очень длинных гонных ревов: 45 из 467 главных ревов (9.6%) были длиннее 4 с. Из этих 45 ревов, 32 рева имели длительность от 4 до 5 с, и 3 рева были длиннее 6 с. Самый длинный рев воронежского благородного оленя продолжался 8.89 с (рис. 44Б). Из 467 главных ревов 389 были обычными (83.3%), т.е. тональными или с небольшими фрагментами нелинейных феноменов (детерминированного хаоса и субгармоник), 78 были шумовыми (16.7%), т.е. содержали фрагменты нелинейных феноменов на протяжении более чем 50% длительности рева (рис. 44А). Шумовые ревы встречались в бутах и в одиночных ревах практически с одинаковой частотой (16.5% и 17.4% соответственно). По сравнению с обычными ревами, шумовые ревы были короче (2.61 ± 1.16 с и 1.75 ± 0.67 с соответственно, $t = 6.37$, $df = 465$, $p < 0.001$) (табл. 23). Статистически достоверных различий между максимальной основной частотой обычных (173.06 ± 57.48 Гц) и шумовых (183.92 ± 74.62 Гц) ревов выявлено не было ($t = 1.39$, $df = 457$, $p = 0.17$) (табл. 23).

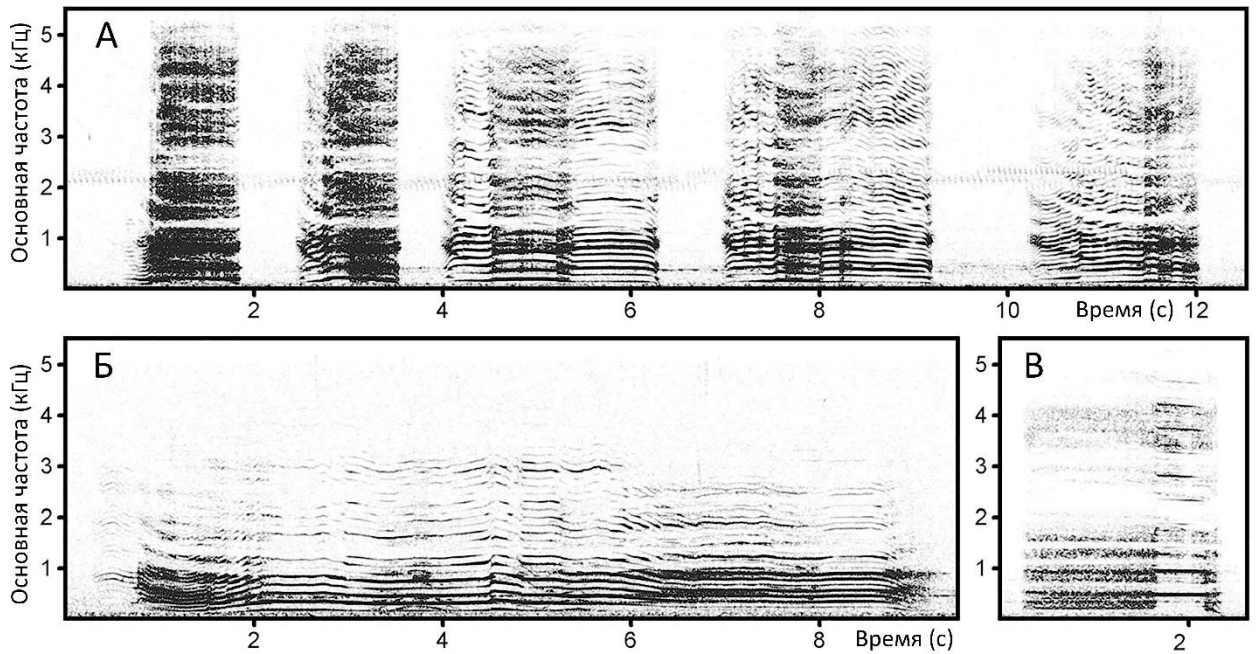


Рисунок 44. Спектрограмма гонных ревов самцов воронежского оленя. А – бут из 5 ревов, где третий рев главный, первый и второй ревы шумовые, остальные – обычные. Б – одиночный рев с длительностью 8.89 с. В – рев воронежского оленя с демонстрацией эффекта сцепления источника-фильтра. По Golosova et al., 2021.

Оценка возможного влияния количества ревов в буге и положения главного рева (в начале, в середине или в конце буга) на длительность и максимальную основную частоту главных гонных ревов была проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Количество ревов в буге влияло на максимальную основную частоту как обычных ($F_{9,379} = 4.73$, $p < 0.001$), так и шумовых ($F_{8,61} = 11.01$, $p < 0.001$) главных ревов, но не влияло на их длительность ($F_{9,379} = 1.06$, $p = 0.39$ для обычных, $F_{8,61} = 1.11$, $p = 0.37$ для шумовых).

Мы выявили достоверное влияние положения в буге на максимальную основную частоту обычных главных ревов ($F_{3,385} = 11.09$, $p < 0.001$). Ревы, стоящие в буге на первом месте (197.55 ± 70.28 Гц), как и одиночные ревы (186.48 ± 53.01 Гц), имели более высокие значения данного параметра, чем главные ревы, расположенные в середине (157.18 ± 45.18 Гц) или в конце (162.25 ± 52.90 Гц) буга ($p < 0.05$ для всех попарных сравнений, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок). При этом одиночные ревы не отличались от главных ревов, занимающих первую позицию в буге, по максимальной основной частоте. Шумовые ревы не отличались по максимальной основной частоте вне зависимости от положения в буге ($F_{3,66} = 0.48$, $p = 0.70$). Положение в буге слабо влияло на длительность обычных главных ревов (влияние на грани достоверности, $F_{3,385} = 2.68$, $p = 0.05$) и не влияло на длительность шумовых главных ревов ($F_{3,66} = 1.26$, $p = 0.29$).

Для воронежского благородного оленя в 6 из 1335 ревов было отмечено присутствие такого редкого феномена, как сцепление источника-фильтра, когда вокальные связки начинают вибрировать на одной из формантных частот (рис. 44В). Из 6 ревов со сцеплением источника-фильтра 5 были главными ревами в буте, и занимали или первую (2 рева) или последнюю (4 рева) позицию в буте. Длительность этих ревов составляла в среднем 1.80 ± 0.72 с (от 1.21 с до 3.09 с), максимальная основная частота (в сцепленной части) составляла в среднем 473.80 ± 41.00 Гц (от 408.80 до 529.00 Гц).

Общая характеристика гонных ревов кавказского благородного оленя (C.e. maral)

Буты кавказского оленя состояли из 1 – 9 (в среднем 3.43 ± 1.45) ревов (рис. 45А). Доля одиночных ревов составляла 3.9%. Буты из двух ревов составляли 24.0% от общего числа (табл. 23). В бутях, состоявших из 3 и более ревов (72.1%), главные ревы занимали первую позицию в 14.6% случаев, промежуточную – в 35.6% случаев, последнюю – в 49.8% случаев. Длительность главного рева составляла от 0.69 с до 7.71 с (в среднем 1.97 ± 0.81 с) (табл. 23). Максимальная основная частота составляла 208.24 ± 36.51 Гц, минимальная – 102.22 ± 19.67 Гц. Из 362 главных ревов 283 были обычными (78.2%), 79 были шумовыми (21.8%). Длительность шумовых ревов была больше, чем обычных (2.14 ± 0.63 с и 1.92 ± 0.85 с соответственно, $t = 2.11$, $df = 360$, $p < 0.05$). Статистически достоверных различий между максимальной основной частотой шумовых (210.47 ± 32.98 Гц) и обычных (207.62 ± 37.47 Гц) гонных ревов выявлено не было ($t = 0.61$, $df = 360$, $p = 0.54$) (табл. 23). Также достоверно не отличались значения минимальной основной частоты шумовых (100.74 ± 23.55 Гц) и обычных (102.64 ± 18.46 Гц) ревов ($t = 0.76$, $df = 360$, $p = 0.45$). Фрагменты детерминированного хаоса встречались в 45.0% всех главных ревов, субгармоники – в 26.2% всех главных ревов (рис. 45Б,В).

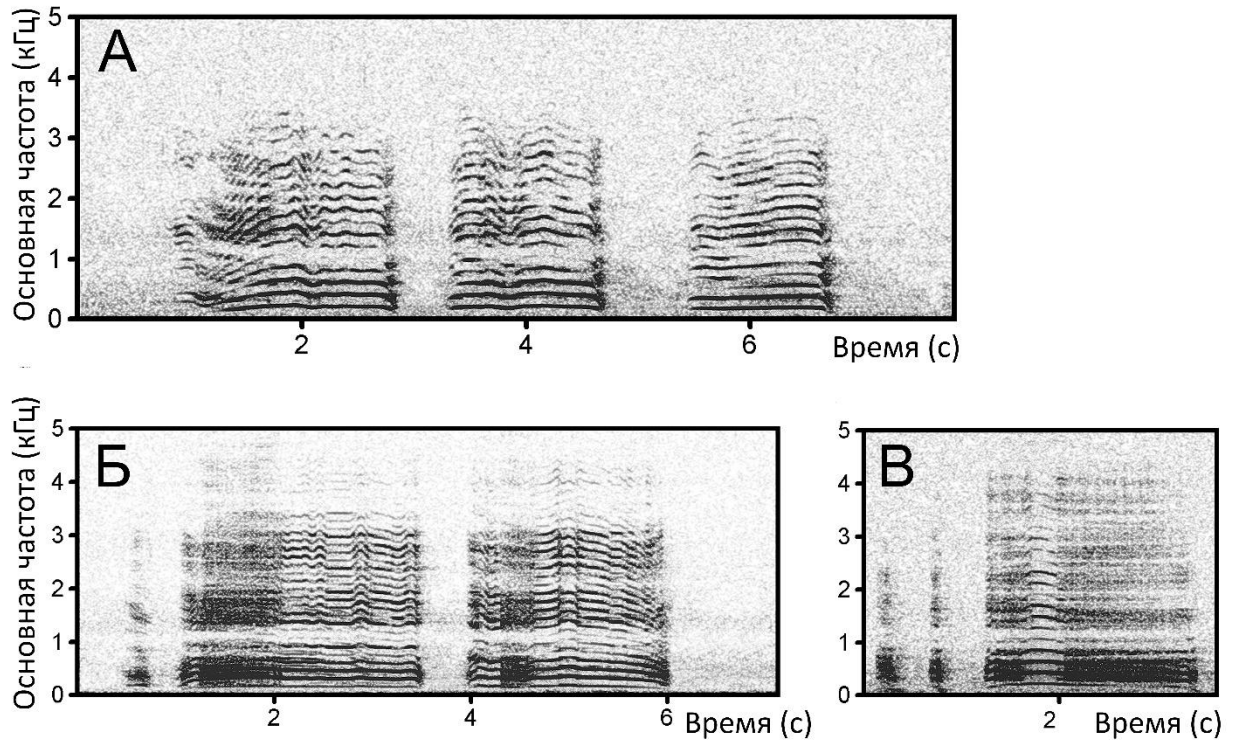


Рисунок 45. Спектрограмма гонных ревов самцов кавказского оленя. А – бут из трех обычных ревов, главный рев расположен в начале бута. Б – бут из трех ревов, главный рев шумовой, содержит хаос и субгармоники, расположен в середине бута. В – бут из трех шумовых ревов, главный рев шумовой и расположен в конце бута.

Для выявления возможного влияния количества ревов в буге и положения в буге на акустические параметры главных гонных ревов, мы провели однофакторный дисперсионный анализ. Количество ревов в буге влияло на длительность главного рева ($F_{5,356} = 7.63$, $p < 0.001$). Одиночные ревы были длиннее, чем главные ревы в бугах, состоявших из двух-трех ($p < 0.01$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок) и более ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок) ревов. Дисперсионный анализ также выявил влияние количества ревов в буге на значения минимальной ($F_{5,356} = 2.46$, $p < 0.05$) и максимальной ($F_{5,356} = 2.30$, $p < 0.05$) основной частоты, однако пост-хок тест не показал достоверных различий между бугами с разным количеством ревов по данным параметрам.

Положение в буге (в начале, в середине или в конце буга) влияло на длительность главного рева ($F_{3,358} = 13.86$, $p < 0.001$), но не на параметры основной частоты ($F_{3,358} = 2.52$, $p = 0.06$ для минимальной основной частоты, $F_{3,358} = 0.24$, $p = 0.87$ для максимальной основной частоты). Сильное влияние на длительность было обусловлено во многом за счет вклада одиночных ревов, которые были длиннее, чем ревы, стоящие в начале ($p < 0.01$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок) или в середине и конце буга ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок). Главные ревы, стоящие в начале буга, были достоверно длиннее, чем ревы, стоящие в середине

бута ($p < 0.05$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок), но не отличались по длительности от главных ревов, занимающих последнюю позицию в буге.

Мы также провели анализ влияния положения в буге на частотно-временные параметры обычных и шумовых главных ревов по отдельности. В обычных ревах длительность зависела от положения в буге ($F_{3,279} = 21.20$, $p < 0.001$) и была выше в одиночных ревах ($p < 0.001$ для всех сравнений, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок) и в ревах, стоящих в начале буга ($p < 0.05$). При этом положение в буге не влияло на параметры основной частоты обычных главных ревов ($F_{3,279} = 0.99$, $p = 0.40$ для минимальной основной частоты и $F_{3,279} = 0.40$, $p = 0.75$ для максимальной основной частоты). Напротив, в шумовых ревах не было выявлено влияния положения в буге на длительность главного рева ($F_{3,75} = 2.43$, $p = 0.07$), однако было показано достоверное влияние на минимальную ($F_{3,75} = 7.82$, $p < 0.001$) и максимальную ($F_{3,75} = 4.28$, $p < 0.01$) основную частоту. Одиночные шумовые ревы имели более высокие значения максимальной основной частоты, чем главные шумовые ревы, занимающие положение в середине буга ($p < 0.05$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок) и более высокие значения минимальной основной частоты, чем главные шумовые ревы, занимающие положение в середине ($p < 0.01$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок) или в конце ($p < 0.05$, Тьюкей пост-хок тест для неравных выборок) буга.

В целом, одиночные ревы кавказского благородного оленя отличались от ревов, издаваемых в бугах, по длительности (для всех ревов) и по параметрам основной частоты (для шумовых ревов). При этом положение в буге и количество ревов в буге слабо влияли на частотно-временные различия главных гонных ревов.

Сравнение общей структуры гонных ревов европейского благородного оленя России

Процентное соотношение обычных и шумовых гонных ревов статистически не различалось между популяциями воронежского и кавказского благородных оленей ($\chi^2 = 3.16$, $df = 1$, $p = 0.08$), в обеих популяциях преобладали обычные ревы (табл. 23). Доля одиночных ревов была достоверно ниже в популяции кавказского благородного оленя ($\chi^2 = 49.68$, $df = 1$, $p < 0.001$, табл. 23, рис. 46А). И у воронежского, и у кавказского благородных оленей главный рева чаще являлся самым высокочастотным в буге (более чем в 56% случаев, табл. 23). Частота этого явления не отличалась между двумя популяциями ($\chi^2 = 2.63$, $df = 1$, $p = 0.11$). В обеих популяциях главный рева чаще занимал последнюю позицию в бугах (табл. 23, рис. 46Б). Не было выявлено статистически достоверных различий между популяциями в процентном соотношении главных ревов, занимающих положение в начале ($\chi^2 = 1.04$, $df = 1$, $p = 0.31$), середине ($\chi^2 = 0.04$, $df = 1$, $p = 0.85$) или конце ($\chi^2 = 1.27$, $df = 1$, $p = 0.26$) буга.

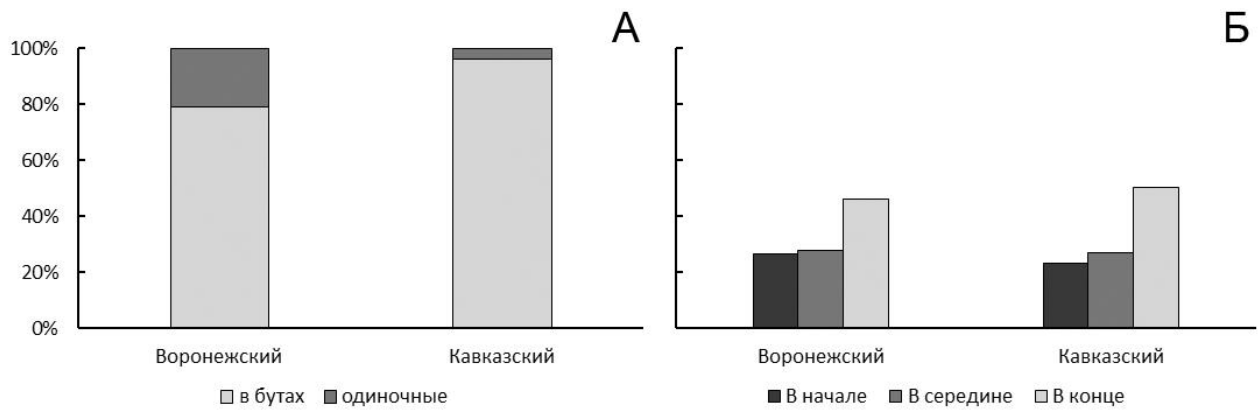


Рисунок 46. Процентное соотношение гонных ревов европейского благородного оленя А – одиночных или издаваемых в составе бута, Б – занимающих положение в начале, середине или конце бута.

Таблица 23. Акустические параметры (среднее \pm SD) главных гонных ревов европейского благородного оленя России и результаты их сравнения с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Данные по воронежскому оленю по Golosova et al., 2021.

Акустический параметр	Воронежский олень	Кавказский олень	ANOVA
Все главные ревы			
Ревов в бутае (<i>n</i>)	2.85 \pm 1.79	3.43 \pm 1.45	$F_{1,827}=25.04, p<0.001$
Длительность (с)	2.46 \pm 1.14	1.97 \pm 0.81	$F_{1,827}=49.84, p<0.001$
$f_0 \max$ (Гц)	174.72 \pm 60.44	208.24 \pm 36.51	$F_{1,827}=86.48, p<0.001$
Обычные главные ревы	83.3%	78.2%	
Ревов в бутае (<i>n</i>)	2.85 \pm 1.81	3.35 \pm 1.38	$F_{1,670}=15.26, p<0.001$
Длительность (с)	2.61 \pm 1.16	1.92 \pm 0.85	$F_{1,670}=72.17, p<0.001$
$f_0 \max$ (Гц)	173.06 \pm 57.48	207.62 \pm 37.47	$F_{1,670}=78.13, p<0.001$
Шумовые главные ревы	16.7%	21.8%	
Ревов в бутае (<i>n</i>)	2.79 \pm 1.71	3.71 \pm 1.64	$F_{1,155}=10.18, p<0.01$
Длительность (с)	1.75 \pm 0.67	2.14 \pm 0.63	$F_{1,155}=14.16, p<0.001$
$f_0 \max$ (Гц)	183.92 \pm 74.62	210.47 \pm 32.98	$F_{1,155}=8.20, p<0.01$
Главный рев – наиболее высокочастотный	56.3%	62.2%	
Длительность (с)	2.57 \pm 1.27	2.13 \pm 0.85	$F_{1,486}=19.81, p<0.001$
$f_0 \max$ (Гц)	191.64 \pm 66.59	217.20 \pm 37.77	$F_{1,486}=25.96, p<0.001$

Доля одиночных ревов	21.8%	3.9%
Позиция главного рева (для бутов 2 и более ревов)		
Первый	26.6%	23.0%
Промежуточный	27.6%	26.7%
Последний	45.8%	50.3%

Однофакторный дисперсионный анализ выявил достоверные различия в значениях всех трех основных параметров (количества ревов в буте, длительности главного рева и его максимальной основной частоты) между популяциями воронежского и кавказского оленей (табл. 23). Буты кавказского оленя состояли из большего количества ревов ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест), главные ревы были короче ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест) и имели более высокую основную частоту ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест) (табл. 23, рис. 47).

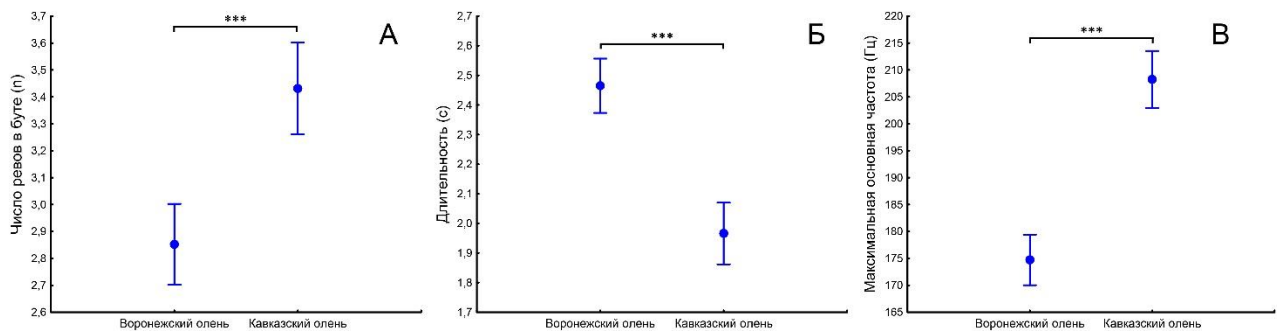


Рисунок 47. Сравнение акустических параметров главных гонных криков между двумя популяциями европейского благородного оленя (воронежский и кавказский). А – число ревов в буте, Б – длительность, В – максимальная основная частота. Круги соответствуют средним значениям, усы - 95% доверительного интервала. *** - $p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест.

Эта закономерность сохраняется при отдельном анализе обычных и шумовых гонных ревов. Для обычных ревов фактор популяции влиял на все три акустических параметра (табл. 23). У кавказского благородного оленя буты с обычным главным ревом состояли из большего количества ревов ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест), сами обычные главные ревы имели меньшую длительность ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест) и большие значения максимальной основной частоты ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест) (табл. 23). Для шумовых ревов фактор популяции также влиял на все три акустических параметра (табл. 23). У кавказского благородного оленя буты с шумовым главным ревом состояли из большего количества ревов ($p < 0.01$, Тьюкей пост-хок тест),

шумовые главные ревы имели большую длительность ($p < 0.001$, Тьюкей пост-хок тест) и более высокие значения максимальной основной частоты ($p < 0.01$, Тьюкей пост-хок тест) (табл. 23).

Фактор популяции достоверно влиял на длительность и максимальную основную частоту главного рева и в случае, когда главный рев являлся наиболее высокочастотным в буге (табл. 23). Такие ревы были короче и выше по максимальной основной частоте у кавказского оленя ($p < 0.001$ для обоих сравнений, Тьюкей пост-хок тест).

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

4.1 Филогеографическая структура благородного оленя *Cervus elaphus s. l.* России

4.1.1. Филогенетические отношения внутри видового комплекса

Топология построенных нами филогенетических деревьев соответствует как друг-другу, так и данным других исследований (рис. 3, 8, 15). Внешнее положение европейского благородного оленя относительно «восточной» клады (восточный благородный олень и пятнистый олень) соотносится с имеющимися данными и соответствует современным представлениям о разделении *C. elaphus s. l.* на два вида в ходе эволюции видового комплекса (Meiri et al., 2018; Doan et al., 2018, 2021; Mackiewicz et al., 2022). Несмотря на тенденцию в отечественной литературе объединять эти два вида, основываясь на сходстве в биологии и клинальности морфологических признаков (Флеров, 1952; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999), накопленные генетические данные склоняют нас к разделению восточного и европейского благородного оленя на уровне вида (Павлинов, Лисовский, 2012). Мы не нашли общих гаплотипов для восточного и европейского благородных оленей ни по нашим данным, ни при включении в анализ данных из Генбанка. Генетическая *p*-дистанция между выборками восточного и европейского благородных оленей (5.4%) больше, чем, например, между выборками европейской (*Capreolus capreolus*) и сибирской (*C. pygargus*) косули (3.4–4.3%), которые, как и благородные олени, являются двумя филогенетически близкими видами, способными к межвидовой гибридизации (табл. 4, Кашина и др., 2018). Результаты микросателлитного анализа также поддержали ярко выраженное разделение на два вида и совершенно разное распределение частот аллелей при большом количестве приватных аллелей для восточного и европейского благородных оленей (табл. 5, Приложение 5, рис. 4). Различия в акустике двух этих видов поддерживают разделение (что выражается не только в статистически значимых различиях между частотно-временными параметрами гонных вокализаций, но также и в их структуре) (Никольский и др., 1979; Frey, Riede, 2013). Именно поэтому в дальнейшем мы будем рассматривать как генетические, так и акустические особенности двух этих видов отдельно.

Микросателлитный анализ общей выборки благородного оленя России показал ее четкое разделение на четыре кластера, соответствующих подвидам (рис. 4В). При этом восточный благородный олень разделяется на два кластера при меньшем значении *K*, чем европейский благородный олень (рис. 4Б), что свидетельствует о большей выраженности разделения на подвиды у восточного благородного оленя. Причины подобной дискретности подвидов восточного благородного оленя кроются, по всей вероятности, в меньшем антропогенном

воздействию в виде транслокаций и интродукций и последующем генетическом смешении популяций разного происхождения, что характерно для европейского благородного оленя (Павлов и др., 1974; Данилкин, 1999; Zachos, Hartl, 2011). Кроме того, согласно имеющимся литературным данным, дивергенция на гаплогруппы у восточного благородного оленя произошла раньше, чем у европейского благородного оленя (Doan et al., 2021). В то же время генетическая *Fst* дифференциация между подвидами восточного благородного оленя оказалась меньше, чем между подвидами европейского благородного оленя (табл. 5), что может быть связано с сообщающимися ареалами и потоком генов между популяциями двух подвидов на границах ареалов, в Предбайкалье, Забайкалье и Якутии (Данилкин, 1999; Кузнецова и др., 2012; Степанова, Аргунов, 2016а). Между тем, выборки европейского благородного оленя России образовали более гомогенные кластеры при большей генетической дистанции (табл. 5, рис. 4, 6). Несмотря на неоднократные завозы воронежского оленя на Кавказ, начиная с дореволюционных времен (Александров, 1968; Павлов и др., 1974), мы нашли только один генотип из Карачаево-Черкессии, демонстрирующий черты смешанного происхождения (рис. 4). Естественный ареал кавказского оленя может перекрываться с расширенным в ходе расселений ареалом воронежского оленя в Краснодарском крае (Павлов и др., 1974; Кузнецова и др., 2013), однако нам не удалось обнаружить следов массового смешения двух подвидов. Стоит отметить, что из всех четырех выборок *C. elaphus s. l.* именно кавказский олень нес больше всего приватных аллелей, что говорит о его обособленности и может свидетельствовать о древнем происхождении и сохранении редких аллелей (Приложение 5). Для воронежского оленя, наоборот, характерно крайне малое число приватных аллелей при достаточно большой выборке (табл. 6, Приложение 5). Это отражает как небольшой возраст данной популяции (Лихацкий и др., 2012), так и свойственное ей низкое генетическое разнообразие (табл. 6).

Ниже мы более подробно остановимся на генетической структуре и состоянии популяций европейского и восточного благородных оленей по отдельности.

4.1.2. Филогеографическая структура восточного благородного оленя России

Митохондриальный анализ по гену *cyt b* выявил несколько интересных особенностей, свойственных восточному благородному оленю России. В первую очередь, стоит отметить несостоятельность существующего разделения на подвиды по географическому принципу. Так, подвиды *C.s. sibiricus* и *C.s. songaricus* немонофилитичны, имеют общие гаплотипы и могут рассматриваться как один подвид. Некоторые последовательности редкого подвида *C.s. alashanicus (alxaicus)* (северный Китай, Монголия) имели идентичный с изюбром гаплотип (Приложение 3), что также вызывает сомнения в его таксономическом статусе.

Мы выявили генетическую неоднородность, свойственную маралу (рис. 7, 8). Большинство маралов из России (Алтай, Красноярский край и Иркутская область) формируют отдельный большой кластер вместе с маралами из Китая и Монголии, благородными оленями из Якутии и американскими вапити. Этот кластер соответствует кластеру E3, объединившему гаплотипы, широко распространенные на территории Евразии до LGM, а также участвовавшие в колонизации Америки (Doan et al., 2018, 2021). Однако мы также нашли некоторые гаплотипы алтайского марала («маралы 2»), которые вошли в один кластер с гаплотипами изюбря и гаплотипами восточного благородного оленя из Китая (рис. 8, Приложение 3). Стоит отметить, что эти гаплотипы были найдены не только у *C. c. sibiricus* из охотничьих хозяйств, но и у *C. c. songaricus* (последовательности из Генбанка, (№HQ191429 – гаплотип 11F, №KJ025072 – одноименный гаплотип, рис. 8, Приложение 3). Клада, аналогичная выделенной нами кладе «маралы 2», также присутствует на филогенетическом дереве в работе Doan с соавторами (2018). Подобное положение клады «маралы 2» может свидетельствовать как о следах предкового полиморфизма, так и о митохондриальной интрогрессии (Avice, 2000; Абрамсон, 2007). Так как именно регион Алтай/Саяны, скорее всего, является центром распространения для вапитоидов, а примитивные морфологические черты изюбрей вторичны и не свидетельствуют об их древности (Meiri et al., 2018), более вероятным выглядит сценарий митохондриальной интрогрессии. В целом, генетические интрогрессии (особенно неполные) являются довольно распространенным явлением в природе (Mallet, 2005; Toews, Brelsford, 2012). Марал и изюбрь представляют собой подвиды, имеющие перекрывающиеся ареалы с обширными зонами гибридизации. Однако для подтверждения нашего предположения об интрогрессии необходимо провести анализ ядерных генов.

Любопытно, что благородные олени из Якутии, традиционно относящиеся к *C. c. sibiricus*, но имеющие смешанное происхождение, не имели следов мтДНК интрогрессии от изюбря. По мтДНК они были однозначно ближе к маралам (рис. 8). Это подтверждает имеющиеся данные о большем сходстве благородного оленя из Якутии и марала по морфометрии тела (Егоров, 1965 по Степанова, Аргунов, 2016а), однако противоречит данным по морфометрии рогов, которые у благородного оленя из Якутии сходны с рогами изюбря (Степанова, Аргунов, 2016а). При этом выборка благородного оленя из Якутии также неоднородна и образует две клады, «Якутия 1» и «Якутия 2» (рис. 7, 8). В разные клады вошли гаплотипы из одних и тех же точек сбора, что свидетельствует об отсутствии географической привязки в распределении гаплотипов. Олени из группы «Якутия 1» оказались родственны американским вапити. Сходство некоторых якутских и американских гаплотипов ранее уже отмечала М.В. Кузнецова с соавторами (2012). Можно сделать предположение о сохранении в Якутии древних гаплотипов, которые были характерны для благородных оленей, участвовавших в колонизации Северной Америки (клада E3 по Doan с

соавторами (2018, 2021)). Однако для подтверждения наших предположений необходимо провести анализ древних образцов из Якутии и сравнить с древними и современными американскими гаплотипами. Благородные олени из группы «Якутия 2» оказались родственны маралам из Иркутской области и Красноярского края (был найден один общий гаплотип 209К) (рис. 8, Приложение 3). Большое родство якутских благородных оленей и маралов свидетельствует о более восточном расположении границы между ареалами марала и изюбря. Судя по всему, мы можем считать Якутию частью ареала марала, однако помнить о возможных миграциях изюбря в данный регион. География ареала восточного благородного оленя подразумевает как существование некоторых географических барьеров, препятствующих полной интрогрессии и массовой гибридизации (таких как о. Байкал, Становое нагорье и Становой хребет), так и определенных экологических коридоров (таких как бассейн р. Лена для марала, бассейны р. Витим и Олекма для изюбря), по которым возможна естественная взаимная интрогрессия.

Изюбрь оказался родственным китайским подвидам *C. c. kansuensis*, *C. c. wallichi* и *C. c. macneilli*, что согласуется с имеющимися литературными данными (Кузнецова и др., 2012, Lorenzini, Garofalo, 2015). Данный кластер был более гомогенным, чем кластер марала и американских вапити, хотя исходная выборка изюбря тоже образовала две группы («изюбрь 1» и «изюбрь 2», рис. 7). В обе группы вошли гаплотипы изюбря из одних и тех же районов – то есть географической закономерности в распределении гаплотипов по группам по-прежнему нет. В работе Кузнецовой с соавторами (2012) выборка изюбря также образовала два кластера.

Невысокий уровень *Fst*-дифференциации между маралом и изюбром и положение группы «маралы 2» могут свидетельствовать о недавнем расхождении и близости подвидов (табл. 7). Однако, несмотря на это, формирование на филогенетическом дереве двух кластеров с высокой поддержкой, отсутствие общих гаплотипов наряду с морфологическими (Гептнер, Цалкин, 1947; Данилкин, 1999) и акустическими (табл. 22; рис. 42) различиями указывают на целесообразность существующего разделения восточного благородного оленя России на подвиды.

Анализ микросателлитных последовательностей, обладающих более высокой скоростью накопления мутаций и бипарентальным типом наследования, показал отсутствие каких-либо группировок внутри исследуемых выборок. При оптимальном разделении выборки на три кластера («марал», «изюбрь» и «благородный олень Якутии») генотипы изюбря отличались большей гомогенностью, тогда как кластеру марала была присуща гетерогенность, свидетельствующая о наличии потока генов между популяциями двух подвидов (рис. 9). Благородные олени Якутии образовали отдельный кластер, отличавшийся высокой степенью обособленности. Следует подчеркнуть, что благородный олень Якутии – не просто результат гибридизации марала и изюбря на границе ареалов, но отдельная популяция с уникальными

генотипами. Это отражается и на уровне *Fst*-дифференциации: выборка благородного оленя Якутии сильно отличается от выборок марала и изюбря, хотя, в целом, генетическая дистанция между подвидами невелика (табл. 9, рис. 11). Метод главных координат на базе индивидуальных генетических дистанций не выявил обособленных группировок внутри общей выборки, «облако» генотипов марала перекрывается с «облаком» генотипов изюбря, а распределение генотипов из Якутии не имеет какой-либо географической закономерности (рис. 12). Это подтверждает наше предположение о связи популяций марала, изюбря и благородного оленя из Якутии через бассейны рек и наличие постоянного потока генов между ними. Судя по отсутствию мтДНК интрогрессии в Якутии, основную роль в потоке генов между популяциями несут самцы, которые при расселении активно перемещаются по речным местообитаниям на границе ареалов, что и приводит к смешению генофонда.

4.1.3. Филогеографическая структура европейского благородного оленя России

Популяции европейского благородного оленя России, воронежская и кавказская, представляют собой две группировки с очень разной историей, которая отражается на их генетической структуре и разнообразии. Построенные нами сети демонстрируют все основные гаплогруппы (A-D), описанные ранее (Ludt et al., 2004; Skog et al., 2009; Niedzialkowska et al., 2011; Doan, 2018, 2021). Все гаплотипы из России принадлежали к гаплогруппам D и E (рис. 14, Приложение 8). Только один гаплотип воронежского оленя из Липецка 12LIP относился к гаплогруппе C (Центральная и Восточная Европа), и гаплотип 6LIP занимал промежуточное между гаплогруппами C и E положение (рис. 14). Это может быть или естественной неоднородностью, свойственной воронежскому оленю, или, что более вероятно, следствием завозов европейского благородного оленя другого происхождения в Липецкую область и последующего смешения. Остальные гаплотипы воронежского оленя (из нашего исследования и из Генбанка) образовали обособленную гаплогруппу E. Воронежский олень – это особая группировка европейского благородного оленя, номинально относящаяся к среднеевропейскому *C. e. hippelaphus*. Он был завезен из Германии в середине XIX в. на территорию современного Воронежского заповедника (имение Рамонь Воронежской губернии) в количестве всего 10 особей (Павлов и др., 1974; Лихацкий и др., 2012). Так как к тому моменту в равнинных местообитаниях европейской части России благородный олень был полностью истреблен, популяция развивалась в условиях фактической генетической изоляции (Лихацкий и др., 2012). Несмотря на это, она успешно разрослась и стала основой для расселения европейского благородного оленя в ходе программы по восстановлению исторического ареала благородного оленя на территории СССР (Павлов и др., 1974; Соломатин, 1974). Несмотря на немецкое

происхождение, мы не нашли близких воронежскому оленю гаплотипов в Центральной или Западной Европе (рис. 14). Судя по всему, в ходе своего развития в популяции воронежского оленя сохранились редкие гаплотипы, исчезнувшие в Европе.

Воронежский олень был завезен и на Кавказ – где сохранилась популяция, являющаяся, судя по всему, прямым потомком древних маралоидов времен до LGM (Meiri et al., 2018). Однако следует отметить, что кавказским оленем называют все популяции благородных оленей Северного Кавказа, Закавказья, а также Турции. Это кавказская форма «маралоида», сохранившая примитивные черты и массивность строения (Гептнер и др., 1961; Meiri et al., 2018). Большинство гаплотипов из различных районов Северного Кавказа и Закавказья вошли в гаплогруппу E (рис. 14, Приложение 8). Это соотносится с имеющимися генетическими данными (Кузнецова и др., 2012; Doan et al., 2018, 2021). Близость этих гаплотипов может быть связана как с интродукцией воронежского оленя на территории Кавказа (Александров, 1968), так и с более ранними событиями, не исключая естественное взаимодействие кавказской и восточноевропейской популяции (Верещагин, 1959). Удивительно, но все гаплотипы, описанные нами для музейных образцов благородных оленей из Кавказского заповедника первой половины XX в., (30-х – 40-х гг., то есть до начала программы по расселению), также вошли в одну гаплогруппу с воронежским оленем (рис. 14). Возможным объяснением является наличие более ранних завозов воронежского оленя на Кавказ (еще в царские времена), но подобное родство гаплотипов также может быть следствием естественного исторического смешения кавказской и восточноевропейской популяций. Основанные на морфологическом анализе ископаемых остатков данные говорят о том, что до начала резкого сокращения численности кавказская популяция контактировала с восточноевропейской (Верещагин, 1959). До позднего средневековья популяции европейского благородного оленя обитали вдоль долин Волги и Дона, и кавказский олень держался не только горнолесных зон, но и спускался в степные равнины Предкавказья (Верещагин, 1959). Самым логичным выглядит предположение о том, что на самом деле некоторые равнинные популяции или отдельные группировки европейского благородного оленя, исторически заселяющие юг страны, могли сохраниться и впоследствии смешаться с завезенным воронежским оленем. Это бы объяснило близость воронежского и кавказского оленей, однако данное осторожное предположение противоречит имеющимся литературным данным, которые постулируют, что к началу XX в. благородный олень в европейской части России был полностью истреблен (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999).

Гаплотип, найденный у большинства современных благородных оленей из Кавказского заповедника (из данного исследования и из Генбанка), а также у оленей из Карачаево-Черкессии и Северной Осетии, образовал отдельную, обособленную гаплогруппу D вместе с гаплотипами древнего оленя Мезолы *C. e. italicus* из Италии (рис. 14). Это отражает реликтовое положение

популяции благородного оленя из Кавказского заповедника, олени которой, судя по всему, являются потомком древних маралоидов, населявших Европу и Кавказ до LGM (Borowski et al., 2016; Doan et al., 2017; Meiri et al., 2018). Морфологически близкий, примитивный по строению *C. e. pannoniensis* (гаплотип 2PAN) по мтДНК оказался не родственным современному кавказскому оленю, хотя обитавшие на его историческом ареале после LGM благородные олени (эпохи раннего Голоцена) родственны современным кавказским оленям и их предкам (Banwell, 1998; Meiri et al., 2018). Кавказский заповедник, благодаря благоприятным условиям и усиленной природоохранной деятельности, стал резерватом для кавказского оленя, который образовал в его пределах единственную устойчивую большую популяцию в России (Trepel, Eskina, 2017). К сожалению, нам удалось получить всего несколько образцов экскрементов из данной популяции, однако, она однозначно представляет большой интерес для дальнейшего изучения. На филогенетическом дереве гаплогруппы D и E образовали сестринские клады, что свидетельствует об их родстве и соответствует литературным данным (Doan et al., 2018, 2021). Кавказский олень России и сопредельных территорий (Северный Кавказ, Закавказье) оказался не родственен кавказскому оленю Ирана и Турции, который, судя по всему, образует свою отдельную гаплогруппу как в нашем, так и в других исследованиях (рис. 14, Кузнецова и др., 2012, 2013; Doan et al., 2018, 2021), хотя на филогенетическом дереве гаплотипы из Турции и Ирана образуют сестринскую кладу с гаплотипами из группы E (рис. 3, 15). Таким образом, подвид *C.e. maral* не является монофилитичным, что ранее было отмечено другими авторами (Meiri et al., 2018).

Микросателлитный анализ показал высокую гомогенность воронежского кластера относительно других выборок европейского благородного оленя (рис. 16). Эффект основателя и несколько бутылочных горлышек, через которые прошла воронежская популяция в ходе своего развития, также, как и развитие в фактической генетической изоляции от других популяций европейского благородного оленя, привели к высокой степени ее генетической обособленности (Лихацкий и др., 2012). Любопытно, что родственные по мтДНК европейские благородные олени из гаплогруппы E по микросателлитам не кластеризовались вместе. Благородные олени Кавказа не образовали единого кластера и не показали разделения на группы D и E, при том, что кластерный анализ был проведен без географической привязки генотипов (без LOCprior). Это свидетельствует о большем родстве внутри современных оленей Кавказа по сравнению с оленями воронежской популяции. Однако многие генотипы кавказских оленей по частотам аллелей были ближе к воронежской популяции, чем к европейским (испанской и паннонской) (рис. 16А). Микросателлитный анализ также выявил близость некоторых кавказских генотипов (в том числе, все генотипы из Кавказского заповедника) с паннонским оленем (гаплогруппа C), а некоторых (Азербайджан, Северная Осетия) – с испанским оленем (гаплогруппа A). Последнее

можно объяснить как сохранением древних аллелей в европейских популяциях, так и завозами европейского благородного оленя разного происхождения на Кавказ в XIX и XX в. (Павлов и др., 1974). Сходство кавказского оленя из заповедника с паннонским оленем может быть связано с сохранением предковых аллелей, так как нам не известно о завозах благородного оленя из Европы на территорию Кавказского заповедника (Павлов и др., 1974), однако мы не можем делать достоверных выводов о родстве кавказского оленя и паннонского оленя без анализа большего количества популяций из разных частей Европы.

4.2 Генетическое разнообразие благородного оленя *Cervus elaphus s. l.* России

Анализ общей выборки благородного оленя России показал более высокие показатели генетического разнообразия в выборке восточного благородного оленя, как по данным мтДНК (табл. 8, 12), так и по данным яДНК анализов (табл. 6). Это может свидетельствовать о меньшем антропогенном стрессе и большем экологическом благополучии по сравнению с европейским благородным оленем (Allendorf, Luikart, 2007). Для обоих видов было отмечено низкое нуклеотидное и высокое гаплотипическое разнообразие, что, судя по всему, является характерной чертой благородного оленя *C. elaphus s. l.* и свидетельствует о быстром росте численности от небольшого числа основателей (Avice, 2000). Так, гаплотипическое разнообразие восточного благородного оленя было равно 0.946 (табл. 8), что согласуется с литературными данными ($H = 0.981$ по Ludt et al., 2004; 0.996 по Кузнецова и др., 2012). Для европейского благородного оленя России этот показатель был ниже ($H = 0.760$, табл. 12), чем для популяций Европы ($H = 0.95$ по Skog et al., 2009; 0.992 по Кузнецова и др., 2012). Нуклеотидное разнообразие восточного благородного оленя России ($\pi = 0.010$, табл. 8) было выше, чем у европейского благородного оленя России ($\pi = 0.007$, табл. 12), но ниже, чем у других европейских популяций в целом ($\pi = 0.020$, Skog et al., 2009).

Гаплотипическое разнообразие марала и изюбря ($H = 0.877$, табл. 8) было выше чем у семиреченского марала *C. c. songaricus* из Китая ($H = 0.522 - 0.767$ по Zhou et al., 2015). Нуклеотидное разнообразие марала ($\pi = 0.008$, табл. 8) и изюбря ($\pi = 0.005$, табл. 8) также было выше ($\pi = 0.001 - 0.004$, Zhou et al., 2015). При этом показатели генетического разнообразия алтайского марала были выше, чем у других выборок восточного благородного оленя, марал также нес больше гаплотипов, чем изюбрь, при сходном размере выборок (табл. 8). Это согласуется с литературными данными и подтверждает, что район Алтая/Саян мог быть центром распространения для восточного благородного оленя (Meiri et al., 2018). Благородные олени из Якутии продемонстрировали наиболее низкие значения показателей генетического разнообразия внутри исследуемой выборки, как по цитохрому *b*, так и по микросателлитам, что объясняется

невысокой численностью популяции, которая начала увеличиваться лишь в последние десятилетия (табл. 8, 10; Степанова, Охлопков, 2009; Степанова, Аргунов, 2016b).

Для кавказского оленя из гаплогруппы D были отмечены более низкое гаплотипическое ($H = 0.143$) и более высокое нуклеотидное ($\pi = 0.003$) разнообразие, чем у кавказского оленя из гаплогруппы E ($H = 0.689$, $\pi = 0.001$) и воронежского оленя ($H = 0.515$, $\pi = 0.002$) (табл. 12). Это свидетельствует о более древнем происхождении популяции и ее недавнем прохождении через бутылочное горлышко, что повлияло на снижение гаплотипического разнообразия (Awise, 2000), однако у нас недостаточный размер выборки для однозначных выводов об истории данной популяции.

Результаты микросателлитного анализа восточного благородного оленя показали сходный для исследуемых выборок уровень показателей генетического разнообразия (табл. 10). Так, аллельное разнообразие (A_R) (4.562 – 5.891, табл. 10) имело значения, находящиеся в характерных для благородного оленя пределах (2.52 – 6.76) (Niedziałkowska et al., 2012; Zhou et al., 2015; Zachos et al., 2016). При этом оно сходно с уровнем аллельного разнообразия популяций семиреченского марала (4.13 – 4.78, Zhou et al., 2015). Ожидаемая гетерозиготность (H_e) (0.553 – 0.626, табл. 10) также имела средние для восточного благородного оленя значения (0.258 – 0.741) (Polziehn et al., 2000, Zhou et al., 2015). Однако следует подчеркнуть чувствительность микросателлитного анализа не только к выбору набора микросателлитных локусов (так как разные локусы обладают разной изменчивостью), но также и к их количеству: даже незначительное снижение количества локусов в анализе вызывает существенные изменения в результатах (например, разница в значениях в табл. 6 и 10 при удалении всего лишь 1 локуса из анализа). Поэтому объективно мы можем сравнивать только результаты, полученные на одном наборе локусов, относясь к сравнениям с литературными данными с большой осторожностью.

Наблюдаемая гетерозиготность (H_o), которая для большинства выборок ниже, чем ожидаемая (H_e), и значения индекса фиксации (F) свидетельствуют о наличии определенного уровня дефицита гомозигот в исследуемых выборках (табл. 10). Наиболее высок этот показатель в выборке марала с Фермы 1 ($F = 0.090$), что может свидетельствовать об определенном уровне инбридинга и неслучайном скрещивании животных в условиях мараловодческого комплекса, на что также указывают отклонения от равновесия Харди-Вайнберга по 5 из 12 локусов в данной выборке. Индекс фиксации также имеет довольно большое значение в выборке благородного оленя из Якутии ($F = 0.078$), где также зафиксированы отклонения от равновесия Харди-Вайнберга по 4 локусам. Это может быть как следствием невысокой численности популяции в течение довольно долгого времени (Степанова, Охлопков, 2009; Степанова, Аргунов, 2016b), так и свидетельствовать о присутствии эффекта Валунда (дефицит гетерозигот, вызванный

подразделенностью популяции и фактическим отсутствием панмиксии) (Wahlund, 1928 по Allendorf, Luikart, 2007).

Микросателлитный анализ показал самые низкие значения показателей генетического разнообразия в выборке воронежского оленя как при сравнении с другими выборками из России, так и при сравнении с выборками из Европы (табл. 6, 14). Также в выборке воронежского оленя было отмечено малое число частных аллелей (Приложение 5). Это характерно для популяций благородного оленя, прошедших через одно или несколько бутылочных горлышек (Zachos et al., 2016), для молодой популяции воронежского оленя (всего 150 лет) основную роль сыграл эффект основателя. Уровень аллельного разнообразия воронежского оленя ($A_R = 3.501$) был низким для европейского благородного оленя: он был выше, чем в изолированных и прошедших через несколько бутылочных горлышек популяций Сардинии (2.69) и оленя Мезолы (2.76), но ниже, чем аллельное разнообразие большинства других европейских популяций (2.52–6.76 по Niedziałkowska et al., Zachos et al., 2016). Аллельное разнообразие современного кавказского оленя ($A_R = 4.961$) было выше, чем в выборке кавказского оленя первой половины XX в. ($A_R = 4.405$), но немного ниже, чем у испанского ($A_R = 5.018$) и паннонского ($A_R = 4.979$) оленей, и находилось в пределах средних значений для европейского благородного оленя (табл. 14). Для кавказского оленя было отмечено самое большое число частных аллелей как при сравнении с другими выборками из России, так и при сравнении с выборками из Европы. Ожидаемая гетерозиготность (H_e) воронежской (0.562) и кавказской (0.673) популяции оставалась в пределах средних значений для популяций европейского благородного оленя (0.33 – 0.83 по Kuehn et al., 2003; Dellicour et al., 2011; Niedziałkowska et al., 2012; Krojerova-Prokešova et al., 2015; Zachos et al., 2016).

Наблюдаемая гетерозиготность (H_o) была для всех европейских выборок ниже, чем ожидаемая (H_e) (табл. 14). Значения индекса фиксации (F) были выше в выборках испанского (0.200) и паннонского (0.254) оленей, из российских выборок F был выше в выборке современного кавказского оленя (0.103), что можно объяснить эффектом Валунда (об этом же свидетельствует и гетерогенность выборки в результате байесовской кластеризации (табл. 14, рис. 16).

Следует отметить, что, несмотря на низкие показатели генетического разнообразия, воронежская популяция обладает достаточной устойчивостью и быстрым распространением по равнинным местообитаниям европейской части страны, а также способностью восстановить численность даже после ее значительного снижения (Лихацкий и др., 2012). Все это свидетельствует о высоком уровне экологического благополучия и стабильности популяции воронежского оленя. В случае с *C. elaphus s. l.* опасения вызывают не снижение численности или утрата местообитаний, так как виды данного комплекса являются экологически пластичными и

относятся к важным и популярным объектам охотничьей и промысловой деятельности (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999). Гораздо важнее обратить внимание на размывание внутривидовой структуры и неконтролируемые завозы и выпуски животных без учета их видовой и подвидовой принадлежности, особенно европейского благородного оленя (Skog et al., 2009; Zachos, Hartl, 2011; Zachos et al., 2016).

4.3. Оценка потенциального уровня межвидовой гибридизации *C. elaphus* и *C. nippon* с помощью молекулярно-генетического анализа и разработка метода определения гибридов

Более близкое положение пятнистого и восточного благородного оленей могло бы подразумевать более выраженную гибридизацию между двумя этими видами, например, в естественной зоне симпатрии изюбря и уссурийского пятнистого оленя в Приморье (Aramilev, 2009). Однако в нашей выборке мы не нашли ни одного общего гаплотипа для пятнистого и восточного благородного оленей (рис. 19, Приложение 9,10). Микросателлитный анализ тоже не выявил близких или идентичных генотипов (рис. 26). В литературе также отсутствуют сведения о массовой гибридизации изюбря и пятнистого оленя. Судя по всему, существует некий биологический барьер (например, разница в размерах, которая не размывается вследствие гибридизации из-за наследования фенотипа отца или матери), препятствующий их гибридизации (Aramilev, 2009). С другой стороны, европейский благородный олень более подвержен гибридизации с пятнистым оленем, что приводит к созданию смешанных популяций (фенотипически сходных с одним из родительских видов) в местах интродукций пятнистого оленя (Harrington, 1973; Abernethy, 1994; Goodman et al., 1999; Diaz et al., 2006; McDevitt et al., 2009; Senn, Pemberton, 2009; Senn et al., 2010a,b). В России нет данных об устойчивых гибридных популяциях пятнистого и европейского благородного оленей, хотя пятнистого оленя неоднократно завозили в европейскую часть страны и на Кавказ (Соколов, 1959; Барышников, Тихонов, 2009).

Оценка уровня гибридизации природных популяций не входила в задачи нашей работы. Однако мы разработали метод, позволяющий выявить межвидовых гибридов с использованием митохондриального и микросателлитного анализов. Так как гибридизация чаще происходит между самками благородного и самцами пятнистого оленей, использование яДНК маркеров необходимо для оценки происхождения по отцовской линии. Нейтрально мутирующие микросателлитные локусы с бипарентальным наследованием, расположенные на разных участках ядерного генома, оптимально подходят для выявления гибридов (Goodman et al., 1999; Senn, Pemberton, 2009). На первом этапе мы проанализировали выборку оленей с известной

видовой принадлежностью, что позволило выявить характерные для пятнистого и европейского благородного оленя мтДНК гаплотипы и микросателлитные аллели (Приложение 9, 10, 11; Goodman et al., 1999). Внутри исследованной нами выборки пятнистого оленя как из дикой природы, так и из охотничьего хозяйства, были найдены как «парковые», так и «аборигенные» гаплотипы мтДНК, что свойственно уссурийскому пятнистому оленю (табл. 15, рис. 19, 21, Данилкин, 1999; Aramilev, 2009). Однако микросателлитный анализ не выявил разделения на «парковых» и «аборигенных» пятнистых оленей, зато показал различия между диким пятнистым оленем и пятнистым оленем из охотхозяйства (рис. 24). Это можно объяснить, во-первых, наследуемостью микросателлитов и по материнской, и по отцовской линии – вклад матери, в отличие от митохондриальных маркеров, составляет лишь половину наследуемой информации, а так как парковые и аборигенные пятнистые олени свободно скрещиваются, генетический след той или иной формы в случае ядерных маркеров прослеживается хуже и постепенно теряется. Вторым фактором, влияющим на распределение генотипов, является быстрое мутирование некодирующих микросателлитных последовательностей, именно поэтому микросателлитный анализ хорош для выявления процессов микроэволюции: пятнистые олени с Фермы 3 являются более близкими друг к другу, чем диким оленям из Приморья, генетические дистанции внутри этих групп меньше, чем между ними, что и отражается на диаграмме (рис. 24).

Большое количество приватных аллелей в выборках пятнистого и европейского благородного оленей (Приложение 11) свидетельствует о четкой дифференциации двух видов и отсутствии массовой гибридизации, хотя уровень *Fst* дифференциации был небольшим (0,133; $p \leq 0.001$).

На втором этапе мы оценивали происхождение оленей с Фермы 3 с неустановленной видовой принадлежностью. В результате, олень №16, фенотипически схожий с европейским благородным оленем, нес по 50% аллелей, характерных для пятнистого и европейского благородного оленей (рис. 27, 29), и был гибридом самки пятнистого и самца европейского благородного оленей, хотя в природе более частыми являются обратные гибридизации (Goodman et al., 1999; Senn, Pemberton, 2009; Senn et al., 2010b; Smith et al., 2018). Ковариация микросателлитных аллелей и фенотипических признаков характерна только для гибридов первого поколения, но уменьшается в последующих поколениях по мере того, как рекомбинация и положительная ассортативность разрушают ассоциации между микросателлитными аллелями и аллелями, контролирующими фенотип (Senn et al., 2010a).

Все остальные особи фенотипически выглядели как пятнистые олени, и несли мтДНК гаплотипы пятнистого оленя, микросателлитный анализ также не выявил следов гибридизации (табл. 16). Любопытно, что пятнистые олени из исследуемой выборки образовали один кластер с пятнистыми оленями из природной популяции, а не с пятнистыми оленями из того же хозяйства

с предыдущего этапа исследования (рис. 29). Основная причина этому – другие частоты аллелей в выборке, однако процент аллелей, характерных для природной популяции, в этой выборке был действительно выше, что также отразилось на генетических дистанциях (табл. 17). Генетическая *Fst* дифференциация между двумя выборками пятнистого оленя с Фермы 3 и выборкой европейского благородного оленя была существенно выше, что подтверждает отсутствие массовой гибридизации между пятнистым и европейским благородными оленями в исследуемом охотничьем хозяйстве (табл. 17).

4.4. Акустические особенности гонных вокализаций благородного оленя России

В нашем исследовании впервые проведено подробное описание структуры гонных криков благородного оленя *C. elaphus s. l.* России. Выявлены существенные меж- и внутривидовые различия между акустическими параметрами и структурой гонных вокализаций восточного и европейского благородных оленей России. Восточный благородный олень России (марал и изюбрь) издает высокочастотные гонные крики с выраженной частотной модуляцией, тогда как европейский благородный олень России (воронежский и кавказский) издает серии низкочастотных гонных ревов с практически отсутствующей модуляцией. Это хорошо согласуется с литературными данными (Никольский и др., 1979; Frey, Riede, 2013). Наше исследование выявило, что маралы и изюбри чаще издают одиночные гонные крики, чем серии, состоящие из одного длинного крика и нескольких коротких. Акустические параметры криков марала сходны с ранее полученными данными (Никольский и др., 1979; Volodin et al., 2013a, 2016a). Гонные крики марала из нашего исследования были сходны по длительности, но обладали более высокой основной частотой, чем крики самцов из той же хакасской популяции, записанные в другой период гона (2012 г.) (длительность = 3.07 с, $g0\ max = 1.23$ кГц, $g0\ min = 0.29$ кГц; Volodin et al., 2013a) или чем у самцов из зоопарков и с Костромской фермы (длительность = 3.04 с, $g0\ max = 1.20$ кГц, $g0\ min = 0.30$ кГц; Volodin et al., 2016a).

Гонные крики изюбря из нашего исследования включают в себя выборку гонных криков из Уссурийского заповедника, собранные за период гона 2014 г. Эти данные ранее были опубликованы в виде отдельной статьи (Володин и др., 2015). Однако расширенная нами за счет гона 2015 г. выборка привела к незначительным изменениям в параметрах гонных криков: для уссурийской популяции максимальная основная частота гонных криков осталась неизменной (0.66 Гц), тогда как минимальная стала немного выше (0.19 Гц по Володин и др., 2015), длительность криков также стала немного больше (3.41 с по Володин и др., 2015) за счет расширение выборки (табл. 21). Длительность всех гонных криков изюбря была меньше, чем

отдельно в Уссурийской популяции, максимальная основная частота – выше, а минимальная – наоборот, ниже (табл. 21; Володин и др., 2015).

Для восточного благородного оленя (марала и изюбря) впервые были описаны паттерны основной частоты гонных криков, для обоих подвидов самым распространенным был трапециевидный паттерн, самым редким – седлообразный (рис. 30, 36). Для изюбря ранее были описаны только крики с трапециевидным и понижающимся паттерном (Володин и др., 2015). Для американских вапити пока описаны только крики с трапециевидным паттерном (Bowyer, Kitchen, 1987; Feighny et al., 2006; Reby et al., 2016).

Интересная впервые отмеченная и прослеженная особенность гонных криков восточного благородного оленя России – встречаемость второй низкой основной частоты. Она была отмечена в 76% гонных криков у марала. Таким образом, это обычная, характерная черта гонных криков, которая встречается даже чаще, чем другой нелинейный феномен - детерминированный хаос (17% гонных криков). Присутствие в криках марала второй низкой основной частоты было ранее отмечено только в двух исследованиях (Никольский, 2011; Volodin et al., 2013a). Для изюбря встречаемость второй основной частоты была ниже – всего в 27.4% гонных криков, детерминированный хаос, наоборот, присутствовал чаще, чем у марала (26.8% гонных криков). Вторая основная частота была почти в два раза выше в криках марала ($f_0 \min = 182.3 \pm 82.4$ Гц, $f_0 \max = 207.1 \pm 95.6$ Гц), чем в криках изюбря ($f_0 \min = 101.9 \pm 27.4$ Гц, $f_0 \max = 118.5 \pm 28.0$ Гц). Присутствие в гонных криках второй низкой основной частоты было описано и для североамериканского вапити *C. c. canadensis*. У вапити ее значения варьировали в пределах 76–250 Гц, (в среднем 145.1 ± 15.2 Гц), однако частота встречаемости второй низкой основной частоты не была указана (Reby et al., 2016). Вторая основная частота заметна и на ранее опубликованных спектрограммах криков самцов вапити (Feighny et al., 2006). Низкая основная частота f_0 в гонных криках восточного благородного оленя соответствует по значениям основной частоте гонных ревов европейского благородного оленя (Feighny et al., 2006; Reby et al., 2016).

Механизм звукопродукции восточного благородного оленя до их пор остается невыясненным. Для американских вапити было предположено совмещение двух механизмов звукопродукции в одном крике: низкая основная частота f_0 – результат работы голосовых связок, тогда как высокая основная частота g_0 представляет собой не что иное, как аэродинамический свист (Reby et al., 2016). Другим возможным механизмом является сцепление источника и фильтра, когда вокальные связки начинают вибрировать на одной из формантных частот (Volodin et al., 2013b). Это довольно редкий акустический феномен: у воронежского благородного оленя сцепление источника и фильтра было зафиксировано только в 6 из 1335 ревов. Эти звуки отличались очень высокой для европейского благородного оленя максимальной основной частотой (до 529 Гц, рис. 44). Ранее этот феномен был обнаружен в 1 из 2928 ревов испанского

оленя и в 19 из 5535 ревов паннонского оленя (Volodin et al., 2013b; Volodin et al., 2019). Сцепление источника и фильтра также было зафиксировано у восточного благородного оленя (Reby et al., 2016). Возможно, именно подобный механизм позволяет восточному благородному оленю издавать высокочастотные крики с крайне высокой (до 2 кГц) для такого размера голосовых связок (35 мм у американских вапити, Reby et al., 2016) основной частотой (Volodin et al., 2013b). Однако, в нашем исследовании мы не нашли следов сцепления источника и фильтра в криках марала и изюбря.

Для марала мы сравнили выборки гонных криков из трех локалитетов с разными условиями содержания – фермерских, полувольных и диких. Мы обнаружили, что принадлежность животных к локалитету и условиям обитания оказывают более сильное влияние на структуру гонных криков, чем паттерн основной частоты крика (табл. 19). Крики от фермерских оленей Костромы были самыми короткими и высокочастотными, а крики от диких маралов Хакасского заповедника – самыми длинными и низкочастотными, полувольная популяция Твери занимала промежуточное положение по значениям частотно-временных параметров (табл. 18, рис. 34). Возможно, это было обусловлено влиянием содержания в неволе, которое связано с доступностью корма и высокой концентрацией самцов и самок на небольшой территории. Лучшее физическое состояние самцов из-за большей доступности корма может позволять им производить более высокочастотные крики. В то же время, содержание множества животных на небольшой территории могло повысить их уровень стресса и эмоционального возбуждения, что приводит к повышению основной частоты их вокализаций (Manteuffel et al., 2004; Briefer, 2012). Сходные данные по повышению основной частоты у фермерских оленей по сравнению с природными популяциями были ранее получены для европейского благородного оленя испанского подвида (Volodin et al., 2015).

Кроме этого, для марала не характерна высокая концентрация животных в сезон размножения, в природе они держатся небольшими гаремными группами из самца и 2-4 самок (Федосенко, 1980). Более того, в природе самцы с большими гаремами (в 4-5 самок) перестают кричать, чтобы не привлекать внимание потенциальных соперников и просто из-за нехватки времени – самцы с гаремами вынуждены следить за самками и за другими самцами (Федосенко, 1980). Содержание в неволе, особенно в небольших вольерах в Костроме, может нарушать характерную для подвида структуру размножающихся групп, что заставляет самцов постоянно конкурировать друг с другом, в том числе и посредством вокальных гонных демонстраций. Например, самцы шотландского подвида кричат чаще, когда слышат других самцов (Clutton-Brock, Albon, 1979). У пятнистого оленя количество криков гаремных самцов положительно коррелировало с расстоянием до других самцов (Bartos et al., 2003). Близкое присутствие других взрослых кричащих самцов и самок во время гона повышает основную частоту гонных криков у

европейской лани (Charlton, Reby, 2011). Возможно, основная частота криков повышалась под воздействием высокого уровня тестостерона, как было показано для поющих самцов белорукого гиббона *Hylobates lar* (Barelli et al., 2013).

Для изюбря мы сравнили параметры гонных криков самцов из трех природных популяций – двух популяций Хабаровского края (Анью и Хехцир) и одной популяции Приморья (Уссурийск). Межпопуляционные различия в криках изюбря были выражены еще слабее, чем между маралами из разных локалитетов (табл. 20, 21). Фактор популяции имел большее влияние на частотно-временные параметры, чем паттерн основной частоты (табл. 21). Мы обнаружили, что две популяции Хабаровского края отличались друг от друга слабее, чем от популяции Приморья. Так, уссурийская популяция отличалась по процентному содержанию криков с разными паттернами, длительность гонных криков обоих паттернов из уссурийской популяции была больше, а основная частота – выше (рис. 37, 39). Трапециевидные крики из уссурийской популяции имели более короткое и более высокочастотное плато при большей длительности всего крика (рис. 39, 40). Судя по всему, фактор географической удаленности играет большую роль в межпопуляционных различиях гонных криков изюбря: популяции Хабаровского края не сообщаются с популяцией Уссурийского заповедника. Генетическая структура изюбря такова, что популяции Приморья и Хабаровского края несут одни гаплотипы и образуют один достаточно гомогенный кластер генотипов, так что нельзя объяснить акустические различия ярко выраженными генетическими (табл. 1, рис. 7). Генетические дистанции, выявленные по мтДНК и микросателлитным маркерам, часто коррелируют с акустическими различиями у разных видов грызунов (Nevo et al., 1987; Christine Eiler, Banack, 2004; Campbell et al., 2010; Matrosova et al., 2016). Однако использованные нами те же генетические маркеры не позволяют выявить различия между тремя популяциями одного подвида ввиду более медленной смены поколений, и, соответственно, более медленного процесса накопления мутаций у крупных млекопитающих по сравнению с мелкими.

Сравнение гонных криков разных подвидов восточного благородного оленя показало, что различия между популяциями/локалитетами оказались меньше, чем различия между подвидами, что свидетельствует о подвидовой специфичности гонных криков. Большинство акустических параметров (временных, частотных и энергетических) достоверно различались у марала и изюбря (табл. 22, рис. 42). Если сравнить основную частоту и длительность гонных криков восточного благородного оленя, то видна обратная зависимость значений основной частоты и длительности (рис. 48). Американский вапити издает крики с очень высокой основной частотой (максимальная основная частота в среднем равна 2080 Гц, Feighny et al., 2006), однако длительность криков при этом относительно небольшая – в среднем 2,4 с (Bowyer, Kitchen, 1987; Feighny et al., 2006). Основная частота гонных криков изюбря гораздо ниже, однако длительность криков заметно

больше (рис. 48). Марал имеет промежуточные значения данных параметров (рис. 48). Таким образом, основная частота гонных криков самцов может служить надежным диагностическим признаком для подвидов восточного благородного оленя.

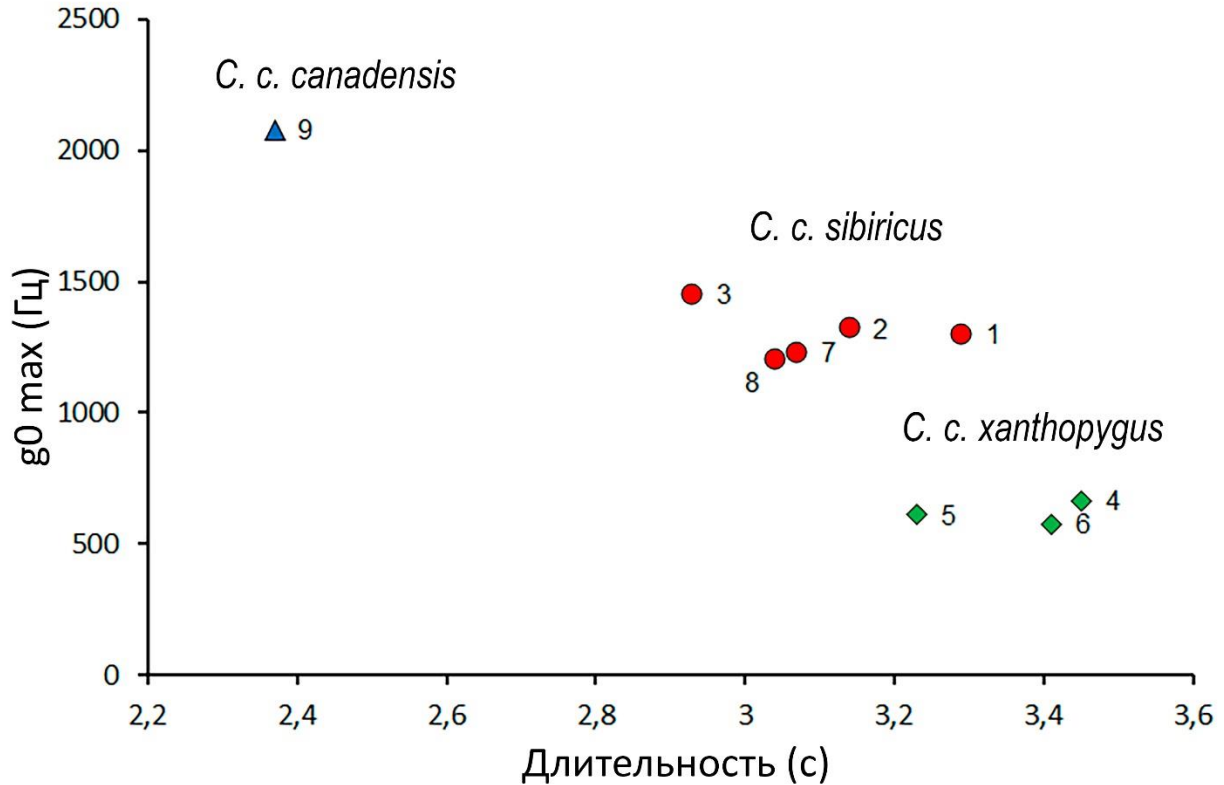


Рисунок 48. Положение гонных криков подвидов восточного благородного оленя в координатах максимальной основной частоты и длительности. 1 – это исследование, Хакасский заповедник («Хакасия»); 2 – это исследование, Полубратовское охотничье хозяйство («Тверь»); 3 – это исследование, Костромской мараловодческий комплекс («Кострома»); 4 – это исследование, Уссурийский заповедник («Уссурийск»); 5 – это исследование, Большехехцирский заповедник («Хехцир»); 6 – это исследование, Анюйский национальный парк («Аньюй»); 7 – Volodin et al., 2013a; 8 – Volodin et al., 2016a; 9 – Feighny et al., 2006.

В нашем исследовании впервые описаны акустические особенности двух популяций европейского благородного оленя, обитающего на территории России: воронежской и кавказской. Для европейского благородного оленя России показана характерная для этого вида структура гонных вокализаций: бут из нескольких (2-22) ревов с низкой основной частотой (52-274 Гц) (Никольский и др., 1979; Reby, McComb, 2003; Kidjo et al., 2008; Frey et al., 2012; Passilongo et al., 2013; Volodin et al., 2019).

Несмотря на то, что полученные нами генетические результаты наталкивают на мысли о потенциальном родстве и некогда существовавшей связи между воронежской и кавказской

популяциями, их акустические отличия оказались ярко выраженными как на уровне главного рева, так и на уровне бута (табл. 23, рис. 47). Данные популяции принадлежат к разным митохондриальным линиям: D (современный кавказский олень из Кавказского заповедника) и E (воронежский олень), и акустические данные поддерживают генетические отличия. Однако, мы также выявили и общие закономерности, характерные для обеих популяций. Так, например, главный (самый длинный) рев чаще занимал последнюю позицию в буре (табл. 23), что не так характерно для других европейских популяций (Frey et al., 2012; Volodin et al., 2019). Процент шумовых (содержащих детерминированный хаос) ревов был сходен в обеих популяциях (табл. 23). Существует предположение, что наличие детерминированного хаоса в реве – следствие попытки поднять основную частоту (у испанского оленя *C. e. hispanicus* шумовые ревы достоверно выше обычных по частоте, Frey et al., 2012). Однако при этом у паннонского оленя *C. e. pannoniensis* шумовые ревы обладают более низкой основной частотой, чем обычные (Volodin et al., 2019), а для воронежского и кавказского оленей не было выявлено статистически достоверных различий между максимальной основной частотой обычных и шумовых ревов.

Сравнение значений максимальной основной частоты и длительности гонных ревов европейского благородного оленя из России и Европы показал не столь четкую дифференцированность акустических параметров, как у восточного благородного оленя разных подвидов (рис. 49). В то время как главные ревы воронежского оленя значительно отличались от ревов других европейских популяций, ревы кавказского оленя по максимальной основной частоте и длительности были сходными с ревами испанского оленя (рис. 49). Однако по другим параметрам (количество ревов и положение главного рева в буре, соотношение обычных и шумовых ревов) кавказский олень сильно отличался от испанского оленя (Frey et al., 2012). Вообще, для кавказского оленя характерны длинные буры, содержащие большее число ревов, чем у большинства других подвидов европейского благородного оленя (Kidjo et al., 2008; Frey et al., 2012; Passilongo et al., 2013; Volodin et al., 2019).

Гонные ревы воронежского оленя отличались большим разбросом значений основной частоты. Несмотря на то, что их средняя максимальная частота укладывалась в диапазон частот, характерных для европейского благородного оленя, нами были отмечены гонные ревы с очень высокой максимальной основной частотой (505 Гц), при том, что минимальное значение данного параметра было равно 77 Гц. Также следует отметить большую длительность главных ревов воронежского оленя – самый длинный рев продолжался 8.89 с, и это максимальная длительность гонного рева, зафиксированная у европейского благородного оленя (рис. 44, рис. 49).

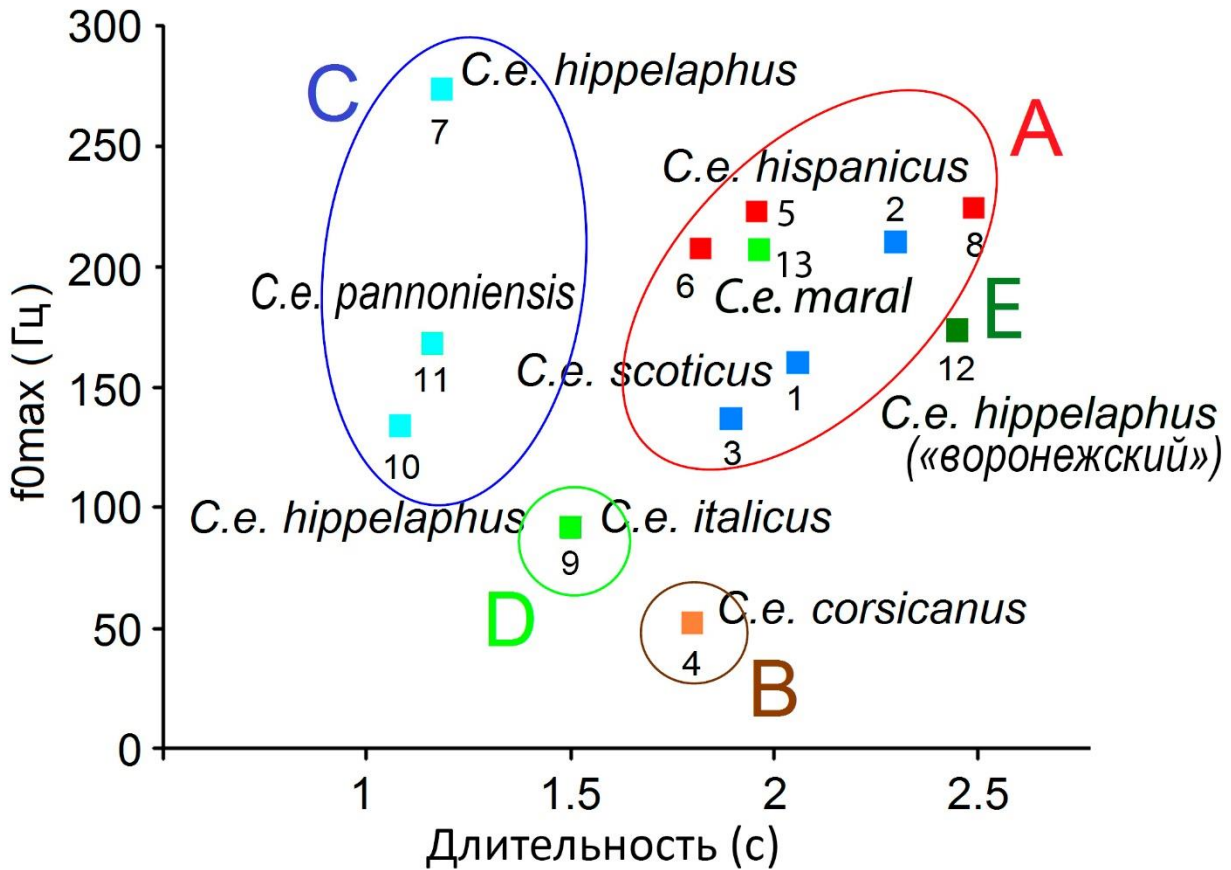


Рисунок 49. Положение гонных ревов подвидов европейского благородного оленя в координатах максимальной основной частоты и длительности. А – Е – митохондриальные линии (по Skog et al., 2009 и Doan et al., 2018, 2021). Цвета обозначают разные подвиды: зеленый – воронежский олень *C.e. hippelaphus*, салатный – *C.e. italicus* и *C.e. maral*, красный – *C.e. hispanicus*, синий – *C.e. scoticus*, оранжевый – *C.e. corsicanus*, голубой – *C.e. hippelaphus*. Данные взяты из: 1 – McComb, 1988; 2 – Long et al., 1998; 3 – Reby, McComb, 2003; 4 – Kidjo et al., 2008; 5 – Frey et al., 2012; 6 – Passilongo et al., 2013; 7 – Bocci et al., 2013; 8. – Volodin et al., 2015; 9 – Della Libera et al., 2015; 10 – Hurtado et al., 2012; 11 – Volodin et al., 2019, 12 – воронежский олень *C.e. hippelaphus*, это исследование, 13 – кавказский олень *C.e. maral*, это исследование. Рисунок модифицирован после Volodin et al., 2019; Golosova et al., 2021.

В обоих исследуемых популяциях европейского благородного оленя России главный рев одновременно являлся самым высокочастотным в более чем 50% бутов (табл. 23). Это также характерно для паннонского оленя (Volodin et al., 2019), а в ревах испанского оленя главный рев является самым высокочастотным в 94% случаев (Frey et al., 2012). Складывается ощущение, что европейский благородный олень стремится издавать более длинные и высокочастотные ревы. Если самцы европейского благородного оленя стремятся повышать основную частоту, возникает два вопроса: зачем, и почему тогда у европейского и восточного благородных оленей настолько

различается основная частота гонных вокализаций. Наиболее популярна теория, согласно которой низкие звуки более выгодны в качестве акустических сигналов, так как они распространяются на большие дистанции, особенно в лесных местообитаниях (Никольский, 1984). В таком случае загадкой остается наличие высокочастотной компоненты в гонных криках восточного благородного оленя, который по своей экологии (рассредоточенность самцов и меньшая плотность во время гона) нуждается в более дальнедистантном распространении гонных криков. Возможным объяснением наличия высокочастотной компоненты в криках восточного благородного оленя является участие высокой частоты в определении направления источника звука, так как высокие частоты распространяются более направленно (показано для касаток *Orcinus orca* (Miller, 2002) и красных волков *Canis lupus alpinus* (Volodin et al., 2006)). Этот фактор может являться важным для восточного благородного оленя, не образующего таких плотных гонных скоплений, как европейский благородный олень (Федосенко, 1980).

Другое возможное объяснение кроется в зависимости интенсивности продуцируемого звука от его основной частоты. Логично предположить, что другим важным фактором, влияющим на дальность распространения звука, должна быть его интенсивность. Проведенный эксперимент на модели ларинкса благородного оленя показал, что при высокой основной частоте можно добиться звука с вдвое большей интенсивностью, чем при низкой, при тех же затратах энергии на продуцирование звука (Titze, Riede, 2010). Также высокочастотная звукопродукция «на пределе своих возможностей» может быть индикатором силы и приспособленности самца (Titze, Riede, 2010). В таком случае, остается вопрос: почему европейский благородный олень демонстрируют низкую основную частоту, а не высокую, как восточный? Возможно, что ключевым фактором здесь является половой отбор. Показано, что форманты, хорошо проявляющиеся в низкочастотных ревах (из-за близкого расположения гармоник) являются надежными индикаторами размеров самца. При этом самки благородного оленя выбирают самца большего размера, определяя его в том числе и по акустическим ключам (Charlton et al., 2007).

4.5. Заключение

Полученные нами генетические и акустические данные поддерживают точку зрения о видовом статусе европейского (*C. elaphus*) и восточного (*C. canadensis*) благородных оленей. Подвиды восточного благородного оленя демонстрируют ярко выраженные генетические и акустические различия, подтверждающие их таксономический статус. Мы подтвердили наличие гибридной зоны в Якутии, однако, мы считаем якутского благородного оленя генетически ближе к маралу, чем к изюбрю, на основании результатов проведенного генетического анализа. Найденные у благородного оленя Якутии гаплотипы указывают на его потенциальное

генетическое родство с американскими вапити, что, без сомнения, требует дальнейшего изучения с включением в анализ древних образцов. Подвиды европейского благородного оленя, кавказский *C. e. maral* и номинально относящийся к *C. e. hippelaphus* воронежский, демонстрируют обособленность от оленей Европы, что свидетельствует о сохранении в нашей стране «чистых» популяций, избежавших последствий бесконтрольного ввоза благородного оленя из других стран. И кавказский, и воронежский олени, без сомнения, обладают высокой ценностью и научной значимостью как популяции, имеющие совершенно разную историю и при этом сохранившие свою генетическую структуру. Особый интерес вызывает выявленная нами с помощью анализа мтДНК связь между кавказским и воронежским оленями, что может свидетельствовать о сохранении на равнинах юга России местных группировок благородного оленя, которые впоследствии смешались с воронежской популяцией. В своей работе мы подтвердили родство благородного оленя из Кавказского заповедника с реликтовым оленем Мезолы, что свидетельствует о о сохранении на Кавказе древней автохтонной популяции, а также позволяет предположить существование зоны рефугиума на Кавказе во времена LGM. Безусловно, сохранившаяся благодаря существованию ООПТ популяция Кавказского заповедника вызывает большой научный интерес и требует дальнейшего изучения. Полученные нами акустические данные поддерживают генетические результаты и также показывают своеобразие всех изученных группировок. Для восточного благородного оленя выявлено влияние условий обитания на параметры гонных вокализаций. К сожалению, на данный момент отсутствует централизованный контроль над ввозом в Россию и перемещениями по стране благородных оленей. Это привело к бесконтрольным и незадокументированным интродукциям чужеродных видов и подвидов в нативные популяции. Наша работа может стать основой для определения видовой и подвидовой принадлежности конкретных особей и популяций и степени их генетической «загрязненности» с применением неинвазивных (генетических и акустических) методов, что может быть полезно для сохранения естественной структуры видового комплекса на территории России.

ВЫВОДЫ

1. Данные генетического и акустического анализов поддерживают разделение благородного оленя *Cervus elaphus s. l.* России на два вида – европейский благородный олень *C. elaphus* и восточный благородный олень *C. canadensis*.
2. Анализ филогеографической структуры и генетического разнообразия подтверждает предположение о том, что район Алтая/Саян является центром распространения восточного благородного оленя. Марал *C. c. sibiricus* и изюбрь *C. c. xanthopygus* – близкие, но хорошо дифференцируемые по маркерам митохондриальной и ядерной ДНК подвиды *C. canadensis*. Найдены следы предкового полиморфизма или интрогрессии мтДНК изюбря в геном марала.
3. Для благородных оленей Якутии описаны две гаплогруппы мтДНК, одна из которых родственна маралу *C. c. sibiricus*, а другая американским вапити, что может свидетельствовать о сохранении в Якутии генетических линий, участвовавших в колонизации Северной Америки в плейстоцене.
4. Воронежский, относящийся к среднеевропейскому *C. e. hippelaphus*, и, частично, кавказский *C. e. maral* благородные олени образуют отдельную гаплогруппу. Часть оленей Северного Кавказа оказались генетически близки реликтовому оленю Мезолы *C.e. italicus* с Аппенинского полуострова, что подтверждает древность их происхождения и полифилитичность подвида *C. e. maral*.
5. Высокие показатели генетического разнообразия по данным полиморфизма митохондриальной и ядерной ДНК в выборке кавказского оленя *C.e. maral* России свидетельствуют о его древнем происхождении. Воронежский олень *C.e. hippelaphus* имеет самые низкие показатели генетического разнообразия, что отражает историю формирования его популяции.
6. Анализ данных полиморфизма гена цитохрома *b* мтДНК и микросателлитных локусов яДНК может быть использован как метод выявления межвидовых и межподвидовых гибридов, особей и популяций смешанного происхождения р. *Cervus*.
7. Основная частота и длительность гонных вокализаций благородного оленя *C. elaphus s. l.* России значительно отличаются на видовом и подвидовом уровнях. Акустическая структура гонных криков восточного благородного оленя зависит от популяции и локалитета. Акустическая структура гонных ревов европейского благородного оленя России зависит от принадлежности к митохондриальной гаплогруппе.

БЛАГОДАРНОСТИ

В первую очередь, я бы хотела упомянуть людей, без которых данная работа никогда не была бы выполнена на достойном уровне. Это мой научный руководитель, Холодова Марина Владимировна, которой я выражаю глубокую благодарность не только за плодотворное и качественное руководство диссертацией, но и за поддержку, терпение и мудрые советы, которые сыграли большую роль в моем профессиональном и личном становлении. Акустическая часть диссертации была бы невозможна без участия моих первых научных руководителей, Ильи Александровича и Елены Владимировны Володиных, которым я обязана своими познаниями в области биоакустики млекопитающих и которые всегда были готовы помочь в любом вопросе, который возникал у меня по ходу работы.

Также хочу сказать огромное спасибо всем коллегам из Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН – Илье Григорьевичу Мещерскому, Павлу Александровичу Сорокину, Елене Юрьевне Звычайной, Надежде Владимировне Кашининой, Сергею Ильичу Мещерскому, Надежде Алексеевне Соколовой – за поддержку, готовность помочь и ответить на все мои бесконечные вопросы. Я глубоко признательна Валентине Валерьевне Саломашкиной, которая терпеливо посвящала меня в тонкости написания диссертации и обработки материала, и Вере Анатольевне Матросовой, без помощи которой часть лабораторной работы со сложными образцами не была бы выполнена.

Выражаю благодарность сотрудникам Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Н.Н. Спасской, С.В. Крускопу, В.С. Лебедеву) за возможность включить в анализ музейные образцы, и коллегам, осуществлявшим сбор генетического и акустического материала на местах (Т.П. Сипко, И.В. Середкину, И.М. Охлопкову, А.В. Аргунову, Д.И. Галас, О.В. Сибиряковой, И.Л. Исаевой Е. Ю. Лихацкому, А.С. Мурадову, О. Н. Быхаловой, С.А. Трепету).

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта №20-34-90123.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы / Н.И. Абрамсон // Вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11. – № 2. – С. 307-331.
2. Александров В.Н., 1968. Экология кавказского оленя / В.Н. Александров // Труды Кавказского гос. заповедника. – 1968. – № 10. – С. 95-200.
3. Алексеева Э.В., 1980. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири / Э.В. Алексеева. – М.: Наука, 1980. – 137 с.
4. Алиев Ф.Ф. История и состояние акклиматизации и реакклиматизации млекопитающих на Кавказе / Ф.Ф. Алиев // Акклиматизация животных в СССР. – 1963. – С. 46-49.
5. Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих / А.А. Банникова // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65. – № 4. – С. 278-305.
6. Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Копытные. Часть 1. Непарнопалые и парнопалые (свиные, кабарговые, оленевые) / Г.Ф. Барышников, А.Н. Тихонов. – СПб: Зоологический институт РАН, 2009. – 164 с.
7. Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа / Н.К. Верещагин. – М.; Л: Изд-во АН СССР, 1959. – 703 с.
8. Вислобокова И.А. Ископаемые олени Евразии / И.А. Вислобокова // Труды Палеонтологического института. – 1990. – Т. 240. – С. 208.
9. Володин И.А. Акустическая структура криков тревоги замбара (*Rusa unicolor*) и индийского мунтжака (*Muntiacus vaginalis*) в южном Вьетнаме / И.А. Володин, Е.В. Володина, Р. Фрай, С.С. Гоголева, И.В. Палько, В.В. Рожнов // Доклады Академии наук. – Федеральное государственное бюджетное учреждение " Российская академия наук", 2017. – Т. 474. – № 3. – С. 391-394.
10. Володин И.А. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих / И.А. Володин, Е.В. Володина, О.А. Филатова // Журнал Общей Биологии. – 2005. – Т. 66. – №4. – С. 346-362.
11. Володин И.А. Вокальная активность и акустическая структура гонных криков изюбря в Приморье / И.А. Володин, Е.В. Володина, О.В. Сибирякова, С.В. Найденко, Х.А. Эрнандес-Бланко, М.Н. Литвинов, В.В. Рожнов // Доклады Академии Наук. – 2015. – Т. 462. – № 5. – С. 616-619.
12. Голосова О.С. Генетическое разнообразие восточных подвидов благородного оленя (*Cervus elaphus*) России по данным полиморфизма мтДНК и микросателлитных локусов / О.С. Голосова, М.В. Холодова, И.А. Володин, И.В. Середкин, И.М. Охлопков, А.В. Аргунов, Т.П. Сипко // Журнал общей биологии. – 2022. – Т. 83. – №6. – С. 419-433.

13. Галинская Т.В. Предубеждения о микросателлитных исследованиях и как им противостоять / Галинская Т.В., Щепетов Д.М., Лысенков Р. Н. // Генетика. – 2019. – Т. 55. – № 6. – С. 617-632.
14. Гептнер В.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные / В.Г. Гептнер, А.А. Насимович, А.Г. Банников. – М.: Высшая школа, 1961. – 776 с.
15. Гептнер В.Г. Олени СССР (систематика и зоогеография) / В.Г. Гептнер, В.И. Цалкин. – М.: МОИП, 1947. – 176 с.
16. Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Олени. / А.А. Данилкин М. – М: ГЕОС, 1999. – 552 с.
17. Егоров О.В. Благородный олень (*Cervus elaphus* L.) / О.В. Егоров // Дикие копытные Якутии. – 1965. – С. 71-87.
18. Казаков А.П. Учеты численности марала (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1873) в республике Хакасия / А.П. Казаков // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2012. – Т. 1. – С. 533-534.
19. Кашинина Н.В. О генофонде косуль (*Capreolus*) Восточной Европы: анализ вариабельности нуклеотидных последовательностей гена *cytb* / Н.В. Кашинина, А.А. Данилкин, Е.Ю. Звычайная, М.В. Холодова, В.М. Кирьякулов // Генетика. – 2018. – Т. 54. – № 7. – С. 817-824.
20. Кленова А.В. Практикум по биоакустике. Учебное пособие / А.В. Кленова, И.А. Володин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. – 101 с.
21. Кузнецова М.В. Молекулярно-генетическое исследование благородного оленя, *Cervus elaphus* (Cervidae) Восточной Европы / М.В. Кузнецова, А.М. Волох, В.И. Домнич, В.Е. Тышкевич, А.А. Данилкин // Вест. Зоологии. – 2007. – Т. 41. – № 6. – С. 505-509.
22. Кузнецова М.В. Филогеография благородного оленя (*Cervus elaphus*): данные анализа полиморфизма митохондриального гена цитохрома *b* / М.В. Кузнецова, А.А. Данилкин, М.В. Холодова // Известия РАН. Серия биол. – 2012. – № 4. – С. 391-398.
23. Кузнецова М.В. Генетический статус благородных оленей (*Cervus elaphus*) Ростовской области и других регионов европейской части России: результаты анализа митохондриальной ДНК / М.В. Кузнецова, В.И. Сурьев, С.Г. Коломейцев, Ю.П. Лихацкий, Т.П. Сипко, М.В. Холодова // Вестник охотоведения. – 2013. – Т. 10. – №1. – С. 53-65
24. Лихацкий Ю.П. Экология сообществ копытных животных Русской лесостепи / Ю.П. Лихацкий. – Воронеж: БИОМИК, 1997. – 172 с.
25. Лихацкий Ю.П., Коломейцев С.Г., Лихацкий Е.Ю., Куликов В.В., 2012. Состояние ресурсов европейского благородного оленя и влияние биотехнических предприятий на рост численности вида / Ю.П. Лихацкий, С.Г. Коломейцев, Е.Ю. Лихацкий, В.В. Куликов //

- Труды Ростовского государственного опытного охотничьего хозяйства. –2012. – № 1. – С. 121-153.
26. Луницын В.Г. Пантовое оленеводство России / В.Г. Луницын, Н.П. Борисов. – Барнаул: Азбука, 2012. – 1000 с.
 27. Никольский А.А. Основные модификации брачных криков самцов бухарского оленя (*Cervus elaphus bactrianus*) / А.А. Никольский // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54. – № 12. – С. 1897-1900.
 28. Никольский А.А. Географическая изменчивость признаков брачного крика самцов настоящих оленей / А.А. Никольский, О.Б. Переладова, М.В. Рутовская, Н.А. Формозов // Бюллетень МОИП, отдел биологии. – 1979. – Т. 84. – № 6. – С. 46-55.
 29. Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе / А.А. Никольский. – М.: Наука, 1984. – 199 с.
 30. Никольский А.А. Влияние амплитудной модуляции на структуру спектра звукового сигнала оленей / А.А. Никольский // Доклады Академии наук. – 2011. – Т. 437. – № 3. – С. 426-429.
 31. Павлинов И.Я. Млекопитающие России: систематико-географический справочник / И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский (ред.). – М.: Т-во научн. изданий КМК, 2012. – 604 с.
 32. Павлов М.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР, ч. 2 / М.П. Павлов, И.Б. Корсакова, Н.П. Лавров. – Киров, 1974. – 460 с.
 33. Переладова О.Б. Звуковая сигнализация настоящих оленей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / О.Б. Переладова. – М., 1979. – 22 с.
 34. Переладова О.Б. Пространственно-временная динамика рева кавказского и бухарского оленей / О.Б. Переладова // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. – 1981. – С. 182-244.
 35. Переладова О.Б. Ситуативные изменения временных характеристик предупреждающего об опасности сигнала настоящих оленей / О.Б. Переладова, Р.А. Око // Биологические науки. – №8. – С. 40-46.
 36. Свиридов Н.С. Марал / Н.С. Свиридов // Крупные хищники и копытные звери. – М.: Лесная промышленность, 1978. – С. 129-160
 37. Соколов И.И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla) Фауна СССР. Млекопитающие. / И.И. Соколов. – М.; Л.: Издательство АН СССР, 1959. – Т. 1. – № 3. – 640 с.
 38. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих / В.Е. Соколов. – М.: Высшая школа, 1979. – Т. 3. – 528 с.
 39. Соломатин А.О. Благородный олень русской лесостепи / А.О. Соломатин // Бюл. МОИП.

- Отд. биол. – 1974. – Т. 79. – №. 1. – С. 54-64.
40. Сорокин П.А. Генетическое разнообразие и родственные связи группировок джейрана (*Gazella subgutturosa subgutturosa*) из Узбекистана, Туркмении и Азербайджана. Анализ D-петли митохондриальной ДНК / П.А. Сорокин, Н.В. Солдатова, В.С. Лукаревский, М.В. Холодова // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2011. – №. 6. – С. 684-690.
 41. Степанова В.В. Морфометрия рогов благородного оленя (*Cervus elaphus* L., 1758) Якутии / В.В. Степанова, А.В. Аргунов // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». – 2016. – №. 1. – С. 126-132.
 42. Степанова В.В. Пространственно-временная динамика ареалов благородного оленя (*Cervus elaphus*, Cervidae) и сибирской косули (*Capreolus pygargus*, Cervidae) в Якутии / В.В. Степанова, А.В. Аргунов // Экология. – 2016. – №. 1. – С. 50-55.
 43. Устинов С.К. Благородный олень Прибайкалья / С.К. Устинов // Охота и охотничье хозяйство. – 1988. – №. 10. – С. 12-14.
 44. Степанова В.В. Экология благородного оленя Якутии / В. В. Степанова, И. М. Охлопков. – Сибирская издательская фирма «Наука», 2009. – 136 с.
 45. Федосенко А.К. Марал (экология, поведение, хозяйственное значение) / А.К. Федосенко. – Алма-Ата: Наука, 1980. – 200 с.
 46. Флёров, К.К. Фауна СССР. Млекопитающие. Кабарги и олени / К. К. Флёров; ред. Е. Н. Павловский. – Москва; Ленинград: Изд-во Акад. наук СССР, 1952. – Том I, Выпуск 2. – 256 с.
 47. Форонова И.В. Четвертичные млекопитающие юга-востока Западной Сибири (Кузнецкая котловина): филогения, биоистратиграфия, палеоэкология / И.В. Форонова. – Новосибирск: Издательство СО РАН, Филиал "Гео", 2001. – 243 с.
 48. Холодова М.В. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление / М.В. Холодова // Молекулярная биология. – 2009. – Т. 43. – №. 5. – С. 910-917.
 49. Abernethy K. The establishment of a hybrid zone between red and sika deer (genus *Cervus*) / Abernethy K. // Molecular Ecology. – 1994. – V. 3. – № 6. – P. 551-562.
 50. Allendorf F.W. Conservation and the genetics of populations / F. W. Allendorf, G. Luikart, S. N. Aitken, A. Antunes. – Hoboken: John Wiley & Sons, 2013. 2nd ed. – 602 p.
 51. Apollonio M. European ungulates and their management in the 21st century // M. Apollonio, R. Andersen, R. Putman (Eds). – Cambridge, UK; New York: Cambridge University Press, 2010. – 604 p.
 52. Aramilev V. V. Sika deer in Russia. / Aramilev V. V // In: McCullough DR, Takatsuki S, Kaji K,

- editors. Sika deer: biology and management of native and introduced populations. – Tokyo, Japan: Springer, 2009. – P. 475–499.
53. Aubin T. Penguins use the two-voice system to recognize each other / Aubin T., Jouventin P., Hildebrand C. // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences.* – 2000. – V. 267. – № 1448. – P. 1081-1087.
 54. Avise J.C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics / J.C. Avise, J. Arnold, R. Ball, J.E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb, N.C. Saunders // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1987. – V. 18. – 489-522.
 55. Avise J.C. *Phylogeography: the history and formation of species* / J. C. Avise. – Cambridge, Mass: Harvard University Press, 2000. – 447 p.
 56. Banwell D.B. Identification of the Pannonian, or Danubian, red deer / D.B. Banwell // *Deer.* – 1998. – V. 10. – P. 495-497.
 57. Banwell D.B. The Pannonians (*Cervus elaphus pannoniensis*) – a race apart / D.B. Banwell // *Deer.* – 1998. – V. 10. – № 5. – P. 275-277.
 58. Banwell D.B. In defence of the Pannonian *Cervus elaphus pannoniensis* / D.B. Banwell // *Deer.* – 2002. – V. 12. – № 3. – P. 198-203.
 59. Baratelli A. Observations on roaring activity of Mesola red deer during the 2013 season: Thesis: Bachelor of Science / A. Baratelli. – University of Padua, Padua. – 2014. – 99 p.
 60. Barelli C. Cues to Androgens and Quality in Male Gibbon Songs / Barelli C., Mundry R., Heistermann M., Hammerschmidt K. // *PLoS ONE.* – 2013. – V. 8. – № 12. – P. e82748.
 61. Bartos L. Sika deer (*Cervus nippon*) lekking in a free-ranging population in Northern Austria / Bartos L., Janovsk P., Bertagnoli J. // *Folia Zoologica.* – 2003. – V. 52. – № 1. – P. 1-10.
 62. Bartos L. Sika Deer in Continental Europe / L. Bartoš // *Sika deer.* – 2009. – P. 573-594.
 63. Biedrzycka A. Hybridization between native and introduced species of deer in Eastern Europe / Biedrzycka A., Solarz W., Okarma H. // *Journal of Mammalogy.* – 2012. – V. 93. – № 5. – P. 1331-1341.
 64. Bishop M.D. A genetic linkage map for cattle. / Bishop M.D., Kappes S.M., Keele J.W., Stone R.T., Sunden S.L., Hawkins G.A., Toldo S.S., Fries R., Grosz M.D., Yoo J. // *Genetics.* – 1994. – V. 136. – № 2. – P. 619-639.
 65. Bocci A. Determinants of the acoustic behaviour of red deer during breeding in a wild alpine population, and implications for species survey / Bocci A., Telford M., Laiolo P. // *Ethology Ecology & Evolution.* – 2013. – V. 25. – № 1. – P. 52-69.
 66. Borowski Z. Purifying Selection, Density Blocking and Unnoticed Mitochondrial DNA Diversity in the Red Deer, *Cervus elaphus* / Borowski Z., Świsłocka M., Matosiuk M., Mirski P., Krysiuk K., Czajkowska M., Borkowska A., Ratkiewicz M. // *PLOS ONE.* – 2016. – V. 11. – № 9. – P.

- e0163191.
67. Bouckaert R. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis / Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kühnert D., De Maio N., Matschiner M., Mendes F.K., Müller N.F., Ogilvie H.A., Du Plessis L., Poppinga A., Rambaut A., Rasmussen D., Siveroni I., Suchard M.A., Wu C.-H., Xie D., Zhang C., Stadler T., Drummond A.J. // *PLOS Computational Biology*. – 2019. – V. 15. – № 4. – P. e1006650.
 68. Bowyer R.T. Activity, Movement, and Distribution of Roosevelt Elk during Rut / Bowyer R.T. // *Journal of Mammalogy*. – 1981. – V. 62. – № 3. – P. 574-582.
 69. Bowyer R.T. Sex and Age-class Differences in Vocalizations of Roosevelt Elk During Rut / Bowyer R.T., Kitchen D.W. // *American Midland Naturalist*. – 1987. – V. 118. – № 2. – P. 225.
 70. Briefer E.F. Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence / Briefer E.F. // *Journal of Zoology*. – 2012. – V. 288. – № 1. – P. 1-20.
 71. Brook D. Hybrid red deer / D. Brook // *The Field*. – 1898. – P. 92-182.
 72. Bryant L.D. Classification and distribution / L.D. Bryant, C. Maser // *Elk of North America: ecology and management*. – 1982. – P. 1-59.
 73. Burgin C.J. Illustrated checklist of the mammals of the world / C. J. Burgin, D. E. Wilson, R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, T. E. Lacher, W. Sechrest, R. Al Mubarak, T. Llobet. – Barcelona: Lynx, 2020. – 1166 p.
 74. Campbell P. Geographic variation in the songs of neotropical singing mice: testing the relative importance of drift and local adaptation / Campbell P., Pasch B., Pino J.L., Crino O.L., Phillips M., Phelps S.M. // *Evolution*. – 2010. V. 64. – № 7. – P. 1955-72.
 75. Carranza J. Iberian red deer: paraphyletic nature at mt DNA but nuclear markers support its genetic identity / Carranza J., Salinas M., Andrés D., Pérez-González J. // *Ecology and Evolution*. – 2016. – V. 6. – № 4. – P. 905-922.
 76. Castresana J. Cytochrome b Phylogeny and the Taxonomy of Great Apes and Mammals / Castresana J. // *Molecular Biology and Evolution*. – 2001. – V. 18. – № 4. – P. 465-471.
 77. Charlton B.D. Female red deer prefer the roars of larger males / Charlton B.D., Reby D., McComb K. // *Biology Letters*. – 2007. – V. 3. – № 4. – P. 382-385.
 78. Charlton B.D. Context-Related Acoustic Variation in Male Fallow Deer (*Dama dama*) Groans / Charlton B.D., Reby D. // *PLoS ONE*. – 2011. – V. 6. – № 6. – P. e21066.
 79. Christine Eiler K. Variability in the Alarm Call of Golden-mantled Ground Squirrels (*Spermophilus lateralis* and *S. saturatus*) / Christine Eiler K., Banack S.A. // *Journal of Mammalogy*. – 2004. – V. 85. – № 1. – P. 43-50.
 80. Clutton-Brock T.H. The Roaring of Red Deer and the Evolution of Honest Advertisement /

- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. // Behaviour. – 1979. – V. 69. – № 3–4. – P. 145-170.
81. Clutton-Brock T.H. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.) / Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Gibson R.M., Guinness F.E. // Animal Behaviour. – 1979. – V. 27. – P. 211-225.
82. Cockerill, R.A., 1984. Deer / R.A. Cockerill // The Encyclopedia of Mammals. – 1984. P. 520–529.
83. Della Libera M. Acoustics of male rutting roars in the endangered population of Mesola red deer *Cervus elaphus italicus* / Della Libera M., Passilongo D., Reby D. // Mammalian Biology. – 2015. – V. 80. – № 5. – P. 395-400.
84. Dellicour S. Population structure and genetic diversity of red deer (*Cervus elaphus*) in forest fragments in north-western France / Dellicour S., Frantz A.C., Colyn M., Bertouille S., Chaumont F., Flamand M.C. // Conservation Genetics. – 2011. – V. 12. – № 5. – P. 1287-1297.
85. Diaz A. A genetic study of sika (*Cervus nippon*) in the New Forest and in the Purbeck region, southern England: is there evidence of recent or past hybridization with red deer (*Cervus elaphus*)? / Diaz A., Hughes S., Putman R., Mogg R., Bond J.M. // Journal of Zoology. – 2006. – V. 270. – № 2. – P. 227-235.
86. Doan K. Phylogeography of the Tyrrhenian red deer (*Cervus elaphus corsicanus*) resolved using ancient DNA of radiocarbon-dated subfossils / Doan K., Zachos F.E., Wilkens B., Vigne J.-D., Piotrowska N., Stanković A., Jędrzejewska B., Stefaniak K., Niedziałkowska M. // Scientific Reports. – 2017. – V. 7. – № 1. – P. 2331.
87. Doan K. The history of Crimean red deer population and *Cervus* phylogeography in Eurasia / Doan K., Mackiewicz P., Sandoval-Castellanos E., Stefaniak K., Ridush B., Dalén L., Węgleński P., Stankovic A. // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2018. – V. 183. – № 1. – P. 208-225.
88. Doan K. Phylogenetics and phylogeography of red deer mtDNA lineages during the last 50 000 years in Eurasia / Doan K., Niedziałkowska M., Stefaniak K., Sykut M., Jędrzejewska B., Ratajczak-Skrzatek U., Piotrowska N., Ridush B., Zachos F.E., Popović D., Baca M., Mackiewicz P., Kosintsev P., Makowiecki D., Charniauski M., Boeskorov G., Bondarev A.A., Danila G., Kusak J., Rannamäe E., Saarma U., Arakelyan M., Manaseryan N., Krasnodębski D., Titov V., Hulva P., Bălăşescu A., Trantalidou K., Dimitrijević V., Shpansky A., Kovalchuk O., Klementiev A.M., Foronova I., Malikov D.G., Juras A., Nikolskiy P., Grigoriev S.E., Cheprasov M.Y., Novgorodov G.P., Sorokin A.D., Wilczyński J., Protopopov A.V., Lipecki G., Stanković A. // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2022. – V. 194. – № 2. – P. 431-456.
89. Douhard M. Roaring counts are not suitable for the monitoring of red deer *Cervus elaphus* population abundance / Douhard M., Bonenfant C., Gaillard J., Hamann J., Garel M., Michallet J., Klein F. // Wildlife Biology. – 2013. – V. 19. – № 1. – P. 94-101.

90. Drummond A.J. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees / Drummond A.J., Rambaut A. // BMC Evolutionary Biology. – 2007. – V. 7. – № 1. – P. 214.
91. Duckworth J.W. *Rucervus schomburgki*. [Электронный ресурс] / J.W. Duckworth, W.G. Robichaud, R.J. Timmins // The IUCN red list of threatened species. – 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
92. Earl D.A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method / Earl D.A., von Holdt B.M. // Conservation Genetics Resources. – 2012. – V. 4. – № 2. – P. 359-361.
93. Ellerman J.R. Checklist of Palearctic and Indian mammals 1758 to 1946 / J.R. Ellerman, T.C.S. Morrison-Scott. – London, BM (NH), 1951. – 810 p.
94. Emerson B.C. Genetic analysis of evolutionary relationships among deer (Subfamily Cervinae) / B.C. Emerson, M.L. Tate // Journal of Heredity. – 1993. – V. 84. – № 4. – P. 266-273.
95. Excoffier L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows / Excoffier L., Lischer H.E.L. // Molecular Ecology Resources. – 2010. – V. 10. – № 3. – P. 564-567.
96. Fant G. Acoustic theory of speech production / G. Fant. – The Hague: Mouton, 1960. – 328 p.
97. Feighny J.A. North American elk bugle vocalizations: male and female bugle call structure and context / J.A. Feighny, K.E. Williamson, J.A. Clarke // Journal of Mammalogy. – 2006. – V. 87. – № 6. – P. 1072-1077.
98. Feulner P.G.D. Mitochondrial DNA and microsatellite analyses of the genetic status of the presumed subspecies *Cervus elaphus montanus* (Carpathian red deer) / P.G.D. Feulner, W. Bielfeldt, F.E. Zachos, J. Bradvarovic, I. Eckert, G.B. Hartl // Heredity. – 2004. – V. 93. – № 3. – P. 299-306.
99. Fitch W. The Phonetic Potential of Nonhuman Vocal Tracts: Comparative Cineradiographic Observations of Vocalizing Animals / Tecumseh Fitch W. // Phonetica. – 2000. – V. 57. – № 2-4. – P. 205-218.
100. Fitch W. The descended larynx is not uniquely human / Tecumseh Fitch W., Reby D. // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 2001. – V. 268. – № 1477. – P. 1669-1675.
101. Flueck W.T. The current distribution of red deer (*Cervus elaphus*) in southern Latin America / W.T. Flueck, J.A.M. Smith-Flueck, C.M. Naumann // Zeitschrift für Jagdwissenschaft. – 2003. – V. 49. – № 2. – P. 112-119.
102. Foronova I.V. Quaternary mammals and stratigraphy of the Kuznetsk Basin (South-western Siberia) / I.V. Foronova // Sbornik Geologicheskikh Ved - Antropozoikum. – 1999. – № 23. – P. 71-97.

103. Frantz A.C. Using genetic tools to estimate the prevalence of non-native red deer (*Cervus elaphus*) in a Western European population / A.C. Frantz, F.E. Zachos, S. Bertouille, M.-C. Eloy, M. Colyn, M.-C. Flamand // *Ecology and Evolution*. – 2017. – V. 7. – № 19. – P. 7650-7660.
104. Frey R. The anatomy of vocal divergence in North American Elk and European red deer / R. Frey, T. Riede // *Journal of Morphology*. – 2013. – V. 274. – № 3. – P. 307-319.
105. Frey R. Vocal anatomy, tongue protrusion behaviour and the acoustics of rutting roars in free-ranging Iberian red deer stags (*Cervus elaphus hispanicus*): Roaring in rutting Iberian red deer stags / R. Frey, I. Volodin, E. Volodina, J. Carranza, J. Torres-Porras // *Journal of Anatomy*. – 2012. – V. 220. – № 3. – P. 271-292.
106. Golosova O.S. Vocal phenotype of male rutting roars and genetic markers delineate East European red deer (*Cervus elaphus*) from Central and West European populations / O. S. Golosova, M.V. Kholodova, I.A. Volodin, E.V. Volodina, E.Y. Likhatsky, A. Náhlik, T. Tari // *The Science of Nature*. – 2021. – V. 108. – № 4. – P. 30.
107. Golosova O.S. Effects of free-ranging, semi-captive and captive management on the acoustics of male rutting calls in Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus* / O.S. Golosova, I.A. Volodin, I.L. Isaeva, E.V. Volodina // *Mammal Research*. – 2017. – V. 62. – № 4. – P. 387-396.
108. Goodman S.J. Introgression Through Rare Hybridization: A Genetic Study of a Hybrid Zone Between Red and Sika Deer (Genus *Cervus*) in Argyll, Scotland / S.J. Goodman, N.H. Barton, G. Swanson, K. Abernethy, J.M. Pemberton // *Genetics*. – 1999. – V. 152. – № 1. – P. 355-371.
109. Goudet J. FSTAT (Version 1.2): A Computer Program to Calculate F-Statistics / J. Goudet // *Journal of Heredity*. – 1995. – V. 86. – № 6. – P. 485-486.
110. Groves C. P. Relationships of living deer. / C.P. Groves, P. Grubb // *Biology and Management of the Cervidae*. – 1987. – P. 3-59.
111. Hajji G.M. Conservation genetics of the imperilled Barbary red deer in Tunisia / G.M. Hajji, F.E. Zachos, F. Charfi-Cheikrouha, G.B. Hartl // *Animal Conservation*. – 2007. – V. 10. – № 2. – P. 229-235.
112. Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T.A. Hall // *Nucleic acids symposium series*. – 1999. – V. 41. – № 41. – P. 95-98.
113. Harrington R. Hybridisation among deer and its implications for conservation. / Harrington R. // *Irish Forestry*. – 1973. – V. 30. – P. 64-78.
114. Hasegawa M. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA / M. Hasegawa, H. Kishino, T. Yano // *Journal of Molecular Evolution*. – 1985. – V. 22. – № 2. – P. 160-174.
115. Heckeberg N.S. Systematic relationships of five newly sequenced cervid species / N.S. Heckeberg,

- D. Erpenbeck, G. Wörheide, G.E. Rössner // PeerJ. – 2016. – V. 4. – P. e2307.
116. Heckeberg N.S. Antler tine homologies and cervid systematics: A review of past and present controversies with special emphasis on *Elaphurus davidianus* / N.S. Heckeberg, F.E. Zachos, U. Kierdorf // The Anatomical Record. – 2023. – V. 306. – № 1. – P. 5-28.
117. Hennig W. Phylogenetic systematics / W. Hennig. – Urbana Chicago London: University of Illinois Press, 1999. – 263 p.
118. Herzog S. Hybridization in the Genus Cervus: Evidence for Hybridization between Red and Sika Deer in Germany / S. Herzog, T. Gehle // Academic Journal of Applied Sciences Research. – 2016. – V. 1. – P. 7-10.
119. Herzog S. The role of hybridization in the karyotype evolution of deer (Cervidae; Artiodactyla; Mammalia) / S. Herzog, R. Harrington // Theoretical and Applied Genetics. – 1991. – V. 82. – № 4. – P. 425-429.
120. Hurtado A.M. Comparison of vocalisations of introduced European red deer stags (*Cervus elaphus*) in north-western Patagonia (Argentina) with native European populations / A.M. Hurtado, J.M. Smith-Flueck, P. Black-Decima // Animal Production Science. – 2012. – V. 52. – № 8. – P. 714.
121. Kalinowski S.T. Revising how the computer program Cervus accommodates genotyping error increases success in paternity assignment: CERVUS LIKELIHOOD MODEL / S.T. Kalinowski, M.L. Taper, T.C. Marshall // Molecular Ecology. – 2007. – V. 16. – № 5. – P. 1099-1106.
122. Karaiskou N. Greece: A Balkan Subrefuge for a Remnant Red Deer (*Cervus elaphus*) Population / N. Karaiskou, A. Tsakogiannis, K. Gkagkavouzis, S. Papika, P. Latsoudis, I. Kavakiotis, J. Pantis, T.J. Abatzopoulos, C. Triantaphyllidis, A. Triantafyllidis // Journal of Heredity. – 2014. – V. 105. – № 3. – P. 334-344.
123. Kidjo N. Vocal behaviour in the endangered Corsican deer: description and phylogenetic implications / N. Kidjo, B. Cargnelutti, B.D. Charlton, C. Wilson, D. Reby // Bioacoustics. – 2008. – V. 18. – № 2. – P. 159-181.
124. Kopelman N.M. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K / N.M. Kopelman, J. Mayzel, M. Jakobsson, N.A. Rosenberg, I. Mayrose // Molecular Ecology Resources. – 2015. – V. 15. – № 5. – P. 1179-1191.
125. Krojerová-Prokešová J. Admixture of Eastern and Western European Red Deer Lineages as a Result of Postglacial Recolonization of the Czech Republic (Central Europe) / J. Krojerová-Prokešová, M. Barančková, P. Koubek // Journal of Heredity. – 2015. – V. 106. – № 4. – P. 375-385.
126. Krojerová-Prokešová J. Dybowski's Sika Deer (*Cervus nippon hortulorum*): Genetic Divergence between Natural Primoridian and Introduced Czech Populations / J. Krojerová-Prokešová, M.

- Barančeková, I. Voloshina, A. Myslenkov, J. Lamka, P. Koubek // *Journal of Heredity*. – 2013. – V. 104. – № 3. – P. 312-326.
127. Kuehn R. Genetic diversity, gene flow and drift in Bavarian red deer populations (*Cervus elaphus*) / R. Kuehn, W. Schroeder, F. Pirchner, O. Rottmann // *Conservation Genetics*. – 2003. – V. 4. – № 2. – P. 157-166.
128. Kumar S. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms / S. Kumar, G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, K. Tamura // *Molecular Biology and Evolution*. – 2018. – V. 35. – № 6. – P. 1547-1549.
129. Kuwayama R. Phylogenetic Relationships among European Red Deer, Wapiti, and Sika Deer Inferred from Mitochondrial DNA Sequences / R. Kuwayama, T. Ozawa // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2000. – V. 15. – № 1. – P. 115-123.
130. Lister A.M. Metric analysis of ungulate mammals in the early Middle Pleistocene of Britain, in relation to taxonomy and biostratigraphy / A.M. Lister, S.A. Parfitt, F.J. Owen, S.E. Collinge, M. Breda // *Quaternary International*. – 2010. – V. 228. – № 1–2. – P. 157-179.
131. Long A.M. Vocalizations in red deer (*Cervus elaphus*), sika deer (*Cervus nippon*), and red × sika hybrids / A.M. Long, N.P. Moore, T.J. Hayden // *Journal of Zoology*. – 1998. – V. 244. – № 1. – P. 123-134.
132. Lorenzini R. Insights into the evolutionary history of *Cervus* (Cervidae, tribe Cervini) based on Bayesian analysis of mitochondrial marker sequences, with first indications for a new species / R. Lorenzini, L. Garofalo // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2015. – V. 53. – № 4. – P. 340-349.
133. Ludt C.J. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) / C.J. Ludt, W. Schroeder, O. Rottmann, R. Kuehn // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2004. – V. 31. – № 3. – P. 1064-1083.
134. Macháček Z. Impact of interspecific relations between native red deer (*Cervus elaphus*) and introduced sika deer (*Cervus nippon*) on their rutting season in the Doupovské hory Mts. / Z. Macháček, S. Dvořák, M. Ježek, D. Zahradník // *Journal of Forest Science*. – 2014. – V. 60. – № 7. – P. 272-280.
135. Mackiewicz P. Phylogeny and evolution of the genus *Cervus* (Cervidae, Mammalia) as revealed by complete mitochondrial genomes / P. Mackiewicz, M. Matusiuk, M. Świsłocka, F.E. Zachos, G.M. Hajji, A.P. Saveljev, I.V. Seryodkin, T. Farahvash, H.R. Rezaei, R.V. Torshizi, S. Mattioli, M. Ratkiewicz // *Scientific Reports*. – 2022. – V. 12. – № 1. – P. 16381.
136. Mahmut H. Molecular Phylogeography of the Red Deer (*Cervus elaphus*) Populations in Xinjiang of China: Comparison with other Asian, European, and North American Populations / H. Mahmut, R. Masuda, M. Onuma, M. Takahashi, J. Nagata, M. Suzuki, N. Ohtaishi // *Zoological Science*. –

2002. – V. 19. – № 4. – P. 485-495.
137. Manteuffel G. Vocalization of farm animals as a measure of welfare / G. Manteuffel, B. Puppe, P.C. Schön // *Applied Animal Behaviour Science*. – 2004. – V. 88. – № 1–2. – P. 163-182.
138. Markov G.G. Genetic Diversity of the Red Deer (*Cervus elphus* L.) in Hungary Revealed by Cytochrome b Gene / Markov G.G., Kuznetsova M.V., Danilkin A.A., Kholodova M.V., Sugár L., Heltai M. // *Acta Zoologica Bulgarica*. – V. 67. – P. 11-17.
139. Masataka N. Lack of Correlation between Body Size and Frequency of Vocalizations in Young Female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) / N. Masataka // *Folia Primatologica*. – 1994. – V. 63. – № 2. – P. 115-118.
140. Matrosova V.A. Genetic and alarm call diversity across scattered populations of speckled ground squirrels (*Spermophilus suslicus*) / Matrosova V.A., Rusin M.Yu., Volodina E.V., Proyavka S.V., Savinetskaya L.E., Shekarova O.N., Rashevskaya H.V., Volodin I.A. // *Mammalian Biology*. – 2016. – V. 81. – № 3. – P. 255-265.
141. McComb K. Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds / McComb K. // *Nature*. – 1987. – V. 330. – № 6149. – P. 648-649.
142. McComb K. Roaring and reproduction in red deer (*Cervus elaphus*): PhD dissertation / K. McComb. – University of Cambridge, Cambridge. – 1988. – 93 p.
143. McComb K.E. Female choice for high roaring rates in red deer, *Cervus elaphus* / McComb K.E. // *Animal Behaviour*. – 1991. – V. 41. – № 1. – P. 79-88.
144. McCullough D. R. Sika deer: biology and management of native and introduced populations / D.R. McCullough, S. Takatsuki, K. Kaji. – Springer Science & Business Media, 2008. – 686 p.
145. McDevitt A.D. Genetic structure of, and hybridisation between, red (*Cervus elaphus*) and sika (*Cervus nippon*) deer in Ireland / McDevitt A.D., Edwards C.J., O'Toole P., O'Sullivan P., O'Reilly C., Carden R.F. // *Mammalian Biology*. – 2009. – V. 74. – № 4. – P. 263-273.
146. McFarlane S.E. Admixture mapping reveals loci for carcass mass in red deer x sika hybrids in Kintyre, Scotland / McFarlane S.E., Pemberton J.M. // *G3 Genes|Genomes|Genetics*. – 2021. – V. 11. – № 10. – P. jkab274.
147. McFarlane S.E. Increased genetic marker density reveals high levels of admixture between red deer and introduced Japanese sika in Kintyre, Scotland / McFarlane S.E., Hunter D.C., Senn H.V., Smith S.L., Holland R., Huisman J., Pemberton J.M. // *Evolutionary Applications*. – 2020. – V. 13. – № 2. – P. 432-441.
148. Meiri M. Subspecies dynamics in space and time: A study of the red deer complex using ancient and modern DNA and morphology / Meiri M., Kosintsev P., Conroy K., Meiri S., Barnes I., Lister A. // *Journal of Biogeography*. – 2018. – V. 45. – № 2. – P. 367-380.
149. Meiri M. Faunal record identifies Bering isthmus conditions as constraint to end-Pleistocene

- migration to the New World / Meiri M., Lister A.M., Collins M.J., Tuross N., Goebel T., Blockley S., Zazula G.D., Van Doorn N., Dale Guthrie R., Boeskorov G.G., Baryshnikov G.F., Sher A., Barnes I. // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2014. – V. 281. – № 1776. – P. 20132167.
150. Miller P. Mixed-directionality of killer whale stereotyped calls: a direction of movement cue? / Miller P. // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 2002. – V. 52. – № 3. – P. 262-270.
151. Minami M. Vocal repertoires and classification of the sika deer *Cervus nippon* / Minami M., Kawamichi T. // *Journal of the Mammalogical Society of Japan*. – 1992. – V. 17ю – №2. – P. 71–94.
152. Miura S. Social Behavior and Territoriality in Male Sika Deer (*Cervus nippon* Temminck 1838) during the Rut / Miura S. // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 2010. – V. 64. – № 1. – P. 33-73.
153. Morton E.S. On the Occurrence and Significance of Motivation-Structural Rules in Some Bird and Mammal Sounds / Morton E.S. // *The American Naturalist*. – 1977. – V. 111. – № 981. – P. 855-869.
154. Murie J.O. The elk of North America / J.O. Murie. – Stackpole Books, Harrisburg. – 376 p.
155. Nevo E. Geographic dialects in blind mole rats: role of vocal communication in active speciation. / Nevo E., Heth G., Beiles A., Frankenberg E. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1987. – V. 84. – № 10. – P. 3312-3315.
156. Niedziałkowska M. Winter temperature and forest cover have shaped red deer distribution in Europe and the Ural Mountains since the Late Pleistocene / Niedziałkowska M., Doan K., Górny M., Sykut M., Stefaniak K., Piotrowska N., Jędrzejewska B., Ridush B., Pawełczyk S., Mackiewicz P., Schmölcke U., Kosintsev P., Makowiecki D., Charniauski M., Krasnodębski D., Rannamäe E., Saarma U., Arakelyan M., Manaseryan N., Titov V.V., Hulva P., Bălășescu A., Fyfe R., Woodbridge J., Trantalidou K., Dimitrijević V., Kovalchuk O., Wilczyński J., Obadă T., Lipecki G., Arabey A., Stanković A. // *Journal of Biogeography*. – 2021. – V. 48. – № 1. – P. 147-159.
157. Niedziałkowska M. Molecular biogeography of red deer *Cervus elaphus* from eastern Europe: insights from mitochondrial DNA sequences / Niedziałkowska M., Jędrzejewska B., Honnen A.-C., Otto T., Sidorovich V.E., Perzanowski K., Skog A., Hartl G.B., Borowik T., Bunevich A.N., Lang J., Zachos F.E. // *Acta Theriologica*. – 2011. – V. 56. – № 1. – P. 1-12.
158. Niedziałkowska M. Genetic structure of red deer population in northeastern Poland in relation to the history of human interventions: Red Deer in Northeastern Poland / Niedziałkowska M., Jędrzejewska B., Wójcik J.M., Goodman S.J. // *The Journal of Wildlife Management*. – 2012. – V. 76. – № 6. – P. 1264-1276.
159. Nussey D.H. Genetic consequences of human management in an introduced island population of

- red deer (*Cervus elaphus*) / Nussey D.H., Pemberton J., Donald A., Kruuk L.E.B. // *Heredity*. – 2006. – V. 97. – № 1. – P. 56–65.
160. Ohtaishi N. A review of the distribution of all species of deer (Tragulidae, Moschidae and Cervidae) in China / Ohtaishi N., Gao Y. // *Mammal Review*. – 1990. – V. 20. – № 2–3. – P. 125–144.
161. Ohtaishi N. Red deer—the most prosperous deer / N. Ohtaishi // *Chikusan Kenkyu (Livestock Research)*. – 1995. – V. 49. – P. 132–139.
162. Ohtaishi N. The origins and evolution of the deer in China / N. Ohtaishi // *The deer in China*. – 1992. – P. 8–18.
163. Owren M.J. Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding non-human primate vocal signaling / Owren M.J., Rendall D. // *Evolutionary Anthropology*. – 2001. – V. 10. – P. 58–71.
164. Palumbi S. The simple fool's guide to PCR / S. Palumbi, A. Martin, S. Romano. – University of Hawaii, Honolulu, 2002. – 45 p.
165. Passilongo D. Roaring High and Low: Composition and Possible Functions of the Iberian Stag's Vocal Repertoire / Passilongo D., Reby D., Carranza J., Apollonio M. // *PLoS ONE*. – 2013. – V. 8. – № 5. – P. e63841.
166. Peakall R. genalex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / Peakall R., Smouse P.E. // *Molecular Ecology Notes*. – 2006. – V. 6. – № 1. – P. 288–295.
167. Peakall R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update / Peakall R., Smouse P.E. // *Bioinformatics*. – 2012. – V. 28. – № 19. – P. 2537–2539.
168. Pépin D. Diurnal and seasonal variations of roaring activity of farmed red deer stags / Pépin D., Cargnelutti B., Gonzalez G., Joachim J., Reby D. // *Applied Animal Behaviour Science*. – 2001. – V. 74. – № 3. – P. 233–239.
169. Pérez-Espona S. Red and sika deer in the British Isles, current management issues and management policy / Pérez-Espona S., Pemberton J.M., Putman R. // *Mammalian Biology*. – 2009. – V. 74. – № 4. – P. 247–262.
170. Peters G. Spotted hyaena whoops: frequent incidence of vocal instabilities in a mammalian loud call / Peters G., East M.L., Herzel H., Henschel J.R., Mills M.G.L., Wilhelm K., Hofer H. // *Bioacoustics*. – 2004. – V. 14. – № 2. – P. 99–109.
171. Pitra C. Evolution and phylogeny of old world deer / Pitra C., Fickel J., Meijaard E., Groves C. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2004. – V. 33. – № 3. – P. 880–895.
172. Polziehn R.O. Phylogenetic status of North American wapiti (*Cervus elaphus*) subspecies /

- Polziehn R.O., Hamr J., Mallory F.F., Strobeck C. // *Canadian Journal of Zoology*. – 1998. – V. 76. – № 6. – P. 998-1010.
173. Polziehn R.O. Phylogeny of Wapiti, Red Deer, Sika Deer, and Other North American Cervids as Determined from Mitochondrial DNA / Polziehn R.O., Strobeck C. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 1998. – V. 10. – № 2. – P. 249-258.
174. Polziehn R.O. Microsatellite analysis of North American wapiti (*Cervus elaphus*) populations / Polziehn R.O., Hamr J., Mallory F.F., Strobeck C. // *Molecular Ecology*. – 2000. – V. 9. – № 10. – P. 1561-1576.
175. Pritchard J.K. Documentation for STRUCTURE software. Version 2.3 [Электронный ресурс] / J.K. Pritchard, X. Wen, D. Falush // University of Chicago. – 2010. Режим доступа: <http://pritch.bsd.uchicago.edu/structure.html>
176. Pritchard J.K. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data / Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. // *Genetics*. – 2000. – V. 155. – № 2. – P. 945-959.
177. Rambaut A. Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7 / Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G., Suchard M.A. // *Systematic Biology*. – 2018. – V. 67. – № 5. – P. 901-904.
178. Randi E. A mitochondrial DNA control region phylogeny of the Cervinae: speciation in *Cervus* and implications for conservation / Randi E., Mucci N., Claro-Hergueta F., Bonnet A., Douzery E.J.P. // *Animal Conservation*. – 2001. – V. 4. – № 1. – P. 1-11.
179. Ražanskė I. Genetic analysis of red deer *Cervus elaphus* and sika deer *Cervus nippon* to evaluate possible hybridisation in Lithuania / Ražanskė I., Gibiežaitė J.M., Paulauskas A. // *Baltic Forestry*. – 2017. – V. 23. – P. 683-690.
180. Reby D. Spectral acoustic structure of barking in roe deer (*Capreolus capreolus*). Sex-, age- and individual-related variations / Reby D., Cargnelutti B., Joachim J. & Aulagnier S. // *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences – Series III – Sciences de La Vie*. – 1999. – V. 322. – №4. – P. 271–279.
181. Reby D. Oestrous red deer hinds prefer male roars with higher fundamental frequencies / Reby D., Charlton B.D., Locatelli Y., McComb K. // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2010. – V. 277. – № 1695. – P. 2747-2753.
182. Reby D. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags / Reby D., McComb K. // *Animal Behaviour*. – 2003. – V. 65. – № 3. – P. 519-530.
183. Reby D. Evidence of biphonation and source–filter interactions in the bugles of male North American wapiti (*Cervus canadensis*) / Reby D., Wyman M.T., Frey R., Passilongo D., Gilbert J., Locatelli Y., Charlton B.D. // *Journal of Experimental Biology*. – 2016. – V. 219. – № 8. – P. 1224-1236.

184. Rendall D. What do animal signals mean? / Rendall D., Owren M.J., Ryan M.J. // *Animal Behaviour*. – 2009. – V. 78. – № 2. – P. 233-240.
185. Riede T. The harmonic-to-noise ratio applied to dog barks / Riede T., Herzog H., Hammerschmidt K., Brunnberg L., Tembrock G. // *The Journal of the Acoustical Society of America*. – 2001. – V. 110. – № 4. – P. 2191-2197.
186. Riede T. The vocal change of a kitten with craniocerebellar trauma—a case study / T. Riede, A. Stolle-Malorny // *Bioacoustics*. – 1999. – V. 10. – № 2–3. – P. 131-141.
187. Rusin I.Yu. Passive acoustic monitoring of roaring activity in male Wapiti *Cervus elaphus xanthopygus* in Far East of Russia: effects of recording site, temperature and time of day / I.Yu. Rusin, I.A. Volodin, R.S. Andronova R.S., E.V. Volodina // *Nature Conservation Research*. – 2019. – V. 4. – № 3. – P. 34-44.
188. Rusin I.Yu. Roaring dynamics in rutting male red deer *Cervus elaphus* from five Russian populations / I.Yu. Rusin, I.A. Volodin, R.S., E.F. Sitnikova, M.N. Litvinov, R.S. Andronova, E.V. Volodina // *Russian Journal of Theriology*. – 2021. – V. 20. – № 1. – P. 44-58.
189. Selkoe K.A. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers / K.A. Selkoe, R.J. Toonen // *Ecology Letters*. – 2006. – V. 9. – № 5. – P. 615-629.
190. Senn H.V. Investigating temporal changes in hybridization and introgression in a predominantly bimodal hybridizing population of invasive sika (*Cervus nippon*) and native red deer (*C. elaphus*) on the Kintyre Peninsula, Scotland / Senn H.V., Barton N.H., Goodman S.J., Swanson G.M., Abernethy K.A., Pemberton J.M. // *Molecular Ecology*. – 2010b. – V. 19. – № 5. – P. 910-924.
191. Senn H.V. Variable extent of hybridization between invasive sika (*Cervus nippon*) and native red deer (*C. elaphus*) in a small geographical area / Senn H.V., Pemberton J.M. // *Molecular Ecology*. – 2009. – V. 18. – № 5. – P. 862-876.
192. Senn H.V. Phenotypic correlates of hybridisation between red and sika deer (genus *Cervus*) / Senn H.V., Swanson G.M., Goodman S.J., Barton N.H., Pemberton J.M. // *Journal of Animal Ecology*. – 2010a. – V. 79. – № 2. – P. 414-425.
193. Skog A. Phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) in Europe / Skog A., Zachos F.E., Rueness E.K., Feulner P.G.D., Myrnes A., Langvatn R., Lorenzini R., Hmwe S.S., Lehoczy I., Hartl G.B., Stenseth N.C., Jakobsen K.S. // *Journal of Biogeography*. – 2009. – V. 36. – № 1. – P. 66-77.
194. Smith S.L. Introgression of exotic *Cervus (nippon and canadensis)* into red deer (*Cervus elaphus*) populations in Scotland and the English Lake District / Smith S.L., Senn H.V., Pérez-Espona S., Wyman M.T., Heap E., Pemberton J.M. // *Ecology and Evolution*. – 2018. – V. 8. – № 4. – P. 2122-2134.
195. Stoeger A.S. Acoustic Features Indicate Arousal in Infant Giant Panda Vocalisations / Stoeger

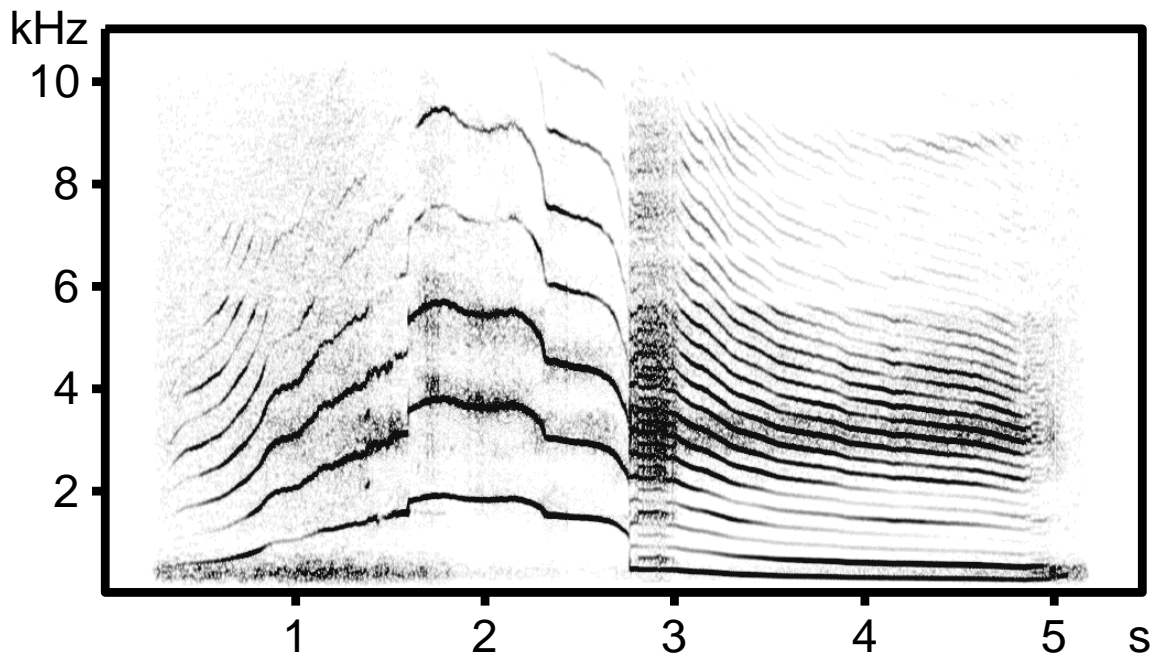
- A.S., Baotic A., Li D., Charlton B.D. // *Ethology*. – 2012. – V. 118. – № 9. – P. 896-905.
196. Štohlová Putnová L. A Microsatellite Genotyping-Based Genetic Study of Interspecific Hybridization between the Red and Sika Deer in the Western Czech Republic / Štohlová Putnová L., Štohl R., Ernst M., Svobodová K. // *Animals*. – 2021. – V. 11. – № 6. – P. 1701.
197. Struhsaker T.T. Behavior of Elk (*Cervus canadensis*) during the Rut / Struhsaker T.T. // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1967. – V. 24. – № 1. – P. 80-114.
198. Taberlet P. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe / Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A., Cosson J. // *Molecular Ecology*. – 1998. – V. 7. – № 4. – P. 453-464.
199. Taberlet P. The use of mitochondrial DNA control region sequencing in conservation genetics / P. Taberlet // *Molecular Genetic Approaches in Conservation*. – 1996. – P. 125-142.
200. Takezaki N. POPTREE2: Software for Constructing Population Trees from Allele Frequency Data and Computing Other Population Statistics with Windows Interface / Takezaki N., Nei M., Tamura K. // *Molecular Biology and Evolution*. – 2010. – V. 27. – № 4. – P. 747-752.
201. Taylor A. M. The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research / A.M. Taylor, D. Reby // *Journal of Zoology*. – 2010. – V. 280. – № 3. – P. 221-236.
202. Titze I.R. A Cervid Vocal Fold Model Suggests Greater Glottal Efficiency in Calling at High Frequencies / Titze I.R., Riede T. // *PLoS Computational Biology*. – 2010. – V. 6. – № 8. – P. e1000897.
203. Toews D.P.L. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals: Biogeography of mito-nuclear discordance / Toews D.P.L., Brelsford A. // *Molecular Ecology*. – 2012. – V. 21. – № 16. – P. 3907–3930.
204. Trepet S.A. Modern Dynamics of the Red Deer (*Cervus elaphus maral*) Population in the Caucasian State Nature Reserve / Trepet S.A., Eskinina T.G. // *Biology Bulletin*. – 2017. – V. 44. – № 8. – P. 875–881.
205. Untergasser A. Primer3—new capabilities and interfaces / Untergasser A., Cutcutache I., Koressaar T., Ye J., Faircloth B.C., Remm M., Rozen S.G. // *Nucleic Acids Research*. – 2012. – V. 40. – № 15. – P. e115–e115.
206. Van Der Made J. Faunas from Atapuerca at the Early–Middle Pleistocene limit: The ungulates from level TD8 in the context of climatic change / Van Der Made J., Rosell J., Blasco R. // *Quaternary International*. – 2017. – V. 433. – P. 296-346.
207. Volodin I.A. Cues to orientation of a caller to a listener in biphonic and non-biphonic close range contact calls in the dhole (*Cuon alpinus*) / I.A. Volodin, M.M. Nagaylik, E.V. Volodina // *Razprave IV. Razreda SASU (Dissertationes Classis IV: Historia Naturalis. Slovenian Academy of Sciences and Arts)*. – 2006. – V. 47. № 3. – P. 245-255.

208. Volodin I.A. Vocal activity and acoustic structure of the rutting calls of Siberian wapiti (*Cervus elaphus sibiricus*) and their imitation with a hunting luring instrument / Volodin I.A., Volodina E.V., Frey R., Maymanakova I.L. // Russian Journal of Theriology. – 2013a. – V. 12. – № 2. – P. 99-106.
209. Volodin I.A. Sex and age-class differences in calls of Iberian red deer during the rut: reversed sex dimorphism of pitch and contrasting roars from farmed and wild stags / Volodin I.A., Matrosova V.A., Volodina E.V., Garcia A.J., Gallego L., Márquez R., Llusia D., Beltrán J.F., Landete-Castillejos T. // acta ethologica. – 2015. – V. 18. – № 1. – P. 19-29.
210. Volodin I.A. Rutting roars in native Pannonian red deer of Southern Hungary and the evidence of acoustic divergence of male sexual vocalization between Eastern and Western European red deer (*Cervus elaphus*) / Volodin I.A., Nahlik A., Tari T., Frey R., Volodina E.V. // Mammalian Biology. – 2019. – V. 94. – P. 54-65.
211. Volodin I.A. Sex and age-class differences in calls of Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus* / Volodin I.A., Sibiryakova O.V., Volodina E.V. // Mammalian Biology. – 2016a. – V. 81. – № 1. – P. 10-20.
212. Volodin I.A. Biphonation as a prominent feature of dhole *Cuon alpinus* sounds / Volodin I.A., Volodina E.V. // Bioacoustics. – 2002. – V. 13. – № 2. – P. 105-120.
213. Volodin I. Spectrographic analysis points to source-filter coupling in rutting roars of Iberian red deer / Volodin I., Volodina E., Frey R., Carranza J., Torres-Porrás J. // Acta Ethologica. – 2013b. – V. 16. – № 1. – P. 57-63.
214. Volodin I. Automated monitoring of vocal rutting activity in red deer (*Cervus elaphus*) / Volodin I. A., Volodina E. V., Golosova O. S. // Russian journal of theriology – 2016b. – V. 15. – №2. – P. 91-99.
215. Volodina E.V. Biphonation May Function to Enhance Individual Recognition in the Dhole, *Cuon alpinus* / Volodina E.V., Volodin I.A., Isaeva I.V., Unck C. // Ethology. – 2006. – V. 112. – № 8. – P. 815-825.
216. West P. Guide to introduced pest animals of Australia / P. West. – Clayton, Vic: CSIRO Publishing, 2018. – 150 p.
217. Wilden I. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization / Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G. // Bioacoustics. – 1998. – V. 9. – P. 171-196.
218. Wilson D.E. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference / D.E. Wilson (ed.), D.M. Reeder. – Washington: Smithsonian Institution Press, 1993. 2nd ed. – V. 1. – 1206 p.
219. Wilson D.E. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference / D.E. Wilson (ed.), D.M. Reeder. – Johns Hopkins University Press, 2005. 3rd ed. – V. 1. – 2142 p.
220. Wyman M.T. No preference in female sika deer for conspecific over heterospecific male sexual

- calls in a mate choice context / Wyman M.T., Locatelli Y., Charlton B.D., Reby D. // *Journal of Zoology*. – 2014. – V. 293. – № 2. – P. 92-99.
221. Wyman M.T. Variability of Female Responses to Conspecific vs. Heterospecific Male Mating Calls in Polygynous Deer: An Open Door to Hybridization? / Wyman M.T., Charlton B.D., Locatelli Y., Reby D. // *PLoS ONE*. – 2011. – V. 6. – № 8. – P. e23296.
222. Wyman M.T. Female Sexual Preferences Toward Conspecific and Hybrid Male Mating Calls in Two Species of Polygynous Deer, *Cervus elaphus* and *C. nippon* / Wyman M.T., Locatelli Y., Charlton B.D., Reby D. // *Evolutionary Biology*. – 2016. – V. 43. – № 2. – P. 227-241.
223. Xiao B. Ancient and modern mitogenomes of red deer reveal its evolutionary history in northern China / Xiao B., Wang T., Lister A.M., Yuan J., Hu J., Song S., Lin H., Wang S., Wang C., Wei D., Lai X., Xing X., Sheng G. // *Quaternary Science Reviews*. – 2023. – V. 301. – P. 107924.
224. Yen S.-C. Rutting Vocalizations of Formosan Sika Deer *Cervus nippon taiouanus* —Acoustic Structure, Seasonal and Diurnal Variations, and Individuality / Yen S.-C., Shieh B.-S., Wang Y.-T., Wang Y. // *Zoological Science*. – 2013. – V. 30. – № 12. – P. 1025-1031.
225. Yerex D. *Deer: the New Zealand story* / D. Yerex. – Christchurch, N.Z: Canterbury University Press, 2001. – 200 p.
226. Zachos F.E. The unique Mesola red deer of Italy: taxonomic recognition (*Cervus elaphus italicus* nova ssp., Cervidae) would endorse conservation / Zachos F.E., Mattioli S., Ferretti F., Lorenzini R. // *Italian Journal of Zoology*. – 2014. – V. 8.1. – № 1. – P. 136-143.
227. Zachos F.E. Genetic Structure and Effective Population Sizes in European Red Deer (*Cervus elaphus*) at a Continental Scale: Insights from Microsatellite DNA / Zachos F.E., Frantz A.C., Kuehn R., Bertouille S., Colyn M., Niedziałkowska M., Pérez-González J., Skog A., Sprēm N., Flamand M.-C. // *Journal of Heredity*. – 2016. – V. 107. – № 4. – P. 318-326.
228. Zachos F.E. Phylogeography, population genetics and conservation of the European red deer *Cervus elaphus*: European red deer genetics and conservation / Zachos F.E., Hartl G.B. // *Mammal Review*. – 2011. – V. 41. – № 2. – P. 138-150.
229. Zhou C.-L. Genetic differentiation between red deer from different sample sites on the Tianshan Mountains (*Cervus elaphus*), China / Zhou C.-L., Turdy R., Halik M. // *Mitochondrial DNA*. – 2015. – V. 26. – № 1. – P. 101-111.
230. Zurano J.P. Cetartiodactyla: Updating a time-calibrated molecular phylogeny / Zurano J.P., Magalhães F.M., Asato A.E., Silva G., Bidau C.J., Mesquita D.O., Costa G.C. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2019. – V. 133. – P. 256-262.
231. Zvychnaynaya E.Yu. Mitochondrial DNA Polymorphism of The European Roe Deer, *Capreolus capreolus* (Artiodactyla, Cervidae), from The South-West of Ukraine / Zvychnaynaya E.Yu., Volokh A.M., Kholodova M.V., Danilkin A.A. // *Vestnik Zoologii*. – 2013. – V. 47. – № 5. – P.

27-32.

ПРИЛОЖЕНИЯ



Приложение 1. Спектрограмма гонного крика самца пятнистого оленя *C. nippon* (Wyman et al., 2016).

Приложение 2. Список образцов из данного исследования и их географическое происхождение.

N	Нобр	Подвид	Тип образца	Географическое происхождение	cytb длинный	cytb короткий	микроса теллиты
Восточный благородный олень <i>C. canadensis</i>							
1	2sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
2	3sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
3	4sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
4	5sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
5	7sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
6	8sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
7	9sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
8	11sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
9	12sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
10	13sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
11	14sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
12	15sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
13	17sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+

14	18sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
15	20sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
16	21sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
17	22sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
18	23sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
19	24sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
20	25sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
21	26sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
22	27sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
23	28sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
24	29sib	Марал	Кровь в растворе К3 ЭДТА	«Костромской мараловодческий комплекс» (Ферма 1), алтайский марал	+		+
25	11zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
26	13zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
27	16zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
28	20zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
29	21zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
30	23zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+

31	24zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
32	25zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
33	27zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
34	28zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
35	30zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
36	33zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
37	34zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
38	37zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
39	38zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
40	39zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
41	40zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
42	41zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
43	42zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
44	44zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
45	45zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
46	47zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
47	49zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
48	50zvich	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ОПХ «Новоталицкое» (Ферма 2), алтайский марал	+		+
49	183к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Алтай, природная популяция	+		+
50	200к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Алтай, природная популяция	+		+

51	206к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Иркутская обл., г. Аныгджер	+		+
52	207к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Иркутская обл., г. Аныгджер	+		+
53	208к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Иркутская обл., г. Аныгджер	+		+
54	209к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Иркутская обл., г. Аныгджер	+		+
55	210к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Иркутская обл., г. Аныгджер	+		+
56	717к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Саяно-Шушенский заповедник	+		+
57	718к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Саяно-Шушенский заповедник	+		+
58	720к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Столбы", г. Красноярск, р. Моховая	+		+
59	1555к	Марал	Мышцы в 96% этиловом спирте	Красноярский край, Новоселовский район	+		+
60	1хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край, национальный парк Анойский	+		+
61	2хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край, район р. Лазо	+		+
62	3хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край, Большехехцирский заказник	+		+
63	4хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Анучинский район	+		+
64	103хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
65	104хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
66	106хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Пожарский район	+		+
67	118хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
68	138хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Пожарский район	+		+
69	152хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
70	153хant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+

71	159xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
72	160xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
73	161xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
74	162xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
75	163xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
76	166xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
77	174xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
78	175xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
79	181xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
80	182xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
81	184xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
82	185xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
83	190xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Красноармейский район	+		+
84	197xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
85	212xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Красноармейский район	+		+
86	218xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Красноармейский район	+		+
87	229xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
88	232xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
89	247xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+
90	340xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Дальнегорский район	+		+

91	343xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Пожарский район	+		+
92	381xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
93	384xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Приморский край, Тернейский район	+		+
94	1001xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край	+		+
95	1002xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край	+		+
96	1003xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край	+		+
97	1004xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край, район р. Лазо	+		+
98	1005xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край	+		+
99	1006xant	Изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Хабаровский край	+		+
100	75yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Центральная Якутия, Мегино-Кангаласский район, Правобережье р. Лена	+		+
101	76yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Центральная Якутия, Мегино-Кангаласский район	+		+
102	77yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Центральная Якутия, Мегино-Кангаласский район	+		+
103	79yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Центральная Якутия, Хангаласский район	+		+
104	81yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Центральная Якутия, Хангаласский район	+		+
105	82yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Центральная Якутия, Хангаласский район	+		+
106	83yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Центральная Якутия, Хангаласский район	+		+
107	85yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Южная Якутия, Олекминский район. Бассейн р. Олекма	+		+
108	86yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Южная Якутия, Олекминский район. Бассейн р. Олекма	+		+
109	87yak	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Южная Якутия, Олекминский район. Бассейн р. Олекма	+		+
110	1051к	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Южная Якутия, бассейн р. Олекма	+		+

111	1053к	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Южная Якутия, бассейн р. Олекма	+		+
112	1054к	Марал/изюбрь	Мышцы в 96% этиловом спирте	Южная Якутия, бассейн р. Олекма	+		+
Европейский благородный олень <i>C. elaphus</i>							
113	1lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
114	2lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
115	3lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
116	4lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
117	5lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
118	6lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
119	7lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
120	8lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
121	9lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
122	10lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
123	11lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
124	12lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
125	13lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
126	14lip	Воронежский олень	Выточки из ушей в 96%	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+

			этиловом спирте				
127	15lip	Воронежский олень	Выгочки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
128	16lip	Воронежский олень	Выгочки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	+
129	17lip	Воронежский олень	Выгочки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	
130	18lip	Воронежский олень	Выгочки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	
131	19lip	Воронежский олень	Выгочки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	
132	20lip	Воронежский олень	Выгочки из ушей в 96% этиловом спирте	Липецкая область, ПП "Олений"	+	+	
133	2belg	Воронежский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Белгородская область, "Русский лес"	+	+	+
134	7belg	Воронежский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Белгородская область, "Русский лес"	+	+	+
135	11belg	Воронежский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Белгородская область, "Русский лес"	+	+	+
136	13belg	Воронежский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Белгородская область, "Русский лес"	+	+	+
137	14belg	Воронежский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Белгородская область, "Русский лес"	+	+	+
138	15belg	Воронежский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Белгородская область, "Русский лес"	+	+	+
139	17belg	Воронежский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Белгородская область, "Русский лес"	+	+	+
140	18belg	Воронежский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Белгородская область, "Русский лес"	+	+	+
141	101belg	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Белгородская область		+	
142	102belg	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Белгородская область		+	
143	103belg	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Белгородская область		+	

144	104belg	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Белгородская область		+	
145	106belg	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Белгородская область		+	
146	107belg	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Белгородская область		+	
147	24vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область		+	
148	25vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область		+	
149	26vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область	+	+	
150	31vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область		+	
151	32vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область		+	
152	37vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область	+	+	
153	38vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область	+	+	
154	40vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область	+	+	
155	41vor	Воронежский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Воронежская область	+	+	
156	144k	Кавказский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Карачаево-Черкессия, верх. р. Зеленчук	+	+	+
157	190k	Кавказский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Кавказ, Северная Осетия	+	+	+
158	191k	Кавказский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Кавказ, Северная Осетия	+	+	+
159	192k	Кавказский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Кавказ, Северная Осетия	+	+	+
160	193k	Кавказский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Кавказ, Северная Осетия	+	+	+
161	197k	Кавказский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Верховья р. Сахрай, 80 км от Майкопа	+	+	+
162	198k	Кавказский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Верховья р. Сахрай, 80 км от Майкопа	+	+	+
163	1066k	Кавказский олень	Мышцы в 96% этиловом спирте	Дагестан	+	+	+

164	1az	Кавказский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Илисуйский", Азербайджан	+	+	+
165	2az	Кавказский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Илисуйский", Азербайджан	+	+	+
166	3az	Кавказский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Илисуйский", Азербайджан	+	+	+
167	4az	Кавказский олень	Выточки из ушей в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Илисуйский", Азербайджан	+	+	+
168	1m	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Кавказский"	+	+	+
169	2m	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Кавказский"	+	+	+
170	3m	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Кавказский"	+	+	+
171	4m	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Кавказский"	+	+	+
172	5m	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Кавказский", г. Грустная	+	+	
173	8m	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Кавказский"	+	+	+
174	3oset	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Северная Осетия	+	+	+
175	4oset	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Северная Осетия	+	+	+
176	5oset	Кавказский олень	Экскременты в 96% этиловом спирте	Северная Осетия	+	+	
177	S1886	Кавказский олень	Мука из рогового вещества	Зоомузей, Московский Зоопарк	+	+	+
178	S1891	Кавказский олень	Мука из рогового вещества	Зоомузей, Московский Зоопарк			+
179	S22377	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, окр. Киши и Сохи, 1933 г.	+	+	+
180	S22379	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, бассейн р. Киши (Киша), Лубочная балка, 1936 г.			+
181	S22380	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, виварий, 1936 г.			+
182	S38013	Кавказский олень	Мука из рогового вещества	Зоомузей, Северный Кавказ, Геленджикский р- н, 1937 г.			+

183	S38014	Кавказский олень	Мука из рогового вещества	Зоомузей, Северный Кавказ, Геленджикский р-н, 1937 г.			+
184	S38017	Кавказский олень	Мука из рогового вещества	Зоомузей, Северный Кавказ, Геленджикский р-н, 1937 г.			+
185	S44222	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, г. Тыбга, 1945 г.	+	+	+
186	S44223	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, пастбище Абаго, 1945 г.	+	+	+
187	S44224	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, пастбище Абаго, 1945 г.			+
188	S44225	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, отроги г. Джемарук, 1945 г.			+
189	S44226	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, г. Уруштен, склон Китайской балки, 1945 г.	+	+	+
190	S44228	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, г. Тыбга, 1945 г.	+	+	+
191	S44229	Кавказский олень	Костная мука	Зоомузей, Кавказский ГПЗ, приток реки Грустной, 1945 г.	+	+	+
192	701utr	Возможно, смесь воронежского и кавказского	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Утриш"		+	
193	704utr	Возможно, смесь воронежского и кавказского	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Утриш"		+	
194	708utr	Возможно, смесь воронежского и кавказского	Экскременты в 96% этиловом спирте	ГПЗ "Утриш"		+	
195	007his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
196	023his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
197	029his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
198	061his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
199	123his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
200	217his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
201	227his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+

202	247his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
203	309his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
204	313his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
205	317his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
206	320his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
207	401his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
208	407his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания			+
209	414his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
210	415his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
211	416his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
212	417his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
213	418his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
214	457his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
215	532his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
216	701his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
217	910his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
218	979his	Испанский олень	Кровь в растворе К3 ЭДТА	ферма Albacete, Испания	+	+	+
219	1pan	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия	+	+	+
220	2pan	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия			+
221	3pan	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия		+	

222	4рап	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия			+
223	5рап	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия			+
224	6рап	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия		+	+
225	7рап	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия			+
226	8рап	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия			+
227	9рап	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия			+
228	10рап	Паннонский олень	Отпечаток крови на бумаге	Александрийский лес, Венгрия			+

Приложение 3. Гаплотипы из данного исследования и из базы данных GenBank NCBI. По Голосова и др., 2022 с изменениями.

Восточный благородный олень <i>C. canadensis</i>		
<i>Cyt b</i> гаплотип (1140 п.н.)	Образцы/Последовательности GenBank	Подвид
2SIB	2sib	<i>C. c. sibiricus</i>
3SIB	3sib	<i>C. c. sibiricus</i>
4SIB	4sib	<i>C. c. sibiricus</i>
5SIB	5sib, 7sib, 12sib, 14sib, 15sib, 18sib, 20sib, 21sib, 28sib	<i>C. c. sibiricus</i>
	MT331597	
	KM410149	
	20f, 28f, 41f, 44f	
	183k	
	200k	
8SIB	8sib	<i>C. c. sibiricus</i>
11SIB	11sib	<i>C. c. sibiricus</i>
9SIB	9sib	<i>C. c. sibiricus</i>
13SIB	13sib	<i>C. c. sibiricus</i>
17SIB	17sib, 25sib, 27sib, 29sib	<i>C. c. sibiricus</i>
22SIB	22sib	<i>C. c. sibiricus</i>
23SIB	23sib	<i>C. c. sibiricus</i>
24SIB	24sib	<i>C. c. sibiricus</i>
26SIB	26sib	<i>C. c. sibiricus</i>
11F	11f, 13f, 16f, 23f, 24f, 27f, 30f, 34f, 37f, 38f, 40f, 42f, 45f, 47f	<i>C. c. sibiricus</i>
	HQ191429	<i>C. c. songaricus</i>
21F	21f	<i>C. c. sibiricus</i>
25F	25f, 50f	<i>C. c. sibiricus</i>
33F	33f	<i>C. c. sibiricus</i>
39F	39f	<i>C. c. sibiricus</i>
49F	49f	<i>C. c. sibiricus</i>
1XAN	1xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
2XAN	2xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	JF893494	<i>C. c. xanthopygus</i>
	161xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	162xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	212xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	384xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	1001xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	1002xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	1003xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	1005xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
3XAN	3xant	<i>C. c. xanthopygus</i>

	104xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	190xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
4XAN	4xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	KM410148	<i>C. c. xanthopygus</i>
	163xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	197xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	218xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	232xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	247xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	340xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	1004xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	1006xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
103XAN	103xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
106XAN	106xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	KU942399	<i>C. c. alxaicus</i>
	MT784752	<i>C. c. alxaicus</i>
	MT784751	<i>C. c. alxaicus</i>
	AB021097	<i>C. c. xanthopygus</i>
118XAN	118xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	138xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	152xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	159xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	175xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	381xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
153XAN	153xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	GU457434	<i>C. c. xanthopygus</i>
160XAN	160xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	174xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	182xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	343xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
166XAN	166xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
181XAN	181xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
184XAN	184xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
185XAN	185xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
	JF893493	<i>C. c. xanthopygus</i>
229XAN	229xant	<i>C. c. xanthopygus</i>
206K	206k	<i>C. c. sibiricus</i>
	207k	<i>C. c. sibiricus</i>
208K	208k	<i>C. c. sibiricus</i>
	210k	<i>C. c. sibiricus</i>
	720k	<i>C. c. sibiricus</i>
	1555k	<i>C. c. sibiricus</i>
209K	209k	<i>C. c. sibiricus</i>

	76yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
	81yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
	85yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
	86yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
	87yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
717K	717k	<i>C. c. sibiricus</i>
718K	718k	<i>C. c. sibiricus</i>
75YAK	75yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
	77yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
	82yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
	83yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
	1053k	<i>Благородный олень Якутии</i>
	1054k	<i>Благородный олень Якутии</i>
79YAK	79yak	<i>Благородный олень Якутии</i>
1051K	1051k	<i>Благородный олень Якутии</i>
KJ025072	KJ025072	<i>C. c. songaricus</i>
AY044861	AY044861	<i>C. c. wallichi</i>
AY070223	NC039923	<i>C. c. kansuensis</i>
	AY070223	<i>C. c. kansuensis</i>
AY035875	AY035875	<i>C. c. macneilli</i>
AB021098	AB021098	<i>C. c. kansuensis</i>
AF423197	AF423197	<i>C. c. xanthopygus</i>
KF781115	KF781115	<i>C. c. songaricus</i>
AY044856	AY044856	<i>C. c. sibiricus</i>
KF781114	KF781114	<i>C. c. songaricus</i>
KF781108	KF781108	<i>C. c. songaricus</i>
AY044862	AY044862	<i>C. c. sibiricus</i>
KF781113	KF781113	<i>C. c. songaricus</i>
KF781110	KF781110	<i>C. c. songaricus</i>
AF423199	AF423199	<i>C. c. sibiricus</i>
KF781112	KF781112	<i>C. c. songaricus</i>
KF781109	KF781109	<i>C. c. songaricus</i>
MT430939	MT430939	<i>C. c. nannodes</i>
	NC050863	<i>C. c. canadensis</i>
AY035871	AY035871	<i>C. c. songaricus</i>
EF139147	EF139147	<i>C. c. canadensis</i>
AF423198	AF423198	<i>C. c. canadensis</i>
AY347753	AY347753	<i>C. c. nelsoni</i>
AY347752	AY347752	<i>C. c. roosevelti</i>
AB021096	AB021096	<i>C. c. canadensis</i>
KF781117	KF781117	<i>C. c. songaricus</i>
KF781116	KF781116	<i>C. c. songaricus</i>

Европейский благородный олень <i>C. elaphus</i>			
Сyt b гаплотип (1104 п.н.)	Образцы/Последовательности GenBank	Происхождение	Гаплогруппа
1MARAL	1maral	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ	D
	2maral		
	3maral		
	4maral		
	8maral		
	144k	Карачаево-Черкессия, Северный Кавказ	
	190k	Северная Осетия, Северный Кавказ	
	191k		
	192k		
	193k	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ	
	MT747183		
	MT747182		
	MT747181		
5MARAL	5maral	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ	?
S1886	S1886	Кавказский олень, Московский зоопарк, XX в.	E
S222	S44222	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1945	E
S223	S44223		E
	S44228		E
S226	S44226		E
S229	S44229	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1933	E
	S22377		
	197k	Адыгея, Северный Кавказ	
	198k		
3OSET	3oaset	Северная Осетия, Северный Кавказ	E
	5oaset		
	4oaset		
1AZ	1az	ГПЗ «Илисуиский», Азербайджан, Закавказье	E
	2az		
	3az		
	4az		
	1066k	Дагестан, Северный Кавказ	
2BELG	2belg	Охотхозяйство Боровское, «Русский лес», Белгородская область	E
	7belg		
	11belg		
	13belg		

	14belg			
	17belg			
	18belg			
	1lip	Природный парк «Олений», Липецкая область		
	2lip			
	3lip			
	4lip			
	5lip			
	7lip			
	8lip			
	9lip			
	10lip			
	11lip			
	13lip			
	14lip			
	15lip			
	17lip			
	18lip			
	19lip			
	20lip			
	37vor		Воронежская область	
	38vor			
	40vor			
	41vor			
	JX966136	Краснодарский край		
	JX966172	Воронежская область		
15BELG	15belg	Охотхозяйство Боровское, «Русский лес», Белгородская область	Е	
6LIP	6lip	Природный парк «Олений», Липецкая область	С/Е	
12LIP	12lip		С	
	16lip			
26VOR	26vor	Воронежская область	Е	
MES2	OL679921	Олень Мезолы, Италия	Д	
MES1	OL679920		Д	
IRAN1	KX868588	Иран	?	
	OL679919			
	AF489280			
IRAN3	KX868590		?	
IRAN2	KX868589		?	
BARB1	AY118198	Северная Африка	В	

TUN1	OL679922		В
CORS1	AY244489	Корсика	В
BARB2	AY070222	Северная Африка	В
BULG1	KC562186	Болгария	В
BULG2	KC562187		В
YUG1	AY070225	Югославия	С
	KX496942	Польша	
POL1	Iran	Паннонский олень, Венгрия	С
	OL679918	Польша	
	KC181347	Венгрия	
TURKEY	AY118199	Турция	?
IRAN4	KX868591	Иран	?
KRASN1	JX966164	Краснодарский край	Е
KRASN2	JX966163		Е
POL2	KX496937	Польша	А
	AB021099	Шотландия	
	AY070226	Норвегия	
	415his	Испания	
	029his		
	227his		
	247his		
	309his		
	313his		
	320his		
	401his		
	414his		
	416his		
	418his		
	457his		
	532his		
701his			
910his			
CZECH1	KM410141	Чехия	А
ATL2	AY070221	Норвегия	А
POL3	KX496941	Польша	А
	AY044858	Германия	
BEL1	KC562167	Беларусь	А
	KX496939	Польша	
POL5	KX496938		А

	KM410139		
CZECH3	KM410147	Чехия	A
CZECH4	KM410145		A
KALIN1	KC562184		Калининградская область
HUNG1	KC181318	Венгрия	A
CZECH5	KM410143	Чехия	A
KALIN2	KC562181	Калининградская область	A
BEL2	KC562176	Беларусь	A
BEL3	KC562175		A
SPAIN1	AY044859	Испания	A
	123his		
	979his		
007/	007his		A
023/	023his		A
	217his		
061/	061his		A
317	317his		A
417	417his		A
CR1	KC562179		Крым
TVER1	JX966181	Тверь	A
CR2	AY148966	Крым	A
UKR1	KC562172	Украина	A
CR3	KC562173	Крым	A
BR1	JX966169	Брянская область	A/E
BR2	JX966168		A/E
BR3	JX966165		A/E
BR4	JX966167		A/E
POL6	KX496944	Польша	C
VOR2	JX966144	Воронежская область	E
VOR3	JX966138		E
BELG1	KC562170	Белгородская область	E
VOR5	JX966162	Воронежская область	E
HUNG2	KC181337	Венгрия	C
HUNG3	KC181334		C
TVER2	JX966182	Тверская область	C
HUNG5	AF489279	Венгрия	C
UKR2	KC562178	Украина	C
CZECH6	KM410144	Чехия	C
TVER3	JX966180	Тверская область	C
AUST1	AY044857	Австрия	C

BULG3	AF423195	Болгария	С
-------	----------	----------	---

Европейский благородный олень <i>C. elaphus</i>			
<i>Cyt b</i> гаплотип (417 п.н.)	Образцы/Последовательности GenBank	Происхождение	Гаплогруппа
1MARAL	1maral	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ	D
	2maral		
	3maral		
	4maral		
	8maral		
	144k	Карачаево-Черкессия, Северный Кавказ	
	190k	Северная Осетия, Северный Кавказ	
	191k		
	192k		
	193k		
	MT747183	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ	
	MT747182		
	MT747181		
OL679921	Олень Мезолы, Италия		
5MARAL	5maral	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ	?
701UTR	701utrzh	ГПЗ «Утриш», Краснодарский край	E
	704utrzh		
	S44226	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1945	
	S44229		
	S22377	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1933	
	3oset	Северная Осетия, Северный Кавказ	
	5oset		
	4oset		
	1az	ГПЗ «Илисуйский», Азербайджан, Закавказье	
	2az		
	3az		
	4az		
	197k	Адыгея, Северный Кавказ	
	198k		
	1066k	Дагестан, Северный Кавказ	
	2belg	Охотхозяйство Боровское, «Русский лес», Белгородская область	
7belg			

	11belg		
	13belg		
	14belg		
	17belg		
	18belg		
	101belg		
	104belg		
	103belg		
	102belg		
	106belg		
	1lip		
	2lip		
	3lip		
	4lip		
	5lip		
	7lip		
	8lip		
	9lip		
	10lip		
	11lip		
	13lip		
	14lip		
	15lip		
	17lip		
	18lip		
	19lip		
	20lip		
	24vor		
	25vor		
	26vor		
	31vor		
	32vor		
	37vor		
	38vor		
	40vor		
	41vor		
	JX966164		
	JX966163		
	JX966136		
	JX966144		
		Белгородская область	
		Природный парк «Олений», Липецкая область	
		Воронежская область	
		Краснодарский край	
		Воронежская область	

	KC562170	Белгородская область		
	JX966172	Воронежская область		
708UTR	708utrzh	ГПЗ «Утриш», Краснодарский край	Е	
S1886	S1886	Кавказский олень, Московский зоопарк, XX в.	Е	
	S44222	ГПЗ «Кавказский», Северный Кавказ, 1945		
	S44223			
	S44228			
15BELG	15belg	Охотхозяйство Боровское, «Русский лес», Белгородская область	Е	
107BEL	107belg	Белгородская область	Е	
6LIP	6lip	Природный парк «Олений», Липецкая область	С/Е	
12LIP	12lip		Тверская область	С
	16lip			
	JX966182			
	JX966180			
MES1	OL679920	Олень Мезолы, Италия	Д	
IRAN1	KX868588	Иран	Е	
	OL679919			
	AF489280			
	KX868589			
	KX868591			
IRAN3	KX868590		Е	
BARB1	AY118198	Северная Африка	В	
	AY244489	Корсика		
	KC562186	Болгария		
	KC562187			
TUN1	OL679922	Северная Африка	В	
	AY070222			
YUG1	AY070225	Югославия	С	
	OL679918	Польша		
	1pan	Александрыйский лес, Венгрия		
	3pan			
	6pan			
	KX496944	Польша		
	KX496942	Венгрия		
	KC181337			
KC181347				
TURKEY	AY118199	Турция	Е	
POL2	KX496937	Польша	А	

	AB021099	Шотландия	
	AY070226	Норвегия	
	KC562184	Калининград	
	KM410143	Чехия	
	KC562176	Беларусь	
	415his	Испания	
	029his		
	061his		
	227his		
	247his		
	309his		
	313his		
	317his		
	320his		
	401his		
	414his		
	416his		
	417his		
	418his		
	457his		
	532his		
	701his		
	910his		
CZECH1	KM410141	Чехия	A
POL3	KX496941	Польша	A
	AY044858	Германия	
BEL1	KC562167	Беларусь	A
	KX496939	Польша	
POL5	KX496938	Польша	A
	KM410139	Чехия	
	AY148966	Крым	
CZECH3	KM410147	Чехия	A
CZECH4	KM410145		A
HUNG1	KC181318	Венгрия	A
	KC562179	Крым	
KALIN2	KC562181	Калининград	A
BEL3	KC562175	Беларусь	A
	JX966169	Брянская область	
	JX966168		
	JX966165		

	JX966167		
SPAIN1	AY044859	Испания	А
	123his		
	979his		
	007/		
007his	А		
023/	023his		А
	217his		
TVER1	JX966181	Тверская область	А/Е
UKR1	KC562172	Украина	А
CR3	KC562173	Крым	С
VOR3	JX966138	Воронежская область	Е
VOR5	JX966162		Е
HUNG3	KC181334	Венгрия	С
HUNG5	AF489279		Чехия
	KM410144		
UKR2	KC562178	Украина	С
AUST1	AY044857	Австрия	С
BULG3	AF423195	Болгария	С
ATL2	AY070221	Норвегия	А

Приложение 4. Отклонения от равновесия Харди-Вайнберга по локусам и популяциям.

Весь благородный олень России - 11 локусов					
Популяция	Локус	DF	Chi квадрат	Вероятность	Достоверность
Марал	MM12	6	3,722	0,714	ns
Марал	CSSM14	10	6,780	0,746	ns
Марал	BM757	105	145,602	0,005	**
Марал	BM1818	10	92,241	0,000	***
Марал	CSSM19	105	140,045	0,013	*
Марал	BM4107	36	40,771	0,269	ns
Марал	CSSM22	6	4,356	0,629	ns
Марал	Haut14	91	77,964	0,833	ns
Марал	Rt1	66	89,442	0,029	*
Марал	OheQ	6	3,974	0,680	ns
Марал	BMS745	55	104,072	0,000	***
Изюбрь	MM12	10	7,576	0,670	ns
Изюбрь	CSSM14	6	8,233	0,222	ns
Изюбрь	BM757	78	88,585	0,194	ns
Изюбрь	BM1818	15	39,722	0,000	***
Изюбрь	CSSM19	66	73,770	0,239	ns
Изюбрь	BM4107	36	37,331	0,408	ns
Изюбрь	CSSM22	3	0,263	0,967	ns
Изюбрь	Haut14	105	82,245	0,951	ns
Изюбрь	Rt1	55	39,739	0,940	ns
Изюбрь	OheQ	28	29,075	0,409	ns
Изюбрь	BMS745	28	30,429	0,343	ns
Благородный олень Якутии	MM12	3	0,442	0,931	ns
Благородный олень Якутии	CSSM14	3	5,837	0,120	ns
Благородный олень Якутии	BM757	21	47,519	0,001	***
Благородный олень Якутии	BM1818	1	1,887	0,170	ns
Благородный олень Якутии	CSSM19	28	25,220	0,616	ns
Благородный олень Якутии	BM4107	10	5,417	0,862	ns
Благородный олень Якутии	CSSM22	Мономорфный			
Благородный олень Якутии	Haut14	45	69,781	0,010	*
Благородный олень Якутии	Rt1	21	33,643	0,040	*
Благородный олень Якутии	OheQ	6	15,750	0,015	*
Благородный олень Якутии	BMS745	6	8,442	0,207	ns
Воронежский олень	MM12	3	0,700	0,873	ns
Воронежский олень	CSSM14	3	25,748	0,000	***
Воронежский олень	BM757	15	49,573	0,000	***
Воронежский олень	BM1818	6	17,113	0,009	**
Воронежский олень	CSSM19	10	1,630	0,998	ns
Воронежский олень	BM4107	15	20,780	0,144	ns
Воронежский олень	CSSM22	6	8,336	0,215	ns
Воронежский олень	Haut14	10	4,344	0,930	ns
Воронежский олень	Rt1	6	2,198	0,901	ns
Воронежский олень	OheQ	1	0,011	0,917	ns
Воронежский олень	BMS745	3	2,940	0,401	ns

Кавказский олень (зоо музей)	MM12	6	8,087	0,232	ns
Кавказский олень (зоо музей)	CSSM14	1	1,556	0,212	ns
Кавказский олень (зоо музей)	BM757	10	18,079	0,054	ns
Кавказский олень (зоо музей)	BM1818	28	50,493	0,006	**
Кавказский олень (зоо музей)	CSSM19	28	26,935	0,522	ns
Кавказский олень (зоо музей)	BM4107	28	30,537	0,338	ns
Кавказский олень (зоо музей)	CSSM22	6	5,227	0,515	ns
Кавказский олень (зоо музей)	Haut14	21	18,632	0,609	ns
Кавказский олень (зоо музей)	Rt1	10	11,653	0,309	ns
Кавказский олень (зоо музей)	OheQ	1	2,176	0,140	ns
Кавказский олень (зоо музей)	BMS745	10	7,653	0,663	ns
Кавказский олень (современенный)	MM12	10	38,892	0,000	***
Кавказский олень (современенный)	CSSM14	6	3,537	0,739	ns
Кавказский олень (современенный)	BM757	28	34,163	0,196	ns
Кавказский олень (современенный)	BM1818	45	60,827	0,058	ns
Кавказский олень (современенный)	CSSM19	21	23,200	0,333	ns
Кавказский олень (современенный)	BM4107	36	46,493	0,113	ns
Кавказский олень (современенный)	CSSM22	10	3,500	0,967	ns
Кавказский олень (современенный)	Haut14	15	20,192	0,165	ns
Кавказский олень (современенный)	Rt1	15	30,733	0,010	**
Кавказский олень (современенный)	OheQ	3	0,159	0,984	ns
Кавказский олень (современенный)	BMS745	10	17,409	0,066	ns

Восточный благородный олень - 12 локусов					
Популяция	Локус	DF	Chi квадрат	Вероятность	Достоверность
Марал Ферма 1	MM12	3	4,338	0,227	ns
Марал Ферма 1	CSSM14	10	10,407	0,406	ns
Марал Ферма 1	BM757	36	68,000	0,001	***
Марал Ферма 1	BM1818	10	57,914	0,000	***
Марал Ферма 1	CSSM19	45	46,669	0,404	ns
Марал Ферма 1	BM4107	21	39,292	0,009	**
Марал Ферма 1	CSSM22	1	0,011	0,917	ns
Марал Ферма 1	CSPS115	3	1,895	0,595	ns
Марал Ферма 1	Haut14	45	40,040	0,682	ns
Марал Ферма 1	Rt1	45	41,920	0,603	ns
Марал Ферма 1	OheQ	3	8,903	0,031	*
Марал Ферма 1	BMS745	28	51,753	0,004	**
Марал Ферма 2	MM12	3	2,101	0,552	ns
Марал Ферма 2	CSSM14	6	11,361	0,078	ns
Марал Ферма 2	BM757	45	43,087	0,553	ns
Марал Ферма 2	BM1818	6	7,180	0,304	ns
Марал Ферма 2	CSSM19	66	71,135	0,311	ns
Марал Ферма 2	BM4107	36	36,367	0,452	ns
Марал Ферма 2	CSSM22	3	0,490	0,921	ns
Марал Ферма 2	CSPS115	3	1,490	0,685	ns
Марал Ферма 2	Haut14	36	22,668	0,959	ns
Марал Ферма 2	Rt1	21	20,262	0,505	ns

Марал Ферма 2	OheQ	3	0,048	0,997	ns
Марал Ферма 2	BMS745	28	33,998	0,201	ns
Марал дикий	MM12	3	2,245	0,523	ns
Марал дикий	CSSM14	Мономорфный			
Марал дикий	BM757	28	29,259	0,400	ns
Марал дикий	BM1818	3	0,110	0,991	ns
Марал дикий	CSSM19	36	27,390	0,848	ns
Марал дикий	BM4107	21	18,896	0,592	ns
Марал дикий	CSSM22	3	4,414	0,220	ns
Марал дикий	CSPS115	3	1,191	0,755	ns
Марал дикий	Haut14	36	36,056	0,466	ns
Марал дикий	Rt1	21	23,186	0,334	ns
Марал дикий	OheQ	3	0,489	0,921	ns
Марал дикий	BMS745	45	43,756	0,525	ns
Изюбрь	MM12	10	7,576	0,670	ns
Изюбрь	CSSM14	6	8,233	0,222	ns
Изюбрь	BM757	78	88,585	0,194	ns
Изюбрь	BM1818	15	39,722	0,000	***
Изюбрь	CSSM19	66	73,770	0,239	ns
Изюбрь	BM4107	36	37,331	0,408	ns
Изюбрь	CSSM22	3	0,263	0,967	ns
Изюбрь	CSPS115	10	9,763	0,461	ns
Изюбрь	Haut14	105	82,245	0,951	ns
Изюбрь	Rt1	55	39,739	0,940	ns
Изюбрь	OheQ	28	29,075	0,409	ns
Изюбрь	BMS745	28	30,429	0,343	ns
Благородный олень Якутии	MM12	3	0,442	0,931	ns
Благородный олень Якутии	CSSM14	3	5,837	0,120	ns
Благородный олень Якутии	BM757	21	47,519	0,001	***
Благородный олень Якутии	BM1818	1	1,887	0,170	ns
Благородный олень Якутии	CSSM19	28	25,220	0,616	ns
Благородный олень Якутии	BM4107	10	5,417	0,862	ns
Благородный олень Якутии	CSSM22	Мономорфный			
Благородный олень Якутии	CSPS115	3	0,221	0,974	ns
Благородный олень Якутии	Haut14	45	69,781	0,010	*
Благородный олень Якутии	Rt1	21	33,643	0,040	*
Благородный олень Якутии	OheQ	6	15,750	0,015	*
Благородный олень Якутии	BMS745	6	8,442	0,207	ns

Европейский благородный олень - 8 локусов					
Популяция	Локус	DF	Chi квадрат	Вероятность	Достоверность
Воронежский олень	MM12	3	0,700	0,873	ns
Воронежский олень	CSSM14	3	25,748	0,000	***
Воронежский олень	BM757	15	49,573	0,000	***
Воронежский олень	BM1818	6	17,113	0,009	**
Воронежский олень	CSSM19	10	1,630	0,998	ns
Воронежский олень	BM4107	15	20,780	0,144	ns

Воронежский олень	CSSM22	6	8,336	0,215	ns
Воронежский олень	CSPS115	6	25,530	0,000	***
Кавказский олень (зооузей)	MM12	6	5,935	0,431	ns
Кавказский олень (зооузей)	CSSM14	1	1,333	0,248	ns
Кавказский олень (зооузей)	BM757	3	2,479	0,479	ns
Кавказский олень (зооузей)	BM1818	36	54,333	0,026	*
Кавказский олень (зооузей)	CSSM19	21	15,480	0,798	ns
Кавказский олень (зооузей)	BM4107	28	29,665	0,379	ns
Кавказский олень (зооузей)	CSSM22	6	1,808	0,937	ns
Кавказский олень (зооузей)	CSPS115	1	8,310	0,004	**
Кавказский олень (современный)	MM12	10	42,667	0,000	***
Кавказский олень (современный)	CSSM14	6	5,438	0,489	ns
Кавказский олень (современный)	BM757	28	54,889	0,002	**
Кавказский олень (современный)	BM1818	45	60,827	0,058	ns
Кавказский олень (современный)	CSSM19	28	36,828	0,123	ns
Кавказский олень (современный)	BM4107	36	49,438	0,067	ns
Кавказский олень (современный)	CSSM22	6	3,031	0,805	ns
Кавказский олень (современный)	CSPS115	3	8,000	0,046	*
Испанский олень	MM12	6	7,097	0,312	ns
Испанский олень	CSSM14	6	38,543	0,000	***
Испанский олень	BM757	15	41,825	0,000	***
Испанский олень	BM1818	10	17,228	0,069	ns
Испанский олень	CSSM19	45	39,181	0,716	ns
Испанский олень	BM4107	36	40,878	0,265	ns
Испанский олень	CSSM22	15	4,926	0,993	ns
Испанский олень	CSPS115	21	53,283	0,000	***
Паннонский олень	MM12	6	6,663	0,353	ns
Паннонский олень	CSSM14	1	9,000	0,003	**
Паннонский олень	BM757	36	35,878	0,474	ns
Паннонский олень	BM1818	15	16,389	0,357	ns
Паннонский олень	CSSM19	6	16,028	0,014	*
Паннонский олень	BM4107	36	35,000	0,516	ns
Паннонский олень	CSSM22	3	1,336	0,721	ns
Паннонский олень	CSPS115	6	10,000	0,125	ns

Примечания: жирным шрифтом отмечены локусы с зафиксированным отклонением от равновесия Харди-Вайнберга. Звездочки обозначают степень достоверности отклонения: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001

Приложение 5. Список частных аллелей восточного и европейского благородных оленей из данного исследования.

Весь благородный олень России - 11 локусов			
Вид	Локус	Аллель	Частота
Восточный благородный олень	MM12	85	0,014
Восточный благородный олень	MM12	87	0,027
Восточный благородный олень	MM12	93	0,032
Восточный благородный олень	CSSM14	134	0,004
Восточный благородный олень	CSSM14	142	0,045
Восточный благородный олень	BM757	170	0,009
Восточный благородный олень	BM757	172	0,004
Восточный благородный олень	BM757	174	0,071
Восточный благородный олень	BM757	176	0,089
Восточный благородный олень	BM757	178	0,196
Восточный благородный олень	BM757	180	0,263
Восточный благородный олень	BM757	182	0,071
Восточный благородный олень	BM757	194	0,031
Восточный благородный олень	BM757	196	0,063
Восточный благородный олень	BM757	202	0,009
Восточный благородный олень	BM757	208	0,045
Восточный благородный олень	CSSM19	138	0,009
Восточный благородный олень	CSSM19	142	0,004
Восточный благородный олень	CSSM19	144	0,174
Восточный благородный олень	CSSM19	148	0,125
Восточный благородный олень	CSSM19	152	0,121
Восточный благородный олень	CSSM19	154	0,125
Восточный благородный олень	CSSM19	156	0,067
Восточный благородный олень	CSSM19	158	0,022
Восточный благородный олень	CSSM19	160	0,098
Восточный благородный олень	CSSM19	162	0,013
Восточный благородный олень	CSSM19	164	0,022
Восточный благородный олень	CSSM19	166	0,027
Восточный благородный олень	CSSM19	168	0,031
Восточный благородный олень	CSSM19	170	0,018
Восточный благородный олень	BM4107	152	0,009
Восточный благородный олень	BM4107	156	0,076
Восточный благородный олень	CSSM22	205	0,004
Восточный благородный олень	CSSM22	215	0,022
Восточный благородный олень	Haut14	100	0,004
Восточный благородный олень	Haut14	112	0,004
Восточный благородный олень	Haut14	116	0,004
Восточный благородный олень	Haut14	118	0,049
Восточный благородный олень	Haut14	120	0,049
Восточный благородный олень	Haut14	134	0,080
Восточный благородный олень	Haut14	136	0,018
Восточный благородный олень	Haut14	138	0,045
Восточный благородный олень	Haut14	140	0,018

Восточный благородный олень	Haut14	142	0,004
Восточный благородный олень	Haut14	148	0,004
Восточный благородный олень	Rt1	229	0,095
Восточный благородный олень	Rt1	231	0,045
Восточный благородный олень	Rt1	233	0,005
Восточный благородный олень	Rt1	235	0,018
Восточный благородный олень	Rt1	249	0,182
Восточный благородный олень	Rt1	252	0,023
Восточный благородный олень	Rt1	254	0,055
Восточный благородный олень	Rt1	256	0,014
Восточный благородный олень	Rt1	259	0,009
Восточный благородный олень	OheQ	278	0,014
Восточный благородный олень	OheQ	286	0,018
Восточный благородный олень	OheQ	302	0,014
Восточный благородный олень	OheQ	306	0,014
Восточный благородный олень	OheQ	310	0,005
Восточный благородный олень	OheQ	314	0,018
Восточный благородный олень	BMS745	137	0,189
Восточный благородный олень	BMS745	139	0,225
Восточный благородный олень	BMS745	141	0,131
Восточный благородный олень	BMS745	143	0,140
Восточный благородный олень	BMS745	151	0,063
Восточный благородный олень	BMS745	153	0,009
Европейский благородный олень	MM12	95	0,036
Европейский благородный олень	MM12	97	0,063
Европейский благородный олень	MM12	101	0,045
Европейский благородный олень	CSSM14	137	0,018
Европейский благородный олень	CSSM14	146	0,009
Европейский благородный олень	BM757	154	0,018
Европейский благородный олень	BM757	158	0,009
Европейский благородный олень	BM757	162	0,009
Европейский благородный олень	BM757	166	0,009
Европейский благородный олень	BM757	167	0,500
Европейский благородный олень	BM757	169	0,009
Европейский благородный олень	BM1818	244	0,036
Европейский благородный олень	BM1818	250	0,045
Европейский благородный олень	BM1818	252	0,018
Европейский благородный олень	CSSM19	153	0,205
Европейский благородный олень	CSSM19	155	0,027
Европейский благородный олень	CSSM19	157	0,045
Европейский благородный олень	CSSM19	159	0,098
Европейский благородный олень	CSSM19	163	0,063
Европейский благородный олень	CSSM19	165	0,152
Европейский благородный олень	BM4107	142	0,009
Европейский благородный олень	BM4107	144	0,161
Европейский благородный олень	BM4107	146	0,071
Европейский благородный олень	BM4107	171	0,009
Европейский благородный олень	CSSM22	207	0,018

Европейский благородный олень	CSSM22	209	0,009
Европейский благородный олень	CSSM22	218	0,116
Европейский благородный олень	CSSM22	219	0,009
Европейский благородный олень	Haut14	104	0,009
Европейский благородный олень	Haut14	110	0,136
Европейский благородный олень	Rt1	251	0,019
Европейский благородный олень	Rt1	257	0,009
Европейский благородный олень	Rt1	261	0,019
Европейский благородный олень	BMS745	119	0,018
Европейский благородный олень	BMS745	129	0,250

Весь благородный олень России - 11 локусов			
Популяция/Подвид	Локус	Аллель	Частота
Марал	CSSM14	134	0,008
Марал	BM757	208	0,085
Марал	CSSM19	170	0,034
Марал	CSSM22	205	0,008
Марал	Haut14	148	0,008
Марал	Rt1	252	0,043
Марал	Rt1	254	0,103
Марал	Rt1	256	0,026
Марал	BMS745	153	0,017
Изюбрь	BM757	172	0,013
Изюбрь	CSSM19	138	0,025
Изюбрь	BM4107	152	0,025
Изюбрь	Haut14	100	0,013
Изюбрь	Haut14	112	0,013
Изюбрь	Haut14	142	0,013
Изюбрь	Rt1	233	0,013
Изюбрь	Rt1	235	0,050
Изюбрь	OheQ	286	0,050
Изюбрь	OheQ	310	0,013
Изюбрь	OheQ	314	0,050
Благородный олень Якутии	CSSM19	142	0,038
Благородный олень Якутии	Haut14	116	0,038
Благородный олень Якутии	OheQ	302	0,125
Благородный олень Якутии	OheQ	306	0,125
Воронежский олень	CSSM14	137	0,042
Воронежский олень	BM757	158	0,021
Воронежский олень	BM757	166	0,021
Воронежский олень	CSSM19	165	0,354
Воронежский олень	BM4107	171	0,021
Кавказский олень	MM12	95	0,063
Кавказский олень	MM12	101	0,078
Кавказский олень	CSSM14	146	0,016
Кавказский олень	BM757	154	0,031
Кавказский олень	BM757	162	0,016

Кавказский олень	BM757	169	0,016
Кавказский олень	BM1818	244	0,063
Кавказский олень	BM1818	250	0,078
Кавказский олень	BM1818	252	0,031
Кавказский олень	CSSM19	155	0,047
Кавказский олень	CSSM19	163	0,109
Кавказский олень	BM4107	142	0,016
Кавказский олень	CSSM22	209	0,016
Кавказский олень	CSSM22	219	0,016
Кавказский олень	Haut14	104	0,016
Кавказский олень	Haut14	110	0,242
Кавказский олень	Rt1	251	0,033
Кавказский олень	Rt1	257	0,017
Кавказский олень	Rt1	261	0,033
Кавказский олень	BMS745	119	0,031

Восточный благородный олень - 12 локусов			
Популяция/Подвид	Локус	Аллель	Частота
Марал	CSSM14	134	0,008
Марал	BM757	200	0,008
Марал	BM757	208	0,085
Марал	BM1818	242	0,076
Марал	BM1818	256	0,008
Марал	CSSM19	136	0,042
Марал	CSSM19	170	0,034
Марал	CSSM22	205	0,008
Марал	Haut14	148	0,008
Марал	Rt1	239	0,026
Марал	Rt1	252	0,043
Марал	Rt1	254	0,103
Марал	Rt1	256	0,026
Марал	Rt1	265	0,009
Марал	BMS745	127	0,017
Марал	BMS745	135	0,026
Марал	BMS745	153	0,017
Изюбрь	BM757	172	0,013
Изюбрь	BM757	190	0,050
Изюбрь	BM1818	238	0,013
Изюбрь	BM1818	254	0,013
Изюбрь	BM1818	258	0,013
Изюбрь	CSSM19	138	0,025
Изюбрь	BM4107	152	0,025
Изюбрь	CSPS115	232	0,050
Изюбрь	CSPS115	246	0,013
Изюбрь	Haut14	100	0,013
Изюбрь	Haut14	112	0,013
Изюбрь	Haut14	142	0,013
Изюбрь	Rt1	233	0,013
Изюбрь	Rt1	235	0,050
Изюбрь	Rt1	237	0,038
Изюбрь	OheQ	286	0,050
Изюбрь	OheQ	310	0,013
Изюбрь	OheQ	314	0,050
Благородный олень Якутии	CSSM19	142	0,038
Благородный олень Якутии	CSPS115	234	0,038
Благородный олень Якутии	Haut14	116	0,038
Благородный олень Якутии	OheQ	302	0,125
Благородный олень Якутии	OheQ	306	0,125

Европейский благородный олень - 8 локусов			
Популяция/Подвид	Локус	Аллель	Частота
Воронежский олень	BM757	158	0,021
Воронежский олень	CSSM19	165	0,354
Воронежский олень	BM4107	171	0,021
Воронежский олень	CSPS115	245	0,563
Кавказский олень (зоомузей)	BM1818	258	0,083
Кавказский олень (современный)	MM12	95	0,105
Кавказский олень (современный)	CSSM14	146	0,026
Кавказский олень (современный)	BM757	154	0,026
Кавказский олень (современный)	BM757	162	0,026
Кавказский олень (современный)	BM757	186	0,105
Кавказский олень (современный)	BM1818	242	0,056
Кавказский олень (современный)	BM1818	254	0,111
Кавказский олень (современный)	BM4107	142	0,026
Кавказский олень (современный)	BM4107	172	0,132
Кавказский олень (современный)	CSSM22	219	0,028
Испанский олень	MM12	103	0,042
Испанский олень	BM757	165	0,104
Испанский олень	BM757	175	0,104
Испанский олень	CSSM19	160	0,125
Испанский олень	CSSM19	161	0,104
Испанский олень	BM4107	154	0,043
Испанский олень	BM4107	156	0,065
Испанский олень	BM4107	161	0,022
Испанский олень	CSSM22	203	0,022
Испанский олень	CSSM22	205	0,022
Испанский олень	CSPS115	251	0,021
Испанский олень	CSPS115	253	0,021
Паннонский олень	CSSM14	139	0,444
Паннонский олень	BM757	169	0,056
Паннонский олень	BM757	202	0,056
Паннонский олень	BM757	206	0,056
Паннонский олень	BM1818	234	0,125
Паннонский олень	CSSM19	137	0,500
Паннонский олень	BM4107	173	0,111
Паннонский олень	BM4107	175	0,056
Паннонский олень	BM4107	177	0,111
Паннонский олень	BM4107	179	0,056

Приложение 6. Разница в аминокислотном составе последовательностей гена *cut b* выборок восточного и европейского благородных оленей.

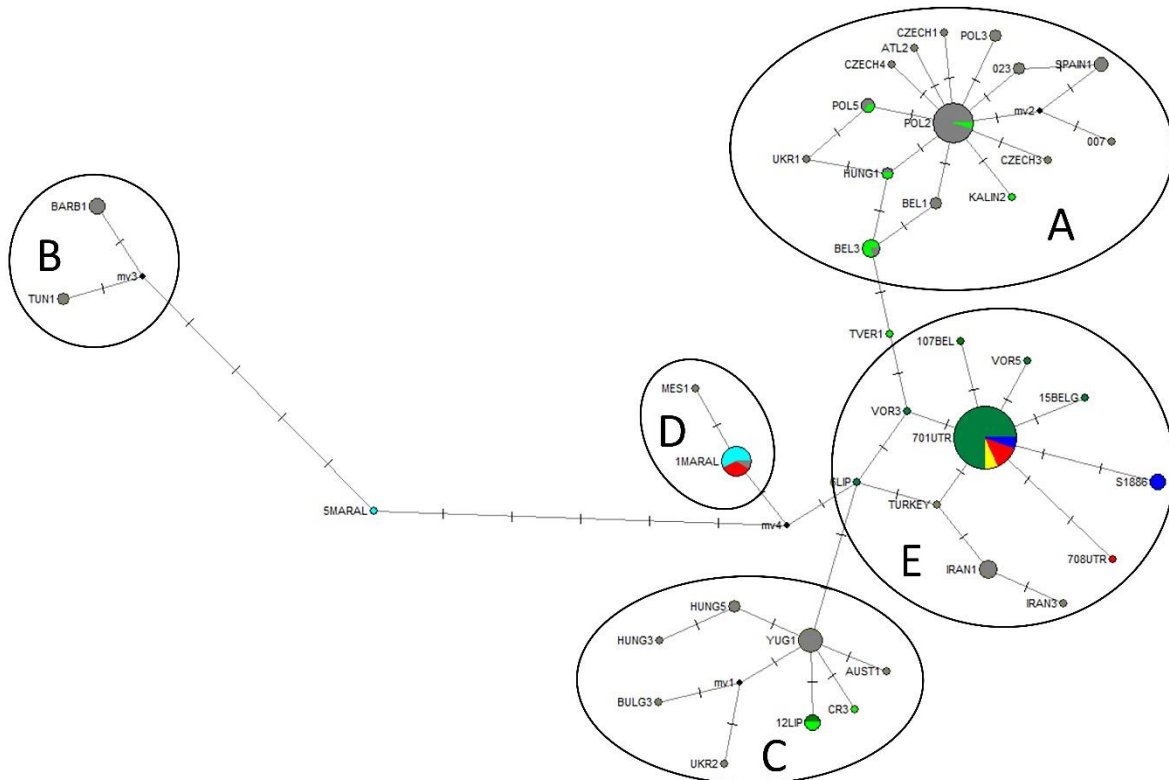
Восточный благородный олень							
Гаплотип	Подвид/происхождение	6	110	158	190	295	356
25F	марал	K	L	T	A	I	I
33F	марал
21F	марал
26SIB	марал
11F	марал	.	M	.	.	V	V
39F	марал	.	M	.	.	V	V
208K	марал	V	.
206K	марал	Q	.	.	.	V	.
717K	марал
49F	марал
718K	марал	Q
24SIB	марал	.	M	.	.	V	V
5SIB	марал
8SIB	марал
4SIB	марал	.	M	.	.	V	V
2SIB	марал	.	M	.	.	V	V
3SIB	марал
11SIB	марал
22SIB	марал
23SIB	марал
17SIB	марал
9SIB	марал
13SIB	марал
181XAN	изюбрь	.	M	.	.	V	V
166XAN	изюбрь	.	M	.	.	V	V
184XAN	изюбрь	N	.	.	.	V	V
229XAN	изюбрь	.	M	M	.	V	V
185XAN	изюбрь	.	M	.	.	V	V
3XAN	изюбрь	.	M	.	.	V	V
4XAN	изюбрь	.	M	.	.	V	V
1XAN	изюбрь	V	V
2XAN	изюбрь	.	M	.	.	V	V
103XAN	изюбрь	.	M	.	.	V	V
153XAN	изюбрь	.	M	M	.	V	V
160XAN	изюбрь	V	V
106XAN	изюбрь	V	V
118XAN	изюбрь	.	T	.	.	V	V
79YAK	благородный олень Якутии	.	.	.	T	V	.
1051K	благородный олень Якутии
209K	благородный олень Якутии	.	.	.	T	V	.
75YAK	благородный олень Якутии

Европейский благородный олень												
Гаплотип	Гаплогруппа	16	23	39	118	209	217	226	295	300	356	357
1maral	D	N	A	I	I	T	K	I	I	I	I	L
5maral	?	.	.	.	V	.	.	.	V	.	V	.
MES1	D
MES2	D
S1886	E	D	.	.	V	.	.	V	V	.	.	.
S222	E	D	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
S223	E	D	.	.	V	M	.	.	V	.	.	.
S226	E	.	.	.	V	.	.	V	V	.	.	.
S229	E	.	.	.	V	M	.	.	V	.	.	.
3oset	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
1az	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
2belg	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
15belg	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
6lip	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
12lip	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
26vor	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Krasn1	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Krasn2	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Vor2	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Vor3	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
belg1	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Vor5	E	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
IRAN1	E?	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
IRAN3	E?	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
IRAN2	E?	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Turkey	E?	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
IRAN4	E?	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
POL2	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Czech1	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Atl2	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
POL3	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Bel1	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
POL5	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Czech3	A	.	.	V	V	V	V	.
Czech4	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Kalin1	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Hung1	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Czech5	A	.	.	V	V	V	V	.
Kalin2	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Bel2	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Bel3	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Spain1	A	.	T	V	V	.	.	.	V	V	V	.
POL1	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
007	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
023	A	.	T	V	V	.	.	.	V	V	V	.
061	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.

317	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
417	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Cr1	A	.	.	V	V	V	V	.
Tver1	A	.	.	.	V	.	.	.	V	V	V	.
Cr2	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Ukr1	A	.	.	V	V	.	.	.	V	V	V	.
Cr3	A	.	.	.	V	V	V	.
Br1	A/E	.	.	V	V	.	.	.	V	V	.	.
Br2	A/E	.	.	V	V	.	.	.	V	V	.	.
Br3	A/E	.	.	V	V	.	.	.	V	V	.	.
Br4	A/E	.	.	V	V	.	.	.	V	V	.	.
BARB1	B	.	.	V	V	.	.	.	V	.	V	.
TUN1	B	.	.	V	V	.	.	.	V	.	V	.
CORS1	B	.	.	V	V	.	.	.	V	.	V	.
BARB2	B	.	.	V	V	.	.	.	V	.	V	.
BULG1	B	.	.	V	V	.	E	.	V	.	V	.
BULG2	B	.	.	V	V	.	E	.	V	.	V	.
POL6	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Hung2	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	V	S
Hung3	C	.	.	V	V	.	.	.	V	.	V	S
Tver2	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Hung5	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Ukr2	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Czech6	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Tver3	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
Aust1	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
BULG3	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.
YUG1	C	.	.	.	V	.	.	.	V	.	.	.

Приложение 7. *Da* генетические дистанции между выборками восточного благородного оленя на основании анализа полиморфизма 12 микросателлитных локусов яДНК.

	Марал Ферма 2	Марал дикий	Изюбрь	Благородный олень Якутии
Марал Ферма 1	0,128	0,19	0,218	0,256
Марал Ферма 2		0,143	0,139	0,212
Марал дикий			0,176	0,267
Изюбрь				0,217



Приложение 8. Медианная сеть гаплотипов европейского благородного оленя на основании 169 последовательности короткого фрагмента гена цитохрома *b* (417 п. н.). Темно-зеленым отмечены гаплотипы воронежского оленя, синим – гаплотипы из Кавказского заповедника первой половины XX в., голубым – современные гаплотипы из Кавказского заповедника, красным – другие гаплотипы с Северного Кавказа и Предкавказья, желтым – гаплотипы из Закавказья, светло-зеленым – гаплотипы европейского оленя из других регионов России, серым – гаплотипы европейского благородного оленя из других локалитетов (Европа, Турция, Иран, Северная Африка). Черточки обозначают мутации, размер кружков пропорционален частоте гаплотипов, длина ветвей пропорциональна генетическим дистанциям.

Приложение 9. Список *cyt b* гаплотипов р. *Cervus* из данного исследования и из Генбанка.

Гаплотип по цитохрому <i>b</i>	Номер образца/последовательности	Вид	Подвид/ Происхождение	Гаплогруппа
Н4	MN883847	Пятнистый олень	-	
	JF893490	Пятнистый олень	<i>Cervus hortulorum</i> , наше Приморье+Чехия	
	25a	Пятнистый олень	Парковый <i>C.n. hortulorum</i>	
	26a	Пятнистый олень		
	27a	Пятнистый олень		
	28a	Пятнистый олень		
	29a	Пятнистый олень		
	1a	Пятнистый олень		
	14a	Пятнистый олень		
	13a	Пятнистый олень		
	12a	Пятнистый олень		
	8a	Пятнистый олень		
	7a	Пятнистый олень		
	6a	Пятнистый олень		
	4a	Пятнистый олень		
2a	Пятнистый олень			
Н6	34a	Пятнистый олень	Аборигенный <i>C.n. hortulorum</i>	
Н7	3a	Пятнистый олень	Парковый <i>C.n. hortulorum</i>	
Н8	MN746800	Пятнистый олень	Южный Китай, <i>Cervus nippon kopschi</i>	
	MN883846	Пятнистый олень	-	
Н9	MN883849	Пятнистый олень	-	
Н10	MN883850	Пятнистый олень	-	
Н78	AY035876	Пятнистый олень	Сычуань (Китай)	
Н79	OK075077	Пятнистый олень	Китай	
	MN883848	Пятнистый олень	Китай	
	EF139156	Пятнистый олень	Южная Корея ? (подвид неизвестен)	
Н80	MN883844	Пятнистый олень	Китай	
Н81	GU367599	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
Н5	MN883845	Пятнистый олень	Китай	

	JF893492	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i> , гаплотип, обнаруженный в Приморье	
	30a	Пятнистый олень	Аборигенный <i>C.n. hortulorum</i>	
	31a	Пятнистый олень		
	32a	Пятнистый олень		
	33a	Пятнистый олень		
	10a	Пятнистый олень		
	11a	Пятнистый олень		
	9a	Пятнистый олень		
	5a	Пятнистый олень		
H82	AB021094	Пятнистый олень		<i>Cervus nippon centralis</i> , японский подвид
H83	JF893486	Пятнистый олень	Япония, подвид не известен	
	D32192	Пятнистый олень	-	
H84	JF893470	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon</i> , Чешская популяция, близок к японским подвидам	
H85	KF781108	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis songaricus</i>	
H86	JF893493	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis xanthopygus</i>	
H87	JF893472	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon</i> , Чехия (неволя), близок к Японии	
H88	AY070223	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis kansuensis</i> , Китайский подвид, группа <i>wallichi</i>	
H89	AB021093	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i> , Япония	
H90	AB021091	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon keramae</i> , Япония	
H91	KM410148	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis xanthopygus</i>	
H92	MN883854	Пятнистый олень	-	
	AB021090	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon pulchellus</i> , Япония	
H93	JF893469	Пятнистый олень	Чехия, близок к японским подвидам	
H94	AY044861	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis wallichi</i> , Китай	
H95	AY044856	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis songaricus</i>	

H96	AB021098	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis kansuensis</i>	
H97	AY244490	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis xanthopygus</i>	
H98	KF781113	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis songaricus</i>	
H99	KF781110	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis songaricus</i>	
H100	MT747180	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis sibiricus</i>	
H101	JF893494	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis xanthopygus</i>	
H102	JF893487	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i> , Япония	
H103	AY035875	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis macneilli</i>	
H104	AY035871	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis songaricus</i>	
H105	AF423199	Восточный благородный олень	Монголия (<i>Cervus canadensis sibiricus</i>)	
H106	AF423198	Восточный благородный олень	Канада (<i>Cervus canadensis canadensis</i>)	
H107	AB021097	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis xanthopygus</i>	
H108	AY044862	Восточный благородный олень	Монголия (<i>Cervus canadensis sibiricus</i>)	
H109	KM410149	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis sibiricus</i>	
H110	KF781117	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis songaricus</i> , Китай	
H111	KF781112	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis songaricus</i> , Китай	
H112	KF781109	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis songaricus</i> , Китай	
H113	MN883859	Пятнистый олень	-	
H114	MN883855	Пятнистый олень	-	
H115	AF423197	Восточный благородный олень	<i>Cervus canadensis xanthopygus</i>	
H77	JF893491	Пятнистый олень	Чехия, неволя	
H2	MN746793	Европейский благородный олень	Австралия	А
	KX496937	Европейский благородный олень	Польша	
	KM410141	Европейский благородный олень	Чехия (Запад)	

	AB021099	Европейский благородный олень	Шотландия		
	AY070226	Европейский благородный олень	Норвегия		
	AY070221	Европейский благородный олень	Норвегия		
	22a	Европейский благородный олень	"Артемиды"		
	20a	Европейский благородный олень			
	19a	Европейский благородный олень			
	17a	Европейский благородный олень			
	16a	Европейский благородный олень			
	15a	Европейский благородный олень			
НЗ	21a	Европейский благородный олень		"Артемиды"	А
	18a	Европейский благородный олень			А
Н11	KX496941	Европейский благородный олень	Польша	А	
	AY044858	Европейский благородный олень	Германия	А	
Н12	KX496939	Европейский благородный олень	Польша	А	
	KC562167	Европейский благородный олень	Беларусь	А	
Н13	KX496938	Европейский благородный олень	Польша	А	
	KM410139	Европейский благородный олень	Чехия (Запад), Словакия	А	
Н14	KM410147	Европейский благородный олень	Чехия (Запад), Италия	А	
Н15	KM410145	Европейский благородный олень	Чехия (Запад)	А	
	Czech4	Европейский благородный олень			
Н16	KC562184	Европейский благородный олень	Калининградская область, среднеевропейский (Роминтерский) олень	А	
Н17	KC181318	Европейский благородный олень	Центральная Венгрия	А	

H18	AY044860	Европейский благородный олень	Польша	A
H19	AY070221	Европейский благородный олень	Норвегия	A
H20	AY244491	Европейский благородный олень	Франция	A
H21	KX496940	Европейский благородный олень	Польша	A
	KM410143	Европейский благородный олень	Чехия (Запад)	A
H22	KC562181	Европейский благородный олень	Калининградская область, средневропейский (Роминтерский) олень	A
H23	KC562176	Европейский благородный олень	Беларусь (среднеевропейский), Беловежская пуца	A
H24	KC562175	Европейский благородный олень	Беларусь (среднеевропейский), Беловежская пуца	A
H25	EF139146	Европейский благородный олень	Южная Корея ? (подвид неизвестен)	A
H26	EF139145	Европейский благородный олень	Южная Корея ? (подвид неизвестен)	A
H27	AF489281	Европейский благородный олень	Испания	A
H28	AY044859	Европейский благородный олень	Испания	A
H29	KM410142	Европейский благородный олень	Чехия (Запад)	A
H30	KC562179	Европейский благородный олень	Крым	A
H31	KC562174	Европейский благородный олень	Беларусь (среднеевропейский), Беловежская пуца	A
H32	JX966181	Европейский благородный олень	Тверская область, микс между воронежским и беловежским	A
H33	AY148966	Европейский благородный олень	Крым	A
H34	KX496936	Европейский благородный олень	Польша	A
H35	KC562172	Европейский благородный олень	Украина, микс воронежского и беловежского	A
H36	KC181335	Европейский благородный олень	Северная Венгрия	A

Н37	KC562173	Европейский благородный олень	Крым	А
Н38	JX966169	Европейский благородный олень	Брянская область	А/С
Н39	JX966168	Европейский благородный олень	Брянская область	А/С
Н40	KC181320	Европейский благородный олень	Центральная Венгрия	А
Н41	JX966165	Европейский благородный олень	Брянская область	А/С
Н42	JX966167	Европейский благородный олень	Брянская область	А/С
Н43	KC181312	Европейский благородный олень	Центральная Венгрия	С
Н44	KX496944	Европейский благородный олень	Польша	С
Н45	JX966163	Европейский благородный олень	Воронежский олень	Е
Н46	JX966144	Европейский благородный олень	Воронежский олень	Е
Н47	JX966138	Европейский благородный олень	Воронежский олень	Е
Н48	KC562170	Европейский благородный олень	Белгородская область, смесь воронежского, асканийского, крымского	Е
Н49	JX966164	Европейский благородный олень	Воронежский олень	Е
Н50	JX966162	Европейский благородный олень	Воронежский олень	Е
Н51	JX966136	Европейский благородный олень	Краснодарский край	Е
	KC562169	Европейский благородный олень	Адыгея	
	JX966176	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	1lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	2lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	3lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	4lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
5lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень		

	7lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	8lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	9lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	10lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	11lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	13lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	14lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	15lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	17lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	18lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	19lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	20lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	37vor	Европейский благородный олень	Воронежский олень	
	KC562177	Европейский благородный олень	Дагестан	
H52	KX496942	Европейский благородный олень	Польша	С
	AY070225	Европейский благородный олень	Югославия, Румыния	С
H53	KC181337	Европейский благородный олень	Южная Венгрия	С
H54	KC181334	Европейский благородный олень	Северо-Восточная Венгрия	С
H55	JX966137	Европейский благородный олень	Воронежский олень	Е
H56	JX966172	Европейский благородный олень	Воронежский олень	Е
H57	JX966140	Европейский благородный олень	Воронежский олень	Е
H58	JX966135	Европейский благородный олень	Краснодарский край, "Кубань-Охота"	Е

H59	KX868590	Европейский благородный олень	Иран	-
H60	AF489280	Европейский благородный олень	Иран	-
	KX868588	Европейский благородный олень	Иран	-
H61	KX496945	Европейский благородный олень	Польша	С
	KC181347	Европейский благородный олень	Юго-Западная Венгрия	
	KC181347	Европейский благородный олень	Чехия	
H1	JX966183	Европейский благородный олень	Воронежский олень	С
	12lip			
	16lip			
	24a			
	23a			
H62	JX966182	Европейский благородный олень	Тверская область, микс между воронежским и беловежским	С/Е
H63	KX496943	Европейский благородный олень	Польша	С
	AF489279	Европейский благородный олень	Венгрия	С
	AY118197	Европейский благородный олень	Турция (среднеевропейский олень)	С
	JF893495	Европейский благородный олень	Чехия, Венгрия, Италия, Словакия	С
H64	KM410140	Европейский благородный олень	Западная Венгрия	С
	KM410139	Европейский благородный олень	Чехия (Восточная)	
H65	KC181316	Европейский благородный олень	Центральная Венгрия	С
H66	KC181314	Европейский благородный олень	Центральная Венгрия	С
H67	KC181343	Европейский благородный олень	Юго-Западная Венгрия	С
H68	KC181322	Европейский благородный олень	Юго-Западная Венгрия	С
H69	KC562178	Европейский благородный олень	Украина (Карпаты)	С
H70	KM410144	Европейский благородный олень	Чехия (Восток)	С

H71	KC181341	Европейский благородный олень	Юго-Западная Венгрия	C
H72	KC181331	Европейский благородный олень	Северо-Восточная Венгрия	C
H73	JX966180	Европейский благородный олень	Тверская область, микс между воронежским и беловежским	C/E
H74	AY044857	Европейский благородный олень	Австрия	C
H75	AF423195	Европейский благородный олень	Болгария	C
H76	AF423196	Европейский благородный олень	Германия	C
H116	AY118198	Европейский благородный олень	Северная Африка	B
H117	AY244489	Европейский благородный олень	Корсика	B
H118	AY070222	Европейский благородный олень	Тунис	B
H119	KC562186	Европейский благородный олень	Болгария	B
	KC562187	Европейский благородный олень	Болгария	B
H120	SH380	Европейский благородный олень	Южная Венгрия	C/B
H121	KX868589	Европейский благородный олень	Иран	-
H122	Iran	Европейский благородный олень	Венгрия (паннонский олень)	C
H123	JX966164	Европейский благородный олень	Краснодарский край, воронежский олень	E
	JX966163	Европейский благородный олень	Краснодарский край, воронежский олень	E
H124	JX966142	Европейский благородный олень	Воронежский олень	E
H125	KX868591	Европейский благородный олень	Иран	-
H126	blp	Европейский благородный олень	Воронежский олень	E

Приложение 10. Список гаплотипов D-петли европейского благородного и пятнистого оленей из данного исследования и из Генбанка.

Гаплотип по D-петле	Номер образца/ последовательности	Вид	Подвид/Происхождение	Гаплогруппа
1NIPP	1a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	7a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	6a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	GU371867	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon dybowskii</i> = <i>hortulorum</i>	
14NIPP	14a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	13a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	12a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	8a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	2a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	JF893529	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
11NIPP	11a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	9a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	5a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	34a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	33a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	32a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	31a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	30a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	KX689229	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	HQ191428	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	GU457433	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	GU367595	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	GQ304776	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
10NIPP	10a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
4NIPP	4a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	JF893530	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i> , парковый гаплотип из Чехии	
25NIPP	25a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	27a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
	29a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
26NIPP	26a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
28NIPP	28a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
3NIPP	3a	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
HORT6	JF893534	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i> , Лазовский заповедник в Приморье	
HORT7	GU371861	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
HORT8	JF893537	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i> , Лазовский заповедник в Приморье	
TAI1	AF291879	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon taiouanus</i>	
MAN1	JQ624415	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon mantchuricus</i>	
MAN2	JQ624420	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon mantchuricus</i>	
MAN3	JQ624416	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon mantchuricus</i>	
HORT9	KR868807	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	

HORT10	JF893538	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
TAI2	AB279722	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon taiouanus</i>	
TAI3	GU377255	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon taiouanus</i>	
TAI4	GU377254	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon taiouanus</i>	
	EF058308	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon taiouanus</i>	
SIC1	GU371865	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon sichuanicus</i>	
TAI6	DQ985076	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon taiouanus</i>	
SIC2	JN389443	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon sichuanicus</i>	
SIC3	GU367596	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon sichuanicus</i>	
SIC4	GU371866	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon sichuanicus</i>	
KOP1	JN389444	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon kopschi</i>	
PSE1	AF291881	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon pseudaxis</i>	
KOP2	HQ832482	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon kopschi</i>	
	JF893531	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i>	
J129D	JF893535	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i> , Лазовский заповедник в Приморье	
NIP1	AB186351	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
NIP2	AB186349	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
KER1	AB871966	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon keramae</i>	
KOC2	AB757715	Пятнистый олень	Япония	
HORT11	AF291880	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon dybowskii</i>	
NIP3	AB186352	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
KER2	AB871972	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon keramae</i>	
KGO2	AB757717	Пятнистый олень	Япония	
J77D	JF893533	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon hortulorum</i> , парковый гаплотип из Чехии	
J812N	JF893519	Пятнистый олень	Япония	
J430N	JF893506	Пятнистый олень	Япония	
	AB279713	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon centralis</i>	
KY4H	AB871974	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon keramae</i>	
KY4A	AB871968	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon keramae</i>	
TKS1	AB757716	Пятнистый олень	Япония, Токусима	
NIP4	JF893526	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
	AB279717	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
J173N	JF893500	Пятнистый олень	Гаплотип из Чехии, близкий японским	
J1N	JF893497	Пятнистый олень	Гаплотип из Чехии, близкий Японским	
NIP6	AB279711	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
NIP7	AB186350	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
CEN2	AB279716	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon centralis</i>	
NIP8	AB279715	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
NIP9	AB279712	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
NIP10	AB2797105	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
NIP11	AB279714	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
NIP12	AB279706	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
NIP13	AB279707	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon nippon</i>	
MAG1	AB279718	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon mageshimae</i>	
MAG2	AB279719	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon mageshimae</i>	
YAK1	AB218689	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon yakushimae</i>	
YAK2	AB279721	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon yakushimae</i>	
YAK3	AB279720	Пятнистый олень	<i>Cervus nippon yakushimae</i>	
15ELAP	15a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	A
24ELAP	24a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	C

	23a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	С
	16lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень (Липецкая область)	С
	12lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень (Липецкая область)	С
22ELAP	22a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	А
21ELAP	21a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	А
20ELAP	20a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	А
19ELAP	19a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	А
18ELAP	18a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	А
17ELAP	17a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	А
16ELAP	16a	Европейский благородный олень	"Артемиды"	А
	3Hung KX432174	Европейский благородный олень	Венгрия	А
2BELG	2belg	Европейский благородный олень	Воронежский олень (Белгородская область)	Е
	15belg	Европейский благородный олень		Е
	14belg	Европейский благородный олень		Е
	13belg	Европейский благородный олень		Е
	15lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень (Липецкая область)	Е
	9lip	Европейский благородный олень		Е
	7lip	Европейский благородный олень		Е
18BELG	18belg	Европейский благородный олень	Воронежский олень (Белгородская область)	Е
	11belg	Европейский благородный олень		Е
	17belg	Европейский благородный олень		Е
	7belg	Европейский благородный олень		Е
	11lip	Европейский благородный олень	Воронежский олень (Липецкая область)	Е
	10lip	Европейский благородный олень		Е
	8lip	Европейский благородный олень		Е
6LIP	6lip	Европейский благородный олень		А
4LIP	4lip	Европейский благородный олень		Е
CORS1	Cors1 AF291885.1 Cervus elaphus corsicanus	Европейский благородный олень	Корсика	В
BARB1	Barb1 AF296808.1 Cervus elaphus barbarus	Европейский благородный олень	Северная Африка	В

BARB2	Barb2 AF296807.1 Cervus elaphus barbarus	Европейский благородный олень	Северная Африка	В
NITAL	NItal AF2918871 Cervus elaphus hippelaphus	Европейский благородный олень	Северная Италия, Олень Мезолы	D
	Mesola KP859320	Европейский благородный олень	Северная Италия, Олень Мезолы	D
RUM2	Rum2 DQ386107.1	Европейский благородный олень	Шотландия, остров Рам	А
ATL1	atl1 AF291888.1 Cervus elaphus atlanticus	Европейский благородный олень	Норвегия	А
RUM5	Rum5 DQ386110.1	Европейский благородный олень	Шотландия, остров Рам	А
IRAN2	Iran2 KX868593.1 Cervus elaphus maral	Европейский благородный олень	Иран	-
IRAN1	Iran1 KX868592.1 Cervus elaphus maral	Европейский благородный олень	Иран	-
SPAIN1	Spain1 AF291889.1 Cervus elaphus hispanicus	Европейский благородный олень	Испания	А
SITAL	SItal AF291886.1 Cervus elaphus hippelaphus	Европейский благородный олень	Южная Италия	С
1HUNG	1Hung KX432148	Европейский благородный олень	Венгрия	А
2HUNG	2Hung KX432151	Европейский благородный олень	Венгрия	С
1AUSTRIA	1Austria KP859321	Европейский благородный олень	Австрия	С
CZECH6	czech6 JQ004399	Европейский благородный олень	Чехия	А
2AUSTRIA	2Austria KP859322	Европейский благородный олень	Австрия	С
ITAL2	ital2 KM410135	Европейский благородный олень	Италия	А
ITAL3	ital3 KM410136	Европейский благородный олень	Италия	А
CZECH1	czech1 KM410134	Европейский благородный олень	Чехия	А
SLOVAK	slovak KM410133	Европейский благородный олень	Словакия	С
2SLOV	2slov KM410103	Европейский благородный олень	Словакия	С
CZECH2	czech2 KM410120	Европейский благородный олень	Чехия	А
CZECH3	czech3 KM410101	Европейский благородный олень	Чехия	А
GERM	germ EU436810	Европейский благородный олень	Чехия, Венгрия, Германия	А
2GERM	2germ EU436807	Европейский благородный олень	Венгрия, Германия	С
4HUNG	4hung EU436777	Европейский благородный олень	Венгрия	С
5HUNG	5hung EU436774	Европейский благородный олень	Венгрия, Чехия	С
CZECH4	czech4 KM410104	Европейский благородный олень	Чехия	С
CZECH5	czech5 KM410113	Европейский благородный олень	Чехия	С

3GERM	3germ JQ004400	Европейский благородный олень	Чехия, Германия	С
-------	----------------	----------------------------------	-----------------	---

Приложение 11. Список частных аллелей для выборок пятнистого и европейского благородного оленей.

Вид	Локус	Аллель	Частота	Вид	Локус	Аллель	Частота
Пятнистый олень	MM12	93	0,375	Пятнистый олень	BMS745	139	0,042
Пятнистый олень	CSSM14	134	0,229	Пятнистый олень	BMS745	141	0,021
Пятнистый олень	CSSM14	144	0,021	Пятнистый олень	BMS745	143	0,083
Пятнистый олень	CSSM14	146	0,021	Пятнистый олень	BMS745	145	0,021
Пятнистый олень	BM757	172	0,042	Благородный олень	CSSM14	130	0,042
Пятнистый олень	BM757	174	0,167	Благородный олень	CSSM14	132	0,042
Пятнистый олень	BM757	175	0,021	Благородный олень	CSSM14	142	0,042
Пятнистый олень	BM757	176	0,125	Благородный олень	BM757	156	0,042
Пятнистый олень	BM757	178	0,021	Благородный олень	BM757	158	0,083
Пятнистый олень	BM757	179	0,021	Благородный олень	BM757	165	0,208
Пятнистый олень	BM757	182	0,125	Благородный олень	BM757	167	0,250
Пятнистый олень	BM757	184	0,250	Благородный олень	BM757	168	0,083
Пятнистый олень	BM757	186	0,063	Благородный олень	BM757	170	0,125
Пятнистый олень	BM757	196	0,042	Благородный олень	BM757	190	0,083
Пятнистый олень	BM757	198	0,042	Благородный олень	BM1818	232	0,042
Пятнистый олень	BM1818	254	0,188	Благородный олень	BM1818	238	0,083
Пятнистый олень	BM1818	256	0,271	Благородный олень	BM1818	240	0,417
Пятнистый олень	CSSM19	137	0,021	Благородный олень	BM1818	242	0,042
Пятнистый олень	CSSM19	139	0,042	Благородный олень	BM1818	248	0,208
Пятнистый олень	CSSM19	161	0,104	Благородный олень	BM1818	250	0,042
Пятнистый олень	BM4107	161	0,292	Благородный олень	CSSM19	160	0,042
Пятнистый олень	CSSM22	215	0,375	Благородный олень	CSSM19	165	0,167
Пятнистый олень	CSSM22	217	0,042	Благородный олень	BM4107	156	0,167
Пятнистый олень	CSSM22	227	0,042	Благородный олень	BM4107	158	0,125
Пятнистый олень	CSPS115	235	0,042	Благородный олень	BM4107	166	0,042
Пятнистый олень	CSPS115	237	0,188	Благородный олень	BM4107	167	0,083
Пятнистый олень	CSPS115	241	0,042	Благородный олень	BM4107	168	0,042
Пятнистый олень	HAUT14	117	0,023	Благородный олень	BM4107	171	0,083
Пятнистый олень	HAUT14	121	0,023	Благородный олень	BM4107	179	0,042
Пятнистый олень	HAUT14	125	0,318	Благородный олень	CSSM22	207	0,083
Пятнистый олень	HAUT14	127	0,159	Благородный олень	CSSM22	209	0,083
Пятнистый олень	RT1	221	0,042	Благородный олень	CSSM22	213	0,208
Пятнистый олень	RT1	237	0,042	Благородный олень	CSSM22	218	0,125

Пятнистый олень	RT1	245	0,021	Благородный олень	CSPS115	249	0,208
Пятнистый олень	RT1	249	0,188	Благородный олень	HAUT14	109	0,050
Пятнистый олень	RT1	251	0,042	Благородный олень	HAUT14	111	0,050
Пятнистый олень	RT1	255	0,021	Благородный олень	HAUT14	113	0,200
Пятнистый олень	RT1	257	0,042	Благородный олень	HAUT14	119	0,050
Пятнистый олень	RT1	259	0,083	Благородный олень	HAUT14	129	0,300
Пятнистый олень	RT1	267	0,021	Благородный олень	HAUT14	133	0,250
Пятнистый олень	ONEQ	267	0,208	Благородный олень	RT1	229	0,042
Пятнистый олень	ONEQ	275	0,375	Благородный олень	RT1	239	0,250
Пятнистый олень	ONEQ	287	0,042	Благородный олень	RT1	247	0,083
Пятнистый олень	ONEQ	303	0,063	Благородный олень	RT1	261	0,083
Пятнистый олень	ONEQ	311	0,104	Благородный олень	ONEQ	261	0,045
Пятнистый олень	ONEQ	315	0,083	Благородный олень	ONEQ	263	0,045
Пятнистый олень	ONEQ	319	0,042	Благородный олень	FCB193	127	0,042
Пятнистый олень	ONEQ	323	0,021	Благородный олень	FCB193	129	0,042
Пятнистый олень	ONEQ	327	0,021	Благородный олень	FCB193	131	0,167
Пятнистый олень	FCB193	149	0,021	Благородный олень	FCB193	133	0,125
Пятнистый олень	FCB193	155	0,021	Благородный олень	C32	307	0,875
Пятнистый олень	FCB193	157	0,063	Благородный олень	C32	311	0,125
Пятнистый олень	FCB193	159	0,042	Благородный олень	BMS745	125	0,083
Пятнистый олень	C32	303	1,000	Благородный олень	BMS745	127	0,333
Пятнистый олень	BMS745	121	0,125	Благородный олень	BMS745	129	0,417
Пятнистый олень	BMS745	123	0,375	Благородный олень	BMS745	133	0,042
Пятнистый олень	BMS745	137	0,146	Благородный олень	T40	270	0,250