

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

На правах рукописи

Соколова Надежда Алексеевна

**Филогеография и генетическое разнообразие
речной выдры (*Lutra lutra*)
на территории России и стран Закавказья**

1.5.12 – Зоология

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

**Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Сорокин Павел Александрович**

Москва, 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Актуальность исследования	4
Степень разработанности темы исследования	5
Цели и задачи работы	7
Научная новизна	8
Теоретическая и практическая значимость работы	8
Методы исследования	9
Основные положения, выносимые на защиту	10
Апробация результатов	10
Публикации	10
Личный вклад соискателя	11
Структура и объём работы	11
Благодарности	11
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1. Биологическая характеристика вида	13
1.1.1. Общая характеристика	13
1.1.2. Пространственное распределение	13
1.1.3. Питание	15
1.1.4. Размножение	16
1.1.5. Антропогенная нагрузка	16
1.2. Распространение и численность	18
1.3. Подвидовая структура и географическая изменчивость	21
1.4. Современное состояние исследований филогеографии и генетической изменчивости речной выдры	23
1.4.1. Особенности используемых маркёров и образцов	23
1.4.2. Исследование митохондриальной ДНК у речной выдры	26
1.4.3. Исследование митохондриальной ДНК других видов подсемейства Lutrinae	32
1.4.4. Исследования ядерной ДНК и микросателлитных локусов речной выдры	34
1.4.5. Обзор молекулярно-генетических методик индивидуальной идентификации речной выдры	36
1.4.6. Обзор геологических событий позднего плейстоцена – раннего голоцена, повлиявших на расселение речной выдры	37
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	40
2.1. Сбор и хранение образцов для генетического анализа	40
2.2. Выделение ДНК	43
2.3. Амплификация и секвенирование мтДНК	43

2.4. Амплификация микросателлитных локусов и фрагментный анализ	44
2.5. Индивидуальная идентификация речной выдры	45
2.6. Анализ митохондриальной ДНК	47
2.7. Аутосомные микросателлитные локусы яДНК	49

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ **50**

3.1. Индивидуальная идентификация редких и скрытно живущих видов хищных млекопитающих на примере речной выдры на территории ГПЗ «Калужские засеки».	50
3.1.1. Анализ митохондриальной ДНК	50
3.1.2. Определение пола	51
3.1.3. Фрагментный анализ микросателлитных локусов яДНК	52
3.2. Изменчивость митохондриальной ДНК	52
3.2.1. Подвидовая специфика речной выдры	52
3.2.2. Параметры генетического разнообразия мтДНК речной выдры	53
1.1.3. Генетическое разнообразие мтДНК речной выдры Европейской части России	62
1.1.4. Генетическое разнообразие мтДНК речной выдры Кавказа	67
1.1.5. Генетическое разнообразие мтДНК речной выдры Сибири	69
1.1.6. Генетическое разнообразие мтДНК речной выдры Дальнего Востока России	70
1.1.7. Анализ демографической истории популяции с помощью метода расширенного Байесова скайлайна	74
3.3. Изменчивость микросателлитных локусов яДНК	76
3.3.1. Параметры генетического разнообразия микросателлитных локусов яДНК	76
3.3.2. Кластеризация без учёта географического происхождения образцов	76
3.2.3. Анализ генетических дистанций	78

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ **80**

4.1. Опыт индивидуальной идентификации речной выдры	80
4.2. Филогеографическая структура кавказской выдры <i>L. l. meridionalis</i>	81
4.3. Филогеографическая структура номинативного подвида речной выдры <i>L. l. lutra</i>	81
4.4. Генетическое разнообразие речной выдры	85
4.5. Сравнение с другими видами и реконструкция расселения речной выдры в голоцене	86

ЗАКЛЮЧЕНИЕ **90**

ВЫВОДЫ **91**

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ **92**

ПРИЛОЖЕНИЕ **108**

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Формирование филогеографической структуры и генетического разнообразия для многих ныне существующих палеарктических видов во многом происходило под влиянием чередования ледниковых и межледниковых периодов в четвертичном периоде (Hewitt, 2000). Многие виды умеренных широт в связи со сменой пространственной структуры биотопов смещались южнее в т.н. рефугиальные зоны, где популяции оказывались изолированы друг от друга, и таким образом формировались изолированные генетические линии. Широкоареальные виды крупных хищных млекопитающих, такие как бурый медведь, волк, лиса, в целом имеют неявную генетическую структуру на своем ареале, что выражается в распространенности ряда митохондриальных гаплотипов в географически дальних частях ареала (Vila et al., 1999; Davison et al., 2011; Kutschera et al., 2013). Околоводные виды не менее других лесных видов подверглись сокращению ареалов в течение ледниковых периодов в связи с утратой местообитаний и, наоборот, расширяли ареал во время межледниковья за счет заселения новообразовавшихся во время и после таяния ледника водоемов. Речная выдра (*Lutra lutra*), с одной стороны, обладает широким палеарктическим ареалом с центром подвидового разнообразия в Южной и Юго-Восточной Азии (Loy et al., 2022), уникальным для семейства Куньи, с другой стороны, это единственный крупный околоводный хищник с таким широким ареалом.

Современные филогеографические исследования номинативного подвида *L. l. lutra* охватывают в полной мере основную европейскую часть ареала выдры (Mucci et al., 2010) и восточноазиатскую (Hwang, Cho, 2018). Такой мозаичный охват исследований совершенно недостаточен для понимания полной картины о разнообразии и популяционной структуре вида. Он также не отвечает на вопрос о путях расселения выдры, и формировании современного обширного ареала, который охватывает территории от Португалии и Северной Африки, до Чукотки, Камчатки, Юго-Восточной Азии, Индии.

На территории России, составляющей не менее 60% всего современного ареала речной выдры, на данный момент выделяется два подвида: номинативный подвид северная выдра *L. l. lutra* (Linnaeus, 1758) и кавказская *L. l. meridionalis* (Ognev, 1931) (Огнёв, 1931; Гептнер и др., 1967; Красная книга Российской Федерации, 2021). По результатам морфологических исследований высказываются предположения, что кавказский подвид следует объединить с

номинативным (Барышников, Пузаченко, 2012), что тем более указывает на необходимость проведения молекулярно-генетических исследований.

Представленная работа направлена на выяснение возможных путей расселения и формирования современного ареала речной выдры на территории России и стран Закавказья, изучении популяционно-генетической структуры и генетического разнообразия вида и уточнение таксономического положения кавказской выдры с помощью молекулярно-генетических маркеров. Это позволило дополнить имеющиеся представления о формировании ареалов крупных хищных млекопитающих, на примере выдры.

В основе исследования лежит оценка генетического разнообразия и описание популяционно-генетической структуры речной выдры для территории России и стран Закавказья на основании полиморфизма нуклеотидной последовательности фрагмента митохондриальной ДНК и частот аллелей микросателлитных локусов ядерной ДНК. С использованием литературных данных выполнено сравнение генетического разнообразия речной выдры в России, европейских и азиатских странах и предложены возможные пути расселения и формирования современного ареала речной выдры по территории северной Евразии. Помимо этого, определена генетическая специфика кавказской выдры в России и Закавказье по сравнению с номинативным подвидом, обитающим в России.

Одним из важных направлений исследования является разработка методов использования неинвазивных проб (в том числе полученных на территории ООПТ) для молекулярно-генетического анализа и индивидуальной идентификации выдры.

Степень разработанности темы исследования

Номинативный подвид речной выдры *L. l. lutra* наиболее многочисленный и занимает ареал от Средиземноморья до Сахалина и Чукотки и от Северной Европы и зоны тундры на севере до Кавказа и Казахстана на юге. Исследования генетического разнообразия выдры в основном проведены для территории Европы и, на начальном этапе, для Южной Кореи. Основными маркерами были выбраны фрагмент контрольного региона мтДНК (Cassens et al., 2000; Mucci et al., 2010) и микросателлитные локусы яДНК (Dallas et al., 1999; Cohen et al., 2014; Geboes et al., 2015). Результаты исследований фрагмента контрольного региона мтДНК для европейской территории показали, что один гаплотип является доминирующим и распространен по всей Европе от Иберийского полуострова до Скандинавии и России (Ferrando et al., 2004; Stanton et al., 2009; Mucci et al., 2010; Finnegan, O'Neill, 2010). Большинство остальных гаплотипов приурочены к одному или нескольким регионам, и в большей части исследованных регионов наблюдался только один или несколько гаплотипов. Муччи с

соавторами (Mucci et al., 2010) выявили 20 различных гаплотипов мтДНК, которые различались по 20 полиморфным сайтам. По их данным медианная сеть гаплотипов для европейской территории имеет форму звезды и не показывает явной филогенетической структуры.

Выдры из исследованных регионов Европы и Ближнего Востока показали умеренные уровни аллельного разнообразия микросателлитных локусов, которое, однако, было низким в некоторых изолированных популяциях, таких как выдры из Дании и южной Италии (Mucci et al., 2010). Популяции из Дании характеризовались низким уровнем генетического разнообразия вероятно в связи с постплейстоценовым бутылочным горлышком (Pertoldi et al., 2001; Randi et al., 2003). Данные по разнообразию микросателлитных локусов не формируют четких филогеографических паттернов для европейских популяций. Например, генетическое разнообразие не снижается к северу, как можно было бы предполагать из нескольких последовательных «бутылочных горлышек» по ходу волн расселения, или не возрастает в центральных европейских регионах, как можно предполагать из постледниковых перемешиваний расширяющихся популяций (Hewitt, 2000). Но исторические филогеографические паттерны в значительной степени нарушены вследствие недавнего изменения климата и снижения численности популяций и фрагментации ареала вследствие антропогенной нагрузки (Mucci et al., 2010). Сравнение данных по 12 микросателлитным локусам из исторических и современных образцов выдры показало, что в разных точках Швеции имели место изменения в структуре популяций и генетическом разнообразии. Выдры на юге Швеции прошли через серьезное «бутылочное горлышко», которое выразилось в снижении генетического разнообразия и изменении частот микросателлитных локусов (Tison et al., 2015). Также частоты аллелей микросателлитных локусов могут различаться в разных субпопуляциях. Коэн с соавторами (Cohen et al., 2013) показали, что у ряда микросателлитных локусов у особей на территории Израиля значимо отличались частоты аллелей среди четырех субпопуляций.

Подвидовое разнообразие сосредоточено в Южной и Юго-Восточной Азии (Congroy et al., 1998; Loy et al., 2022). Часть подвидов, такие как японская выдра (*L. l. nippon*) и яванская выдра (*L. l. barang*), некоторые исследователи предполагают выделить в отдельные виды (Suzuki et al., 1996). Помимо этого, проведенные молекулярно-генетические исследования для номинативного подвида на территории Южной Кореи показывают значительные отличия от европейской популяции (Ki et al., 2010). Выявленные 4 гаплотипа мтДНК из Южной Кореи образуют отдельную филогеографическую кладу, а нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие для данных образцов оказалось выше, чем для европейских. Это может указывать на различную структуру популяций для западноевропейских и восточноазиатских выдр (Hwang, Cho, 2018).

Для территории России генетические исследования выдры ранее не были опубликованы. Однако были проведены морфологические исследования (Барышников, Пузаченко, 2012), в которых показано различие между «восточным» и «западным» морфотипом речной выдры. Это предполагает наличие филогеографической структуры.

В связи с этим, встает также вопрос о подвидовой специфике кавказской выдры (*L. l. meridionalis*), второго подвида на территории России помимо номинативного. Его основной ареал располагается в Передней Азии, а северную границу проводят по Предкавказью. Кавказская выдра была выделена в отдельный подвид исключительно по внешним морфологическим признакам (Огнёв, 1937). Более поздние краниометрические исследования показали сходство между экземплярами из Северного и Южного Кавказа и Европы (Барышников, Пузаченко, 2012), что повышает актуальность генетических исследований для определения степени схожести кавказского и номинативного подвидов.

Индивидуальная идентификация выдры проводилась в основном для европейской территории, несколько исследований проведено для Южной Кореи (Jo et al., 2012). Основные решаемые задачи были посвящены оценке численности и плотности выдры для исследуемых территорий, например, для старых рыбопродуктивных прудов (Lampa et al., 2015), для национальных парков (Martin et al., 2017), в антропогенных местообитаниях (Park et al., 2011; Jo et al., 2012) и для реликтовых популяций (Balestrieri et al., 2022). Также применяли молекулярно-генетический анализ для выявления присутствия ранее реинтродуцированных особей (Ferrando et al., 2008; Koelewijn et al., 2010; Vergara et al., 2014; Tremolada et al., 2020). Для территории России ранее подобных исследований проведено не было, в том числе отсутствуют разработанные методики для данного вида.

Цели и задачи работы

Целью данного исследования является описание филогеографической структуры и генетического разнообразия речной выдры на территории России и Закавказья. Для этого поставлены следующие задачи:

1. Разработать молекулярно-генетические методики для работы с неинвазивными образцами речной выдры для исследований на ООПТ и других территориях.
2. Оценить генетическое разнообразие и описать популяционно-генетическую структуру речной выдры на основании полиморфизма нуклеотидной последовательности фрагмента мтДНК и частот аллелей микросателлитных локусов яДНК.
3. Сравнить генетическую структуру и разнообразие речной выдры в России и других частях ареала.

4. Определить генетическую специфику кавказского подвида речной выдры в России и Закавказье по сравнению с номинативным подвидом, обитающим в России.

Научная новизна

Впервые для территории России и стран Закавказья проведено исследование речных выдр с применением комплекса молекулярных маркеров, различных как по типу наследования, так и по скорости эволюции (мтДНК, аутомные микросателлитные локусы яДНК).

Впервые описана филогеографическая структура и генетическое разнообразие, получены генетические профили по ядерным микросателлитным локусам речной выдры для данной территории. Оценено генетическое разнообразие как по сравнению с аналогичными видами палеарктических хищных млекопитающих, так и по сравнению с известными по литературным источникам данным о европейской выдре.

Впервые проведена оценка генетического разнообразия краснокнижного кавказского подвида речной выдры (*L. l. meridionalis*), обнаружено его близкое родство с выдрами, обитающими в Европейской части России.

Показано, что население выдры юга Дальнего Востока России обладает более высоким генетическим разнообразием по сравнению с другими выборками с исследуемой части ареала, а также вероятно является отдельной эволюционной линией.

Разработаны и уточнены методики, а также проведена оценка успешности генетического анализа для проб экскрементов выдры. Это позволило расширить охват исследований за счёт особей, обитающих на ООПТ, что в дальнейшем поможет эффективно проводить охранные мероприятия и контролировать ресурсы данного животного.

Теоретическая и практическая значимость работы

Полученные в рамках исследования данные позволили получить единую картину по генетическому разнообразию вида в северной Евразии, охарактеризовать популяционную изменчивость, уточнить внутривидовую структуру и пути расселения выдры, провести исследование генетической специфики кавказской популяции выдры. Результаты работы расширяют знания в области микроэволюции палеарктических хищных млекопитающих. Полученные в ходе работы гаплотипы мтДНК загружены в международную базу данных Genbank (NCBI), что значительно расширяет объем имеющихся данных по речной выдре для Северной Евразии и Кавказа. Применение неинвазивных методик сбора и анализа материала, разработка методов индивидуальной идентификации позволило провести исследования на

территориях ООПТ, в максимально ненарушенных местообитаниях. В дальнейшем они могут быть использованы при планировании природопользовательских и природоохранных мероприятий.

Методы исследования

В данном исследовании использованы пробы тканей и экскрементов выдры из различных частей ареала: Европейская Россия, Урал, Сибирь, Дальний Восток, Кавказ. Для выполнения работы использован материал различного происхождения: мышцы, костная ткань, шерсть, экскременты. Образцы мышц и шерсти получены от особей, погибших в рыболовных сетях. Костный материал взят из черепов и зубов выдр из музейных коллекций (Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова (г. Москва), Зоологический музей Института Экологии Растений и Животных УрО РАН (г. Екатеринбург), Зоологический музей Сыктывкарского Государственного Университета и музей Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар), Зоологический музей НАН Армении (г. Ереван), Биоресурсный центр коллективного пользования териологическими коллекциями ООПТ (Центрально-Лесной заповедник). Использование образцов, полученных неинвазивными методами (экскременты), позволило оценить генетическое разнообразие ныне живущих популяций выдры, в т.ч. и на территории Армении и России из ООПТ (Центрально-Лесной заповедник, ГПЗ "Полистовский", ГПЗ «Калужские засеки», ГПЗ «Брянский лес», Природный парк «Кондинские озера», ГПЗ «Ботчинский»). Исследование выполнено на базе Кабинета методов молекулярной диагностики, входящего в ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН. Была проведена лабораторная обработка образцов тканей речной выдры и выделение тотальной ДНК с помощью коммерческих наборов с модификациями протоколов. Для анализа мтДНК проводилась амплификация нескольких фрагментов: фрагмента контрольного региона (КР) (5'-гипервариабельная область) и фланкирующих участков. Для установления последовательности нуклеотидов применяли секвенирование по Сэнгеру. Для анализа аутосомных микросателлитных локусов проводилась амплификация двадцати выбранных локусов с флуоресцентно мечеными праймерами с последующим определением длин полученных фрагментов с помощью электрофореза на капиллярном секвенаторе.

Статистическая обработка проводилась методами байесовской кластеризации, построения медианных сетей гаплотипов (программы Structure 2.3.4, PopART 1.7, Arlequin 3.5.2.2, GenAlEx 6, CERVUS 3.0.3.и другие).

Исследование возможностей индивидуальной идентификации выдры с помощью анализа мтДНК и микросателлитных локусов проводилось в ГПЗ «Калужские засеки» в 2018-2021 гг.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Выдры Европейской части России обладают большим генетическим разнообразием, чем выдры Западной и Центральной Европы.
2. Выдра юга Дальнего Востока России обладает самым высоким уровнем генетического разнообразия из исследованных групп, наибольшей генетической дистанцией мтДНК между исследованными группами.
3. Кавказская выдра (*L. l. meridionalis*) генетически слабо отличима от особей номинативного подвида (*L. l. lutra*), обитающих на территории Европейской России.

Апробация результатов

Материалы работы были представлены на 3 отечественных научных конференциях с международным участием: «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН)» (Москва, Россия, 2022), «Генетические процессы в популяциях» (Москва, Россия, 2022), «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера: исследования, инновации, перспективы» (Петрозаводск, Карелия, Россия, 2024).

Публикации

По теме диссертации опубликовано 3 работы в рецензируемых журналах, входящих в перечень научных журналов ВАК и базы цитирования WoS и Scopus, 3 публикации в сборниках материалов конференций.

1. **Sokolova, N.A.** How Eurasian otters (*Lutra lutra*) use suboptimal habitats? Space use dynamics in forest streams of Central Russian Upland / N.A. Sokolova, E.M. Litvinova, P.A. Sorokin, J.A. Hernandez-Blanco // Nature Conservation Research. – 2022. – V. 7 – № 2 P. 54-65 – doi:10.24189/NCR.2022.020
2. **Соколова, Н.А.** Генетическое разнообразие речной выдры (*Lutra lutra*) Европейской части России и стран Закавказья (по данным полиморфизма фрагмента мтДНК) / Н.А. Соколова, Н.П. Кораблев, П.Н. Кораблев, Х.А. Эрнандес-Бланко, Г.А. Калоян, А.А. Гёнджян, А.Г. Малхасян, П.А. Сорокин // Генетика. – 2023. – Т. 59 – С. 804–812 – doi:10.31857/S0016675823070111
3. **Sokolova, N.A.** Genetic structure and diversity of Eurasian otter (*Lutra lutra*) in Northern Eurasia and Caucasus: are there any differences between the two subspecies? / N.A.

Sokolova, A.Yu. Oleynikov, N.P. Korablev, P.N. Korablev, G.A. Kaloyan, A.A. Gyonjyan, A.N. Korolev, J.A. Hernandez-Blanco, P.A. Sorokin // Diversity 2024, V. 16, P. 764. – doi:10.3390/D16120764

Личный вклад соискателя

Автором работы была собрана часть выборки образцов, состоящая из экскрементов (на территории различных ООПТ), костной ткани (музей), проведена большая часть лабораторных работ и статистической обработки данных. Вклад автора в подготовку публикаций составил 75-80% и диссертации 90%.

Структура и объём работы

Диссертация состоит из введения, 4 глав (обзор литературы, материалы и методы, результаты, обсуждение) и выводов. Работа изложена на 124 страницах машинописного текста, включая 107 страниц основного текста и 17 страниц Приложений. Работа содержит 33 рисунка и 13 таблиц в основном тексте, 5 таблиц в Приложении. Список литературы включает 169 наименований, в том числе 146 на иностранных языках.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность научному руководителю — Павлу Александровичу Сорокину, за помощь в работе и руководство диссертацией, а также бесконечное терпение, поддержку, позволившую эту работу выполнить. Также хочется поблагодарить Елену Михайловну Литвинову и Хосе Антонио Эрнандеса-Бланко, чьё руководство ещё на стадии студенческих работ привило любовь к объекту, отрасли и полевым исследованиям в целом.

Также выражаю благодарность коллегам из Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН — Холодовой Марине Владимировне, Мещерскому Илье Григорьевичу, Звычайной Елене Юрьевне, Голосовой Ольге Станиславовне, Кашининой Надежде Владимировне и Мещерскому Сергею Ильичу — за помощь и поддержку как по части работы в лаборатории, так и за ценные советы.

Выражаю благодарность соавторам, участвовавшим в подготовке публикаций, сложивших основу данной работы: Олейникову Алексею Юрьевичу, Кораблёву Николаю Павловичу, Кораблёву Павлу Николаевичу, Калояну Гору, Гёнджану Андрануку, Малхасяну Александру, Королёву Андрею Николаевичу, Брагиной Евгении Васильевне.

Особая благодарность коллегам, помогавшим в сборе образцов в природе и из научных коллекций: Пояркову А.Д., Нановой О.Г., Лебедеву В.С., Ситниковой Е.Ф., Ерохину Н.Г., Ларину Е.Г., Осипову В.В., Грициной М.А.

Выражаю благодарность Российскому научному фонду за финансовую поддержку при выполнении проекта «Популяционно-генетическая структура околородных хищных млекопитающих России и стран Закавказья на примере речной выдры (*Lutra lutra*)» (проект № 23-24-00411, руководитель Сорокин П.А.), которые легли в основу диссертационной работы.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Биологическая характеристика вида

1.1.1. Общая характеристика

Речная выдра (*Lutra lutra* L.) — представитель млекопитающих отряда Хищные (Carnivora) семейства Куньи (Mustelidae), ведущий преимущественно околоводный образ жизни. Это средних размеров хищник характерного для куньих прогонистого и приземистого строения тела с сильно вытянутым туловищем и относительно короткими лапами. Отличительными чертами во внешнем строении выдры являются, во-первых, значительно утолщенный у основания длинный хвост, во-вторых, перепонки между пальцами как на передних, так и на задних конечностях. Голова у выдры относительно маленькая, удлинённая, черепная коробка уплощённая, уши небольшие, шея короткая, но зачастую шире головы. Шерсть выдры плотная, мех короткий, но с густым подшёрстком. Тело выдры довольно гибкое, животное весьма подвижно, но на суше её движения не очень ловки. Данные черты строения туловища являются следствием значительной адаптации к активному околоводному образу жизни, который будет детальнее описан далее.

Окраска верха тела, включая верх хвоста и головы, блестяще тёмно-бурая или тёмно-ореховая, нижняя поверхность тела незначительно светлее с примесью желтоватых тонов. Сезонных изменений и полового диморфизма окраски нет. Индивидуальная и популяционная изменчивость окраски незначительна и проявляется в посветлении меха у более южных популяций, хотя известны случаи и альбинизма (Al-Sheikhly et al., 2022).

Имеется умеренный половой диморфизм в размерах тела. Длина тела самцов 550–1270 мм, у самок 510–1090 мм. Длина хвоста у самцов 270–588 мм, у самок 260–525 мм. Длина задней ступни самцов 102–125 мм, у самок 82–120 мм. Кондилобазальная длина черепа самцов 102–126 мм, у самок 93–121 мм (Гептнер, 1967).

1.1.2. Пространственное распределение

Биотопическое распределение речной выдры определяется, главным образом, гидрологическим режимом рек, растительным покровом берегов, возможностью добычи корма, защищённостью стаций и убежищ (Сидорович, 1995; Bas et al., 1984; Delibes et al., 1991; Durbin, 1998; Kruuk, Moorhouse, 1991; Macdonald, Mason, 1983). Это могут быть как крупные реки шириной 10–20 м с незамерзающими порогами и перекатами, озера в местах впадения и

вытекания рек и ручьев, так и меньшие по размеру реки и ручьи; как пресноводные местообитания, так и солончаковые озера. При низком уровне воды выдры заселяют, как правило, только крупные реки и водные резервуары, где удерживается вода, а при высоком уровне воды начинают занимать притоки, поднимаясь на значительное расстояние вверх по их течению (Prenda et al., 2001). Помимо пресных водоёмов зачастую следы выдры можно встретить и в лесу в значительном удалении от водоемов, как правило, они принадлежат расселяющимся особям. Встречается выдра и на морских побережьях, где места обитания также приурочены к устьям рек. При выборе местообитания лимитирующими факторами для выдр являются наличие пресноводных водоемов, доступность убежищ (растительность, каменистые образования и прочие) и обилие пищевых ресурсов. Наличие хорошо укрытых, затененных берегов и больших околородных деревьев (Jenkins, Burrows, 1980; O'Sullivan, 1994), загрязненность воды и беспокойство со стороны человека (Macdonald, Mason, 1983) являются важными факторами.

Речная выдра — территориальный вид, для которого характерно наличие индивидуальных и семейных участков обитания, причем такие участки могут использоваться одним животным или одной семейной группой на протяжении длительного времени (Erlinge, 1968). Охотничья территория речной выдры представляет собой линейный участок вдоль водотока длиной 4–10 км в зависимости от кормности местообитания, плотности популяции, структуры участка, что заметно отличает их от других хищных млекопитающих. Участки могут быть как строго индивидуальными, так и семейными, когда на территории одного участка может обитать семья из 3–6 выдр (MacDonald, Mason, 1994). Индивидуальные участки обитания активно охраняются, их границы маркируются на хорошо заметных местах (обычно это упавшие в воду деревья, песчаные наносы, камни на берегу, выступы берега и прочее). Выдры маркируют территорию при помощи запаховых меток путём оставления экскрементов с секретом прианальных желез. Пространственное и временное распределение ресурсов (пища, места отдыха, вода и прочие), а также пространственные и поведенческие взаимоотношения с другими особями имеет большое влияние на различия в размерах индивидуальных участков и паттернов перемещения внутри популяции (Kruuk, 1995; Ruiz-Olmo et al., 2002).

У выдр наблюдается интересная вариация в межполовой территориальности (Erlinge, 1967; Erlinge, 1968). Самцы выдр защищают свои участки от других самцов и для удержания территории используют запаховую маркировку, доминантную иерархию между самцами и агрессию. Могут быть несильные перекрытия смежных территорий, и их границы время от времени могут смещаться. Если самец исчезает, смежные самцы расширяют свои территории за

счет вакантного участка. Каждый участок самца перекрывается или включает в себя один или несколько участков меньшего размера, принадлежащих семейным группам самок с детенышами. Также самцы могут присоединяться к семейным группам во время выращивания потомства и проводить значительное время вместе с самками (Quaglietta et al., 2014). Участки семейных групп перекрываются мало и зачастую не смежны. Молодые и неполовозрелые самцы вынуждены занимать субоптимальные местообитания, и прогоняются с участков взрослых самцов. Выбор самкой индивидуального участка обуславливается доступностью пищевых ресурсов, в то время как выбор самца — как пищей, так и распределением самок (Sandell, 1989). Однако, такая закономерность пространственного распределения не абсолютна и может варьировать в зависимости от конкретных условий местообитаний. Схожий паттерн наблюдается на озёрах Шотландии, с разницей в том, что несколько самок могут делить одну территорию (Kruuk, Moorhouse, 1991).

Среди выдр можно выделить транзитных, временно резидентных и резидентных особей. Территориальные самцы и самки с семейными группами являются резидентами. Транзитные и временно резидентные особи — это преимущественно сеголетки и неполовозрелые особи, хотя взрослые самки без детенышей могут временно заселять территории между участками семейных групп и/или перемещаться вместе с резидентными самцами. Расселение молодых особей обычно происходит в возрасте 8-16 месяцев (Данилов, Туманов, 1976; Kruuk, 1995). Ряд исследований показали, что самки со своими выводками проявляют номадное поведение на больших индивидуальных участках обитания (Durbin, 1998). Самки с детенышами, несмотря на это, могут выбирать несколько маленьких участков и перемещаться между ними в зависимости от своих нужд.

1.1.3. Питание

Основным кормом выдры является рыба, как мелкая (окуневые, карповые), так и крупная (щука, лосось). Детальный анализ рациона выдр на территории Беларуси показал, что встречаемость рыбы в питании выдр на полноводных естественных водоемах составляет в среднем 70%, на малых реках с естественным руслом — около 50% (Сидорович, 1995). Значительную роль в рационе играют амфибии (лягушки, реже тритоны), чья доля с наступлением зимы возрастает, т.к. выдры хорошо знают места зимовочных скоплений лягушек. Меньшую долю играют млекопитающие (различные грызуны и землеройки) и птицы (весной - птенцы водоплавающих и околоводных видов птиц). Нередко в экскрементах выдры встречаются остатки насекомых (личинки ручейников, стрекоз, жуки-плавунцы) и моллюсков (беззубки, перловицы), речных раков. Подобное распределение кормов в рационе: мелкая рыба

на первом месте, затем амфибии, затем млекопитающие и птицы в качестве резервных и замещающих кормов, характерно для речной выдры и в других частях ареала, и сохраняется как на крупных, так и на мелких водоёмах (Lanszki et al., 2009).

1.1.4. Размножение

Размножение выдры исследовано довольно слабо. Особи становятся половозрелыми, в среднем, только к третьему году жизни, но известны случаи и более раннего наступления половозрелости. Время эструса и спаривания приходится приблизительно на конец зимы – начало весны (Данилов, Туманов, 1976; Терновский, 1977). Однако, есть альтернативная точка зрения, согласно которой у выдры нет определенных сроков гона, соответственно спаривание может происходить в любое время года, и в каждой конкретной популяции эти сроки несколько отличны, но наблюдаются разные сезонные вариации. Наличие сезонности в размножении связывают с доступностью и количеством пищевых ресурсов в течение года, т.к. важную роль играет наличие адекватной добычи для щенков, и воды, что особенно важно в засушливом климате. Эти два фактора влияют как на репродуктивный цикл, так и на успешность размножения (Ruiz-Olmo et al., 2002). На пресноводных водоемах наблюдается сезонность размножения с наибольшей рождаемостью в конце весны - осенью (Сидорович, 1997; Erlinge, 1967; Mason, Macdonald, 1986; Sidorovich, 1991; Beja, 1996). Некоторые исследования также показывают, что выдры могут размножаться круглогодично даже в условиях сурового климата (Sidorovich, Tumanov, 1994). В Северо-Западном регионе России это весна – начало лета (апрель-июнь) и конец лета – осень (август-ноябрь) (Данилов, Туманов, 1976). В Белоруссии и Центральной России детеныши рождаются преимущественно в апреле-мае и октябре-ноябре (Sidorovich, 1991; Sokolova et al., 2022). Как вариант, подобная растянутость сроков гона может быть более выражена в местообитаниях с мягким, без резких скачков температуры климатом, в то время как сезонность более отчетливо проявляется в районах с континентальным климатом. Скорость размножения у выдр низкая, самки приносят потомство раз в год, помимо этого некоторые самки могут не приносить потомства ежегодно. Количество детенышей в выводке может быть от 1 до 4, к осени на одну самку приходится в среднем 2 детеныша. Соотношение полов также близко к 1:1.

1.1.5. Антропогенная нагрузка

Важным фактором, влияющим на распространение и состояние локальных популяций выдр, являются антропогенное воздействие, в основном, в виде охотничьего пресса.

Еще в 1960-х годах на территории Карельской АССР (ныне — республика Карелия), многих районах Псковской и Ленинградской областей наблюдался чрезмерный промысел

выдры, в результате которого численность зверя в данных регионах значительно упала (Рисунок 1.1). Добыча велась чаще капканами, и только введение строгого режима охраны и ограничение промысла позволило восстановиться численности (Данилов, Туманов, 1976). Из всей пушнины, мех выдры имел наивысшую закупочную цену.

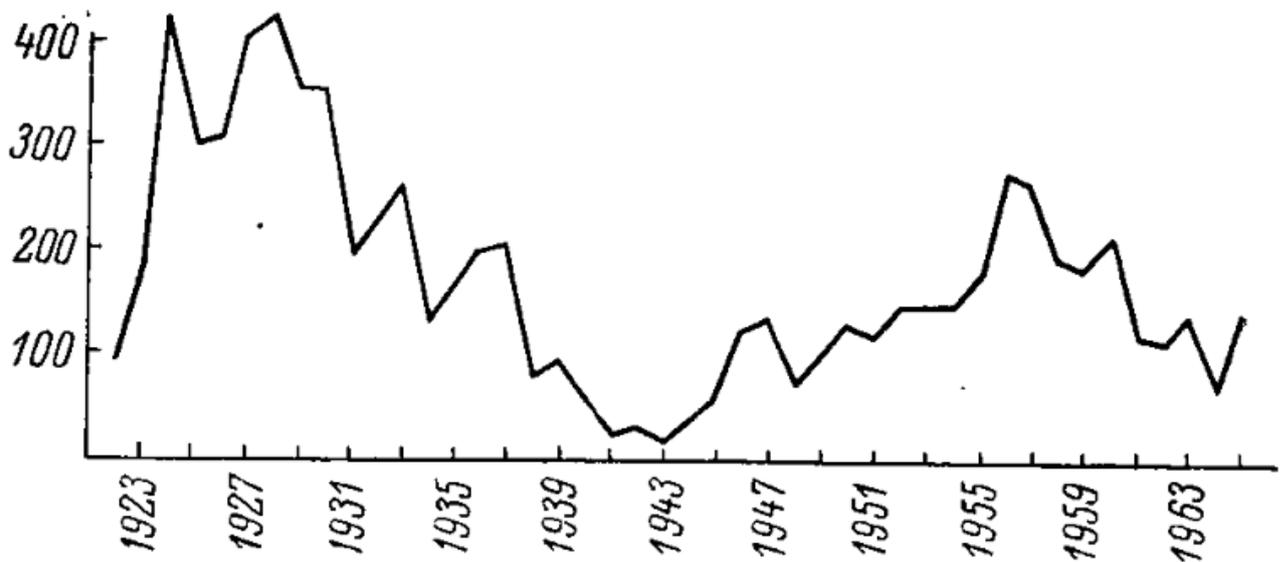


Рисунок 1.1. Динамика заготовок шкур выдры в Карелии (по Данилову, Туманову (1976)). По оси абсцисс — год, по оси ординат — число заготовленных шкур.

В настоящий момент добыча выдры тоже ведётся, но по данным ФГБУ «ФНИЦ Охота» в период с 2017 по 2021 гг. всего для территории России было добыто 152–222 особи выдры при лимите 1406–1507 особей (для сравнения, в те же периоды времени волков было добыто 8–10 тыс. особей). По всей видимости, в современном охотничьем промысле добыча выдры не является приоритетным направлением и целенаправленно практически не ведётся, а звери попадают в капканы и ловушки случайным образом.

Многолетние наблюдения за изменениями в плотности популяции выдр на четырёх реках, как охраняемых, так и не охраняемых, на территории Беларуси показали, что средняя плотность на участках, где выдры подвергаются прессу со стороны охотников, меньше, чем на охраняемых реках (Сидорович, 1997). Основной причиной этого явления, вероятно, является то, что годовая смертность в популяции, главной причиной которой является пресс охотников, превышает рождаемость. Несмотря на то, что выдра является охраняемым видом в Беларуси, тем не менее, звери зачастую гибнут, попадаясь в браконьерские ловушки на бобров (Сидорович, 1997). Дополнительно антропогенным фактором, влияющим на популяцию выдры, является пушной промысел. Ярким примером служит тот факт, что после того, как спрос на пушнину на

территории Беларуси резко упал, численность популяции выдры начала расти (Сидорович, 1997).

Негативное влияние антропогенной нагрузки на популяцию речной выдры показано и для более благополучной в плане охоты (особенно браконьерской) Западной Европы. В частности, на территории Испании анализ факторов, способных определять пригодность тех или иных местообитаний для выдры, выявил, что отсутствие или крайне низкая выраженность присутствия человека на берегах водоёма имеет такое же значение для состояния популяции, как и наличие подходящих убежищ и кормность водоёма (Prenda et al., 2001). При действии различных природных негативных факторов (например, длительной засухе или же обширном промерзании речной сети) дополнительное негативное воздействие со стороны человека оказывает, зачастую, крайне отрицательный эффект на состояние популяции речной выдры. Сходная картина выявлена и на территории Болгарии: существенную долю в смертность популяции речной выдры вносят прямое браконьерство, гибель выдр на дорогах под колесами автомобилей и гибель от охотничьих и бродячих собак (Georgiev, 2007).

Тем не менее, выдры весьма пластичны по отношению к антропогенной нагрузке на местообитания, они могут вполне хорошо адаптироваться к измененным ландшафтам, таким как водохранилища и рыбопродуктивные пруды, дороги и сельскохозяйственные зоны (Cho et al., 2009), и даже предпочитать их нетронутым (Weinberger et al., 2016). Выдры показывают высокий уровень толерантности к беспокойству со стороны человека, если берега реки хорошо укрыты и есть хорошие убежища. Однако, репродуктивный успех ожидаемо выше на нетронутых участках, где уровень беспокойства низок (Balme et al., 2013), и для охоты выдры также выбирают места внутри своего индивидуального участка, где беспокойство со стороны человека наиболее мало (Weinberger et al., 2016). Выбор местообитаний прежде всего обусловлен количеством пищевых ресурсов, и пока доступно большое количество добычи, выдры высоко толерантны к даже самым сильным модификациям водных биотопов.

1.2. Распространение и численность

Ареал речной выдры довольно широк и является одним из наибольших по площади среди млекопитающих Палеарктики (Corbet, 1966; Аристов, Барышников, 2001). Выдра встречается в природных зонах от тундры до тропических лесов и распространена от Португалии (Pedroso et al., 2014) и севера Африки (Delibes et al., 2012) на западе до Дальнего Востока и Восточной Азии и от Скандинавии и России до Ирана, Индии, Индонезии на юге (Conroy et al., 1998; Rasooli et al., 2007; Sulkava, Sulkava, 2009; Zhang et al., 2018; Loy et al., 2022) (Рисунок 1.2).

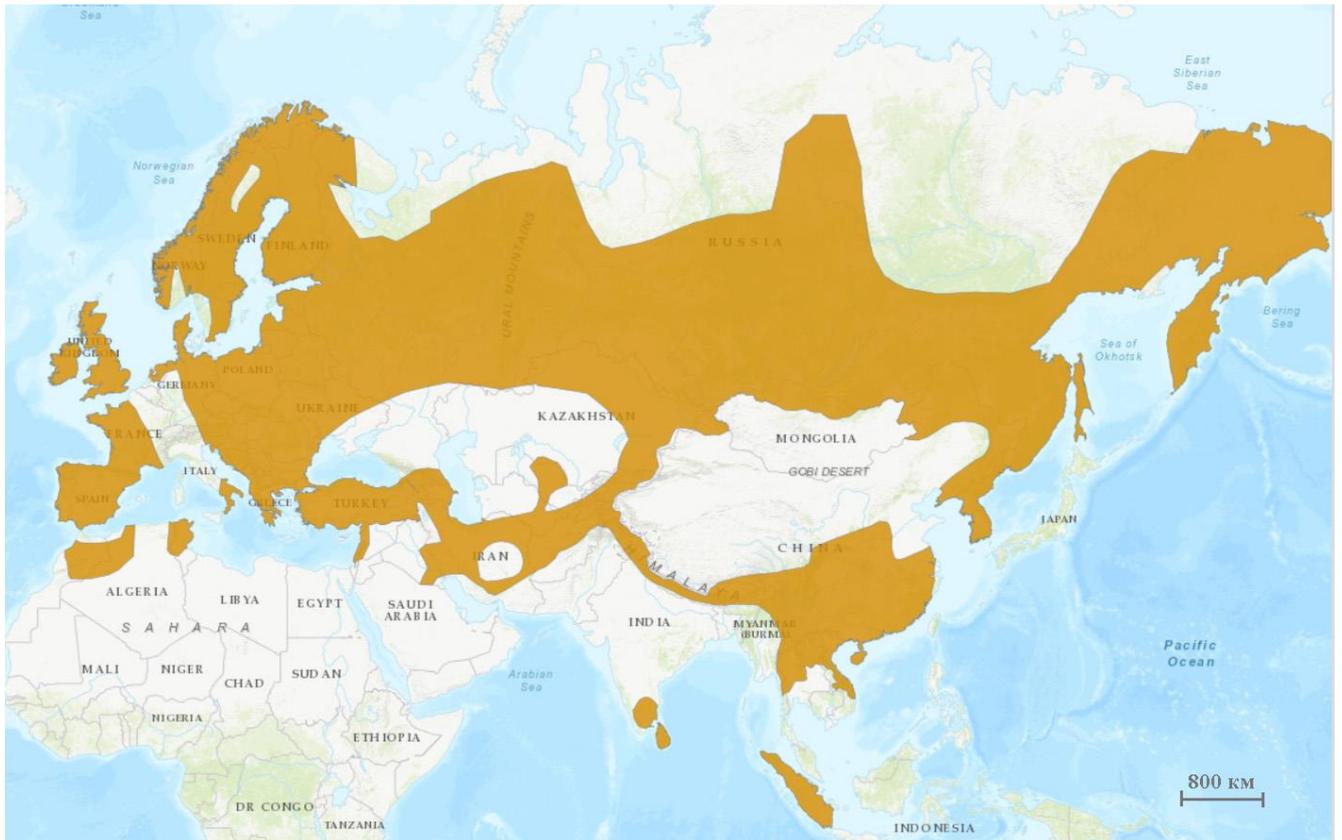


Рисунок 1.2. Ареал речной выдры (*Lutra lutra*) в соответствии с данными Красной книги МСОП (IUCN, <https://www.iucnredlist.org/>)

Согласно данным Красной книги МСОП, речная выдра относится к категории «вид, близкий к уязвимому» (Loy et al., 2022). Речная выдра (по состоянию на 2024 год) находится в списках первого приложения (I CITES) конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (*Lutra lutra* | CITES, 2024). На всем протяжении исторического прошлого речная выдра являлась предметом охоты человека в связи с ценностью меха и мяса, однако, несмотря на это, численность выдр оставалась достаточно высокой вплоть до конца XIX века. В течение XX века, а особенно в промежутке между 1945 г. и 1985 г., наблюдалось серьезное снижение численности выдры по всей Европе, в результате чего этот вид исчез со многих территорий (Mason, Macdonald, 1986). Численность выдр в Азии также неуклонно снижалась, а на территории Японии вид окончательно исчез в 1979 г. (Conroy et al., 1998; Waku et al., 2016). Связано резкое снижение численности, в первую очередь, с антропогенными нарушениями местообитаний (постройка дамб, ГЭС, систем каналов и водохранилищ), обеднением трофических ресурсов (в частности, с накоплением в рыбе, которая является одним из основных пищевых ресурсов выдры, пестицидов и прочих химикатов органического происхождения) (Gutleb et al., 1998; Mason et al., 1986; Conroy et al., 2000). Это

привело к вымиранию выдры на большей части своего ареала и фрагментации оставшихся популяций. За последние десятилетия в большинстве европейских стран реализуются программы по восстановлению популяции речной выдры, например, в Великобритании (MacDonald, Mason, 1994), Испании (Fernández-Morán et al., 2002), Нидерландах (Koelewijn et al., 2010), и численность выдр понемногу начинает вновь расти. Часть стран Азии также заинтересованы в сохранении популяции выдр на своей территории, так в Китае, Монголии, Северной Корее и Южной Корее речная выдра внесена в Красные книги (Jo et al., 2017), и в Южной Корее проводятся активные исследования выдры (Hong et al., 2017; Kim et al., 2022; Han, Han, 2022).

На территории России выдра распространена широко, ее ареал ограничивается арктическими тундрами на севере и пустынями и высокогорьями на юге (Гептнер и др., 1967; Аристов, Барышников, 2001), но каких-либо полных современных сводок, охватывающих всю территорию страны, нет. Имеющиеся в современной литературе данные отрывочны и относятся, как правило, к локальным географическим группировкам этого вида. Наблюдается некоторое сокращение ареала этого вида: так, к началу XX в. этот хищник исчез с Курильских островов, сократилась численность выдры и на многих водоемах Краснодарского края и Курской области (Butchkov, Chachin, 1994). Имеющиеся данные по морфологической изменчивости черепов речной выдры с территории России позволяют сделать вывод о том, что для западной части ареала этого вида в России характерен заметно меньший уровень морфологического разнообразия, что может свидетельствовать об обеднении генофонда у европейских популяций выдры (Барышников, Пузаченко, 2012). Общая численность речной выдры по данным ФГБУ «ФНИЦ Охота» на 2021 г. оценивается в 111.9 тыс. особей. Согласно этим данным, на территории РФ в промежутке с 2010 по 2015 гг. наименьшая численность наблюдалась в 2014 г. (75.1 тыс. особей) и с тех пор происходит ежегодное увеличение численности этого вида. На европейской части России состояние популяции речной выдры относительно стабильное, без резких колебаний, однако в последние десятилетия численность вида неуклонно снижается. В Центральном федеральном округе численность речной выдры на 2013 год составляет всего 9.93 тыс. особей (<http://www.ohotcontrol.ru>). В Сибири и на Дальнем Востоке выдра распространена также достаточно широко (Олейников, 2010; Олейников, 2013; Литвинов, 2014). Во многих субъектах Российской Федерации проводятся специализированные учеты выдры, вид внесен в региональные Красные книги в 45 регионах страны (Oleynikov, Savelijev, 2015). В федеральную Красную книгу внесен только кавказский подвид *L. l. meridionalis* (Красная книга Российской Федерации, 2021). Номинативный подвид речной выдры (*L. l. lutra*) внесен в перечень видов охотничьих ресурсов, добыча которых осуществляется в соответствии с лимитами их добычи.

1.3. Подвидовая структура и географическая изменчивость

По современным представлениям на данный момент выделяется 12 подвидов речной выдры (Hung, Law, 2016). Географическое распространение подвидов представлено на Рисунке 1.3.

- *Lutra lutra angustifrons* обитает в Северной Африке;
- *Lutra lutra aurobrunneus* обнаружена в регионе Гархвал в северной Индии и на высоких широтах в Непале;
- *Lutra lutra barang* обитает в Юго-Восточной Азии (Таиланд, Вьетнам, Индонезия, о. Суматра);
- *Lutra lutra chinensis* описана в южном Китае и на о. Тайвань;
- *Lutra lutra hainana* обитает на о. Хайнань (Китай);
- *Lutra lutra kutab* обнаружена в северной Индии (штат Кашмир);
- *Lutra lutra lutra* — наиболее широко распространенный подвид, занимающий ареал от Португалии до Южной Кореи. Далее в работе будет фигурировать как “номинативный подвид”;
- *Lutra lutra meridionalis* — кавказская выдра, обитает на Северном Кавказе, в странах Закавказья и Иране. Многими исследователями указывается, что выдра на Кавказе распространена широко, обычна, но в целом не многочисленна (Огнёв, 1931; Верещагин, 1959; Гептнер и др., 1967; Buzzard et al., 2020). Северная граница обитания подвида проводится по рекам Кубань, Кума, Терек (Гептнер и др., 1967). Как следствие, он изолирован степной зоной от номинативного подвида. Южная же граница проходит по северному Ирану (Karami et al., 2006), где она так же изолирована от другого подвида *L. l. seistanica*;
- *Lutra lutra monticolus* описана для северной Индии (штаты Пенджаб, Кумаон, Химачал-Прадеш, Сикким, Ассам), Непала, Бутана и Мьянмы;
- *Lutra lutra nair* обитает в южной Индии и на Шри-Ланке;
- *Lutra lutra seistanica* — среднеазиатская выдра, описана для территорий Афганистана, Восточного Ирана, Казахстана, Узбекистана, Туркменистана;
- *Lutra lutra whiteleyi*, японская выдра, одно время выделялся в отдельный вид (Suzuki et al., 1996), однако позже высказываются предложения вернуть ему статус подвида (Waku et al., 2016). Тем не менее, был обнаружен в природе в последний раз в 1979 г., признан окончательно вымершим в 2012 г.

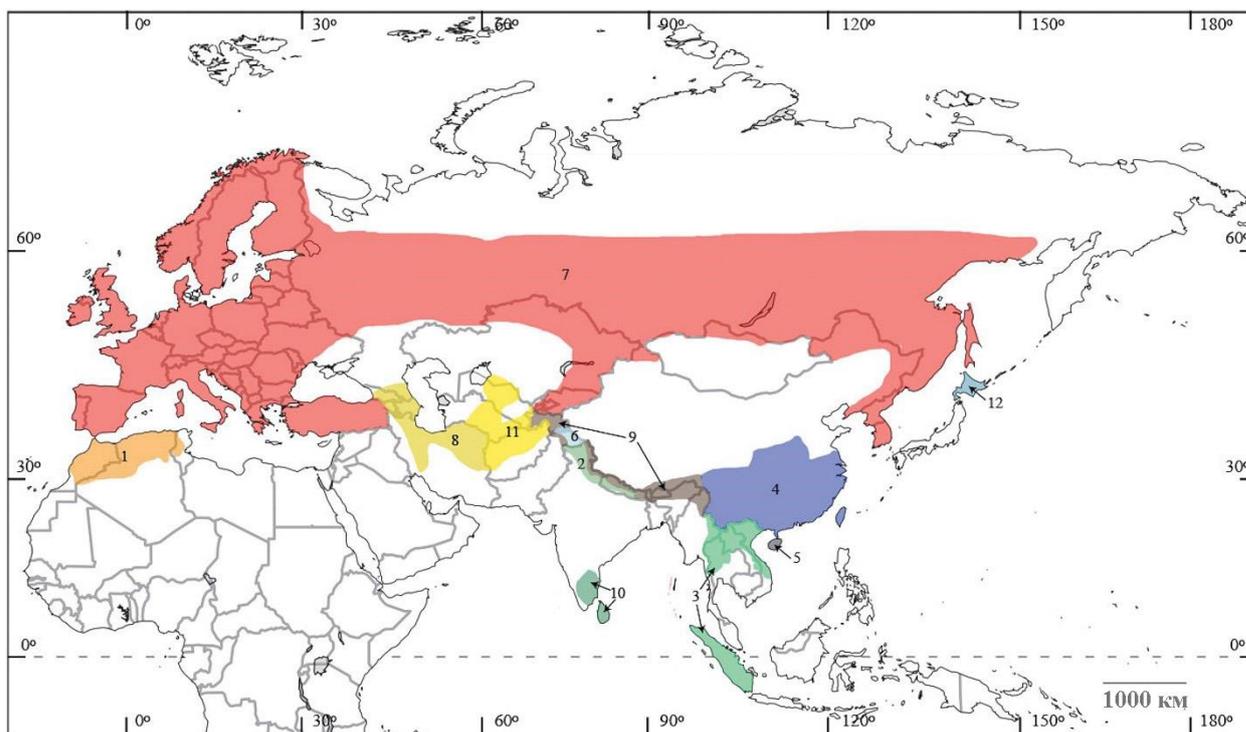


Рисунок 1.3. Подвидовая структура речной выдры (по Hung, Law (2016)). 1. *L. l. angustifrons*; 2. *L. l. aurobrunnea*; 3. *L. l. barang*; 4. *L. l. chinensis*; 5. *L. l. hainana*; 6. *L. l. kutab*; 7. *L. l. lutra*; 8. *L. l. meridionalis*; 9. *L. l. monticolus*; 10. *L. l. nair*; 11. *L. l. seistanica*; 12. *L. l. whiteleyi*.

Таким образом, на территории России и бывшего СССР на настоящий момент обитает три подвида речной выдры: номинативный *L. l. lutra*, кавказский *L. l. meridionalis* и среднеазиатский *L. l. seistanica*.

Номинативный подвид *L. l. lutra* L., 1758 (по Гептнеру и др. (1967) — Северная выдра) обладает относительно более крупными размерами по сравнению с остальными подвидами. Окраска туловища со спинной поверхности тёмно-коричневая, с брюшной стороны относительно тёмная. Слабо развита географическая изменчивость как по краниометрическим параметрам (Барышников, Пузаченко, 2012), так и по одонтологическим признакам (Гимранов, Косинцев, 2012; Ranyuk, Ansorge, 2015).

Кавказская выдра *L. l. meridionalis* была впервые описана Огнёвым (1931) по голотипу из Тегерана. Отмечается, что морфологически эти животные, как правило, чуть меньших размеров, чем представители номинативного подвида (длина тела от 530 до 710 мм, длина хвоста 320–470 мм). Краниометрические исследования показали, что кавказская выдра слабо отличается от выдр из европейских популяций (*L. l. lutra*) (Барышников, Пузаченко, 2012; Барышников, 2024).

Авторами упомянутого выше исследования также высказывается предположение, что таксон *L. l. meridionalis* следует считать младшим синонимом номинативного подвида.

Среднеазиатская выдра *L. l. seistanica* Virula, 1912 (syn. *oxiana*) по размерам сходна с кавказской выдрой, однако окраска туловища более светлая, чем у предыдущих подвидов, как со спинной, так и с брюшной стороны. По пропорциям черепа хорошо отличается от номинативного подвида (Барышников, Пузаченко, 2012; Барышников, 2024), так что сомнений в таксономической принадлежности не вызывает.

1.4. Современное состояние исследований филогеографии и генетической изменчивости речной выдры

1.4.1. Особенности используемых маркёров и образцов

С развитием молекулярно-генетических методов стало возможно использовать признаки, характеризующие разнообразие живых организмов, не только морфологические, но и генетические, что привело к развитию новых отраслей в биологии. Генетическое разнообразие — первичный материал для эволюции, потому что оно способствует адаптациям и специализациям организма (Hedrick, 2001). Знание генетического разнообразия вида позволяет установить влияние фрагментации местообитания на уменьшение потока генов, инбридинг и способность эволюционировать в качестве ответа на изменения среды. Однако, генетические линии не существуют отдельно от живых организмов, и закономерности их распространения неотделимы от распространения животных, их распределения в пространстве.

Филогеография (Avice, 1987) — это область знаний, которая включает в себя принципы и процессы географического распространения генеалогических линий в живых организмах. Она изучает пространственное распределение генетических линий с известными филогенетическими (родственными) взаимоотношениями. Филогеография располагается на стыке дисциплин, вовлеченных в изучение макроэволюции, и группой дисциплин, изучающих микроэволюцию. К первым относятся палеонтология, геология, историческая география, филогенетика, т.к. макроэволюция охватывает процессы, приводящие к образованию таксонов надвидового уровня. Ко вторым - популяционная генетика, этология и демография, поскольку микроэволюция является совокупностью эволюционных процессов на внутривидовом уровне. Поэтому при анализе распространения генетических линий в том числе прибегают к понятиям и методам этих дисциплин.

Выбор маркёра, характеризующего генетическое разнообразие того или иного вида, является краеугольным камнем филогеографии (Абрамсон, 2009) и базируется на различной

частоте мутаций в разных участках генома. Частота мутаций часто определяется косвенно по оценке частот замен за время эволюции в участках генома, не подверженных естественному отбору. Средняя частота мутаций в яДНК млекопитающих оценивается в $3\text{--}5 \times 10^{-9}$ нуклеотидных замен в год, при этом сильно варьирует в зависимости от участка: для участков, кодирующих белок, очень низка, для некодирующих микросателлитных локусов, наоборот, высокая. Частота мутаций в мтДНК млекопитающих оценивается как минимум в 10 раз выше, чем для яДНК (Allendorf et al., 2012).

Последовательности митохондриальной ДНК (мтДНК) являются одними из наиболее часто используемых маркеров (Allendorf et al., 2012). МтДНК гаплоидна и не участвует в кроссинговере в отличие от аутосомных хромосом, а следовательно, относительно проста в статистической обработке. Однако, мтДНК наследуется только по материнской линии, а значит не отражает эволюцию отцовской линии. Фрагменты мтДНК применяются для исследований генетического разнообразия, филогенетических связей и определения географических разделений между популяциями (Awise, 1987; Awise, 2000). Если для филогенетических задач используют умеренно консервативные участки митохондриальной ДНК (в зависимости от исследуемого уровня филогении, например, это гены белков дыхательной цепи (*co1*, *cytb*, *nadh2*)), то задачи филогеографии зачастую лежат в зоне внутривидового разнообразия, следовательно, используемые маркеры должны иметь относительно высокую скорость мутации.

Во внутривидовом уровне наиболее часто используется небольшая часть мтДНК — контрольный регион — поскольку он обладает высокой скоростью мутации в двух периферийных доменах (Awise, 2000; Банникова, 2004). Контрольный регион является местом начала репликации мтДНК, а потому, во-первых, не является кодирующим участком и не подвержен естественному отбору, во-вторых, накапливает большое количество мутаций из-за отсутствия механизмов репарации последовательности. Из-за этих свойств скорость мутации контрольного региона выше, чем у других фрагментов мтДНК.

Также для изучения внутривидового и внутрипопуляционного разнообразия применяют аутосомные микросателлитные локусы — ядерные маркеры, часто используемые в популяционной генетике (в том числе и в природоохранных исследованиях) (Allendorf et al., 2012). Это высоковариабельные диплоидные мультиаллельные локусы с повторами от 2 до 7 нуклеотидов, которые распределены по всему геному в некодирующих зонах. Микросателлитные локусы обладают высокой скоростью мутации, формирующейся за счет ошибок при репликации ДНК (проскальзывание полимеразы при многократном считывании одинаковых фрагментов и рекомбинация). В результате каждый локус может обладать большим количеством аллелей (фрагментов с разным вариантом длины). Скорость мутации

микросателлитных локусов оценивается в 10^{-3} мутаций на позицию (Allendorf et al., 2012). Среди прочего они широко используются для определения внутривидовой генетической изменчивости, определения эффективного размера популяции, происхождения популяции и индивидуальной идентификации особей. При этом, при выборе микросателлитного маркера наиболее информативен локус с большим числом аллелей.

Однако, у данных маркёров существует и ряд ограничений. В первую очередь, использование микросателлитов может быть ограничено ошибками генотипирования, такими как нулевые аллели. Они возникают, когда из-за мутации в месте присоединения праймера в процессе ПЦР амплифицируется только один из двух аллелей в гетерозиготном организме, что ведет к завышению числа гомозиготных особей. Другой сложностью является появление ложных аллелей или исчезновение существующих аллелей из-за различных ошибок амплификации. Эта ситуация способна привести к неправильному определению генетического профиля особи. Желательно также аккуратно подбирать микросателлитные маркеры, используя преимущественно микросателлиты с тетра- или пентануклеотидными повторами для лучшего определения размера (Taberlet, Luikart, 1999; Waits, Paetkau, 2005). В качестве решения данных проблем необходимы повторные амплификации. Необходимое число повторностей может варьировать в зависимости от генетического профиля, от сохранности ДНК образца. За подтвержденный генетический профиль считается тот, который при повторных амплификациях совпал минимум 2 раза для гомозигот и минимум 3 раза для гетерозигот (Taberlet, Luikart, 1999).

Стандартным материалом генетических исследований животных служат различные образцы тканей. Оптимальными тканями считаются мышцы, кровь и печень животного, т.к. в этих тканях достаточно много как яДНК, так и мтДНК. Однако, для скрытно живущих, редких животных использование данного типа образцов может быть затруднено из-за сложности их получения, поэтому в качестве неинвазивных образцов могут быть использованы экскременты, слюна, перья, шерсть и прочие роговые образования. Для работы с музейными коллекциями обычно используются спилы костей или зубов, образцы шкуры и шерсти.

Каждый тип неинвазивных образцов обладает своими достоинствами и недостатками, которые необходимо учитывать. В случае экскрементов, источником генетического материала выступают эпителиальные клетки кишечника животного. Использование экскрементов для молекулярно-генетического анализа позволяет, с одной стороны, не работая напрямую с животными получать от них образцы ДНК, что важно, например, если сбор проб проводится на ООПТ или с редкими охраняемыми видами. С другой стороны, низкое качество и количество ДНК, присутствие посторонней ДНК бактерий и добычи, так же, как и ингибиторы ПЦР, могут влиять на успех амплификации (Taberlet, Luikart, 1999), в связи с чем имеется ряд ограничений

на сбор материала данного типа. Немаловажен период сбора экскрементов, т.к. под воздействием солнечных лучей, ветра, осадков ДНК разрушается. Для зимы период сбора составляет до 5–7 дней с момента дефекации, при наличии постоянной отрицательной температуры. Для осени/весны до 2–4 дней при температуре до +5°C и отсутствии в этот период осадков. Для лета — до 2 дней при отсутствии в этот период осадков (Hájková et al., 2006). Хранится образец в 96% -ном этаноле, желателно при отрицательных температурах.

В костной ткани и зубах основным источником генетического материала служат остеобласты и другие клетки костной ткани, кровеносные сосуды в зубном канале и пульпе. В образцах шкуры и шерсти источниками генетического материала служат луковицы волос и дерма. Использование данных типов тканей в качестве образцов позволяет проводить исследования коллекционного и в том числе ископаемого материала. Однако, аналогичным образом, ДНК подвержено значительной деградации в результате деятельности бактерий, гуминовых кислот, ультрафиолета солнечных лучей, в ходе химической обработки материала, что приводит к ингибированию амплификации.

Низкая концентрация таргетной ДНК в неинвазивных образцах также приводит к таким проблемам, как конкуренция ПЦР и контаминация. Они возникают вследствие того, что праймеры на искомый фрагмент могут захватывать не только необходимую ДНК хозяина, но и фрагменты ДНК бактерий, жертвы, других организмов, исследователя и прочее.

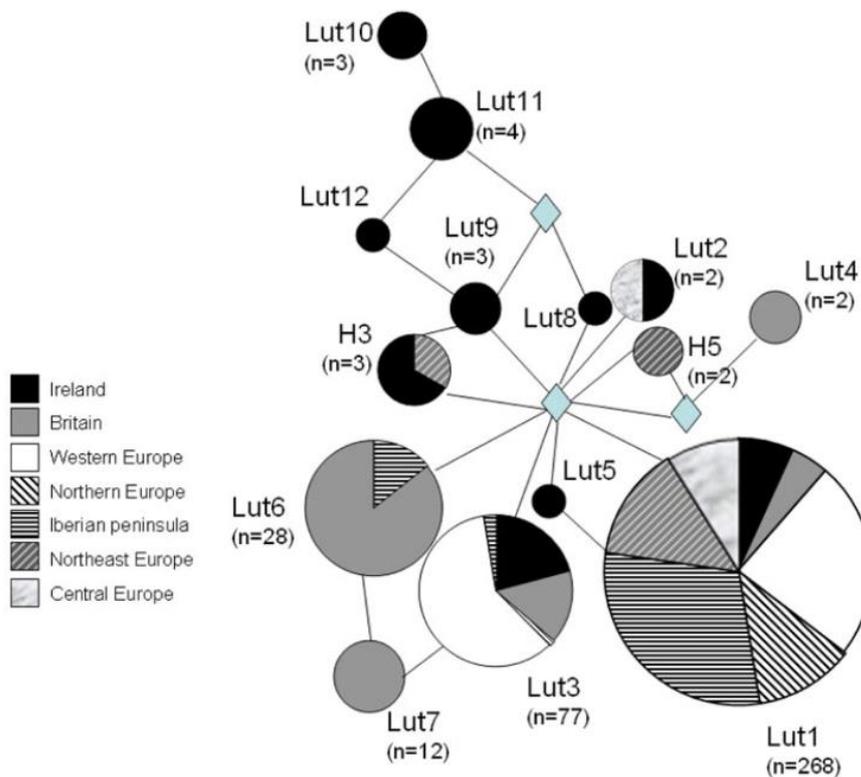
Универсальными решениями вышеперечисленных проблем служат амплификация относительно коротких фрагментов мтДНК (200–500 п.н.) высокоспецифичными праймерами, использование коротких фрагментов микросателлитных локусов, увеличение числа и подбор условий повторных амплификаций.

1.4.2. Исследование митохондриальной ДНК у речной выдры

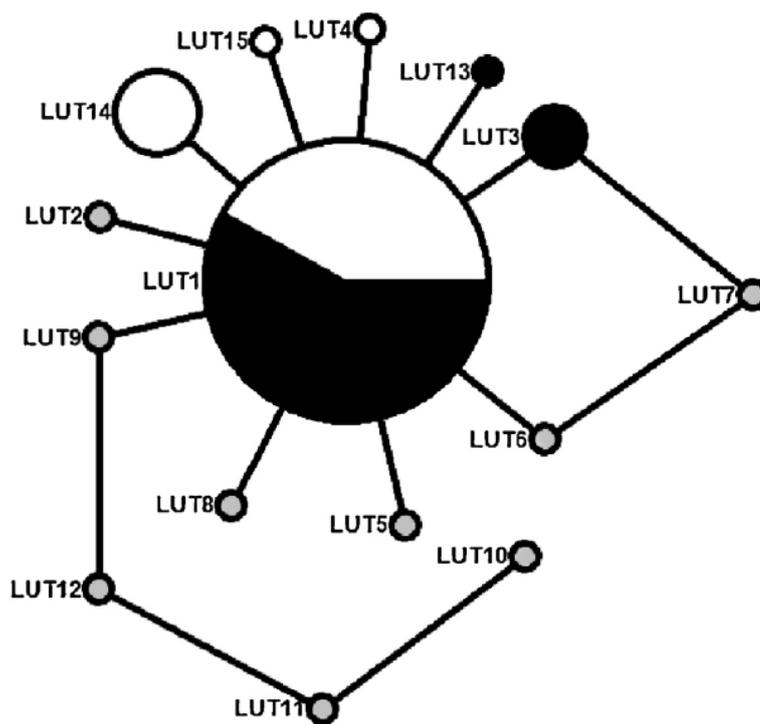
Одни из первых публикаций, посвященных генетическому разнообразию мтДНК речной выдры появились только в конце 1990-х. В частности, было показано на примере популяции речной выдры из Дании наличие необычайно низкого для хищников генетического разнообразия на основе фрагмента контрольного региона мтДНК: 29 особей выдры из 30 исследуемых несли одинаковый гаплотип контрольного региона мтДНК (Mucci et al., 1999). В дальнейшее десятилетие основной пласт исследований был преимущественно посвящён вопросам реинтродукции выдры в Европе (Fernández-Morán et al., 2002; Koelewijn et al., 2010; Tremolada et al., 2020), а потому молекулярно-генетические методики развивались в приложении к вопросам успешности данных программ: в основном для индивидуальной идентификации выпущенных в природу животных с помощью экскрементов (Ferrando et al., 2008; Koelewijn et

al., 2010; Vergara et al., 2014), шерсти (Anderson et al., 2006). К филогеографии выдры акцент вернулся только ближе к концу 2000-х, началу 2010-х.

В ряде последующих исследований было описано доминирование одного гаплотипа контрольного региона мтДНК для значительной части Европы и общая «звездообразная» структура популяции выдры Европы (Ferrando et al., 2004; Stanton et al., 2009; Finnegan, O'Neill, 2010). Исследования европейской популяции в дальнейшем велись преимущественно на 5'-участке контрольного региона мтДНК длиной от 255 до 300 п.н., как на самом вариабельном (Рисунок 1.4 а, б). При этом, гаплотипическое разнообразие для 357 образцов по данному короткому фрагменту оказалось $H = 0.4712$, нуклеотидное разнообразие $\pi = 0.002$ (Stanton et al., 2009). Для островных популяций Великобритании и Ирландии эти показатели оказались выше, чем для популяций Центральной Европы (Великобритания: $H = 0.7338$ (Stanton et al., 2009), Ирландия: $H = 0.75$, $\pi = 0.004$ (Finnegan, O'Neill, 2010)). Также авторами отмечались и последствия ранних программ по реинтродукции выдры: ряд особей из Дании с гаплотипом Lut3 ведут происхождение из Британских островов, а особи из Иберийского полуострова с гаплотипами Lut3 и Lut6 реинтродуцированы из Франции и Великобритании соответственно (Stanton et al., 2009).



a)



б)

Рисунок 1.4. Медианная сеть гаплотипов фрагмента 5'-участка контрольного региона мтДНК: а) 407 образцов речной выдры (300 п.н.) для разных регионов Европы по Finnegan, O'Neill, 2010; б) 181 образец речной выдры (345 п.н.) на территории Швеции и Финляндии по Honnen et al., 2015; чёрным обозначены образцы из Швеции, белым — из Финляндии, серым — известные ранее из базы Генбанк (NCBI). Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Между узлами по одной замене.

Одно из ключевых исследований, посвященных данной тематике, выполнила Муччи с соавторами (2010). В нём на основании 95 образцов тканей выдры из различных частей Европы показана более подробная структура популяции, представляющая собой звездообразную медианную сеть гаплотипов с единичными мутациями между ними (Рисунок 1.5). Также в данной популяции наблюдались высокое гаплотипическое H (0.79 ± 0.037), но низкое нуклеотидное разнообразие π (0.0014 ± 0.00012) даже для более длинного фрагмента мтДНК в 2000 п.н., что даёт основания предполагать относительно недавнее возникновение генетических линий.

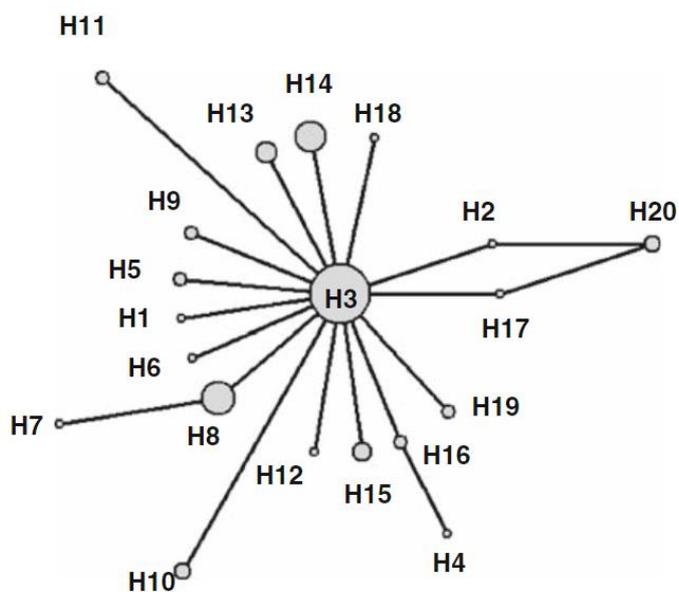


Рисунок 1.5. Медианная сеть гаплотипов фрагмента мтДНК (цитохром b, тРНК-Тре, тРНК-Про, контрольный регион) 95 образцов речной выдры. Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Между узлами по одной замене. По Mucci et al., 2010.

В качестве причины возникновения выраженной звездообразной структуры авторами указывалось, что расселение выдры по всей территории Европы шло из единой рефугиальной популяции, которая под влиянием «бутылочного горлышка» сохранялась в рефугиумах во время последнего ледникового максимума. Особенно важным был рефугиум на Аппенинском полуострове, потому что именно там обнаружена генетически более разнообразная популяция. Подтвердить (или опровергнуть) данную гипотезу на настоящий момент не представляется возможным, т.к. нет отсековированных фрагментов ископаемых речных выдр позднего плейстоцена-голоцена, а, следовательно, в оценке датировок можно опираться только на палеонтологические находки и летописи. Самая древняя на данный момент находка речной выдры Европы обнаружена в пещере Романелли (Италия) и датируется поздним плейстоценом (Mecozzi et al., 2022). Исходя из палеонтологических находок, выдры стали широко распространены в Европе порядка 7 тыс. лет назад, а Северной Европы и Британских островов

достигли порядка 5 тыс. лет назад (Sommer, Benecke, 2004). Однако насколько ископаемые выдры генетически отличались от современной европейской популяции остаётся неизвестным. Для материковых выдр Восточной Азии (в частности, Корейского полуострова (*L. l. lutra*) и о. Цзинмэньдао (*L. l. chinensis*)) было обнаружено несколько новых гаплотипов контрольного региона мтДНК, которые, несмотря на большие географические дистанции, отличаются от основного центрального гаплотипа на считанные замены (Hwang, Cho, 2018), однако более подробных исследований проведено не было.

Часто в филогеографических исследованиях используют в качестве маркера разнообразия популяций ген цитохрома *b*. Однако, его скорость мутации ниже, чем у некодирующего контрольного региона, поэтому в случае речной выдры последовательности этого гена использовались в основном в контексте филогенетических исследований (Коефли, Уэйне, 1998; Коефли et al., 2008a,b).

Грандиозный прорыв в филогеографических исследованиях внесло применение секвенирования полного митохондриального генома. Одно из последних исследований, где в качестве маркеров как раз выбран полный митогеном и ген цитохрома *b*, показало наличие пяти генетических линий речной выдры (Du Plessis et al., 2023b) (Рисунок 1.6).

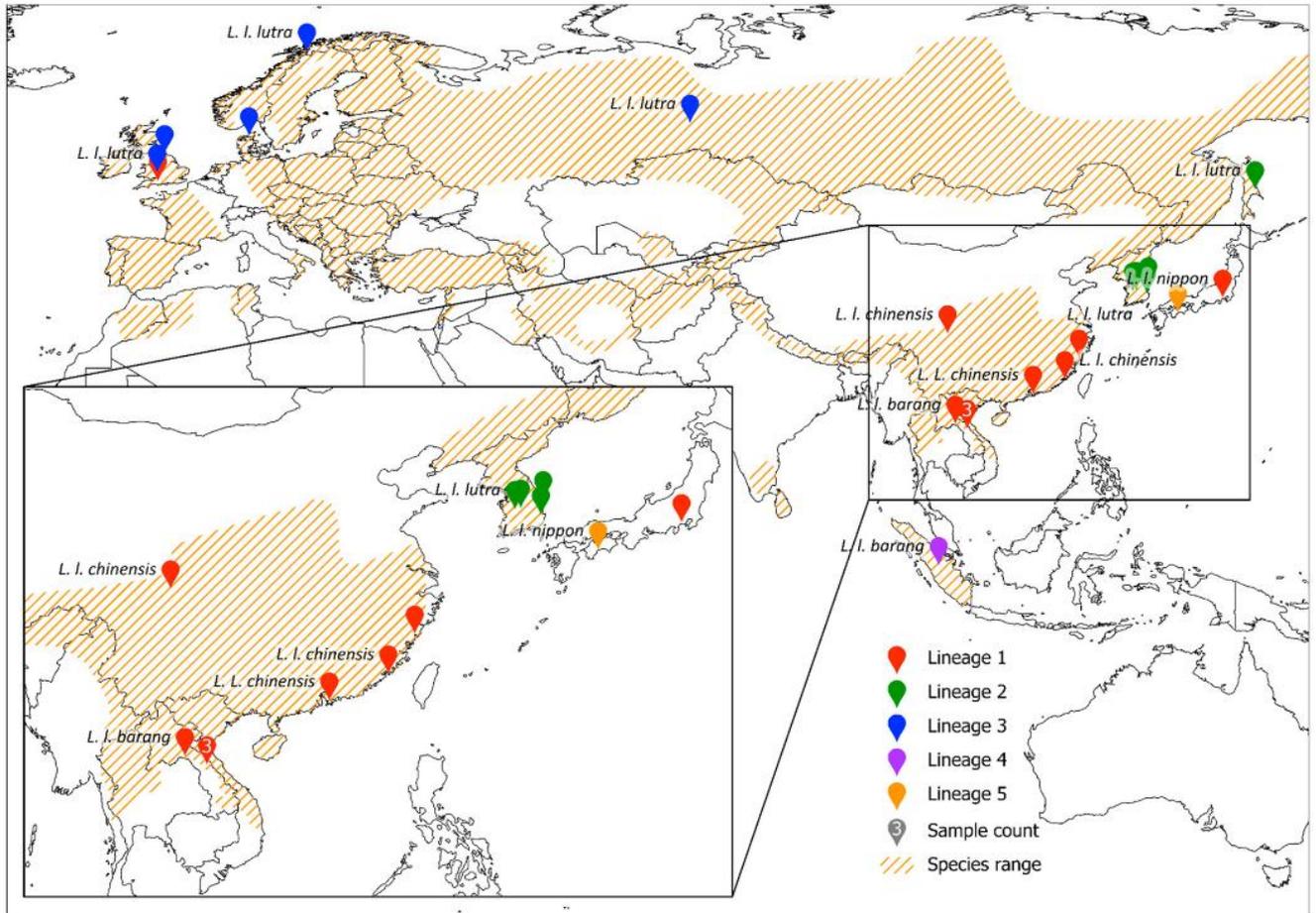


Рисунок 1.6. Карта используемых в исследовании Du Plessis и др., (2023b) образцов речной выдры. Цветом обозначена принадлежность к митохондриальной линии, курсивом указан подвид.

- *Митохондриальная линия 1.* Носители данной линии обитают на юге и в центре Китая, Вьетнаме, Лаосе, в недавнем прошлом обитали и в Японии. Принадлежат к подвидам *L. l. chinensis*, *L. l. barang*, *L. l. nippon*.
- *Митохондриальная линия 2.* Сестринская к линии 1, её представители обитают на Корейском полуострове и о. Сахалин.
- *Митохондриальная линия 3.* Наиболее широко распространенная линия. Её представители отмечены для Западной Европы, Ирака, Центральной Сибири и относятся к подвидам *L. l. lutra* и вероятно *L. l. meridionalis*.
- *Митохондриальная линия 4.* Выдры о. Суматра, подвида *L. l. barang*.
- *Митохондриальная линия 5.* Самая древняя клада, жившая на островах Японского архипелага. На данный момент вымерла.

Разделение линий 1, 2, 3, 4 вероятно произошло практически одновременно в позднем плейстоцене (как минимум, 80 тыс. лет назад) в то время, как японские выдры линии 5

разошлись раньше. По всей видимости, именно из-за того, что на Японском архипелаге жили особи двух митохондриальных линий, исследователи выделяли то отдельный вид японская выдра *L. nippon* (более древняя линия 5), то говорили о подвиде *L. l. whiteleyi* (более поздняя митохондриальная линия 1) (Suzuki, 1996; Waku, 2016; Park, 2019). Однако, более точные датировки возможны только при калибровке с участием палеонтологических данных.

Несмотря на обширное проведенное недавно исследование, значительная часть ареала всё еще остаётся не исследованной, а добавление новых регионов в т.ч. из Северной Евразии и Кавказа в данную картину расширит представление о филогеографии данного вида.

1.4.3. Исследование митохондриальной ДНК других видов подсемейства Lutrinae

Для родственных видов подсемейства Lutrinae филогеографическая структура достаточно различна и является следствием определенных исторических событий. Южная выдра (*Lontra provocax*) обладает самым маленьким ареалом среди подсемейства (юг Южной Америки), при этом на современное генетическое разнообразие и распределение генетических линий также значительно повлияло распространение ледников. Популяции южной выдры с севера ареала и острова Чилоэ (Чили) обитают преимущественно в пресноводных водоёмах. На юге острова Чилоэ и в южной части ареала выдры занимают прибрежные морские местообитания, в многочисленных фьордах. Исследования разнообразия фрагмента мтДНК (ген цитохрома b, ND5 и контрольный регион) показали, что пресноводные популяции формируются в базальный гаплотип и образуют единую гаплогруппу, а южные приморские популяции формируют отдельную гаплогруппу и имеют большее количество гаплотипов (Рисунок 1.7) (Vianna et al., 2011). При этом гаплотипическое разнообразие достаточно высокое ($H = 0.8775 \pm 0.0195$), а нуклеотидное разнообразие низкое ($\pi = 0.001610 \pm 0.000922$). Предполагается, что южные выдры расселились по окончании последнего ледникового периода из северного пресноводного рефугиума. При этом наличие отдельных гаплотипов, не сформированных в звездообразную структуру, у особей, обитающих во фьордах, позволяет предполагать наличие мелких морских рефугиальных зон, в которых могли выживать животные.

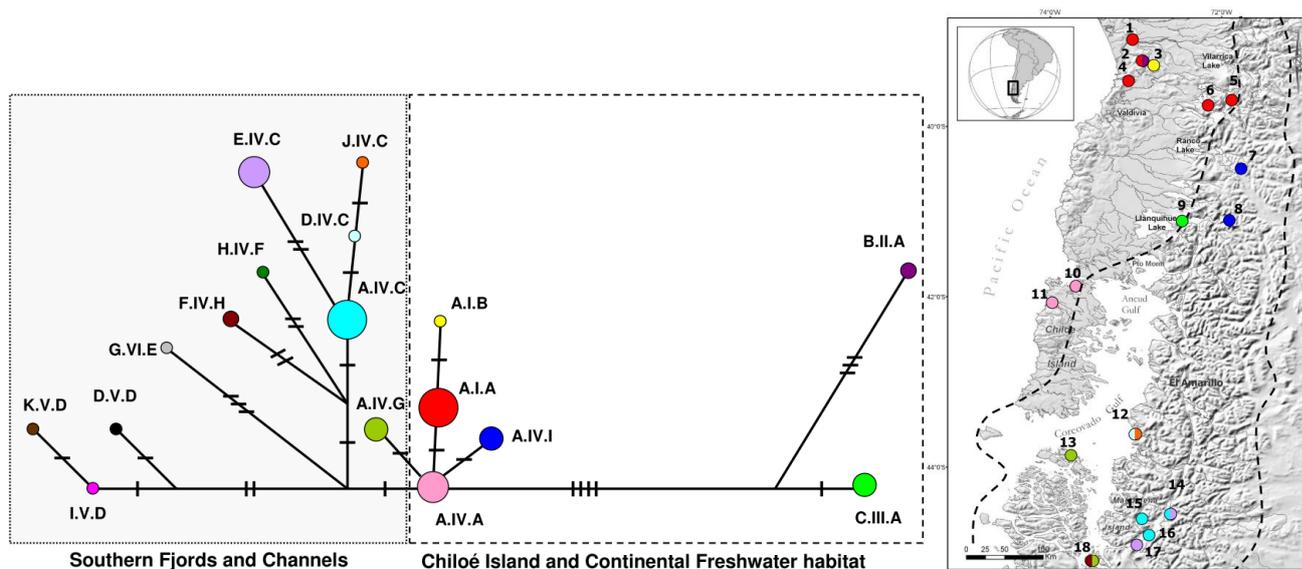


Рисунок 1.7. Слева: медианная сеть гаплотипов фрагмента мтДНК южной выдры (*Lontra provocax*). Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Число замен указано вертикальными штрихами. Справа: географическое распространение исследованных гаплотипов. По Vianna et al., 2011.

Для гладкошёрстной выдры (*Lutrogale perspicillata*), обитающей в южной и юго-восточной части Азии (и на запад вплоть до Ирака и Пакистана), филогеографическая структура наблюдается достаточно явно, что также является следствием исторических событий (Рисунок 1.8). Исследования фрагмента мтДНК (1131 п.н.) показали, что у этого вида имеется три хорошо различимых гаплогруппы, формирующих также отдельные эволюционно-значимые единицы (Moretti et al., 2017). Показано, что из Юго-Восточной Азии гладкошерстные выдры расселились двумя путями. Часть особей расселилась на юго-восток по обмелевшему вследствие наступания ледника шельфу в Сундаланд (ныне Малайский архипелаг) и, согласно эффекту основателя и дальнейшей островной изоляции, там сформировались как отдельная кладка, так и уникальные гаплотипы. Западный путь расселения сформировал отдельную кладку для Индостана, и от нее в дальнейшем особи проникли Месопотамию и Курдистан, сформировав самую «молодую» кладку. Современная популяция гладкошерстной выдры Ближнего Востока находится под угрозой исчезновения в том числе в связи с антропогенной нагрузкой, что привело к снижению генетического разнообразия популяции.

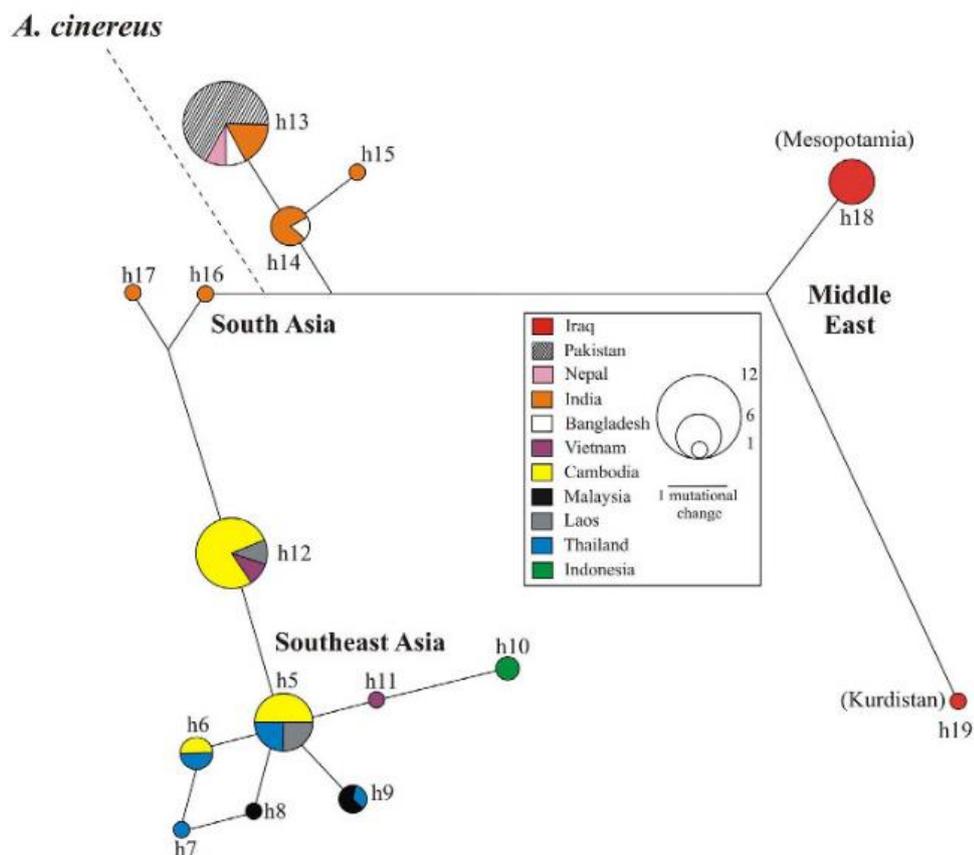


Рисунок 1.8. Медианная сеть гаплотипов фрагмента мтДНК (305 п.н.) гладкошерстной выдры (*Lutrogale perspicillata*). Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. По Moretti et al., 2017.

1.4.4. Исследования ядерной ДНК и микросателлитных локусов речной выдры

Специализированные праймеры для микросателлитных локусов речной выдры были разработаны и впервые применены для исследования популяционного разнообразия выдры в Шотландии в самом конце 1990-х (Dallas, Piertney, 1998; Dallas et al., 1999), а для восточной части ареала вида дополнительные микросателлитные локусы появились в публикациях в середине 2000-х (Huang et al., 2005), т.е. примерно одновременно с началом исследований мтДНК выдры. Аналогично исследованиям по мтДНК, довольно быстро стало понятно, что использование микросателлитных маркёров является более подходящим методом для изучения популяционной изменчивости выдры и относительно недавних эволюционных событий за счет более высокой скорости мутации. Также использование коротких фрагментов микросателлитных локусов позволило использовать образцы тканей с разным качеством ДНК — от мышц и шерсти до музейных образцов и экскрементов.

В частности, одной из задач, решаемых с помощью микросателлитных локусов, стало выявление более мелких региональных кластеров внутри популяции выдры в Европе (Mucci et

al., 2010; Honnen et al., 2015; Geboes et al., 2016). Несмотря на умеренные показатели разнообразия европейской популяции выдры, имеются и изолированные группы с низким генетическим разнообразием. В частности, в Дании и ожидаемая (H_o), и наблюдаемая (H_e) гетерозиготности оказались крайне низкими (0.39 и 0.35 соответственно) (Mucci et al., 2010). Для южной Италии эти показатели также не высоки ($H_e = 0.27-0.46$; $H_o = 0.33-0.64$) (Prigioni et al., 2006; Buglione et al., 2021; Balestrieri et al., 2022). В то же время имеется общий тренд на увеличение генетического разнообразия в сторону северных и северо-восточных популяций выдры Европы. Для Северной Европы (Швеция, Финляндия) ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготности средние ($H_e = 0.53-0.76$; $H_o = 0.46-0.70$) (Mucci et al., 2010; Honnen et al., 2015; Tison et al., 2015). В целом, относительно низкие уровни полиморфизма в европейской популяции выдры принято объяснять, с одной стороны, влиянием ледника в последний ледниковый максимум. Предположительно, речные выдры пережидали тот период в немногочисленных рефугиальных зонах (Иберийский полуостров, Апеннины, Балканы) и прошли через эффект бутылочного горлышка, а затем при отступании ледника произошло расселение на север. С другой стороны, в последние сотни лет, а особенно за последнее столетие, популяция выдры Европы претерпела ряд резких снижений численности из-за антропогенного воздействия вплоть до полного вымирания в отдельных странах. На численность выдры негативно влияли как активная охота, так и ряд вторичных причин (использование пестицидов для повышения урожайности почвы, сооружение дамб и рыбных хозяйств). В результате, причина современного низкого генетического разнообразия выдры Европы — это результат совокупности причин, как климатических, так и антропогенных.

История популяции выдры для восточной Азии и Корейского полуострова несколько иная. С одной стороны, она сильно подвергалась влиянию ледника, с другой, антропогенный пресс долгое время был относительно низким. Это подтверждается и относительно более высоким по сравнению с Европой уровнем генетического полиморфизма (Hung et al., 2004).

Островная изоляция также, несомненно, вносит свой вклад в формирование генетической структуры. Наличие отдельных популяций показано не только для материковой Европы, но и для Британских островов (Dallas et al., 2002). В частности, для популяции юга Великобритании показано отсутствие эффекта бутылочного горлышка в популяции, но более низкие уровни генетического полиморфизма, чем для популяции выдры Шотландии. Однако, для другой изолированной островной популяции выдры с о. Цзинмэньдао (Китай, Южно-Китайское море) показана генетическая мономорфность и отсутствие генетических различий как с ныне вымершей популяцией выдры о. Тайвань, так и с материковой популяцией южного Китая, что в

данном случае может говорить об относительно молодом возрасте данной популяции (Jang-Liaw et al., 2023).

Иногда генетически различные популяции формируются на относительно небольших территориях со сложным рельефом или сложными климатическими условиями. В случае итальянских популяций подобные генетические различия наблюдаются между выдрами с разных систем рек центральной Италии (Buglione et al., 2021), а для популяции выдры Израиля показаны генетические различия на фоне изолированных водных систем (Cohen et al., 2013). Географическая и антропогенная изоляция в данных случаях позволила сформировать значительные дистанции между популяциями (Рисунок 1.9).

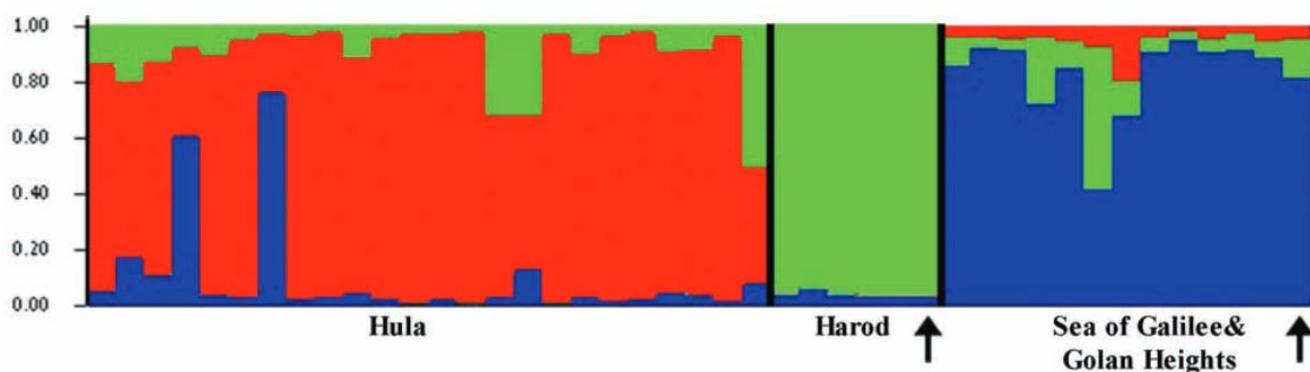


Рисунок 1.9. Кластеризация выборки 43 образцов речной выдры (*L. lutra*) Израиля. Оптимальное $K = 3$. По оси абсцисс — генетические профили, по оси ординат — вероятность принадлежности к одному из кластеров (по Cohen et al., 2013).

Как можно заметить, филогеография и популяционно-генетическая структура речной выдры на значительной площади ареала остаются преимущественно не изученными. Встаёт вопрос не только об уровне разнообразия вида в целом, но и правомерности подвидовых статусов.

1.4.5. Обзор молекулярно-генетических методик индивидуальной идентификации речной выдры

Спектр задач, решаемых с помощью анализа микросателлитных локусов, не ограничивается генетикой популяций, его стали применять в том числе в качестве неинвазивной методики наблюдения за выдрами в природе. Природоохранная генетика - относительно недавно возникший раздел генетики, изучает факторы, влияющие на генетическое разнообразие и современное распространение видов. Ее целью является сохранение видов и охраны биоразнообразия, и для ее достижения используется в том числе индивидуальная идентификация особей с использованием образцов, полученных неинвазивными методами. Такой подход позволяет проводить молекулярно-генетические исследования животных из диких

популяций без необходимости их отлова. Для выдры в качестве материала для подобных исследований используются: шерсть (Anderson et al., 2006) или чаще экскременты. В экскрементах ДНК хозяина больше всего содержится в клетках эпителия кишечника, что накладывает ряд ограничений на подобные методики. В частности, необходимы четкие протоколы сбора проб (Taberlet, Luikart, 1999; Hájková et al., 2006), а также благоприятные климатические условия, чтобы максимально избежать деградации ДНК). Однако, технологические сложности сбора материала окупаются возможностью генотипирования редких охраняемых или скрытно живущих видов. На полиморфизме микросателлитных локусов основаны методики индивидуальной идентификации особей, что применяется для исследования группировок выдры на охраняемых территориях (Bacon et al., 1999; Hájková et al., 2007; Park et al., 2011; Vergara et al., 2014; Park, Cho, 2017; Park et al., 2022). Например, стало возможным проследить судьбу реинтродуцированных выдр на территории Испании (Ferrando et al., 2008) и Нидерландов (Koelewijn et al., 2010), и их генетический вклад в современную популяцию.

1.4.6. Обзор геологических событий позднего плейстоцена – раннего голоцена, повлиявших на расселение речной выдры

Одними из наиболее значимых климатических событий в плейстоцене и голоцене являются чередующиеся этапы потеплений и похолоданий. Периоды похолоданий ведут за собой увеличение ледовой шапки на полюсах и как следствие опускание уровня Мирового океана. Периоды потеплений, наоборот, поднятие уровня воды, уменьшение ледникового покрова. Как следствие, трансформируются и природные зоны, а вместе с ними — и фауна, которая их населяет.

Последний период оледенения начался около 115–120 тыс. лет назад. Единый ледниковый щит последнего ледникового максимума занимал значительную часть Западной Европы, Европейскую часть России до Дона и средней Волги, Северный Урал, север Западно-Сибирской низменности и доходил до архипелага Северная Земля. Помимо этого, увеличивалась и площадь горного оледенения Гималаев, Альп, Кавказского хребта. Таким образом, практически вся территория России начиная с Южного Урала, Восточной Сибири не была подвержена влиянию ледникового покрова. Оледенение закончилось в разных регионах в разные временные промежутки, например, примерно 10–12 тыс. л.н. для Западной Европы.

Последующий за этим сток ледниковых вод, формирование больших площадей озёр и соединение систем рек, отраженные на Рисунке 1.10, не является географической преградой для речной выдры в той же степени, как служит для мелких млекопитающих, копытных, наземных

хищных. Такими преградами могли служить Западно-Сибирское море, существовавшее на севере современной Западно-Сибирской низменности 90–60 тыс. л.н., и система связанных с ней водоёмов, или Манычский пролив, соединявший Чёрное море с Каспийским. Приуроченность к околководным местам обитания приводит, наоборот, к потенциально более успешному и быстрому расселению по системам постледниковых озёр.

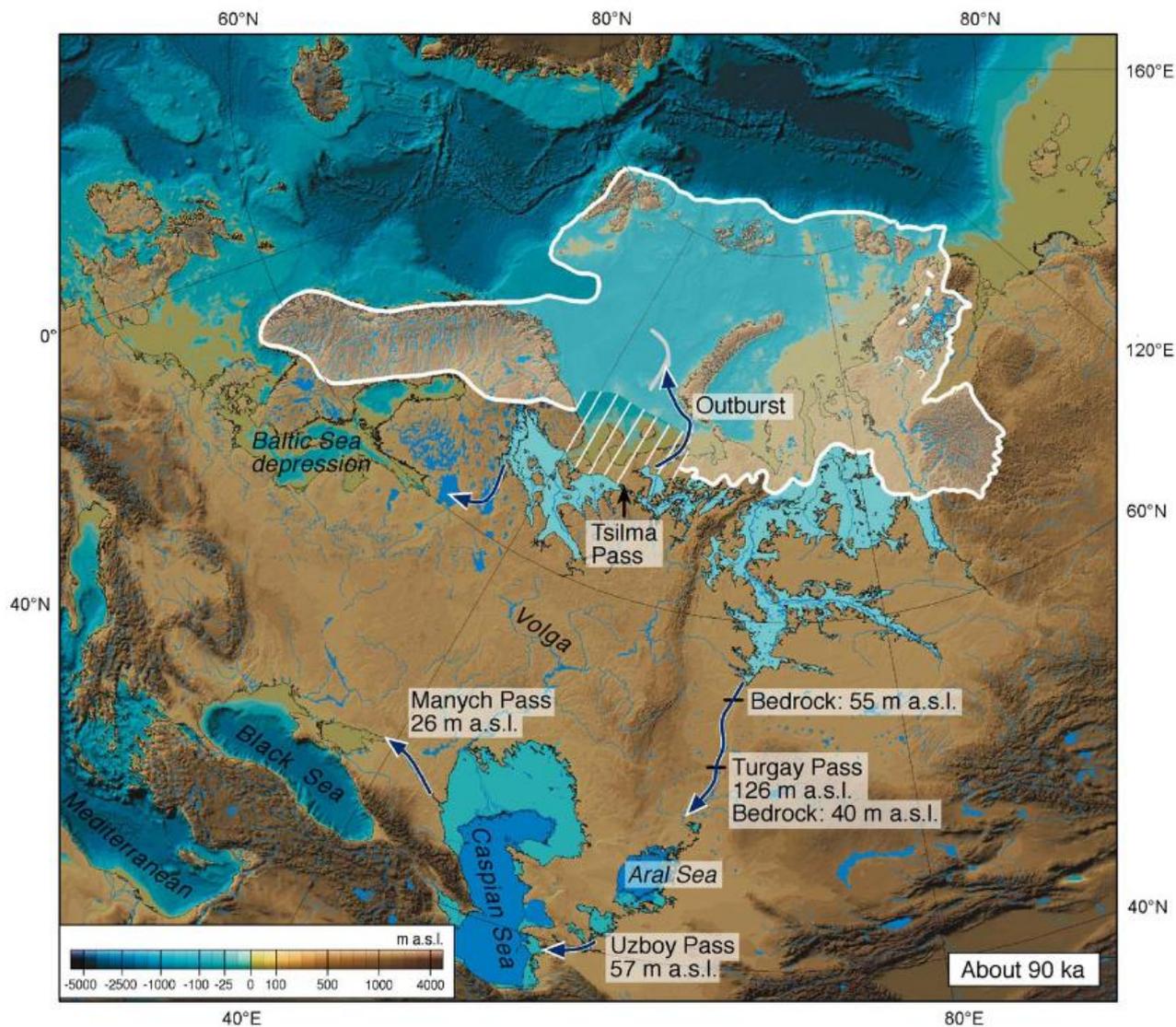


Рисунок 1.10. Реконструкция направления стока ледниковых вод и озёр 90–60 тыс. лет назад. По Mangerud et al., 2004.

Современные представления исследователей сходятся на том, что речная выдра возникла в юго-восточной Азии, потому что она филогенетически близка к суматранской выдре (*L. sumatrana*), а также по морфологическим данным не связана с плейстоценовым населением п/сем Lutrinae Европы (Барышников, 2024).

Самая древняя на данный момент находка речной выдры Европы обнаружена в пещере Романелли (Италия) и датируется поздним плейстоценом (Mecozzi et al., 2022). Исходя из палеонтологических находок, выдры стали широко распространены в Европе порядка 7 тыс. лет назад, а Северной Европы и Британских островов достигли порядка 5 тыс. лет назад (Sommer, Veneske, 2004). На территории Европейской части России находки выдры в основном датируются пребореальным — атлантическим периодом голоцена (12–6 тыс. л.н.) (Бачура, Косинцев, 2020). На Южном Урале самые древние находки речной выдры датируются 140 тыс. л.н., а также известны свидетельства добычи выдры в поселениях, датированных 6–4 тыс. л.н. (Гимранов, Косинцев, 2011).

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Сбор и хранение образцов для генетического анализа

В исследовании было использовано 166 образцов из различных типов тканей (мышцы, кости, шерсть) и экскрементов речной выдры. Подробная информация об образцах представлена в Таблице 1 Приложения. Обобщенная информация о количестве использованных образцов представлена в Таблице 2.1. Географическое распределение образцов указано на Рисунке 2.1. Географические координаты образцов отмечались в соответствии с указанным на этикетке локалитетом. В случае, если точных координат не приведено, то они выбирались произвольно в центре указанной административной единицы.

Образцы тканей и шерсти были представлены охотниками и исследователями из различных регионов. Образцы костной ткани были предоставлены: Зоологическим музеем МГУ им. М.В. Ломоносова (г. Москва), Зоологическим музеем Института Экологии Растений и Животных УрО РАН (г. Екатеринбург), Зоологическим музеем Сыктывкарского Государственного Университета и музеем Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар), Зоологическим музеем НАН Армении (г. Ереван), Биоресурсным центром коллективного пользования териологическими коллекциями ООПТ (Центрально-Лесной заповедник). Экскременты речной выдры были собраны на территории следующих ООПТ: ГПЗ «Калужские засеки», ГПЗ «Брянский лес», Центрально-Лесной ГПБЗ, Кавказский ГПБЗ, НП «Кондинские озёра».

Образцы мышц и шерсти были помещены в 96% этиловый спирт, каталогизированы и помещены в коллекцию ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Образцы костной ткани были отобраны в максимально возможных стерильных условиях. На нижней челюсти черепа выдры примерно под I-ым моляром (хищническим зубом) высверливалось 8–10 отверстий сверлом диаметром 1 мм, а костная мука собиралась в пробирку и хранилась при температуре -25°C до начала выделения.

Образцы экскрементов были отобраны по протоколу (Рожнов и др., 2018), модифицированному для речной выдры: чистым скальпелем, пинцетом, ножницами был взят кусочек экскремента размером $1,5\text{ см}^3$ или целиком экскремент. Также по возможности были отобраны пробы выделений анальных желез (темная желеобразная субстанция, обычно оставляется рядом или поверх экскремента) на ватную палочку. Полученный материал помещался в 10–25 мл пробирки с 96% спиртом. Для зимы период сбора экскрементов

составлял до 5–7 дней с момента дефекации при наличии постоянной отрицательной температуры. Для осени/весны до 2–4 дней при температуре до +5°C и отсутствии в этот период осадков. Для лета — до 2 дней при отсутствии в этот период осадков.

Таблица 2.1. Происхождение использованных в исследовании образцов в анализе по каждому маркеру и их количество. *EP* Европейская Россия, *ДВР* Дальний Восток России, *УЗ* Узбекистан; *мтДНК* Анализ митохондриальной ДНК, *МС* Микросателлитный анализ.

Страна Субъект РФ	Группа	Тип образца	мтДНК	МС	Σ	
Республика Армения	Кавказ	Мышцы, кости, шерсть, экскременты	18	7	22	
Республика Северная Осетия-Алания, Россия		Кости, экскременты	1	1	2	
Псковская область, Россия	EP	Кости	8	11	11	
Тверская область, Россия		Мышцы, кости	14	5	14	
Калужская область, Россия		Мышцы, кости	12	1	12	
Брянская область, Россия		Экскременты	3	1	3	
Архангельская область, Россия		Мышцы, кости	5	8	8	
Вологодская область, Россия		Кости	1	3	3	
Республика Карелия, Россия		Мышцы	1	1	1	
Владимирская область, Россия		Кости	0	1	1	
Воронежская область, Россия		Мышцы	1	1	1	
Пензенская область, Россия		Мышцы	1	0	1	
Республика Коми, Россия		Мышцы, кости	5	9	9	
Свердловская область, Россия		Сибирь	Кости	2	2	2
Тюменская область, Россия			Кости	0	1	1
Ханты-Мансийский АО - Югра, Россия	Кости, экскременты		7	2	7	
Томская область, Россия	Кости		1	0	1	
Республика Алтай, Россия	Кости		1	0	1	
Ямало-Ненецкий АО, Россия	Кости		0	1	1	
Республика Якутия, Россия	Мышцы		2	1	2	
Республика Бурятия, Россия	Кости	0	1	1		
Хабаровский край, Россия	ДВР	Мышцы, кости, экскременты	19	31	31	
Приморский край, Россия		Мышцы, кости, экскременты	11	18	18	
Сахалинская область, Россия		Мышцы, кости, экскременты	4	7	7	
Камчатский край, Россия		Кости	3	2	3	
Чукотский АО, Россия		Мышцы, кости	2	2	2	
Узбекистан	УЗ	Мышцы	1	0	1	
		Всего	123	117	166	



Рисунок 2.1. Карта происхождения образцов речной выдры, использованных в исследовании. Красным цветом обозначены образцы группы Кавказа, зелёным — группы Европейской России (далее — ЕР), оранжевым — группы Сибири, синим — группы Дальнего Востока России (далее — ДВР), жёлтым — образец из Узбекистана.

2.2. Выделение ДНК

Выделение ДНК проводилось с помощью разных наборов реагентов согласно типу ткани. Для выделения ДНК из мышц использовался измельченный фрагмент мышечной ткани размером 3x3 мм, выделение проходило набором QIAamp Blood & Tissue kit (Qiagen, США) по протоколу, указанному производителем. ДНК из 100–150 мкл костной ткани была выделена наборами QIAamp Investigator kit (Qiagen, США) и COгDIS Экстракт Декальцин (Гордиз, Россия). В протоколы производителей были внесены модификации: увеличение времени лизирования до суток, после 20 часов лизирования добавлялись дополнительные 20 мкл протеиназы К. ДНК из шерсти была выделена также набором QIAamp Investigator kit (Qiagen, США) с аналогичными модификациями. ДНК из экскрементов, объемом примерно 1 см³, была выделена набором QIAamp DNA Stool Mini kit (Qiagen, США) по протоколу, указанному производителем. Выделенная ДНК в дальнейшем хранилась при -25°C.

2.3. Амплификация и секвенирование мтДНК

Для анализа мтДНК 123 образцов речной выдры было амплифицировано два фрагмента. Первый фрагмент — это 5'-конец контрольного региона мтДНК длиной в 255 пар нуклеотидов (далее — п.н.). Второй фрагмент — участок мтДНК длиной 820 п.н. (3'-конец гена цитохрома b, тРНК-Три, тРНК-Про, 5'-конец контрольного региона мтДНК, продленный в сторону 3'-конца по сравнению с предыдущим на 317 п.н.) (Рисунок 2.2).

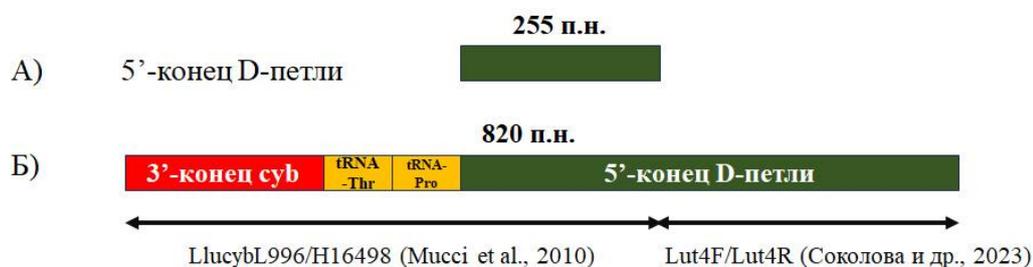


Рисунок 2.2. Схема амплификации двух фрагментов контрольного региона мтДНК, задействованных в работе. А) 255 п.н. Б) 820 п.н.

Оба исследуемых фрагмента мтДНК были амплифицированы с использованием двух пар праймеров (Таблица 2.2). Вторая пара праймеров была подобрана на основании референтной последовательности мтДНК из базы нуклеотидных последовательностей GenBank с использованием программы Primer3Plus 3.3.0 (Untergasser et al., 2012). В ПЦР-смесь для реакции общим объемом 20 мкл входило 4 мкл ПЦР-микса 5X MasDDTaqMIX-2025 (Диалат, Россия), 1,5 мкл каждого праймера (прямого и обратного) в концентрации 5 пМоль, 1 единица Hot Start Taq ДНК полимеразы (СибЭнзим, Россия), 4 мкл ДНК и вода. Программа ПЦР для пары праймеров LLucybl996/H16498 была взята из статьи Муччи с соавторами (Mucci et al.,

2010): 94°C 2 минуты, (94°C 40 сек, 50°C 40 сек, 72°C 40 сек) 28–40 циклов, 72°C 10 минут. Для разработанной в данной работе пары праймеров Lut4F/ Lut4R программа ПЦР была видоизменена до вида 94°C 2 минуты, (94°C 40 сек, 57°C 40 сек, 72°C 40 сек) 28–40 циклов, 72°C 10 минут. Количество циклов в реакции меняли в зависимости от типа образца. Для мышечных тканей использовали 25 циклов ПЦР, для шерсти, костей, экскрементов 35–40 циклов в зависимости от концентрации конечного ПЦР-продукта.

Таблица 2.2. Список праймеров для амплификации мтДНК речной выдры, использованных в данном исследовании.

Праймер	5'-3'	Источник
LlucybL996	CCTTACCCTAACCTGAATCGG	Mucci et al., 2010
H16498	CCTGAACTAGGAACCAGATG	Mucci et al., 2010
Lut4F	TCACCATGCCTCGAGAAACC	Соколова и др., 2023
Lut4R	TGTATACGTACGTGCACGGG	Соколова и др., 2023

Амплификацию проводили с помощью амплификатора MiniAmp Thermal Cycler (Applied Biosystems, США). Качество получившегося ПЦР-продукта определяли с помощью электрофореза в 1.5% агарозном геле. Образцы с не получившейся ПЦР по фрагменту мтДНК убирались из дальнейшего фрагментного анализа. Очистка ПЦР-продукта проводилась методом осаждения раствором 3 М ацетата натрия в 96 % этаноле и далее 70% этанолом. Очистку образцов с малым количеством ПЦР-продукта проводили вырезанием фрагмента ДНК из 3% агарозного геля с использованием набора Cleanup Mini (Евроген, Россия).

Сиквенс-ПЦР проводили с использованием набора BigDye Terminator kit 3.1 и 1.1 (Applied Biosystems, США). Секвенирование проводили на генетических анализаторах ABI 3130 и ABI 3500 (Applied Biosystems, США).

2.4. Амплификация микросателлитных локусов и фрагментный анализ

Для фрагментного анализа 117 образцов речной выдры было отобрано 20 аутосомных микросателлитных локусов и ген SRY для определения пола особей, и скомбинированы в 6 мультиплексов (Таблица 2 Приложения). Используемые микросателлитные локусы были разработаны как для речной выдры, так и для лесной куницы (*Martes martes*). Мультиплексы группировались экспериментальным путем исходя их возможности проведения ПЦР в одной

реакции при определенной температуре отжига, а также проведения капиллярного электрофореза за один прогон.

Микросателлитные локусы были амплифицированы в мультиплексах согласно Таблице 2 Приложения. В ПЦР-смесь для реакции общим объемом 15 мкл входило 3 мкл ПЦР-микса 5X MasDDTaqMIX-2025 (Диалат, Россия), от 0,5 до 3 мкл каждого праймера в концентрации 5 пМоль, 1 единица Hot Start Taq ДНК полимеразы (СибЭнзим, Россия), 1 или 2 мкл ДНК и вода. Программа ПЦР для всех мультиплексов была универсальной: 94°C 3 минуты, (95°C 10 сек, 57°C 30 сек, 68°C 1 мин) 28–42 циклов, 68°C 25 минут. Для образцов экскрементов все локусы были амплифицированы отдельно с аналогичной программой, но с большим количеством циклов. Для ДНК из костных образцов и образцов шерсти амплификация была повторена дважды для гетерозигот, и три раза для гомозигот. Для образцов ДНК из экскрементов во избежание ложных результатов проводились многократные повторности.

Капиллярный электрофорез полученного ПЦР-продукта проводился на генетическом анализаторе ABI 3130 (Applied Biosystems, США). В качестве размерного стандарта использован SD-450 (Синтол, Россия), по 1 мкл которого добавляли в 2–4 мкл ПЦР-продукта и 20 мкл формамида. Для каждого образца (особенно для деградированных, из шерсти, костей, экскрементов) было проведено 2–4 повторности во избежание искажения результатов. Сбор данных проведен вручную с использованием программы Genemapper v.4.0 (Applied Biosystems, США).

2.5. Индивидуальная идентификация речной выдры

Поскольку довольно большой вклад в общую выборку внесли образцы экскрементов выдры с ООПТ, то дополнительно проводили видовую и индивидуальную идентификацию образцов, чтобы избежать ошибок при определении видовой принадлежности экскремента в полевых условиях и исключить повторяющиеся образцы. Разработка методик велась для выборки образцов, собранных на территории ГПЗ «Калужские засеки» и ближайших окрестностях. В период с 2018 по 2021 гг. на данном модельном ООПТ было собрано 73 образца экскрементов (Рисунок 2.3) по описанному выше в Разделе 2.1 протоколу.

Заповедник располагается на Среднерусской возвышенности на водоразделе двух притоков р. Ока: р. Вытебеть и р. Нугрь. Основные водотоки на территории модельного полигона представляют собой некрупные лесные реки, с заросшими берегами. Также значимый вклад в водный режим вносят поселения бобров. Для группировки выдры на территории заповедника характерна сильная сезонность в использовании водотоков. В снежный период

выдра на реках практически не встречается, однако в бесснежный период самки используют мелкие реки как места для размножения, в частности, на территории располагаются многолетние выводковые норы.

Для подтверждения видовой принадлежности собранного экскремента был амплифицирован полный фрагмент мтДНК длиной 503 п.н. (3'-конец гена цитохрома *b*, тРНК-Три, тРНК-Про, 5'-конец контрольного региона мтДНК) по методике, указанной в Разделе 2.3. Затем для образцов хорошей сохранности проводился фрагментный анализ и определение пола. Для фрагментного анализа использовали 10 наиболее успешно получившихся локусов: LUT701, LUT833, LUT435, LUT715, OT-17, LUT453, LUT818, OT-19, LUT902, LUT733 (Dallas, Piertney, 1998; Dallas et al., 1999; Huang et al., 2005). Амплификация проводилась 2–4 раза для каждого образца. Гетерозиготный локус считался подтвержденным при двукратном совпадении, гомозиготный при трёхкратном совпадении. Для определения пола были использованы праймеры LutSRY-F (Dallas et al., 2000) и GWSRY-R (Jayasankar et al., 2008) по протоколу, указанному в Разделе 2.4.

Затем были отобраны образцы, достоверно принадлежащие отдельным особям, и включены в филогеографический анализ общей выборки.

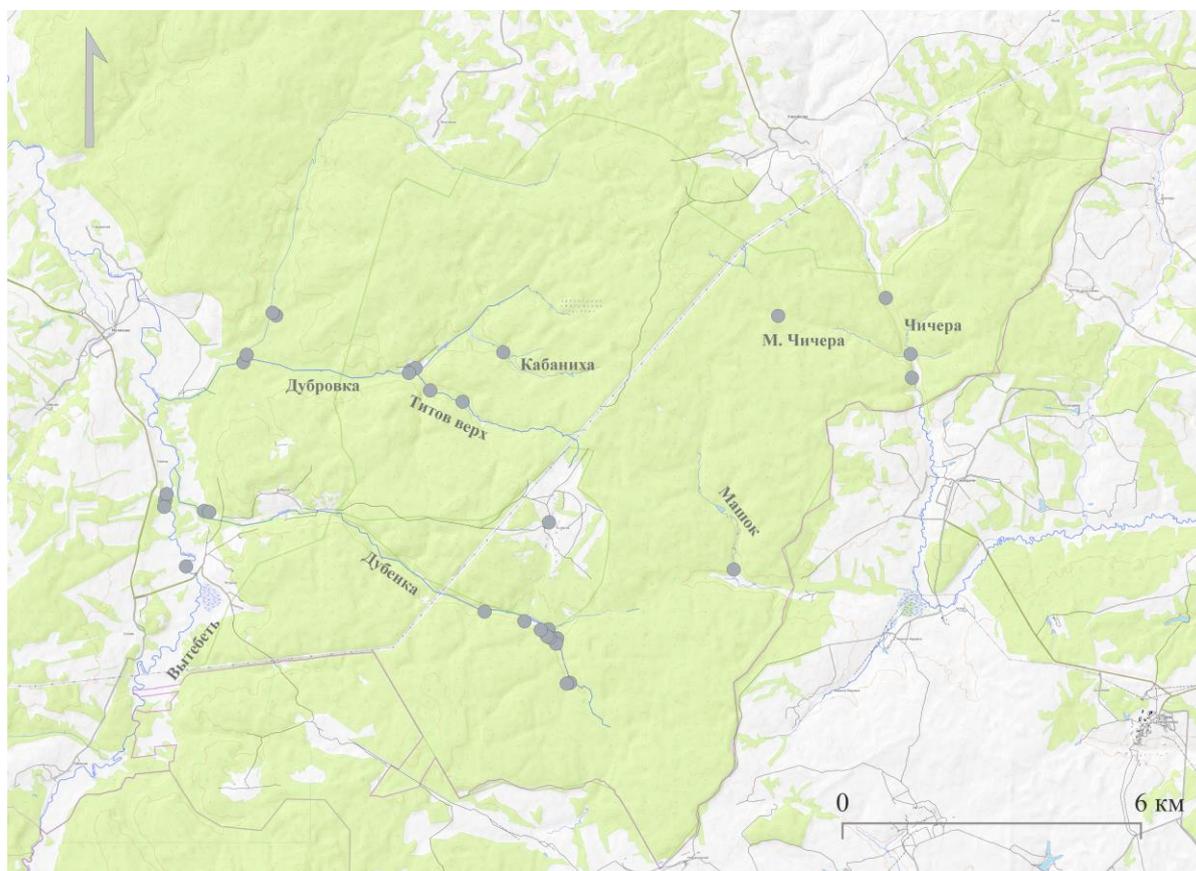


Рисунок 2.3. Точки сбора экскрементов выдры для молекулярно-генетического анализа в ГПЗ «Калужские засеки».

2.6. Анализ митохондриальной ДНК

Для анализа мтДНК 123 образцов речной выдры было использовано два фрагмента. Первый фрагмент (255 п.н.) использовался для сравнения с уже имеющимися гаплотипами контрольного региона мтДНК речной выдры в базе NCBI GenBank. Объединенную выборку из 600 образцов по фрагменту контрольного региона мтДНК в 255 п.н. составили на основе гаплотипов, представленных в NCBI. Объем выборки для каждого гаплотипа и их распределение по странам составили на основе работ европейских исследователей (Stanton et al., 2009; Finnegan, O'Neill, 2010; Honnen et al., 2015). Таким образом, получили 6 выборок: Ирландия (n = 49) (Finnegan, O'Neill, 2010), Великобритания (n = 83) (Stanton et al., 2009), Испания (n = 92), Центральная Европа (Нидерланды, Германия, Австрия) (n = 140) (Stanton et al., 2009), Северная Европа (n = 183) (Финляндия, Швеция) (Honnen et al., 2015), Европейская Россия (n = 53).

Таблица 2.3. Список используемых в исследовании гаплотипов контрольного региона мтДНК речной выдры из базы NCBI GenBank.

Гаплотип	№ NCBI	Источник
Lut1	EU294257	Stanton et al., 2009
Lut2	AJ006175	Cassens et al., 2000
Lut3	EU294256	Stanton et al., 2009
Lut4	AJ006177	Cassens et al., 2000
Lut5	AJ006178	Cassens et al., 2000
Lut6	EU294255	Stanton et al., 2009
Lut7	EU294258	Stanton et al., 2009
Lut8	FJ971618	Finnegan, O'Neill, 2010
Lut9	FJ971619	Finnegan, O'Neill, 2010
Lut10	FJ971620	Finnegan, O'Neill, 2010
Lut11	FJ971621	Finnegan, O'Neill, 2010
Lut12	FJ971622	Finnegan, O'Neill, 2010
Lut13	HQ113947	Honnen et al., 2015
Lut14	KC823048	Honnen et al., 2015
Lut15	KC823049	Honnen et al., 2015
Lut16E	EF672696	Ki et al., 2010
Lut16F	FJ236015	Hwang, Cho, 2018
Lut17	-	Hwang, Cho, 2018
Lut18	LC049378	Waku et al., 2016
Lut19	LC049955	Waku et al., 2016

Более длинный фрагмент мтДНК длиной 820 п.н. включил в себя 3'-конец гена цитохрома b, тРНК-Три, тРНК-Про, 5'-конец контрольного региона мтДНК). Полученные последовательности мтДНК (820 п.н.) для 123 образцов речной выдры были выровнены с гаплотипами контрольного региона мтДНК из базы нуклеотидных последовательностей GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) с помощью программы BioEdit 7.05 (Hall, 1999). Единственный образец из Узбекистана был использован как референтный для медианных сетей, и в дальнейшей статистической обработке не участвовал. Гаплотипическое разнообразие (H), нуклеотидное разнообразие (π), число гаплотипов (NH), число нуклеотидных замен (NS), индекс Таджимы (D), индекс Фу (Fs), индекс генетической дифференциации F_{st} , индекс распределения попарных различий (mismatch distribution, Tau) и индекс неровности Харпердинга (Harperding's R) (Harperding, 1994) были посчитаны с использованием программы Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Эволюционная модель Кимура-2-параметр (Kimura, 1980) с равными значениями гамма для всех позиций была выбрана с помощью пакета MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004). Медианная сеть полученных гаплотипов была построена с помощью программы PopART 1.7 (Leigh, Bryant, 2015) с эpsilon-параметром по умолчанию равным нулю.

Для оценки демографической истории популяции был использован метод анализа расширенного Байесова скайлайна (Coalescent Extended Bayesian Skyline) (Drummond et al., 2005). Он проводился в программе BEAST v2.7.7 (Bouckaert et al., 2019) для фрагмента контрольного региона на выборках для митохондриальных линий 2 и 3. Реконструкция проводилась на основании 100000000 Марковских цепей Монте-Карло (MCMC) с записью каждые 1000 генераций. В качестве моделей молекулярной эволюции были выбраны модель Jukes-Cantor (Jukes and Cantor, 1969) для фрагмента гена цитохрома b и модель Кимура-2-параметр (Kimura, 1980) для тРНК-Три, тРНК-Про и фрагмента D-петли. Выбор эволюционных моделей также проводился с помощью пакета MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004). Построение скайлайна проводилось с помощью программы Tracer v1.7 (Rambaut et al., 2018) и среды R, эффективное число измерений для всех параметров составило 200. Скорость мутации μ была рассчитана предварительно для всей анализируемой выборки по формуле $\mu = D/2T$. Генетическая дистанция D посчитана в программе MEGA 12 (Kumar et al., 2024) и составила 3.72. Время дивергенции T выбрано на основании датировок, приведенных в исследовании Дю Плесси и соавторов (du Plessis et al., 2023a) и Коэфли и соавторов (Koepli et al., 2008) (220 тыс. лет для времени расхождения митохондриальной линии 3, 150 тыс. лет для времени расхождения митохондриальной линии 2).

2.7. Аутосомные микросателлитные локусы яДНК

Для фрагментного анализа 117 образцов речной выдры из предыдущих публикаций было отобрано 20 аутосомных микросателлитных локусов (Dallas, Piertney, 1998; Dallas et al., 1999; Huang et al., 2005) и ген SRY для определения пола особей, затем они были скомбинированы в 6 мультиплексов. Используемые микросателлитные локусы были разработаны как для речной выдры, так и для лесной куницы (*Martes martes*). Подобранные автором заново мультиплексы группировались экспериментальным путем исходя их возможности проведения ПЦР в одной реакции при определенной температуре отжига, а также проведения капиллярного электрофореза за один прогон.

Для фрагментного анализа микросателлитных локусов у 117 образцов речной выдры в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010) были посчитаны следующие параметры: абсолютное число аллелей (Na), эффективное число аллелей (Ne), ожидаемая гетерозиготность (He), наблюдаемая гетерозиготность (Ho), индекс фиксации (Fis), индекс генетической дифференциации Rst. Расчёт генетических дистанций и анализ главных координат (PCoA), отклонения от равновесия Харди-Вайнберга (HWE) были посчитаны в программе GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2012). Наличие и частоты нуль-аллелей протестировали в программе Microchecker v 2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2006). Аллельное разнообразие (AR) посчитано в программе Fstat 2.9.4 (Goudet, 1995). Байесовская кластеризация для определения наиболее оптимального количества кластеров была проведена в программе STRUCTURE 2.3 (Pritchard et al., 2000) с использованием модели возможного смешивания популяций (Admixture model). Использовали как модели с приоритетом указанной принадлежности к группе (LOCPRIOR), так и без неё. 500000 итераций по методу Монте-Карло для Марковских цепей были проведены после 50000 испытаний на отказ (burn-in period). Число искомых кластеров K задали от 1 до 8. Было проведено 5 повторов данного анализа. Оптимальное число кластеров ΔK было определено по методу Эванно с соавторами (Evanno et al., 2005) в программе Structure Harvester (Earl, Vonholdt, 2012). Визуализация полученных данных проведена с помощью программы CLUMPAK 1.1 (Kopelman et al., 2015).

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Индивидуальная идентификация редких и скрытно живущих видов хищных млекопитающих на примере речной выдры на территории ГПЗ «Калужские засеки».

Поскольку для проведения филогеографического анализа необходима выборка из образцов принадлежащим отдельным особям, то первоначально было проведено определение видовой и индивидуальной принадлежности каждого образца из выборки экскрементов, собранных на территории ГПЗ «Калужские засеки».

3.1.1. Анализ митохондриальной ДНК

Из 73 проб ПЦР мтДНК оказалась положительной для 41 образца (56.1%). Из них 32 образца (78.1%) принадлежат речной выдре и 9 проб (21.9%) — американской норке (*Neovison vison*). Итого, из общего числа образцов 43.8% достоверно принадлежали выдре. Наименьший процент проб с хорошим качеством ДНК наблюдался для летнего периода сбора (конец июля-август), наибольший — для зимы (конец января-начало февраля) (Таблица 3.1). Небольшое количество собранных зимних проб связано с сезонным распределением выдры: для ГПЗ «Калужские засеки» показано, что в снежный период встречаемость выдры на территории заповедника в среднем в 3.1 раза меньше, чем в бесснежный (Sokolova et al., 2022).

Таблица 3.1. Успешность анализа мтДНК в зависимости от сезона сбора проб.

	Лето	Осень	Зима	Σ
Кол-во проб, шт	33	36	4	73
Кол-во положительных проб, шт	10	18	3	31
%	30.3	50.0	75	42.5

После выравнивания получившихся 22-ти наиболее длинных последовательностей (820 п.н.), было выявлено 5 гаплотипов мтДНК: 820-5, 820-8, 820-9, 820-10, 820-14. Для 28 последовательностей получили 3 гаплотипа контрольного региона мтДНК: Lut1, Lut4, RU2. Географическое распределение полученных гаплотипов длинного фрагмента мтДНК представлено на Рисунке 3.1.

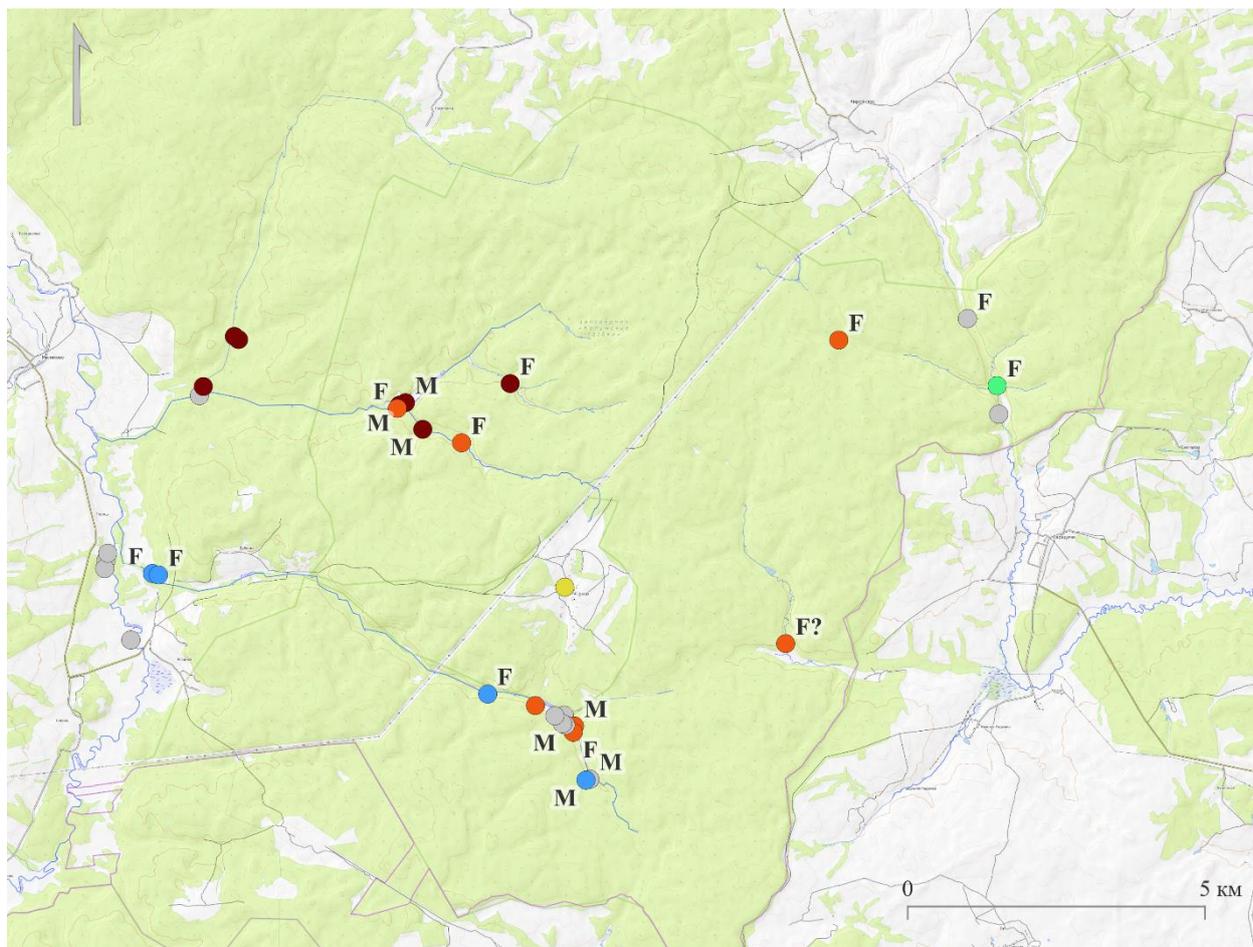


Рисунок 3.1. Точки сбора экскрементов выдры для молекулярно-генетического анализа в ГПЗ «Калужские засеки». Гаплотипы фрагмента мтДНК (820 п.н.): 820-5 — синий, 820-8 — зелёный, 820-9 — жёлтый, 820-10 — оранжевый, 820-14 — бордовый, не получившиеся образцы — серый. «М» — самцы, «F» — самки.

3.1.2. Определение пола

В результате определения пола 9 проб из 41 принадлежали самцам, 14 — самкам, у 18 проб пол остался неизвестен, вероятно, в связи с плохим качеством яДНК (Таблица 3.2). Успешность определения пола животных, которые были идентифицированы как выдра, составила 56.1%. Распределение проб по территории заповедника представлено на Рисунке 3.1.

Таблица 3.2. Успешность определения пола речной выдры в ГПЗ «Калужские засеки».

	Самец	Самка	Неизв.	Σ
Кол-во проб, шт	9	14	18	41
%	22.0	34.1	43.9	

3.1.3. Фрагментный анализ микросателлитных локусов яДНК

По результатам микросателлитного анализа у всех проанализированных 38 проб удалось получить хотя бы 1 локус (Таблица 3.3). Для 27 проб (71%) доля полученных микросателлитных локусов превысила 50%. Все локусы полиморфны, число аллелей для каждого локуса варьировало от 3 до 9 (среднее 6,1). Вероятность идентичности образцов составила $P_{ID} = 3.17 \times 10^{-11}$.

Таблица 3.3. Показатели генетического разнообразия для 10 локусов яДНК выдры для образцов из ГПЗ «Калужские засеки». N_s число проанализированных образцов, $N_s\%$ процент проанализированных образцов, N_a число аллелей, PIC индекс полиморфизма

	N_s	$N_s\%$	N_a	PIC
LUT701	15	39.5	3	0.54
LUT833	22	57.9	7	0.72
LUT435	27	71.1	6	0.45
LUT715	31	81.6	9	0.72
OT-17	34	89.5	5	0.67
LUT453	25	65.8	6	0.67
LUT818	25	65.8	9	0.75
OT-19	15	39.5	5	0.62
LUT902	22	57.9	5	0.50
LUT733	22	57.9	6	0.79

Для 9 образцов удалось получить полные генетические профили по исследуемым локусам, все принадлежат отдельным особям, наблюдаемая гетерозиготность H_o варьировала от 0.07 до 0.56, ожидаемая гетерозиготность H_e от 0.49 до 0.83. В дальнейшем эти образцы были включены в филогеографический анализ.

3.2. Изменчивость митохондриальной ДНК

3.2.1. Подвидовая специфика речной выдры

Медианные сети гаплотипов были построены для двух исследуемых фрагментов мтДНК согласно подвидовой принадлежности образцов. На медианной сети на Рисунке 3.2 для фрагмента контрольного региона мтДНК (255 п.н.) имеются как гаплотипы из базы NCBI GenBank, так и впервые описанные в данном исследовании. Можно отметить звездообразное строение медианной сети с доминирующим центральным гаплотипом Lut1 и веером минорных по частоте встречаемости гаплотипов, различающихся друг от друга на 1–2 замены. На данной сети большинство образцов выдры кавказского подвида (*L. l. meridionalis*) принадлежат к описанному ранее гаплотипу Lut1. Также имеется два не описанных ранее гаплотипа (ARM1 и

ARM2), которые отличаются от центрального Lut1 на две и одну замены соответственно. Сходным образом единственный образец среднеазиатской выдры (*L. l. seistanica*) из Узбекистана отличается от центрального гаплотипа Lut1 на 2 замены и от Lut3 на одну замену.

Более разветвлённое, но в целом аналогичное звездообразное строение медианной сети наблюдается и для более длинного фрагмента мтДНК (820 п.н.) (Рисунок 3.4). На ней представлены только образцы из данного исследования. Было обнаружено 36 гаплотипов с 1–3 заменами между ними. Образцы кавказской выдры также преимущественно принадлежат к центральному доминирующему гаплотипу 820-4. Гаплотип 820-16 отличается от центрального на две замены, и ещё два гаплотипа, 820-17 и 820-18, отличаются от него на одну и две замены соответственно. Имеется также и два минорных гаплотипа 820-12 и 820-13, которые отличаются от центрального на три и одну замены соответственно. Образец среднеазиатской выдры гаплотипа 820-15 отличается от центрального 820-4 на 4 замены.

3.2.2. Параметры генетического разнообразия мтДНК речной выдры

Для анализа мтДНК все исследуемые образцы речной выдры (123 шт.) были разделены на 4 группы согласно их географическому расположению: Европейская Россия, Кавказ, Сибирь и Дальний Восток России. Единственный образец из Узбекистана был также описан и включён в медианные сети гаплотипов, но в дальнейшем анализе не участвовал. Более подробная информация о распределении образцов была отмечена в Таблице 2.1.

Для первого проанализированного фрагмента контрольного региона мтДНК (255 п.н.) было обнаружено 13 гаплотипов, в том числе 10 новых, не представленных ранее в базе нуклеотидных последовательностей GenBank (Таблица 3.4). Было выявлено 13 переменных позиций, среди них 7 транзиций, 4 трансверсий и 2 инделя.

Таблица 3.4. Список новых гаплотипов контрольного региона мтДНК речной выдры (255 п.н.) с их номерами в базе NCBI GenBank.

Гаплотип	№ NCBI	Источник
RU1	OQ059030	Соколова и др., 2023
RU2	OQ059031	Соколова и др., 2023
RU3	PP199401	Sokolova et al. 2024
RU4	PP199402	Sokolova et al. 2024
RU5	PP199403	Sokolova et al. 2024
RU6	PP199404	Sokolova et al. 2024
RU7	PP199405	Sokolova et al. 2024
ARM1	OQ059033	Соколова и др., 2023
ARM2	OQ059032	Соколова и др., 2023
UZ1	OQ059034	Соколова и др., 2023

При построении медианной сети гаплотипов для данного фрагмента выборку разделили на 8 групп согласно их географическому происхождению: Европа (NCBI-EU), Европейская Россия (EUR), Кавказ (CAU), Сибирь (SIB), Дальний Восток России (RFE), Восточная Азия (NCBI-Asia) (Рисунок 3.2). Можно заметить, что центральный гаплотип Lut1 присутствует у особей практически из каждой группы, за исключением восточноазиатской (NCBI-Asia), что указывает на его общее континуальное распространение вдоль всей Северной Евразии. Второй крупный гаплотип, Lut16F, был прежде описан исследователями для выдр из Южной Кореи, но он также является распространенным для выдр юга Дальнего Востока России (Приморский край, Хабаровский край, Сахалинская область). Частота встречаемости гаплотипов для каждой группы указана в Таблице 3 Приложения.

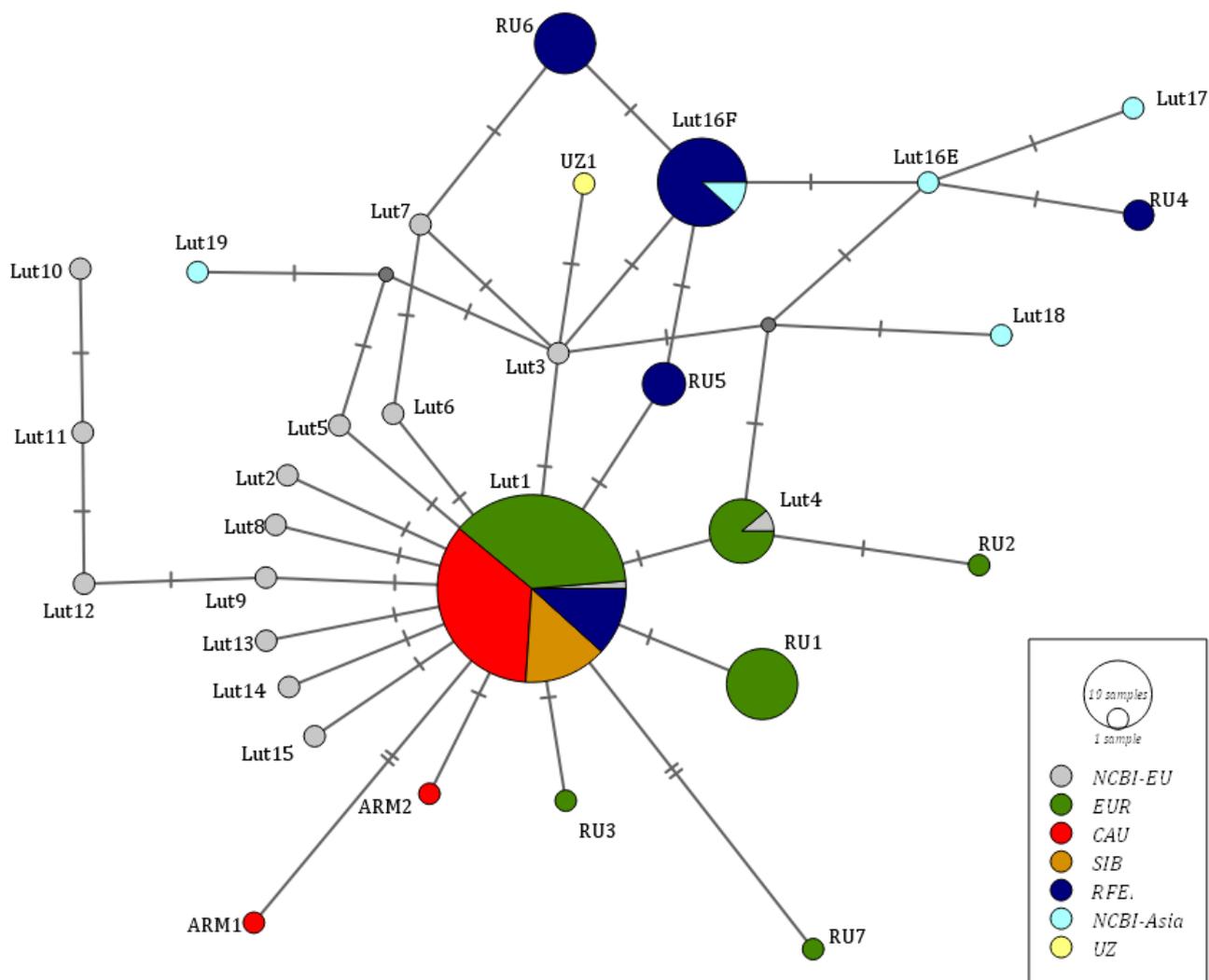


Рисунок 3.2. Медианная сеть гаплотипов речной выдры для фрагмента контрольного региона мтДНК (255 п.н.). Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами. *NCBI-EU* Европейские гаплотипы из базы NCBI, *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ (*L. l. meridionalis*), *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России, *NCBI-Asia* гаплотипы выдры из Южной Кореи, Китая, Японии из базы NCBI, *UZ* Узбекистан (*L. l. seistanica*).

Для фрагмента мтДНК (820 п.н.) было обнаружено 33 новых гаплотипа, не представленных ранее в базе нуклеотидных последовательностей GenBank (Таблица 3.5). Было выявлено 27 переменных позиций, среди них 16 транзиций, 8 трансверсий и 4 инделя.

Таблица 3.5. Список новых гаплотипов мтДНК речной выдры (820 п.н.) с их инвентарными номерами в базе NCBI GenBank.

Гаплотип	№ NCBI	Источник
820-1	OQ059035	Соколова и др., 2023
820-2	OQ059036	Соколова и др., 2023
820-3	OQ059037	Соколова и др., 2023
820-4	OQ059038	Соколова и др., 2023
820-5	OQ059039	Соколова и др., 2023
820-6	OQ059040	Соколова и др., 2023
820-7	OQ059041	Соколова и др., 2023
820-8	OQ059042	Соколова и др., 2023
820-9	OQ059043	Соколова и др., 2023
820-10	OQ059044	Соколова и др., 2023
820-11	OQ059045	Соколова и др., 2023
820-12	OQ059046	Соколова и др., 2023
820-13	OQ059047	Соколова и др., 2023
820-14	OQ059048	Соколова и др., 2023
820-15	OQ059049	Соколова и др., 2023
820-16	OQ059050	Соколова и др., 2023
820-17	OQ059051	Соколова и др., 2023
820-18	OQ059052	Соколова и др., 2023
820-19	PP199406	Sokolova et al., 2024
820-20	PP199407	Sokolova et al., 2024
820-21	PP199408	Sokolova et al., 2024
820-22	PP199409	Sokolova et al., 2024
820-23	PP199410	Sokolova et al., 2024
820-24	PP199411	Sokolova et al., 2024
820-25	PP199412	Sokolova et al., 2024
820-26	PP199413	Sokolova et al., 2024
820-27	PP199414	Sokolova et al., 2024
820-28	PP199415	Sokolova et al., 2024
820-29	PP199416	Sokolova et al., 2024
820-30	PP199417	Sokolova et al., 2024
820-31	PP199418	Sokolova et al., 2024
820-32	PP199419	Sokolova et al., 2024
820-33	PP199420	Sokolova et al., 2024
820-34	PP199421	Sokolova et al., 2024
820-35	PP199422	Sokolova et al., 2024
820-36	PP199423	Sokolova et al., 2024

Параметры генетического разнообразия были вычислены только для фрагмента в 820 п.н. и представлены в Таблице 3.6. Гаплотипическое разнообразие (H) для всей исследуемой выборки составило $0,866 \pm 0,024$, наименьшее значение было обнаружено для кавказской группы ($0,516 \pm 0,095$), наибольшее для дальневосточной группы ($0,882 \pm 0,033$). Нуклеотидное разнообразие (π) в среднем по выборке составило $0,003 \pm 0,002$. Наименьшее значение ($0,001 \pm 0,001$) наблюдалось для кавказской и европейской групп, наибольшее значение ($0,003 \pm 0,002$) показано для дальневосточной группы. Индекс Таджимы (D) отрицательный для общей выборки, а также для кавказской, европейской и сибирской групп, что указывает на большое количество низкочастотных полиморфизмов, и положительный для дальневосточной группы, что указывает на низкое число высокочастотных и низкочастотных полиморфизмов. Индекс Фу (F_s) отрицательный для всех групп, а также для общей выборки, что показывает дефицит аллелей и вероятное недавнее прохождение популяции через «бутылочное горлышко». Индекс распределения попарных различий (mismatch distribution) имел унимодальную вершину в европейской и дальневосточной группах и бимодальную вершину в кавказской и сибирской группах (Рисунок 3.3). Индекс неровности Харпердинга положительный как в целом по выборке, так и для каждой группы, что указывает на равновесие в популяции.

Таблица 3.6. Показатели генетического разнообразия речной выдры для фрагмента мтДНК (820 п.н.). N_S число образцов, N_H число гаплотипов, H гаплотипическое разнообразие, π нуклеотидное разнообразие. *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России. Значения p -дистанций (>0.005) отмечены жирным.

Показатели разнообразия	CAU	EUR	SIB	RFE	Вся выборка
N_S	18	54	11	40	123
N_H	6	14	4	15	36
H	0.516 ± 0.09	0.836 ± 0.04	0.644 ± 0.152	0.882 ± 0.033	0.866 ± 0.0244
π	0.001 ± 0.00	0.001 ± 0.001	0.002 ± 0.001	0.003 ± 0.002	0.003 ± 0.002
Индекс попарного различия	0.323 ± 0.34	1.220 ± 0.79	1.381 ± 0.93	2.808 ± 1.51	2.601 ± 1.40
Индекс Таджимы D	-2.01	-1.58	-0.09	0.555	-1.18
Индекс Фу F_s	-2.64	-7.31	-0.21	-5.11	-22.56
Индекс Харпердинга	0.098	0.06068	0.13926	0.09953	0.12672

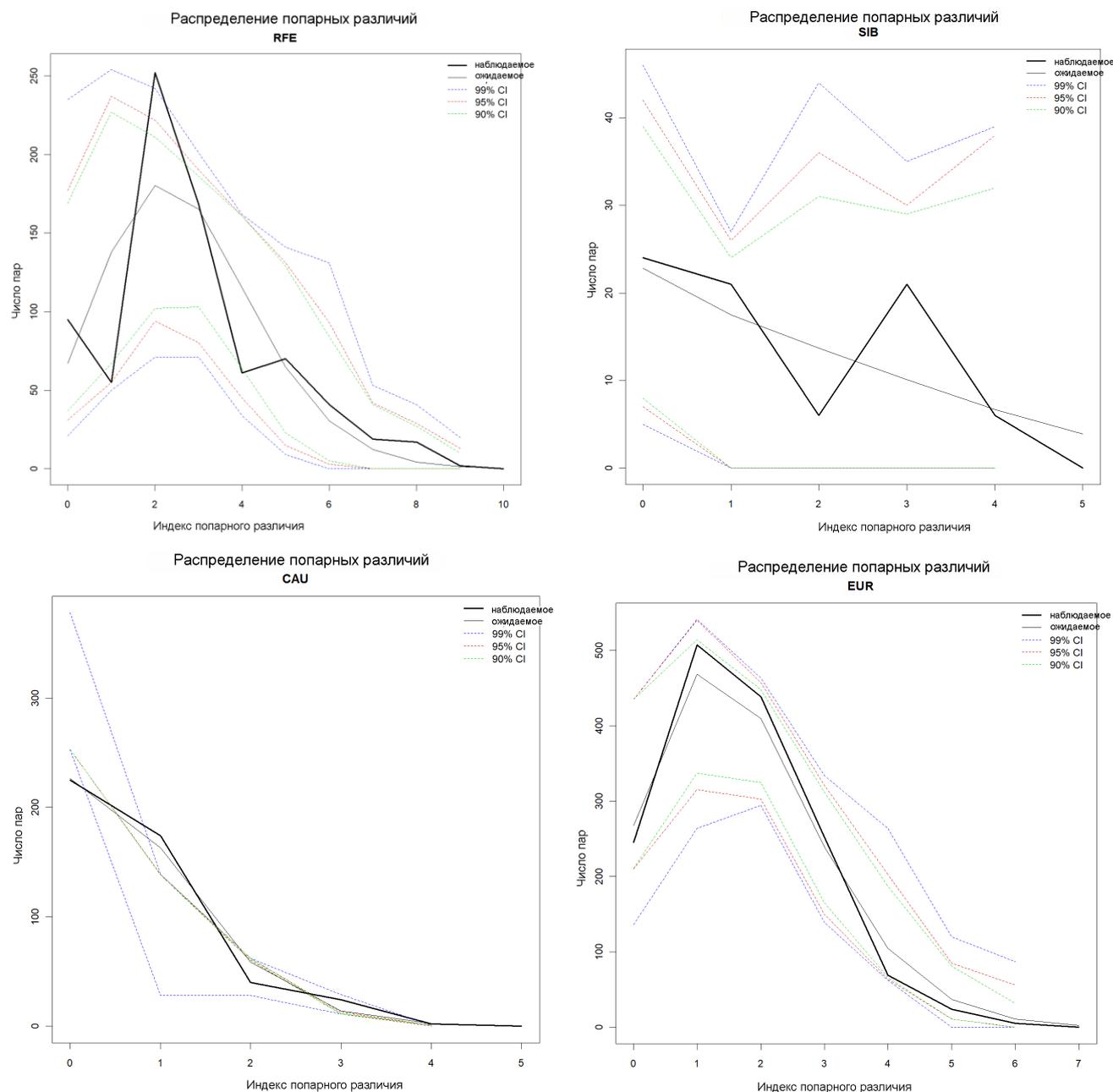


Рисунок 3.3. Индекс распределения попарных различий для четырёх исследуемых групп речной выдры по фрагменту мтДНК (820 п.н.).

Медианная сеть гаплотипов для длинного фрагмента мтДНК (820 п.н.) показывает, что общий центральный гаплотип (Lut1) разделяется на два гаплотипа, разделенных одной заменой (820-4, 820-5) (Рисунок 3.4). Гаплотип 820-4 объединяет в себе образцы выдры из группировок Европейской России (18 обр.), Кавказа (21 обр.) и Сибири (6 обр.), а гаплотипу 820-5 принадлежат образцы из Европейской России (5 обр.), Сибири (1 обр.) и Дальнего Востока России (3 обр.). Также гаплотип 820-31 несут образцы как из группировки Сибири (2 обр.), так

и из Дальнего Востока России (1 обр., Камчатский край). Остальные гаплотипы уникальны для каждой группировки и различаются друг от друга на 1-4 замены. Частота встречаемости гаплотипов для каждой группы указана в Таблице 4 Приложения. Географическое распространение гаплотипов фрагмента мтДНК (820 п.н.) выдры представлено на Рисунке 3.5.

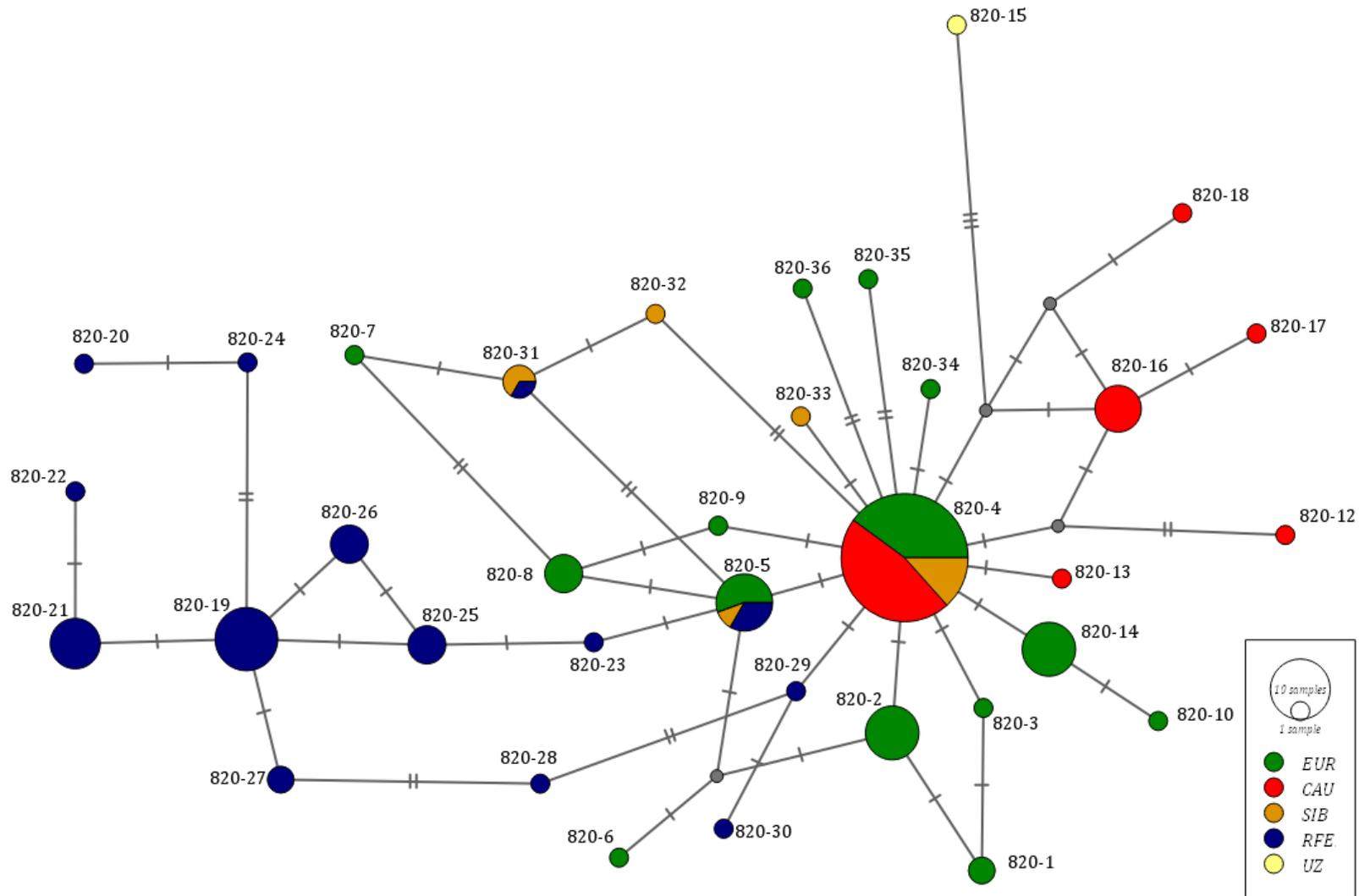


Рисунок 3.4. Медианная сеть гаплотипов речной выдры для фрагмента мтДНК (820 п.н.). Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами. *EUR* Европейская часть России, *CAU* Кавказ (*L. l. meridionalis*), *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России, *UZ* Узбекистан (*L. l. seistanica*).

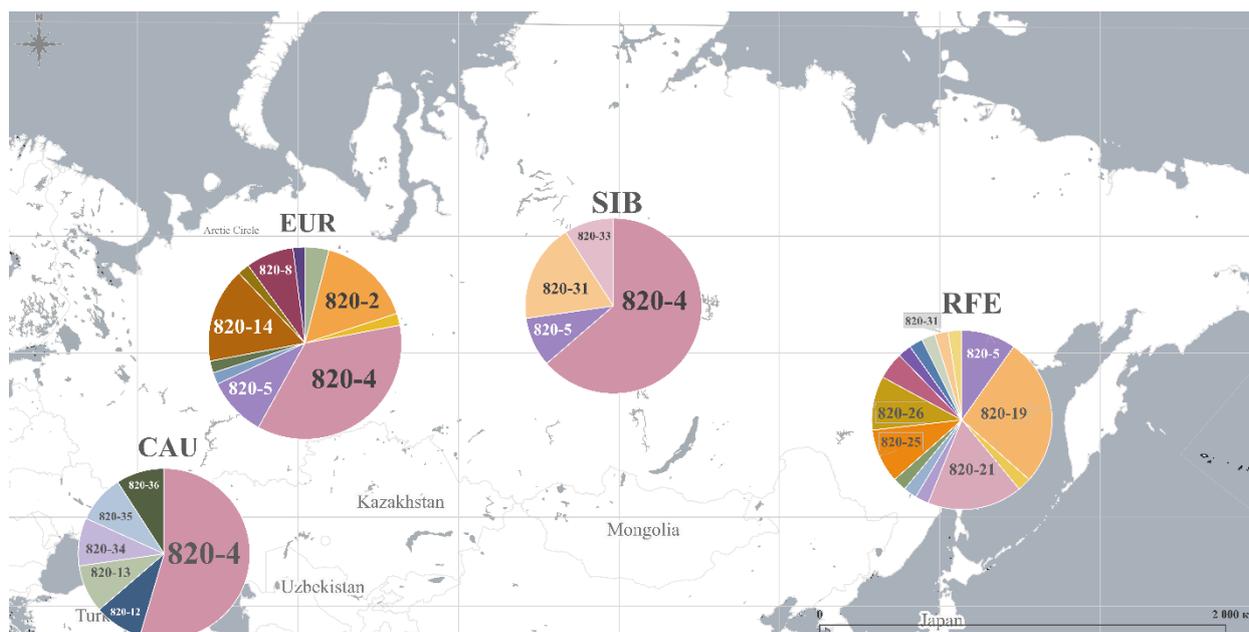


Рисунок 3.5. Географическое распространение гаплотипов речной выдры для фрагмента мтДНК (820 п.н.). Гаплотипы обозначены цветами, их размер пропорционален выборке. *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России, *UZ* Узбекистан.

Для длинного фрагмента мтДНК (820 п.н.) минимальное значение F_{st} наблюдается между группами Европейской России и Сибири (0.053), а максимальное достоверное значение F_{st} между группами Кавказа и Дальнего Востока России (0.613) (Рисунок 3.6, Таблица 3.7). Кавказская выдра значительно отличается от выдр Европейской России (0.086) и Сибири (0.192). Выдры Дальнего Востока России сравнительно сильно отличаются от других группировок: достоверные различия наблюдаются между выдрами Европейской России и Дальнего Востока России (0.565), а также между сибирской и дальневосточной группами (0.467). Тест Мантеля показал наличие корреляции между генетическими и географическими дистанциями среди исследуемых выборок $r = 0.752$ ($p = 0.044$).

Таблица 3.7. Индекс генетической дифференциации F_{st} между группировками речной выдры на основании фрагмента мтДНК (820 п.н.). *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России. Все значения достоверны ($p < 0.05$).

F_{st}	CAU	EUR	SIB	RFE
CAU	0			
EUR	0.086	0		
SIB	0.192	0.053	0	
RFE	0.613	0.565	0.467	0

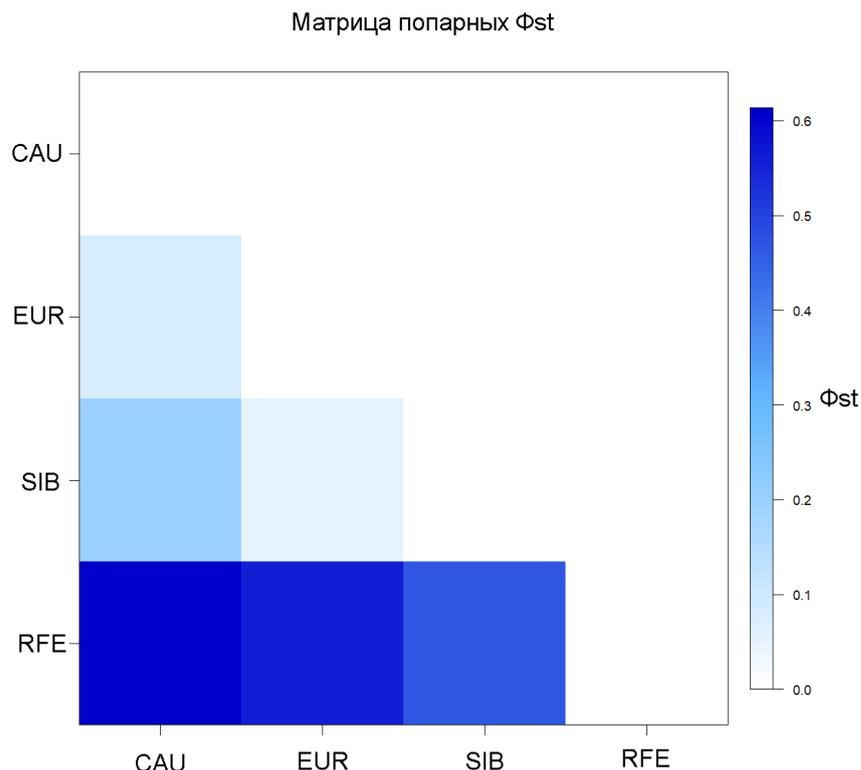


Рисунок 3.6. Индекс генетической дифференциации F_{st} между группировками речной выдры на основании фрагмента мтДНК (820 п.н.). *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России. Все значения достоверны ($p < 0,05$).

1.1.3. Генетическое разнообразие мтДНК речной выдры Европейской части России

Для фрагмента мтДНК длиной 255 п.н. из 54 образцов речной выдры Европейской части России выявлено 6 гаплотипов мтДНК. Медианная сеть анализируемых гаплотипов представлена на Рисунке 3.7. Тридцать один образец (58.4%) принадлежат общеевропейскому гаплотипу Lut1, 8 образцов (15.1%) принадлежат гаплотипу Lut4, остальные 4 гаплотипа ранее не были описаны (RU1-3, RU7). Гаплотип RU1 представлен в 11 образцах (20.7%), гаплотип RU2 обнаружены в единичном экземпляре (1.9%). Обнаружено 7 полиморфных сайтов: 3 транзиции, 3 трансверсии, 1 индель. Гаплотип Lut1 встречается в 8 из 11 представленных регионах (кроме Брянской, Пензенской и Воронежской областей, что, вероятно, связано с малым количеством образцов), гаплотип RU1 в трёх регионах, гаплотип LUT4 — тоже в трёх. Для Калужской области отмечено 3 гаплотипа из 6. В Тверской области гаплотип RU1 встречается наравне с LUT1, в половине исследованных образцов (по 7 из 14 образцов). В Псковской области RU1 также присутствует (3 из 8).

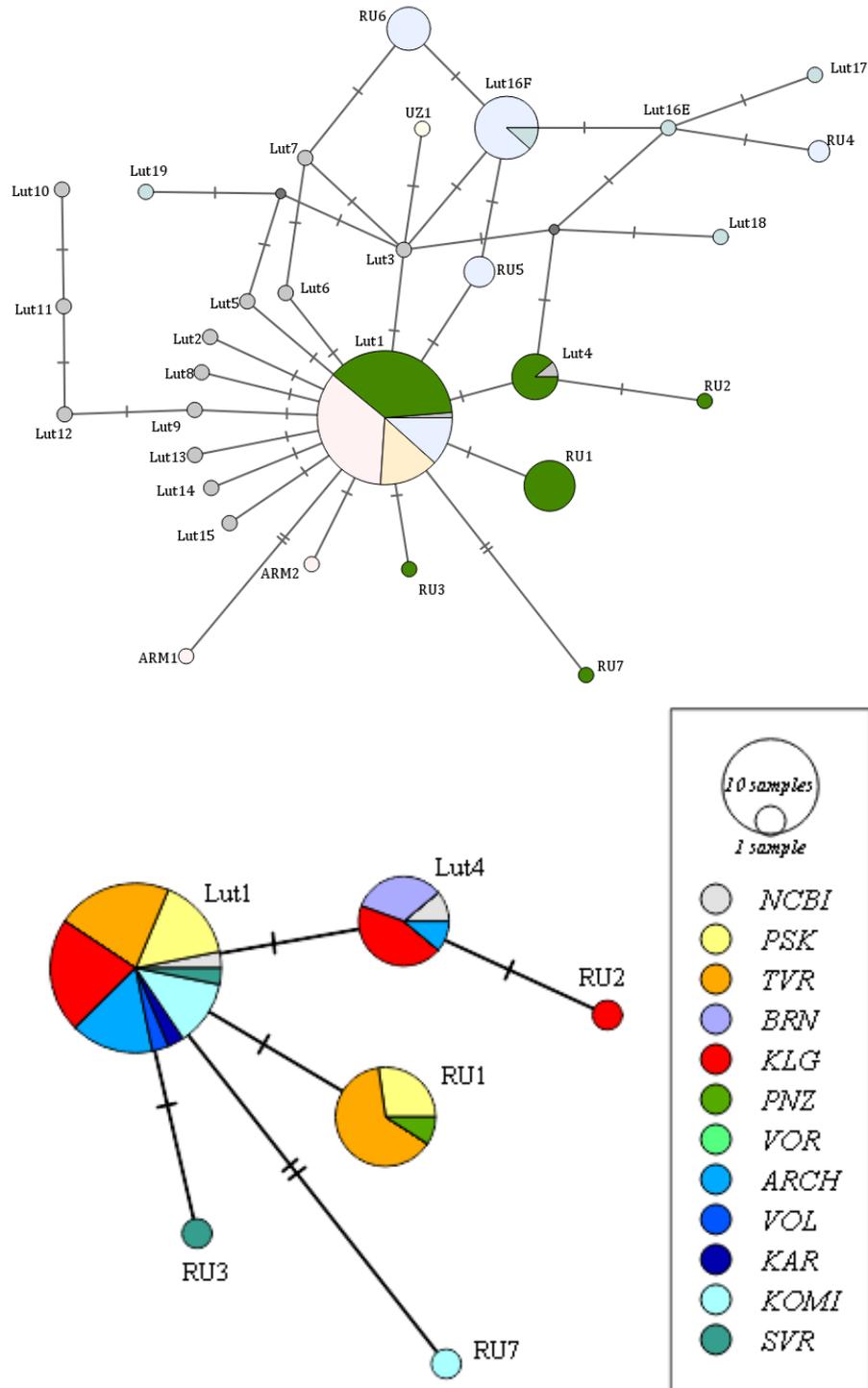


Рисунок 3.7. Медианная сеть гаплотипов речной выдры Европейской России для фрагмента контрольного региона мтДНК (255 п.н.). Сверху — положение европейской выборки на общей медианной сети, снизу — распределение образцов европейской выборки по регионам. Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами. *NCBI* Европейские гаплотипы из базы NCBI, *PSK* Псковская область, *TVR* Тверская область, *BRN* Брянская область, *KLG* Калужская область, *PNZ* Пензенская область, *VOR* Воронежская область, *ARCH* Архангельская область, *VOL* Вологодская область, *KAR* Республика Карелия, *KOMI* Республика Коми, *SVR* Свердловская область.

Географическое распространение гаплотипов по Европе и Европейской России представлено на Рисунке 3.8. Несмотря на доминирование гаплотипа Lut1, в представленных группировках частоты остальных встречаемых гаплотипов различаются. Так в группировке центральной Европы и Ирландии второй по встречаемости гаплотип это Lut3 (32.9% и 32.6% соответственно), а в Великобритании Lut6 (28.9%). Перес-Аро с соавторами (2005) отметили, что особи с гаплотипами Lut3 и Lut6 в испанской группировке ведут свое происхождение из Франции и Великобритании соответственно. В скандинавской группировке доля гаплотипов Lut3 и Lut9 составляет 3% и 5% соответственно. В группировке Европейской части России гаплотипы Lut4 и RU1 встречаются в 19.6% и 16.6% образцов. При этом, гаплотип Lut4 помимо России отмечен также в Великобритании и Финляндии (Honnen et al., 2015). Значение генетической дистанции F_{st} варьируется в диапазоне 0.03 – 0.39 ($p < 0.05$). Наибольшие различия наблюдаются между выборкой Европейской части России и Великобритании (0.30, $p < 0.05$), наименьшие – между выборкой Европейской части России и Испании (0.09, $p < 0.05$). Молекулярный дисперсионный анализ (AMOVA) показал, что различия между популяциями составили 21.67%, различия внутри популяций — 78.33% ($p < 0.05$).

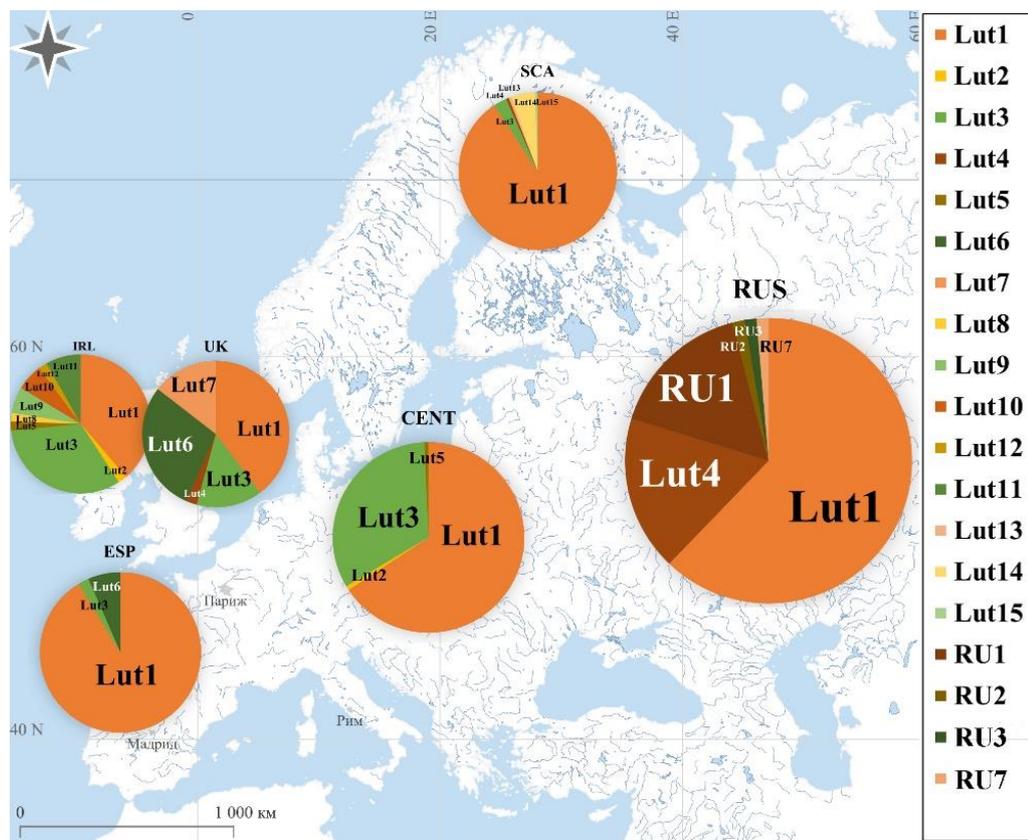


Рисунок 3.8. Географическое распространение гаплотипов фрагмента контрольного региона (255 пн) мтДНК выдры в Европе: UK Великобритания, IRL Ирландия, ESP Испания, CENT Центральная Европа (Нидерланды, Германия, Австрия), SCA Северная Европа (Швеция, Финляндия), RUS Европейская Россия.

Для фрагмента мтДНК длиной 820 п.н. из 53 образцов речной выдры выявлено 14 гаплотипов. Медианная сеть анализируемых гаплотипов представлена на Рисунке 3.9. Обнаружено 14 полиморфных сайтов, среди них 7 транзиций, 5 трансверсий, 2 инделя. Гаплотипическое разнообразие для выборки по Европейской части России составило $H = 0.84 \pm 0.04$, нуклеотидное разнообразие $\pi = 0.0015 \pm 0.001$. Так же, как и описано выше, выделяется доминирующий центральный гаплотип (820-4, 33.9% образцов), распространенный в 7 регионах ЕР. Более редкие гаплотипы объединяют меньшее количество регионов (820-2 и 820-143 по 3 региона, 820-5 – 4 региона). Десять гаплотипов уникальны и встречаются только в одном регионе.

При этом географическое распределение данных гаплотипов не показывает зависимости ни от региона, ни от системы рек. Так центральный гаплотип 820-4 встречается у выдр, обитающих в бассейне Волги (Тверская обл., Вологодская обл., Свердловская обл.), озера Ильмень (Псковская обл.), Северной Двины (Архангельская обл.), Печоры (республика Коми), бассейне Белого моря (республика Карелия). Гаплотип 820-3 встречается у выдр из бассейна Волги (Тверская обл.), озера Ильмень (Псковская обл.) и Дона (Пензенская обл.). Гаплотип 820-5 встречен у зверей из бассейна Волги (Тверская обл., Калужская обл.), озера Ильмень (Псковская обл.) и Печоры (республика Коми). Гаплотип 820-14 встречен у выдр из бассейна Волги (Калужская обл.), Дона (Воронежская обл.) и Десны (Брянская обл.).

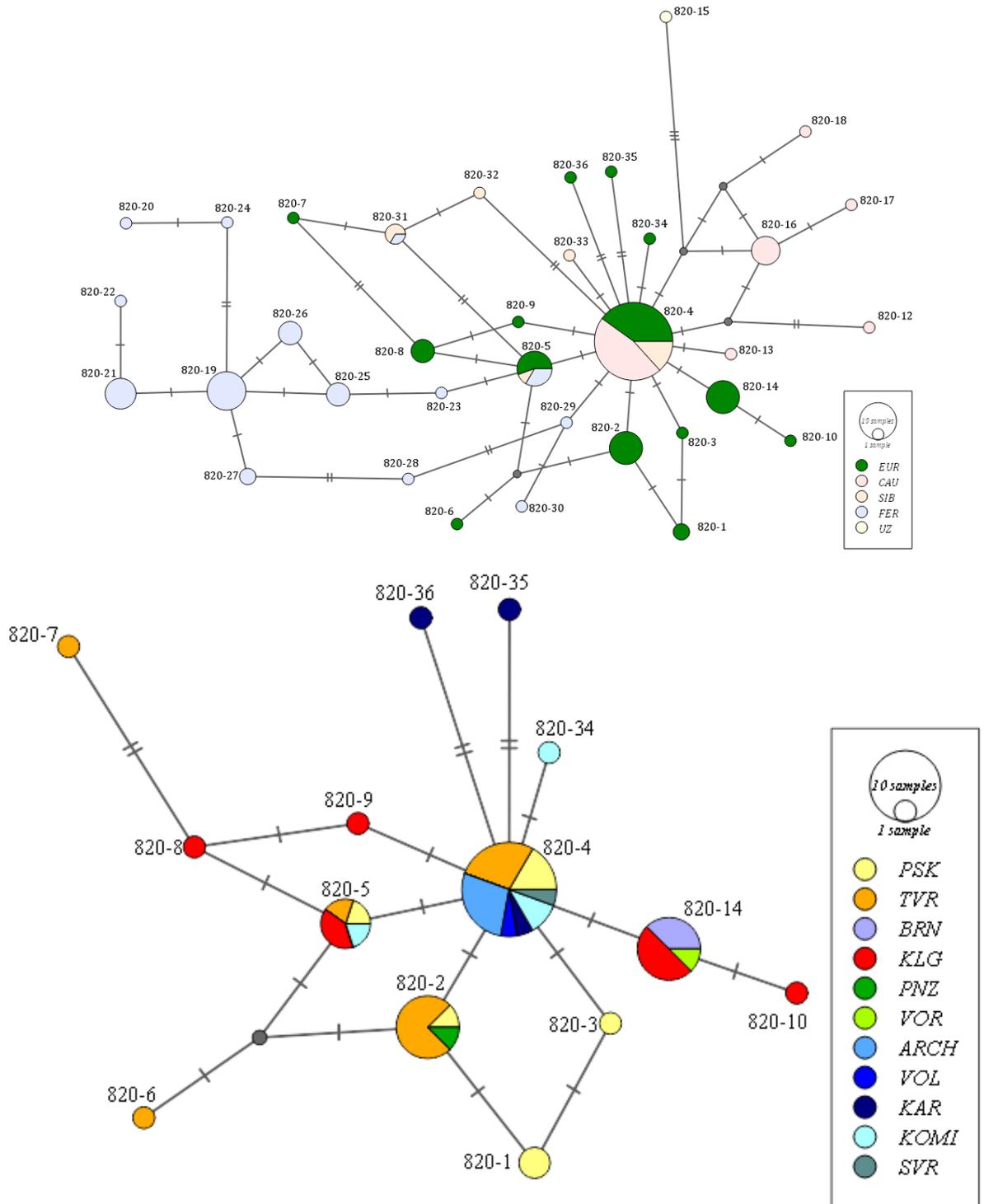


Рисунок 3.9. Медианная сеть гаплотипов речной выдры Европейской России для фрагмента мтДНК (820 п.н.). Сверху — положение европейской выборки на общей медианной сети, снизу — распределение образцов европейской выборки по регионам. Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами. *NCBI* Европейские гаплотипы из базы *NCBI*, *PSK* Псковская область, *TVR* Тверская область, *BRN* Брянская область, *KLG* Калужская область, *PNZ* Пензенская область, *VOR* Воронежская область, *ARCH* Архангельская область, *VOL* Вологодская область, *KAR* Республика Карелия, *KOMI* Республика Коми, *SVR* Свердловская область.

1.1.4. Генетическое разнообразие мтДНК речной выдры Кавказа

Для фрагмента мтДНК длиной 255 п.н. из 18 образцов кавказской речной выдры выявлено 3 гаплотипа мтДНК. Медианная сеть анализируемых гаплотипов представлена на Рисунке 3.2. Шестнадцать образцов (88.8%) принадлежат общеевропейскому гаплотипу Lut1, 2 образца (по 5.5% соответственно) принадлежат ранее не описанным гаплотипам (ARM1, ARM2). Обнаружено 3 полиморфных сайта: 1 транзиция, 2 трансверсии. Поскольку среди образцов кавказской выдры только один образец из Северной Осетии (бассейн р. Терек), а остальная выборка из Армении (бассейны рек Кура и Аракс, озеро Севан), то образцы разделили по принадлежности к речной системе. Гаплотип Lut1 встречается во всех представленных системах рек, а гаплотипы ARM1 и ARM2 обнаружен у выдр из бассейна р. Аракс (р. Арпа).

Для фрагмента мтДНК длиной 820 п.н. из 18 образцов кавказской речной выдры выявлено 6 гаплотипов. Медианная сеть анализируемых гаплотипов представлена на Рисунке 3.10. Обнаружено 6 полиморфных сайтов, среди них 3 транзиции, 2 трансверсии, 1 индель. Гаплотипическое разнообразие для выборки по Кавказу составило $H = 0.52 \pm 0.09$, нуклеотидное разнообразие $\pi = 0.0003 \pm 0.0004$. Так же, как и описано выше, выделяется доминирующий центральный гаплотип (820-4, 67.7% образцов), распространенный во всех представленных системах рек. Второстепенный гаплотип 820-16 (6 обр.) встречен в бассейнах озера Севан и р. Аракс. Три гаплотипа уникальны и встречаются в единично экземпляре в бассейнах озера Севан и р. Аракс.

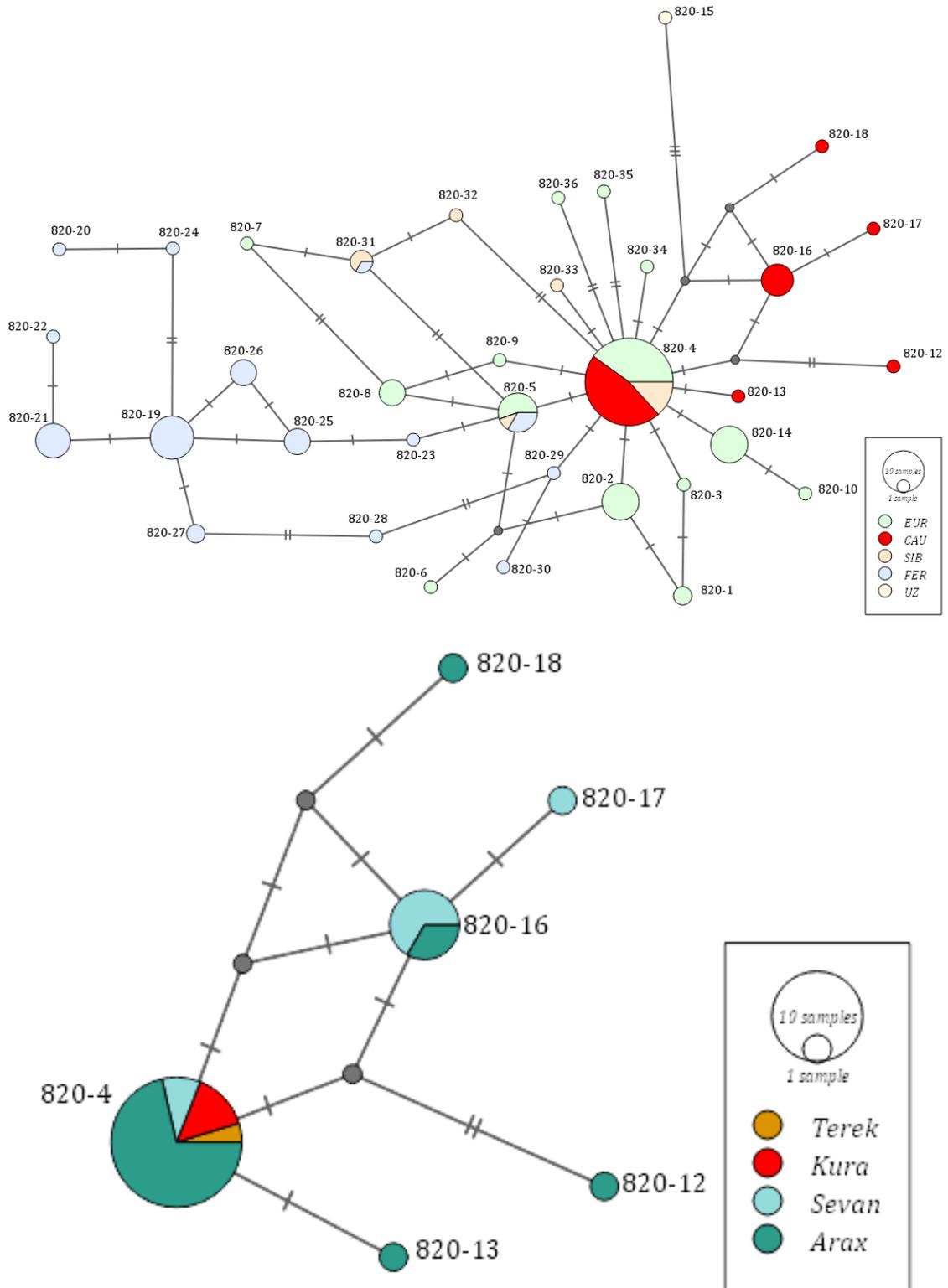


Рисунок 3.10. Медианная сеть гаплотипов кавказской речной выдры для фрагмента мтДНК (820 п.н.). Сверху — положение кавказской выборки на общей медианной сети, снизу — распределение образцов кавказской выборки по принадлежности к речной системе. Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами.

1.1.5. Генетическое разнообразие мтДНК речной выдры Сибири

Для фрагмента мтДНК длиной 255 п.н. все 11 образцов речной выдры Сибири принадлежат единственному гаплотипу Lut1 (Рисунок 3.2).

Для фрагмента мтДНК длиной 820 п.н. из 11 образцов речной выдры Сибири выявлено 5 гаплотипов. Медианная сеть анализируемых гаплотипов представлена на Рисунке 3.11. Обнаружено 4 полиморфных сайта, среди них 3 транзиции, 1 трансверсия. Гаплотипическое разнообразие для выборки по Сибири составило $H = 0.64 \pm 0.15$, нуклеотидное разнообразие $\pi = 0.002 \pm 0.001$. Аналогично предыдущим группам, выделяется доминирующий центральный гаплотип (820-4, 54.5% образцов), обнаруженный только в образцах из Ханты-Мансийского АО. Гаплотип 820-5 встречен в образце из Якутии, а также в Европейской части России (Псковская, Тверская, Калужская области, республика Коми) и на Дальнем Востоке (Камчатский край). Гаплотип 820-31 встречен в двух регионах Сибири (Томская область и Алтайский край), а также в дальневосточной выборке (Чукотский край). Остальные гаплотипы (820-32, 820-33) встречены однократно в Ямало-Ненецком АО и Ханты-Мансийском АО соответственно.

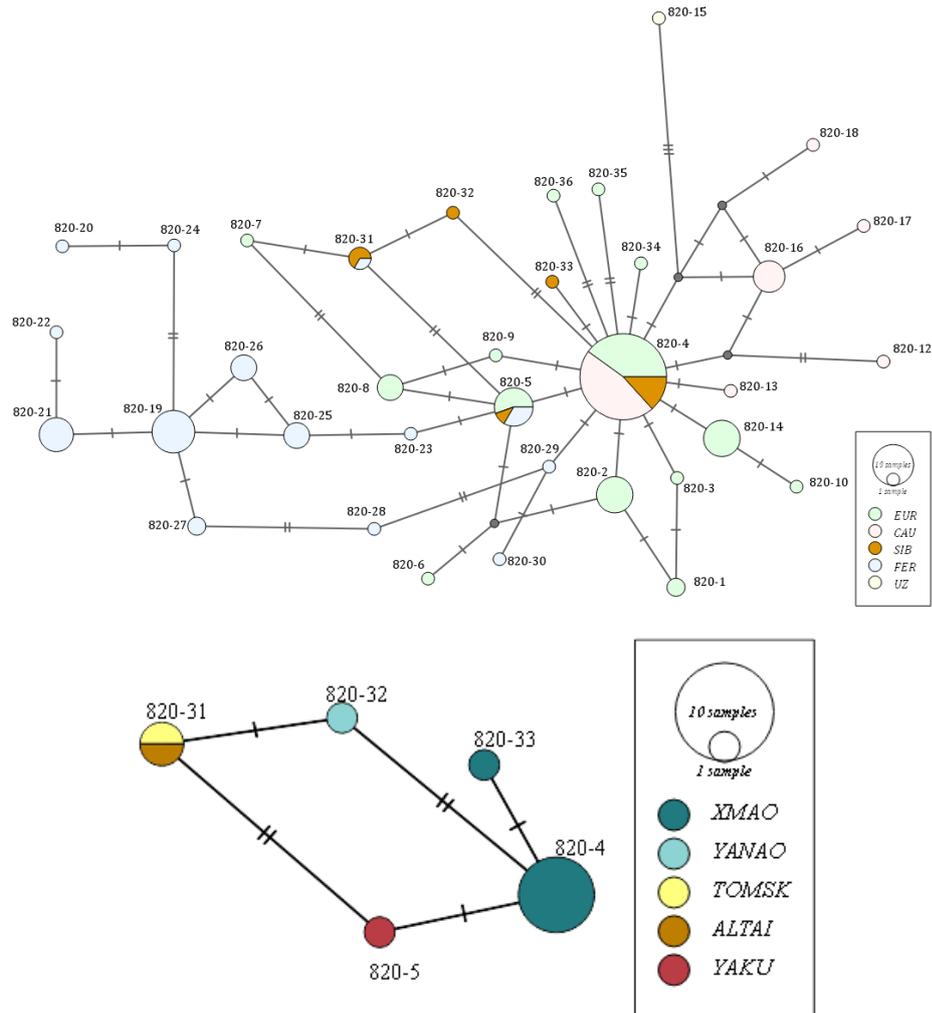


Рисунок 3.11. Медианная сеть гаплотипов речной выдры Сибири для фрагмента мтДНК (820 п.н.). Сверху — положение сибирской выборки на общей медианной сети, снизу — распределение образцов сибирской выборки по принадлежности к региону. Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами. *XMAO* Ханты-Мансийский АО, *YANAO* Ямало-Ненецкий АО, *TOMSK* Томская область, *ALTAI* Алтайский край, *YAKU* республика Саха-Якутия.

1.1.6. Генетическое разнообразие мтДНК речной выдры Дальнего Востока России

Для фрагмента мтДНК длиной 255 п.н. из 40 образцов речной выдры Дальнего Востока России выявлено 5 гаплотипов мтДНК. Медианная сеть анализируемых гаплотипов представлена на Рисунке 3.2. Шестнадцать образцов (41.0%) принадлежат гаплотипу Lut16F (NCBI №FJ236015), 9 образцов (23.1%) принадлежат гаплотипу Lut1, остальные 3 гаплотипа ранее не были описаны (RU4-6). Гаплотип RU4 представлен в 2 образцах (5.1%), гаплотип RU5 обнаружен в 4 образцах (10.3%), гаплотип RU6 – в 8 образцах (20.5%). Обнаружено 5 полиморфных сайтов: 3 транзиции, 0 трансверсий, 2 инделя. Гаплотип Lut1 встречается в 4 исследуемых материковых регионах Дальнего Востока и не встречается на о. Сахалин. Все

исследуемые образцы из о. Сахалин (4 обр., 25%) принадлежат к гаплотипу Lut16F. Он является самым часто встречающимся для дальневосточной выборки, и обнаруживается также в образцах из Хабаровского (5 обр.) и Приморского края (7 обр.). Гаплотип RU5 встречается в образцах также из Хабаровского и Приморского края и на медианной сети располагается в промежутке между Lut1 и Lut16F. Гаплотипы RU4 и RU6 встречены только в образцах из Приморского края.

Для фрагмента мтДНК длиной 820 п.н. из 40 образцов речной выдры выявлено 14 гаплотипов. Медианная сеть анализируемых гаплотипов представлена на Рисунке 3.12. Обнаружено 12 полиморфных сайтов, среди них 9 транзиций, 2 трансверсии, 2 инделя. Гаплотипическое разнообразие для выборки по Европейской части России составило $H = 0.88 \pm 0.03$, нуклеотидное разнообразие $\pi = 0.0034 \pm 0.002$. Наиболее часто встречающийся гаплотип 820-19 представлен в 11 образцах выдры (28.2%) из Хабаровского края, Приморского края и Сахалинской области. Вероятно, он образует центр звездообразной структуры для выдр юга Дальнего Востока России. Гаплотип 820-21 встречен у 7 образцов выдры из Хабаровского края (17.9%). По 4 образца (10.3%) принадлежат гаплотипам 820-25 (Хабаровский край и Приморский край) и 820-26 (Приморский край и Сахалинская обл.). Восемь гаплотипов уникальны и встречаются только в одном регионе. Гаплотип 820-27 представлен по одному образцу из Хабаровского края и Чукотского края (2.6%). Гаплотип 820-5 встречен в трёх образцах из Камчатского края (7.7%).

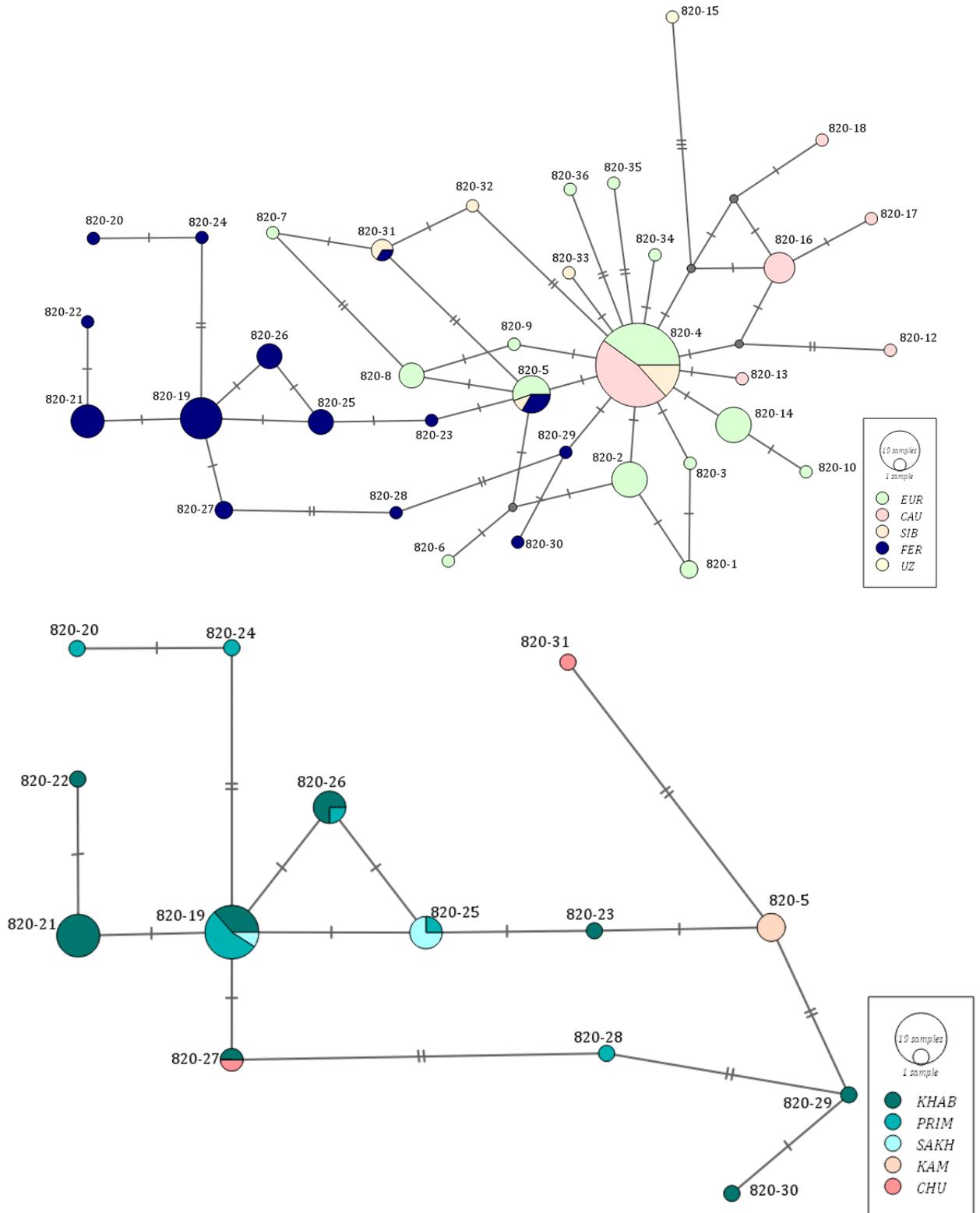


Рисунок 3.12. Медианная сеть гаплотипов речной выдры Дальнего Востока России для фрагмента мтДНК (820 п.н.). Сверху — положение дальневосточной выборки на общей медианной сети, снизу — распределение образцов дальневосточной выборки по принадлежности к региону. Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами. *KHAB* Хабаровский край, *PRIM* Приморский край, *SAKH* Сахалинская область, *KAM* Камчатский край, *CHU* Чукотский край.

Географическое распределение данных гаплотипов не показывает зависимости ни от региона, ни от системы рек (Рисунок 3.13). Однако, можно заметить, что гаплотип 820-19, вероятно, образует центр звездообразной структуры для выдр юга Дальнего Востока России. Гаплотип 820-5 на одну замену отличается от 820-4 — самого центрального гаплотипа основной «звезды», %, к нему же также относятся гаплотипы из группы Сибири (респ. Саха-Якутия). К гаплотипу 820-31 принадлежит как один образец из Чукотского края, так и 2 образца из группы Сибири (Томская обл. и Алтайский край). Близость последних двух гаплотипов к центральному 820-4, а также присутствие их в выделенной нами группе Сибири говорит о вероятной принадлежности их к одной эволюционной «североевразийской» ветви (митохондриальная линия 3 по Du Plessis et al., 2023b). В то же время, наличие в гаплотипе 820-27 из «дальневосточной» ветви (митохондриальная линия 2 по du Plessis et al., 2023) образца из Чукотского края свидетельствует о вероятной зоне смешения на крайнем северо-востоке Евразии.

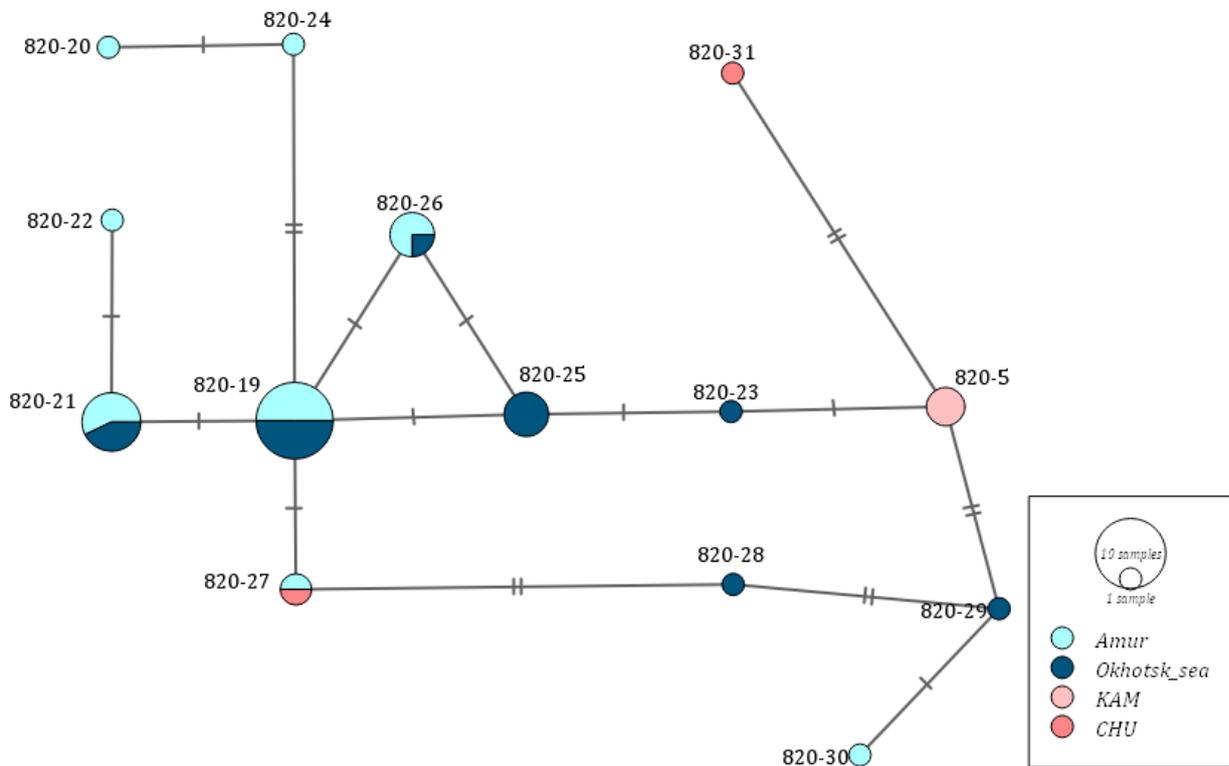


Рисунок 3.13. Медианная сеть гаплотипов речной выдры Дальнего Востока России для фрагмента мтДНК (820 п.н.). Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами. *Amur* образцы из водоёмов бассейна р. Амур, *Okhotsk sea* образцы из водоёмов бассейна Охотского моря, *KAM* Камчатский край, *CHU* Чукотский край.

1.1.7. Анализ демографической истории популяции с помощью метода расширенного Байесова скайлайна

Для оценки динамики эффективной численности популяции выдры был проведен анализ 32 гаплотипов фрагмента мтДНК (820 п.н.) методом расширенного Байесова скайлайна. Для всей исследуемой выборки он показал, что эффективная численность популяции выдры за последние 150 тысяч лет непрерывно медленно росла (Рисунок 3.14). Скорость мутации μ составила 1.24×10^{-5} (число замен/сайт*год).

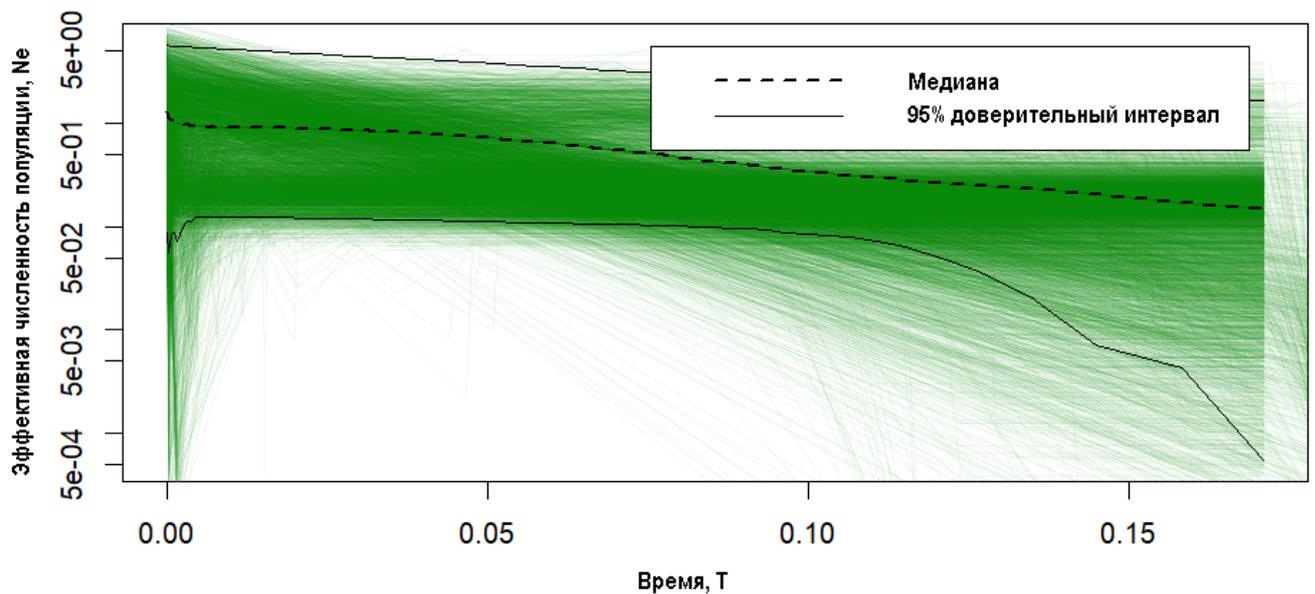


Рисунок 3.14. График расширенного Байесова скайлайна (Coalescent Extended Bayesian Skyline), построенного по выборке фрагмента мтДНК речной выдры. По вертикальной оси (логарифмическая шкала) отложены значения эффективной численности популяции (N_e), по горизонтальной оси отложено время, выраженное в миллионах лет. Пунктирная срединная линия соответствует медианным значениям N_e , две сплошные линии – границам 95%-доверительного интервала значений N_e .

Если предполагать, что дальневосточные выдры расселились отдельно, то для оценки скорости роста эффективной численности были также проведены симуляции отдельно для дальневосточных выдр (группа RFE) и объединенной выборки по остальным образцам (группы CAU, EUR, SIB). В этом случае эффективная численность дальневосточных выдр не претерпела значительных изменений за последние 200 тыс. лет (Рисунок 3.15). Для объединенной выборки по образцам групп Кавказа, Европейской России и Сибири (CAU, EUR, SIB) обнаружено резкое повышение эффективной численности порядка 80 тыс. лет назад и её последующий рост (Рисунок 3.16). Скорость мутации μ составила 8.45×10^{-6} (число замен/сайт*год).

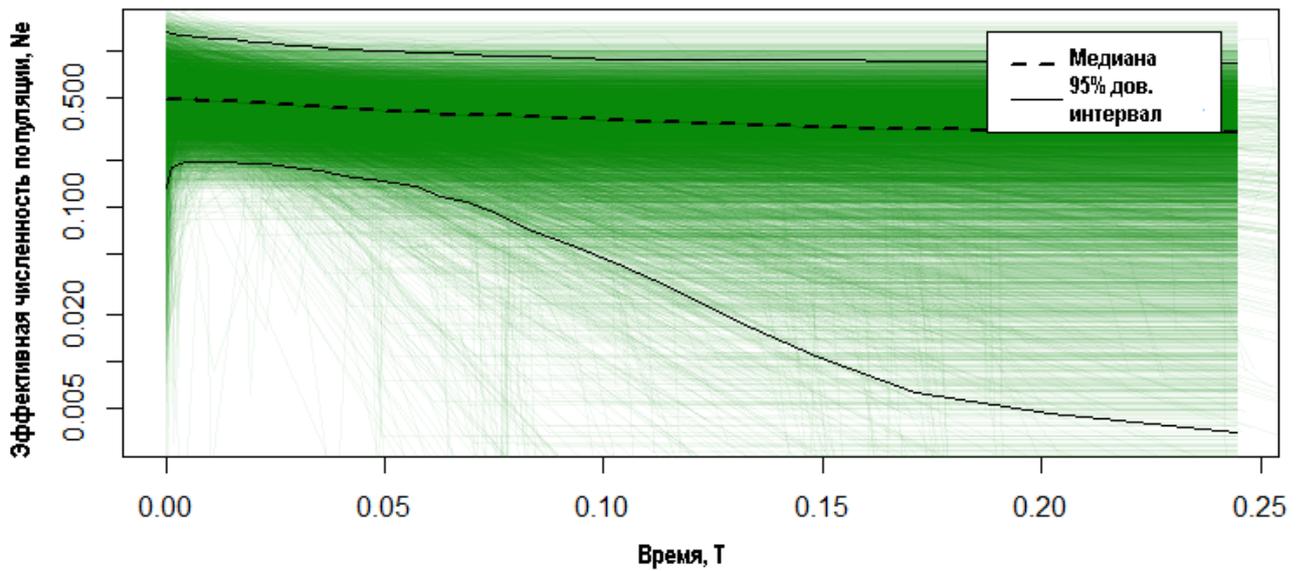


Рисунок 3.15. График расширенного Байесова скайлайна (Coalescent Extended Bayesian Skyline) для дальневосточных выдр (группа RFE), построенного по выборке фрагмента мтДНК речной выдры. По вертикальной оси (логарифмическая шкала) отложены значения эффективной численности популяции (N_e), по горизонтальной оси отложено время, выраженное в миллионах лет. Пунктирная срединная линия соответствует медианным значениям N_e , две сплошные линии — границам 95% доверительного интервала значений N_e .

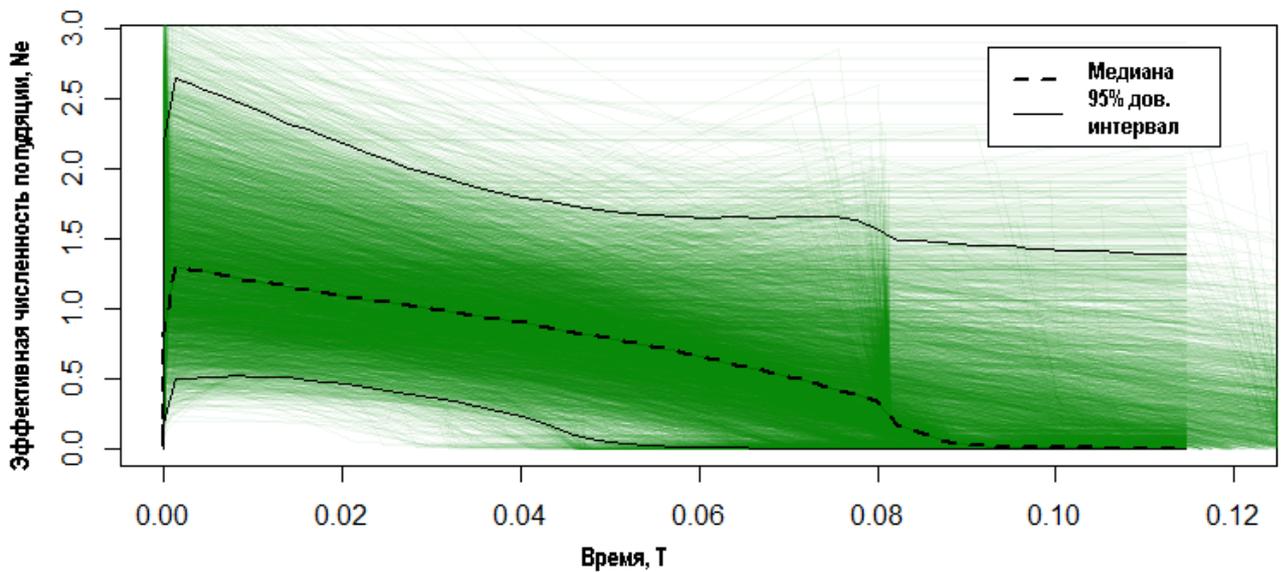


Рисунок 3.16. График расширенного Байесова скайлайна (Coalescent Extended Bayesian Skyline) для объединенной выборки по остальным образцам (группы CAU, EUR, SIB), построенного по выборке фрагмента мтДНК речной выдры. По вертикальной оси (логарифмическая шкала) отложены значения эффективной численности популяции (N_e), по горизонтальной оси отложено время, выраженное в миллионах лет. Пунктирная срединная линия соответствует медианным значениям N_e , две сплошные линии — границам 95% доверительного интервала значений N_e .

Таким образом, можно судить о наличии двух ветвей расселения выдры по территории Северной Евразии, что соотносится с известными ранее литературными источникам (du Plessis et al., 2023b).

3.3. Изменчивость микросателлитных локусов яДНК

3.3.1. Параметры генетического разнообразия микросателлитных локусов яДНК

Оценка генетического разнообразия имеющейся выборки речной выдры первоначально проводилась по 20 микросателлитным локусам (см. Таблицу 5 Приложения), однако в связи с высоким уровнем нуль-аллелей локусы OT19 и Mar08 были исключены из дальнейшего анализа. Таким образом, в анализ по 18 микросателлитным локусам вошли 117 образцов выдры, разделённые на четыре выборки (Таблица 3.8).

Таблица 3.8. Генетическое разнообразие речной выдры по 18 микросателлитным локусам. *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России. *N* число образцов, *Na* среднее число аллелей на локус, *Ne* эффективное число аллелей на локус, *Ho* наблюдаемая гетерозиготность, *He* ожидаемая гетерозиготность, *Fis* коэффициент инбридинга.

	N	Na	Ne	Ho	He	Fis
EUR	44	9.5	4.9	0.68	0.78	0.14
CAU	8	4.7	3.3	0.46	0.65	0.30
SIB	5	5.2	4.0	0.64	0.71	0.08
RFE	60	12.0	5.8	0.62	0.81	0.23
Общее	117	7.8	4.5	0.59	0.74	0.19

Все локусы в исследуемых выборках были полиморфны. Число аллелей на локус (*Na*) варьировало от $Na = 4.7$ (кавказская выдра) до $Na = 12.0$ (выдры из Дальнего Востока России). Среднее эффективное число аллелей $Ne = 4.5$ и варьировало от $Ne = 3.3$ у кавказских выдр до $Ne = 5.8$ у выдр Дальнего Востока России. Средняя наблюдаемая гетерозиготность ($Ho = 0.59$) от $Ho = 0.46$ у кавказских выдр до $Ho = 0.68$ у выдр Европейской части России. Ожидаемая гетерозиготность, напротив, относительно высока ($He = 0.74$) и выше, чем Ho у любой из исследуемых групп. Наименьшая He наблюдается у кавказской выдры ($He = 0.65$), наибольшая в выборке из Дальнего Востока России ($He = 0,81$). Показатель аллельного разнообразия (allelic richness, AR) проанализированных локусов варьировал от 3.306 до 4.981. Индекс фиксации *Fis* больше нуля в каждой группе (от 0.08 до 0.30).

3.3.2. Кластеризация без учёта географического происхождения образцов

Кластеризация выборки с помощью программы STRUCTURE, проведенная без информации о принадлежности образцов к группе (admixture model и с выключенной функцией

LOCPRIOR) показала, что оптимальное число кластеров $K = 2$ (Рисунок 3.17). Кавказские выдры и выдры Европейской части России образовали мономорфный кластер, заметно отличающийся от выдр Дальнего Востока России. В то же время, выдры Сибири показывают промежуточную принадлежность к кластеру (наполовину синий, наполовину оранжевый кластер). Дальнейшая кластеризация (например, при $K = 5$) показала, что кавказские выдры не отделяются от выдр Европейской части России.

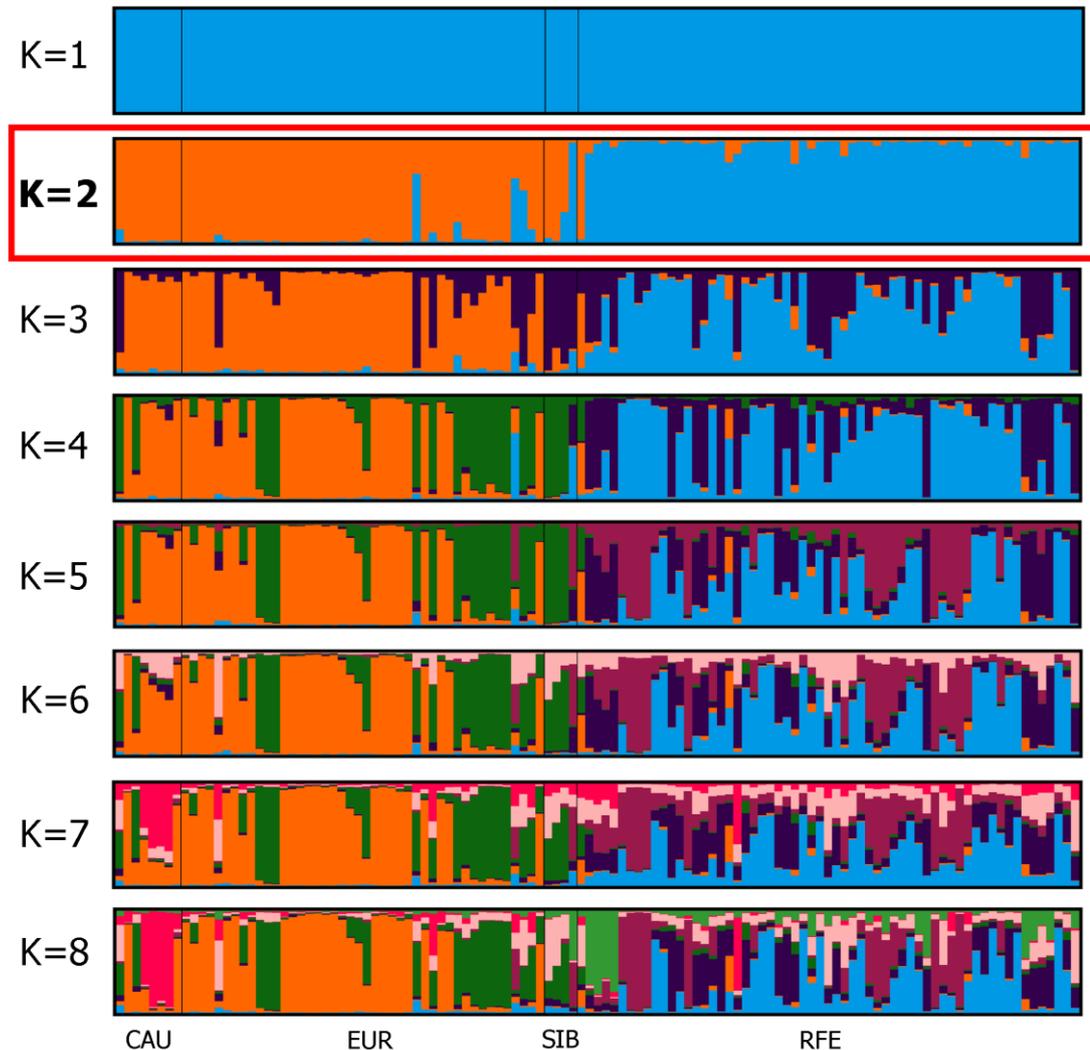


Рисунок 3.17. Кластеризация в программе Structure выборки 117 образцов речной выдры (*L. lutra*). Оптимальное $K = 2$. По оси абсцисс — генетические профили, по оси ординат — вероятность принадлежности к одному из кластеров. Применена модель генетического (admixture) без учета географического происхождения образцов (без LOCPRIOR) со скоррелированными частотами аллелей в популяциях. *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России. Преимущественно синие столбцы в образцах группы EUR принадлежат особям из республики Коми и одному образцу из Тверской области.

Кластеризация выборки, исходя из принадлежности к системам рек, также не показала наличие закономерностей распределения в пространстве. Подтверждается высказанная ранее

гипотеза Барышникова и Пузаченко (2012) о разделении речной выдры на «восточный» и «западный» морфотипы. К «восточному» (синему на Рисунке 3.17) кластеру также принадлежит также образец из Якутии, а остальные образцы из группы Сибири (Томская и Тюменская области, Ханты-Мансийский АО) принадлежат к «западному» кластеру (оранжевый на Рисунке 3.17). Однако, особи из западной части Свердловской особи (бассейн р. Волги) являются смешанными между выделяемыми двумя кластерами.

3.2.3. Анализ генетических дистанций

Расчёт генетических дистанций и анализ главных координат (РСоА) показал слабую генетическую дифференциацию между исследуемыми выборками (Рисунок 3.18а, б).

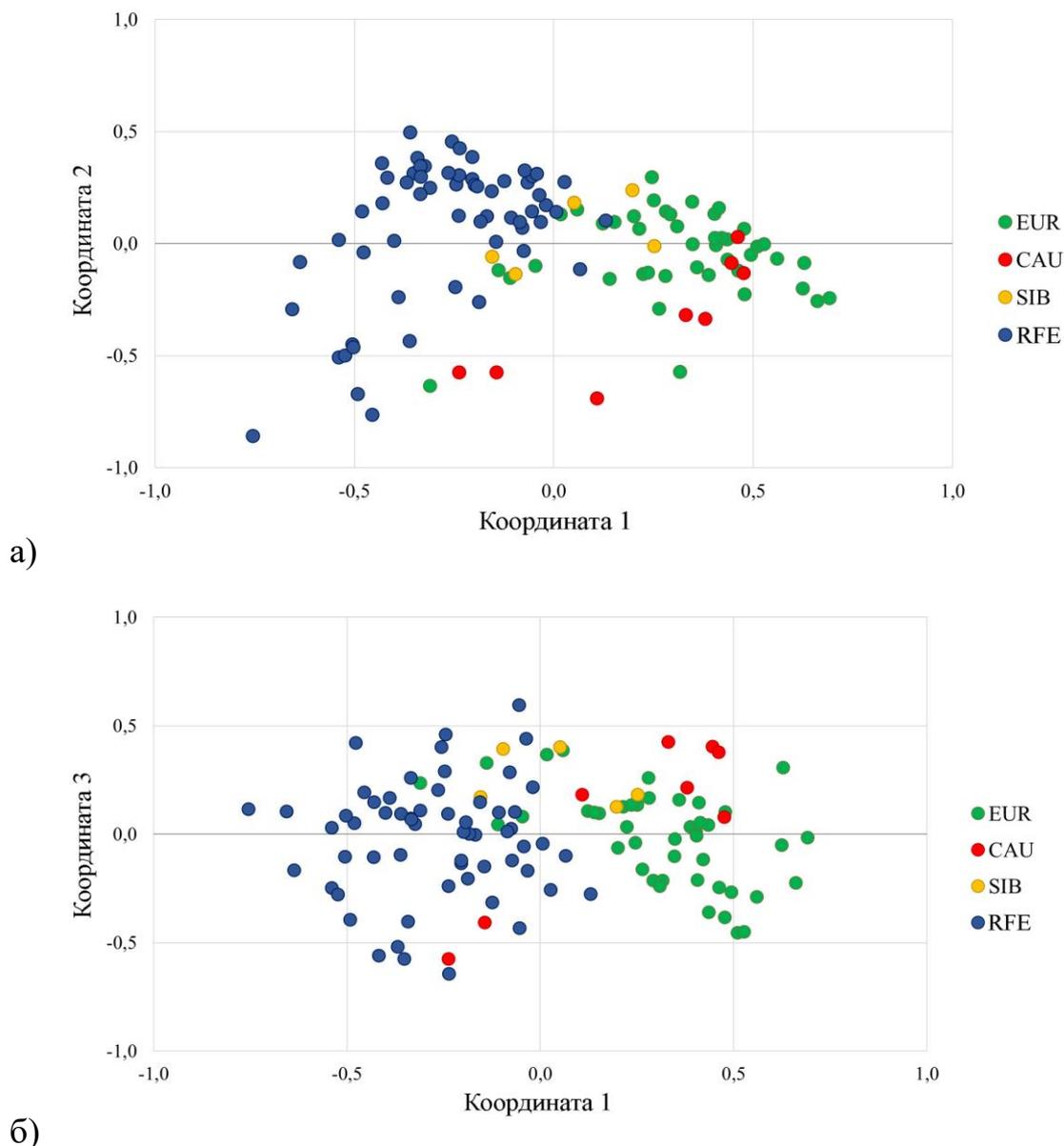


Рисунок 3.18. Анализ главных координат (РСоА) а, б) на базе индивидуальных генетических дистанций. *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России.

Несмотря на то, что хорошо выраженных кластеров не наблюдается, образцы распределяются согласно выделенным выборкам. Выдры из группы Дальнего Востока России заметно отделяются от остальных групп по координате 1, описывающей 6.80% популяционного разнообразия (Рисунок 3.18а, б). Вдоль координаты 2 (4.50% популяционного разнообразия) (Рисунок 3.18а) значимых кластеров не обнаружено, также как и вдоль координаты 3 (3.68% популяционного разнообразия) (Рисунок 3.18б). На представленных графиках можно различить несколько трендов: выдры из группы Дальнего Востока России (синий) сконцентрированы в большинстве в левой части графика, а остальные образцы из трёх групп равномерно перемешаны. Кавказские выдры (красные), выдры Европейской части России (зеленые) и Сибири (желтые) в большинстве расположены в правой и центральной частях графика. Также можно отметить, что в центральной части, в зоне «перемешивания» этих двух групп располагаются образцы из республик Коми, Якутия, Свердловской, Тюменской областей, Ханты-Мансийского АО — близких по географии регионов Урала и Западной Сибири.

Значение R_{st} оказалось наибольшим между выдрами Европейской части России и Дальнего Востока России ($R_{st} = 0.306$) (Таблица 3.9). Наименьшее значение R_{st} наблюдалось между выдрами Европейской части России и кавказской выдрой ($R_{st} = 0.099$). Тест Мантеля также показал наличие корреляции между генетическими и географическими дистанциями среди исследуемых выборок $r = 0.829$ ($p = 0.04$).

Таблица 3.9. Генетическая дифференциация R_{st} среди исследуемых выборок речной выдры (*L. lutra*). Все p -значения $< 0,05$. *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России.

	CAU	EUR	SIB	RFE
CAU	0			
EUR	0.099	0		
SIB	0.186	0.242	0	
RFE	0.253	0.306	0.256	0

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1. Опыт индивидуальной идентификации речной выдры

Речная выдра — вид, который ведет достаточно скрытный образ жизни и к тому же практически не добывается охотниками (по крайней мере, в промысловых масштабах). Поэтому имеется в доступности достаточно ограниченное количество как музейных образцов, так и дериватов этого вида. В связи с этим дополнительным источником ДНК для генетического анализа выдры могут служить экскременты, что также позволяет получать образцы с ООПТ без инвазивных методик.

Однако существует ряд ограничений и проблем, связанных с данными образцами. Немаловажно и размещение выдры на территории модельного полигона. На территории ГПЗ «Калужские засеки» выдра встречается преимущественно в бесснежный период, поэтому сбор проб зимой, когда сохранность ДНК выше, затруднен. Оптимальным временем сбора образцов в данном случае стало конец осени - начало зимы, когда животные еще присутствуют на территории, но температура окружающей среды заметно снижена. Успешность генотипирования в этот период составила 50%, что сопоставимо с данными предыдущих исследований (от 19 % (Bonesi et al., 2013) до 63 % (Hájková et al., 2007) и до 96,4 % (Hájková et al., 2007) в зимний период).

Во-вторых, частой проблемой может являться ошибочное определение видовой принадлежности экскремента в полевых условиях. В частности, в ГПЗ «Калужские засеки» в экскрементах выдры обычно отсутствует студенистая часть, поэтому они могут быть ошибочно идентифицированы и перепутаны, например, с американской норкой (*Neovison vison*). В проведенном нами исследовании успешность видовой идентификации выдры составила 78.1%.

Все эти ограничения приводят к необходимости разработки методов, регулирующих как сбор образцов в природе, так и более строгого протокола отбора проб, так как в противном случае может наблюдаться завышение или занижение оценки численности популяции (Hájková et al., 2007; Ferrando et al., 2008; Bonesi et al., 2013; Lampra et al., 2013). Например, в бесснежный период необходимо предварительное планирование рабочих маршрутов таким образом, чтобы иметь возможность посещать исследуемые участки водотоков (мосты, маркировочные точки, сканирующие маршруты вдоль водотоков) с промежутком не более 2-х дней. Так можно отследить как маркировочную активность выдры, так и достоверно знать давность оставленного экскремента. Помимо этого, на эффективность генотипирования могут влиять различные ингибиторы ПЦР, содержащиеся в экскрементах (Hájková et al., 2007).

Выбранные 10 микросателлитных локусов яДНК позволили выбрать образцы отдельных особей с высоким качеством ДНК и включить в дальнейший анализ.

4.2. Филогеографическая структура кавказской выдры *L. l. meridionalis*

В отличие от предшествующих работ, посвященных филогеографии речной выдры, нами были проанализированы образцы от двух других подвидов речных выдр, помимо номинативного. Исходя из полученных результатов, кавказская выдра (*L. l. meridionalis*) на медианной сети гаплотипов слабо отличается от номинативного подвида, как на коротком фрагменте контрольного региона, так и на более длинном участке мтДНК. Так на коротком фрагменте подавляющее большинство образцов кавказской выдры принадлежало именно центральному гаплотипу Lut1, причём встречался он как на Северном Кавказе, так и у выдр из речных систем Закавказья. Два образца от выдр из бассейна р. Аракс принадлежали собственным уникальным гаплотипам, соседним к обнаруженным ранее гаплотипам номинативного подвида, и, таким образом, они включаются в общую «звездообразную» структуру. На более длинном фрагменте подобный паттерн сохраняется, а 4 более редких гаплотипа сформированы также образцами из оз. Севан и бассейна р. Аракс. Таким образом несмотря на то, что некоторые различия от номинативного подвида присутствуют, они не значительны и полученные гаплотипы в отдельный кластер не выделяются.

Изолирование популяции выдры оз. Севан произошло относительно недавно под влиянием антропогенных факторов, а повышенное разнообразие выдр бассейна р. Аракс вероятно указывает и на потенциальные контакты с популяцией выдр стран Передней Азии. Так, например, для территории Ирана описано присутствие двух подвидов речной выдры — кавказская выдра населяет северо-западные регионы Ирана (в т.ч. так же реки бассейна Аракса), а среднеазиатская (*L. l. seistanica*) — остальные регионы страны (Karami et al., 2006). При этом, сам кавказский подвид был впервые описан Огнёвым (1937) по голотипу из Тегерана (восток Ирана). По этим причинам, актуален вопрос о подвидовом статусе кавказской выдры.

4.3. Филогеографическая структура номинативного подвида речной выдры *L. l. lutra*.

Для филогеографической структуры речных выдр номинативного подвида *L. l. lutra* характерно доминирование одного общего центрального гаплотипа контрольного региона мтДНК на всём протяжении севера Евразии, а генетические линии либо клады практически не

выделяются. Такая структура подтверждается как предыдущими работами по этому виду (Ferrando et al., 2004; Stanton et al., 2009; Finnegan, O'Neill, 2010; Mucci et al., 2010), так и данными нашего исследования. У других видов хищных млекопитающих со сходным широким ареалом, например, бурого медведя (Salomashkina et al., 2014), волка (Ersmark et al., 2016), лисицы (Kutschera et al., 2013), филогеографическая структура имеет ряд сходных черт, таких как наличие центрального общего для всего вида гаплотипа с несколькими хорошо различимыми генетическими линиями или даже кладами. Однако, вышеперечисленные широкоареальные виды имеют высокую подвижность в пределах своего ареала (наличие больших индивидуальных участков и способность к перемещению на длинные расстояния). В отличие от них речная выдра, обладая сходным палеарктическим ареалом, является видом-специалистом, довольно строго приуроченным к водным местообитаниям (Данилов, Туманов, 1976; MacDonald et al., 1994), вследствие чего может возникать более низкая генетическая изменчивость и более медленный поток генов (Pasinelli, 2022).

Анализ короткого фрагмента контрольного региона мтДНК (255 п.н.) позволил сравнить образцы из России и Армении с гаплотипами, полученными для Западной и Центральной Европы. Несмотря на доминирование единого общего гаплотипа в звездообразной структуре медианной сети, следует отметить и наличие уникальных региональных гаплотипов. Так, гаплотип RU1 был встречен только для территории России причем с большой долей от совместной выборки для Западной Европы и Европейской России (16.1%). Наравне с ним представлен и гаплотип Lut4, описанный прежде в Великобритании и Финляндии. При этом ряд гаплотипов, характерных для Центральной Европы, Великобритании (самые частые, например это Lut3, Lut6) на территории России и Армении встречены не были.

При увеличении длины фрагмента, количество замен и разветвленность сети закономерно увеличивается. Имеется как центральный гаплотип (820-4), распространенный по всей ЕР, так и более редкие, объединяющие меньшее количество регионов (820-2, 820-4, 820-14). При этом не наблюдается территориальной зависимости в распространении гаплотипов от речных систем, как можно было бы предположить исходя из экологии выдры, а именно, наличия у них линейных индивидуальных участков (Данилов, Туманов, 1976; Сидорович, 1995). Так гаплотип 820-2 представлен как в речной системе Волги, так и Дона, гаплотип 820-5 в системах Волги, Северной Двины и Шелони, а гаплотип 820-14 в системах Волги, Десны и Дона. Известно, что расселение молодых особей выдры может проходить на достаточно большие территории, при этом не обязательно вдоль водотоков (Данилов, Туманов, 1976). К тому же отсутствие резкого снижения численности особей в восточной части Европы, как это

было в середине XX века в Западной Европе, позволило сохранить более высокое генетическое разнообразие особей.

Проанализированные образцы речной выдры из Сибири не позволяют сформировать детальное представление о структуре популяции в связи с крайне малым количеством образцов в выборке, однако общий картина остается прежней. Большинство образцов включаются в центральный гаплотип звездообразной сети, при этом имеются и минорные гаплотипы. Особый интерес представляют собой гаплотипы для Якутии (820-5), а также Томской области и Алтайского края (820-31), так как они были встречены также в образцах группы Дальнего Востока России (820-5 в Камчатском крае, 820-31 в Чукотском крае), что может свидетельствовать о зоне контакта с ветвью юга Дальнего Востока. Однако для более чётких представлений необходима более обширная выборка из Восточной Сибири.

Единственный проанализированный нами образец среднеазиатской выдры из Узбекистана по короткому фрагменту (255 п.н.) также отличался от центрального гаплотипа, но на большее количество замен, а также оказывается ближе всего ко второму по распространенности в Европе гаплотипу Lut3, при этом на более длинном фрагменте (820 пн) занимает обособленное положение на медианной сети. Однако для полноценной генетической характеристики и потенциального подтверждения подвидового статуса среднеазиатской выдры необходимы дальнейшие исследования.

Речные выдры юга Дальнего Востока России (Хабаровский край, Приморский край) имеют более высокие уровни генетического разнообразия, и более уникальны. На медианной сети гаплотипов образцы из этого региона образуют отдельную звездообразную структуру со своим центральным гаплотипом (Lut16, 820-19) и уникальными гаплотипами, не встречающимися более других выборках. Только два гаплотипа, 820-5 и 820-31, были встречены также в группе Сибири. Значения генетической дистанции F_{st} также показали, что выдры Дальнего Востока России генетически далеки от других исследуемых групп. Таким образом, можно предположить наличие отдельного пост-плейстоценового рефугиума для Дальнего Востока и следовательно, другой ветви расселения.

Дальний Восток России обладает уникальной фауной, которая имеет множество черт, сходных с Восточной Азией. Так, например, для ряда видов млекопитающих характерно наличие отдельных генетических клад, обитающих на данной территории: бурый медведь (Salomashkina et al., 2014), волк (Ersmark et al., 2016), соболь (*M. zibellina*, L., 1758) (Li et al., 2021); или же даже подвидов, как в случае восточного благородного оленя (*Cervus canadensis*, Erxleben 1777; Doan et al., 2022; Golosova et al., 2023). Становой хребет и ряд других горных

цепей отделяют юг Дальнего Востока и являются географической преградой для распространения видов, что ведет к лимитированному генетическому дрейфу и как следствие — к географической изоляции популяций.

Недавние исследования полного митогенома и гена цитохрома *b* речной выдры практически на всей протяженности ареала, от Великобритании до Южной Кореи (Du Plessis et al., 2023a; Du Plessis et al., 2023b), показали, что выдры генетически более разнообразны, чем представлялось ранее, но в целом общие закономерности генетической дифференциации прежние. У речных выдр наблюдается пять митохондриальных линий (Du Plessis et al., 2023a), две из которых обитают в России. Митохондриальная линия 3 характерна для выдр Восточной Европы, Сибири и вероятно Передней Азии, а с включением наших данных показано, что она распространена по всей Европе, включая Европейскую часть России, Западную Сибирь и Кавказ (Рисунок 4.1). Митохондриальная линия 2, близкая к линии 1 из Южного Китая, наблюдается у особей из Южной Кореи и о. Сахалин, а также, по данным текущего исследования, заселяет юг Дальнего Востока России и (вероятно) весь Северо-Восток России (Рисунок 4.1). А относительно далёкий образец из Узбекистана может принадлежать к иной, ещё не описанной митохондриальной линии.

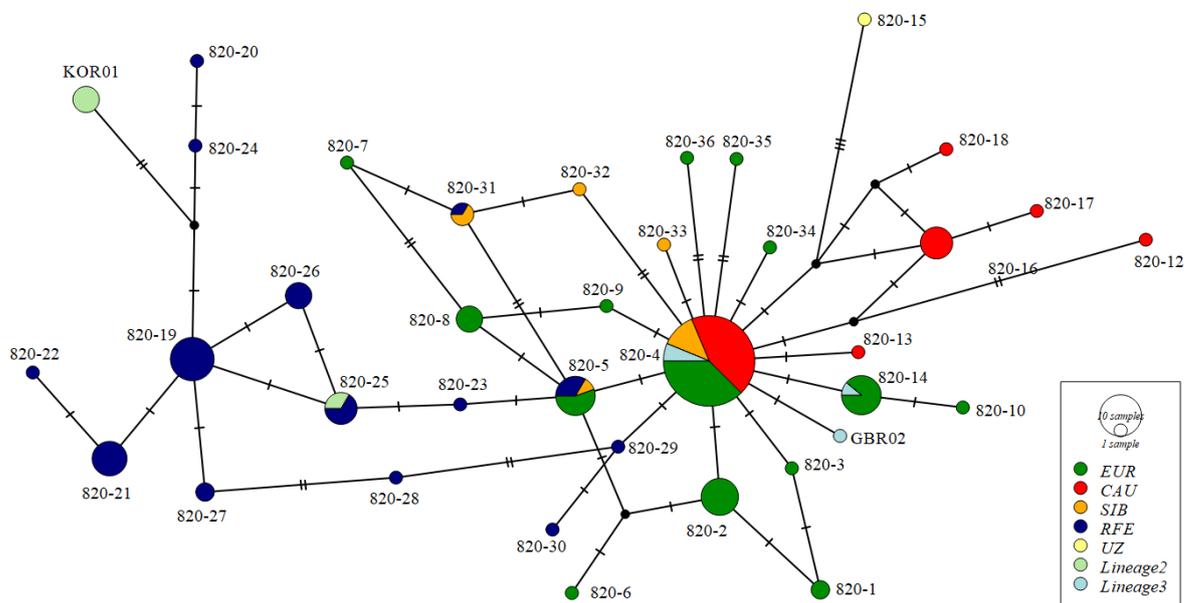


Рисунок 4.1. Медианная сеть гаплотипов речной выдры для фрагмента мтДНК (820 п.н.). Гаплотипы обозначены кругами, их размер пропорционален выборке. Вертикальные черты отражают количество мутаций между гаплотипами. EUR Европейская Россия, CAU Кавказ (*L. l. meridionalis*), SIB Сибирь, RFE Дальний Восток России, UZ Узбекистан (*L. l. seistanica*), Lineage2 Митохондриальная линия 2 (Du Plessis et al., 2023a), Lineage3 Митохондриальная линия 3 (Du Plessis et al., 2023a).

Результаты нашего исследования также подтверждают данную структуру, причём разделение на данные линии можно наблюдать даже на коротком фрагменте контрольного региона мтДНК.

Наблюдаемое звездообразное строение медианной сети не позволяет обозначить какие-либо четкие филогеографические паттерны внутри выделяемых линий, а указывает на прохождение вида на данной территории через «бутылочное горлышко» в позднеплейстоценовых рефугиумах (Mucci et al., 2010) и, видимо, быстрое дальнейшее увеличение численности в раннем голоцене.

4.4. Генетическое разнообразие речной выдры

Предыдущие исследования речной выдры из популяций Европы показали низкое микросателлитное разнообразие. Были предложены несколько объяснений: фрагментация популяций (Dallas et al., 2002; Cohen et al., 2013), расселение из рефугиумов (Mucci et al., 2010), а также недавнее резкое снижение численности (MacDonald et al., 1994). Также наблюдалось и разделение локальных популяций, что может являться следствием послеледниковых изменений или относительно недавней изоляции (Mucci et al., 2010; Tison et al., 2015). Напротив, для популяции выдры о. Цзиньмэньдао (Китай) (Jang-Liaw et al., 2023) показано умеренное микросателлитное (в среднем $H_o = 0.60$; $H_e = 0.61$) и аллельное разнообразие ($N_a = 4.25$), а также отсутствие свидетельств прохождения популяции через бутылочное горлышко. Наши результаты для каждой исследуемой выборки показали, что и аллельное разнообразие, и эффективное число аллелей выше, чем наблюдаемые ранее значения из западной Европы и Азии (N_e от 4.7 для кавказской выдры до 12.2 для выдр Дальнего Востока), но наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности (0.59 и 0.74 соответственно) умеренные. Анализ главных координат и значение генетических дистанций R_{st} и F_{st} показали разделение дальневосточных выдр от остальных исследуемых групп, а также близкое родство кавказской выдры к выдрам Европейской части России. Байесовская кластеризация STRUCTURE показала, что дальневосточные выдры образуют отдельный кластер, в отличие от кавказских выдр, которые входят в кластер с европейскими.

Показатели генетического разнообразия мтДНК для кавказской выдры самые низкие ($H = 0.516$, $\pi = 0.01$) как для всей исследованной выборки, так и для популяций, известных по литературным данным. Микросателлитный анализ также показал, что у кавказских выдр самые низкие в данном исследовании показатели ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностей (0.65 и

0.46 соответственно), низкое эффективное число аллелей (3.3) и аллельное разнообразие. Связано это вероятно, как с недостатком пригодных местообитаний (наличие высоких горных массивов и обедненная речная система), так и с увеличенным антропогенным прессом. В странах Закавказья распространены рыбозаводные хозяйства, которые любят посещать выдры, и даже не смотря на охранный статус, нередки случаи браконьерства, и вследствие этого численность выдры в этих регионах высоко не поднимается (Buzzard et al., 2020).

Схожие результаты получены и по морфологическим исследованиям (Барышников, Пузаченко, 2012). Авторами отмечается низкое морфологическое разнообразие вида и слабые морфологические различия по краниометрическим и одонтологическим показателям между выдрами Европы и Кавказа (Северная Осетия, Грузия, Армения). Также авторами предполагается, что выдры с этих территорий относятся к номинативному подвиду *L. l. lutra*, и полученные нами результаты по изменчивости фрагмента контрольного региона мтДНК на данном этапе исследования такому предположению не противоречат.

4.5. Сравнение с другими видами и реконструкция расселения речной выдры в голоцене

Генетическая изменчивость речной выдры необычайно низкая даже среди хищных млекопитающих (особенно для территории западной Евразии) (Mucci et al., 1999, 2010; Ki et al., 2010; Jo et al., 2012; Cohen et al., 2013; Tison et al., 2015; Hwang, Cho, 2018). В отличие от других видов хищных со сходным широким ареалом, например, бурого медведя (Salomashkina et al., 2014), волка (Ersmark et al., 2016), лисицы (Kutschera et al., 2013), уровни генетического разнообразия для речной выдры значимо ниже (Таблица 4.1).

Таблица 4.1. Гаплотипическое разнообразие (Н) и нуклеотидное разнообразие (π) четырёх видов хищных млекопитающих по фрагменту в 700-800 п.н. контрольного региона мтДНК. Для лисицы приведены данные только для палеарктической генетической линии.

	Европа		Кавказ		Сибирь		Дальний Восток России и северная Евразия		Общая		Источник
	Н	π	Н	π	Н	π	Н	π	Н	π	
<i>L. lutra</i>	0,836	0,001	0,464	0,001	0,644	0,002	0,882	0,003	0,901	0,018	(Sokolova et al., 2024)
<i>C. lupus</i>	0,93	0,014	-	-	0,94; 0,0015				-		(Ersmark et al., 2016)
<i>U. arctos</i>	0,74	0,005	0,81-1,0	0,017-0,027	0,94	0,008	0,96	0,01	-		(Salomashkina et al., 2014, 2017)
<i>V. vulpes</i>	-								0,964	0,047	(Kutschera et al., 2013)

Ископаемые останки речных выдр *Lutra lutra* редко встречаются в археологических памятниках. Считается, что речная выдра (как и сам род *Lutra*) произошел в Юго-Восточной Азии, при этом на территории Европы начиная с миоцена до позднего плейстоцена обитали другие трибы подсемейства выдриные (например, *Aonyxini*) (Барышников, 2024). Одна из самых ранних по датировкам археологических находок этого вида в Европе была обнаружена в пещере Романелли в Италии и датирована средним плейстоценом (Mecozzi et al., 2022). Во времена последнего оледенения на Иберийском полуострове, Апеннингах, Балканах многие виды сохранялись в рефугиумах, откуда в дальнейшем после схода ледника заново заселяли освободившиеся территории. Предполагается, что современная европейская популяция выдры также сформировалась в результате расселения зверей из упомянутых выше рефугиальных зон (Mucci et al., 2010). Однако, на территории Сибири и северо-востока Евразии единого ледникового массива не сформировалось (Ehlers, Gibbard, 2011), что способствовало выживанию выдр. В течение голоцена речная выдра была одним из типичных охотничьих видов в северной Евразии, но ее останки встречаются в археологических памятниках достаточно редко, вероятно в связи с околородной специализацией зверя и сложностью его добычи в промысловых масштабах (Гимранов, Косинцев, 2011; Бачура, Косинцев, 2020). Морфологические исследования речной выдры, как краниометрические (Барышников, Пузаченко, 2012), так и одонтологические (Гимранов, Косинцев, 2012; Ranyuk, Ansorge, 2015), показали, что речная выдра значительно различается в западной и восточной частях ареала с вероятной границей в Восточной Сибири. Более того, предполагается, что в позднем плейстоцене ареал выдры был разделен на западную и восточную часть, а в голоцене сомкнулся вновь (Гимранов, Косинцев, 2012).

Кавказские выдры, в отличие от других видов хищных млекопитающих, не образуют отдельной филогеографической клады, а также на Кавказе не сформировалась рефугиальная зона во время последнего четвертичного оледенения. В качестве обоснования данного феномена можно обратиться к геологической истории Понто-Каспийского региона, который неоднократно затоплялся, образуя сложную преграду для сухопутных видов животных. Однако речные выдры ведут околородный образ жизни, и конечно, затопление низменностей не могло являться преградой для расселения особей, и, как следствие, генетического дрейфа. Косвенным подтверждением данной гипотезы являются и полученные в данном исследовании результаты, согласно которым кавказская выдра генетически крайне близка к особям из Европейской России.

В качестве возможного филогеографического сценария мы предлагаем сценарий, подобный тому, который был предложен для тигров (Driscoll et al., 2009), но в соответствии с недавними исследованиями митогенома для выдр (Du Plessis et al., 2023b) (Рисунок 4.2). Центром происхождения евразийской выдры является Юго-Восточная Азия, и большая часть генетического разнообразия выдры также наблюдается в Юго-Восточной Азии. С одной стороны, по данным дю Плесси (2023b) выдры митохондриальной линии 3 отделились от других линий порядка 220 тыс. лет назад и начали расселяться на северо-запад вдоль Гималаев, через Месопотамию и Переднюю Азию, а затем порядка 80 тыс. лет назад (исходя из модели расширенного Байесова скайлайна, полученной в этом исследовании) по всей Северной Евразии. В результате основной центральный гаплотип до сих пор присутствует на обширных территориях. Довольно низкий уровень генетической изменчивости может быть как результатом сокращения численности населения и уничтожения среды обитания в Западной Европе в XX веке, так и свидетельством быстрой экспансии большой территории. При этом для речной выдры, как для околководного вида, большие водные массивы, сформированные в результате процесса оледенения и таяния, не являются географическими преградами, а наоборот, могли служить дополнительным фактором, упрощающим расселение. С другой стороны, вторая ветка миграции выдры (150 тыс. лет назад, по датировкам дю Плесси (Du Plessis et al., 2023b)) ушла на северо-восток России (митохондриальная линия 2) вдоль побережья Тихого океана и появилась в центральной Сибири после последнего ледникового минимума. Об этом свидетельствуют звездообразная структура дальневосточной популяции выдры, стабильная эффективная численность популяции за последние 120 тыс. лет и выделение отдельного микросателлитного кластера.

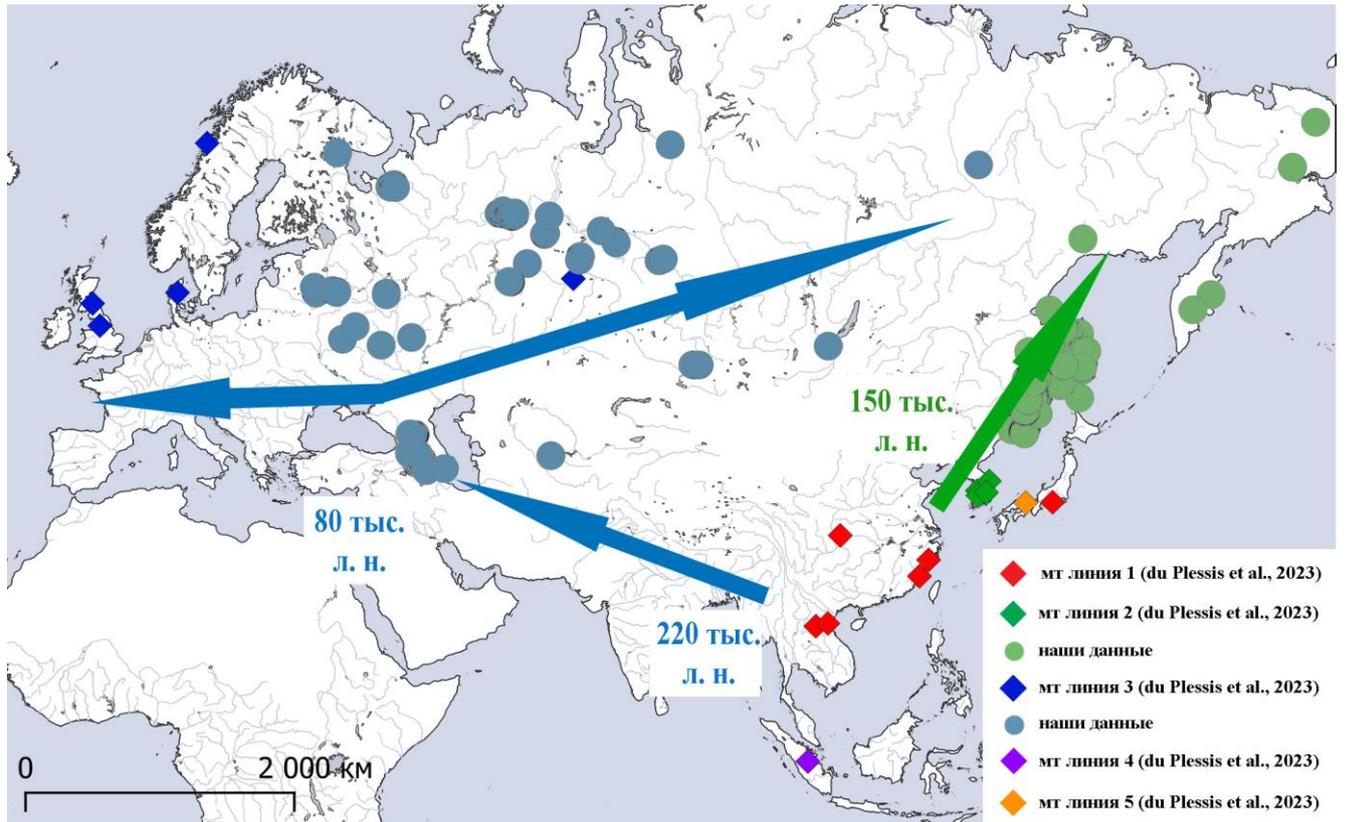


Рисунок 4.2. Карта образцов речной выдры согласно их принадлежности к митохондриальным линиям, а также вероятные пути и ключевые даты расселения выдры. *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ (*L. l. meridionalis*), *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная филогеографическая структура речной выдры выражена довольно слабо. В результате исследования показано, что генетическое разнообразие речной выдры низкое даже по сравнению с другими хищными млекопитающими со сходным палеарктическим ареалом (бурый медведь, лиса, волк). Филогеографическая структура выдры имеет ряд сходных черт с этими видами: наблюдается один общий гаплотип контрольного региона мтДНК, встречающийся по всей России и в т.ч. доминирующий в Закавказье.

Последние исследования полного митогенома и гена цитохрома *b* речной выдры также показали, что для большей части территории России характерна генетическая линия 3 (Западная Европа, Передняя Азия, Сибирь), и линия 2 (Южная Корея и о. Сахалин). Согласно нашим исследованиям, кавказская выдра входит в линию 3 и генетически близка к выдрам Европейской России и Сибири, а также к популяциям Центральной и Западной Европы. Выдры юга Дальнего Востока России принадлежат генетической линии 2, генетически дальше от других популяций и возможно расселились из отдельного рефугиума. Также, можно предположить наличие зоны контакта этих двух линий в Сибири, т.к. зафиксированы гаплотипы, общие для юга Дальнего Востока России, Якутии, Томской области и Алтайского края.

Один из вероятных сценариев становления современной филогеографической структуры выдры на территории России и Закавказья состоит в следующем. Центром происхождения и современного разнообразия речной выдры является Юго-Восточная Азия. Территорию России речная выдра могла заселять двумя путями. С одной стороны выдры могли расселяться вдоль Гималаев к Передней Азии, а затем быстро заселить всю Европу, Кавказ и север Евразии, сформировав таким образом звездообразную филогеографическую структуру с преобладающей частотой присутствия центрального гаплотипа. Вторая ветвь расселения выдры по всей видимости прошла вдоль тихоокеанского побережья по территории Китая, Корейского полуострова и заселила юг Дальнего Востока России, соединившись с западной ветвью в центральной Сибири по окончании последнего ледникового периода.

Данное исследование содержит предпосылки для возможного проведения таксономической ревизии подвидов речной выдры в ближайшем будущем.

ВЫВОДЫ

1. Разработанные молекулярно-генетические методики для работы с неинвазивными образцами речной выдры показали эффективность для использования на территории ООПТ при решении природоохранных задач.
2. Филогеографическая структура популяции речной выдры России и стран Закавказья сформирована слабо и представляет собой звездообразную структуру с преобладанием центрального предкового гаплотипа практически на всех частях исследуемого ареала.
3. Выдры Европейской части России обладают большим генетическим разнообразием, чем выдры Западной и Центральной Европы, некоторых районов Восточной Азии, при этом включаются в общую звездообразную структуру.
4. Выдры юга Дальнего Востока России являются отдельной эволюционной единицей для территории Северной Евразии. Она, вероятно, происходит от отдельной ветви расселения выдры, обладает большим генетическим разнообразием по сравнению с особями из других частей исследуемого ареала и заслуживает отдельного подвидового статуса.
5. Кавказская выдра (*L. l. meridionalis*) генетически крайне близка к выдрам Европейской России номинативного подвида (*L. l. lutra*). Эта популяция обладает самым низким генетическим разнообразием на исследуемом участке ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамсон, Н.И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов / Н.И. Абрамсон // Труды Зоологического института РАН Приложение № 1. – 2009. – С. 185–198.
2. Аристов, А.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий / А.А. Аристов, Г.Ф. Барышников. – Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2001. – Т. Хищные и ластоногие – 560 с.
3. Банникова, А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих / А.А. Банникова // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65 – № 4 – С. 278–305.
4. Барышников, Г.Ф. Выдры мировой фауны / Г.Ф. Барышников. – Санкт-Петербург: Наука, 2024. – 503 с.
5. Барышников, Г.Ф. Краниометрическая изменчивость речной выдры (*Lutra lutra*: Carnivora: Mustelidae) в Северной Евразии / Г.Ф. Барышников, А.Ю. Пузаченко // Труды Зоологического института РАН. – 2012. – Т. 316 – № 3 – С. 203–222.
6. Бачура, О.П. Фауна крупных млекопитающих центральной части Восточно-Европейской равнины в голоцене / О.П. Бачура, П.А. Косинцев // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99 – № 5 – С. 569–585 – doi:10.31857/S0044513420050037.
7. Верещагин, Н.К. Млекопитающие Кавказа / Н.К. Верещагин. – Ленинград: Ленинградское отделение Издательства АН СССР, 1959. – 704 с.
8. Гимранов, Д.О. Охота на выдру (*Lutra lutra* L.) И Барсуков (*Meles sp.*) в голоцене Южного Урала / Д.О. Гимранов, П.А. Косинцев // Известия Самарского Научного Центра РАН. – 2011. – Т. 13 – № 5 – С. 39–42.
9. Гимранов, Д.О. Географическое распределение морфотипов зубов речной выдры (Carnivora: Mustelidae: *Lutra lutra* L., 1758) в Северной Евразии / Д.О. Гимранов, П.А. Косинцев // Доклады Академии Наук. – 2012. – Т. 443 – № 1 – С. 130–131.
10. Данилов, П.И. Куньи Северо-Запада СССР / П.И. Данилов, И.Л. Туманов. – Ленинград: Издательство «Наука», Ленинградское отделение, 1976. – 3–256 с.
11. Красная книга Российской Федерации. – Москва: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. – Т. Животные – 1128 с.
12. Литвинов, Ю.Н. Млекопитающие Таймыра (биологическое разнообразие, организация сообществ) / Ю.Н. Литвинов // Сибирский экологический журнал. – 2014. – Т. 6 – С. 817–830.

13. Млекопитающие Советского союза / В.Г. Гептнер, Н.П. Наумов, П.Б. Юргенсон, [и др.]; под ред. В.Г. Гептнер, Н.П. Наумов. – Москва: Высшая школа, 1967. – Т. 2.
14. Огнёв, С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии / С.И. Огнёв. – Москва–Ленинград: Главнаука, 1931. – Т. 2 – 776 с.
15. Олейников, А.Ю. Выдра (*Lutra lutra* L., 1758) в Ботчинском заповеднике / А.Ю. Олейников // Амурский зоологический журнал. – 2010. – Т. 2 – № 4 – С. 378–389.
16. Олейников, А.Ю. Питание выдры (*Lutra lutra*) в разные сезоны года на Сихотэ-Алине / А.Ю. Олейников // Зоологический Журнал. – 2013. – Т. 92 – № 1 – С. 106–120 – doi:10.7868/S0044513412120094.
17. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек / В.В. Рожнов, А.А. Ячменникова, С.В. Найденко, [и др.]– Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 121 с.
18. Сидорович, В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи / В.Е. Сидорович. – Минск: Уражай, 1995. – 191 с.
19. Сидорович, В.Е. Куньи в Беларуси / В.Е. Сидорович. – Минск: Уражай, 1997.
20. Соколова, Н.А. Генетическое разнообразие речной выдры (*Lutra lutra*) Европейской части России и стран Закавказья (по данным полиморфизма фрагмента мтДНК) / Н.А. Соколова, Н.П. Кораблев, П.Н. Кораблев, Х.А. Эрнандес-Бланко, Г.А. Калоян, А.А. Гёнджян, А.Г. Малхасян, П.А. Сорокин // Генетика. – 2023. – Т. 59 – С. 804–812 – doi:10.31857/S0016675823070111.
21. Терновский, Д.В. Биология куницеобразных / Д.В. Терновский. – Новосибирск: Издательство «Наука», Сибирское отделение, 1977. – 170 с.
22. ФГБУ ФНИЦ «Охота» (Электронный ресурс. URL: <http://www.ohotcontrol.ru>)
23. Allendorf, F.W. Conservation and the Genetics of Populations / F.W. Allendorf, G. Luikart, S.N. Aitken. – John Wiley & Sons, 2012 – 624 p.
24. Al-Sheikhly, O.F. A rare record of an albino Eurasian otter *Lutra lutra* in Central Iraq / O.F. Al-Sheikhly, N.A. Faza'a, J.A. Hammadi, M.K. Habba, N.M. Hammoud, L.A. Al-Obeidi // IUCN Otter Spec. Group Bull. – 2022. – V. 39 – № 4 – P. 223–228.
25. Anderson, H. Non-invasive sampling of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) using hairs / H. Anderson, D. McCafferty, I. Saccheri, A. McCluskie // Hystrix. – 2006. – doi:10.4404/hystrix-17.1-4365.
26. Avise, J.C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. / J.C. Avise // Annual review of ecology and systematics. Vol. 18. – 1987. – № с –P. 489–522 – doi:10.1146/annurev.es.18.110187.002421.

27. Avise, J.C. *Phylogeography: the History and formation of species* / J.C. Avise // Harvard university press, 2000, 447 p.
28. Bacon, P.J. Genetic diversity in the Eurasian otter, / P.J. Bacon, J.F. Dallas, S.B. Piertney, [et al.] // *Population* (English Edition). – 1999. – P. 73–86.
29. Balestrieri, A. Faecal DNA-based genetic survey of a relict Eurasian otter (*Lutra lutra*) population (Sila Massif, S Italy) / A. Balestrieri, P. Gariano, M. Grandinetti, F. Verduci, L. Gianfranceschi, E. Gatti, N. Mucci, C. Mengoni, P. Tremolada // *Conservation Genetics Resources*. – Springer Science and Business Media B.V., 2022. – V. 1 – P. 1–9 – doi:10.1007/S12686-022-01286-Z/FIGURES/3.
30. Balme, G.A. Reproductive success of female leopards *Panthera pardus*: the importance of top-down processes / G.A. Balme, A. Batchelor, N. De Woronin Britz, G. Seymour, M. Grover, L. Hes, D.W. Macdonald, L.T.B. Hunter // *Mammal Review*. – 2013. – V. 43 – № 3 – P. 221–237 – doi:10.1111/J.1365-2907.2012.00219.X.
31. Bandelt, H.J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. / H.J. Bandelt, P. Forster, A. Röhl // *Molecular Biology and Evolution*. – Oxford Academic, 1999. – V. 16 – № 1 – P. 37–48 – doi:10.1093/OXFORDJOURNALS.MOLBEV.A026036.
32. Bas, N. Ecology of Otters in Northern Scotland: V. The Distribution of Otter (*Lutra lutra*) Faeces in Relation to Bankside Vegetation on the River Dee in Summer 1981 / N. Bas, D. Jenkins, P. Rothery // *The Journal of Applied Ecology*. – JSTOR, 1984. – V. 21 – № 2 – P. 507 – doi:10.2307/2403425.
33. Beja, P.R. Temporal and spatial patterns of rest-site use by four female otters *Lutra lutra* along the south-west coast of Portugal / P.R. Beja // *Journal of Zoology*. – John Wiley & Sons, Ltd, 1996. – V. 239 – № 4 – P. 741–753 – doi:10.1111/J.1469-7998.1996.TB05475.X.
34. Bonesi, L. Competition between Eurasian otter *Lutra lutra* and American mink *Mustela vison* probed by niche shift / L. Bonesi, P. Chanin, D.W. Macdonald // *Oikos*. – 2004. – V. 106 – № 1 – P. 19–26 – doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12763.x.
35. Bouckaert R. An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis BEAST 2.5 / Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., et al. // *PLoS computational biology* – 2019 – V. 15 – № 4 – e1006650.
36. Buglione, M. Spatial genetic structure in the Eurasian otter (*Lutra lutra*) meta-population from its core range in Italy / M. Buglione, S. Petrelli, C. Troiano, T. Notomista, A. Petrella, L. De, L. Poerio, V. Cascini, R. Bartolomei, D. Fulgione // *Contributions to Zoology*. – Brill Academic Publishers, 2021. – V. 90 – № 1 – P. 70–92 – doi:10.1163/18759866-BJA10012.

37. Buzzard, P.J. Update on the status of the Eurasian otter *Lutra lutra* in Armenia / P.J. Buzzard, A. Gyonjyan, G. Kaloyan, L. Aghasyan // IUCN Otter Specialist Group Bulletin. – 2020. – V. 37 – № 4 – P. 204.
38. Bytchkov, V.A. The present condition of the river otter in Russia and problems of its conservation / V.A. Bytchkov, G.V. Chachin // Seminar on the Conservation of the European Otter. – 1994. – P. 95–97.
39. Cassens, I. Brief Communications. Mitochondrial DNA Variation in the European Otter (*Lutra lutra*) and the Use of Spatial Autocorrelation Analysis in Conservation / I. Cassens, R. Tiedemann, F. Suchentrunk, G.B. Hartl // Journal of Heredity. – 2000. – V. 91 – № 1 – P. 31–35.
40. Cho, H.-S. Characterizing habitat preference of Eurasian river otter (*Lutra lutra*) in streams using a self-organizing map / H.-S. Cho, A.E. Kwang-Hee, C. Ae, S.-D.L. Ae, Y.-S. Park // Limnology. – 2009. – V. 10 – P. 203–213 – doi:10.1007/s10201-009-0275-7.
41. Cohen, T.M. Genetic diversity of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) population in Israel / T.M. Cohen, T. Narkiss, A. Dolev, Y. Ben-Ari, N. Kronfeld-Schor, A. Guter, D. Saltz, G.K. Bar-Gal // Journal of Heredity. – 2013. – V. 104 – № 2 – P. 192–201 – doi:10.1093/jhered/ess094.
42. Conroy, J. The Distribution and Status of the Eurasian Otter (*Lutra lutra*) in Asia - a Preliminary Review / J. Conroy, R. Melisch, P. Chanin // IUCN Otter Specialist Group Bulletin. – 1998. – V. 15 – № 1 – P. 15–30.
43. Conroy, J.W.H. Proceedings of the First Otter Toxicology Conference / J.W.H. Conroy, P. Yoxon, A.C. Gutleb // Journal of the International Otter Survival Fund. – 2000. – 186 p.
44. Corbet, G.B. The terrestrial mammals of western Europe / G.B. Corbet. – London: Foulis, 1966. – 264 P.
45. Dallas, J.F. Microsatellite primers for the Eurasian otter / J.F. Dallas, S.B. Piertney // Molecular ecology. – 1998. – V. 7 – № 1 – P. 1247–1263 – doi:10.1046/j.1365-294x.1998.00406.x.
46. Dallas, J.F. Genetic diversity in the Eurasian otter, *Lutra lutra*, in Scotland. Evidence from microsatellite polymorphism / J.F. Dallas, P.J. Bacon, D.N. Carss, J.W.H. Conroy, R. Green, D.J. Jefferies, H. Kruuk, F. Marshall, S.B. Piertney, P.A. Racey // Biological Journal of the Linnean Society. – 1999. – V. 68 – № 1–2 – P. 73–86 – doi:10.1006/bjpl.1999.0331.
47. Dallas, J.F. Sex identification of the Eurasian otter *Lutra lutra* by PCR typing of spraints / J.F. Dallas, D.N. Carss, F. Marshall, K.P. Koepfli, H. Kruuk, S.B. Piertney, P.J. Bacon // Conservation Genetics. – 2000. – V. 1 – № 2 – P. 181–183 – doi:10.1023/A:1026551510861.
48. Dallas, J.F. Spatially restricted gene flow and reduced microsatellite polymorphism in the Eurasian otter *Lutra lutra* in Britain / J.F. Dallas, F. Marshall, S.B. Piertney, P.J. Bacon, P.A. Racey // Conservation Genetics. – 2002. – V. 3 – № 1 – P. 15–29 – doi:10.1023/A:1014259218632.

-
49. Davison, J. Late-Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species / J. Davison, S.Y.W. Ho, S.C. Bray, M. Korsten, E. Tammeleht, M. Hindrikson, K. Østbye, E. Østbye, S.-E. Lauritzen, J. Austin, A. Cooper, U. Saarma // Quaternary Science Reviews. – 2011. – V. 30 – № 3 – P. 418–430 – doi:10.1016/j.quascirev.2010.11.023.
 50. Delibes, M. Seasonal marking, habitat and organochlorine contamination in otters (*Lutra lutra*): A comparison between catchments in andalucía and wales / M. Delibes, S.M. Macdonald, C.F. Mason // Mammalia. – De Gruyter, 1991. – V. 55 – № 4 – P. 567–578 – doi:10.1515/MAMM.1991.55.4.567/MACHINEREADABLECITATION/RIS.
 51. Delibes, M. The Near Threatened Eurasian otter *Lutra lutra* in Morocco: No sign of recovery / M. Delibes, J. Calzada, M. Clavero, N. Fernández, C. Gutiérrez-Expósito, E. Revilla, J. Román // Oryx. – 2012. – V. 46 – № 2 – P. 249–252 – doi:10.1017/S0030605311001517.
 52. Doan, K. Phylogenetics and phylogeography of red deer mtDNA lineages during the last 50 000 years in Eurasia / K. Doan, M. Niedziałkowska, K. Stefaniak, M. Sykut (et al.)// Zoological Journal of the Linnean Society. – Oxford Academic, 2022. – V. 194 – № 2 – P. 431–456 – doi:10.1093/ZOOLINNEAN/ZLAB025.
 53. Driscoll, C.A. Mitochondrial phylogeography illuminates the origin of the extinct caspian tiger and its relationship to the amur tiger / C.A. Driscoll, N. Yamaguchi, G.K. Bar-Gal, A.L. Roca, S. Luo, D.W. Macdonald, S.J. O'Brien // PLoS ONE. – 2009. – V. 4 – № 1 – doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0004125.
 54. Drummond, A. J. Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences / Drummond, A. J., Rambaut, A., Shapiro, B. E. T. H., Pybus, O. G. // Molecular biology and evolution. – 2005. – V. 22 – № 5 – 1185-1192.
 55. Du Plessis, S.J. Genomics Reveals Complex Population History and Unexpected Diversity of Eurasian Otters (*Lutra lutra*) in Britain Relative to Genetic Methods / S.J. Du Plessis, M. Blaxter, K.P. Koepfli, E.A. Chadwick, F. Hailer // Molecular Biology and Evolution. – 2023a. – V. 40 – № 11 – doi:10.1093/MOLBEV/MSAD207.
 56. Du Plessis, S.J. Mitochondrial genome-based synthesis and timeline of Eurasian otter (*Lutra lutra*) phylogeography / S.J. Du Plessis, S. Hong, B. Lee, K.P. Koepfli, E.A. Chadwick, F. Hailer // Animal Cells and Systems. – 2023b. – V. 27 – № 1 – P. 366–377 – doi:10.1080/19768354.2023.2283763.
 57. Durbin, L.S. Habitat selection by five otters *Lutra lutra* in rivers of northern Scotland / L.S. Durbin // Journal of Zoology. – Cambridge University Press, 1998. – V. 245 – № 1 – P. 85–92 – doi:10.1111/J.1469-7998.1998.TB00075.X.

-
58. Earl, D.A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method / D.A. Earl, B.M. Vonholdt // Conservation Genetic Resources. – 2012. – V. 4 – P. 359–361 – doi:10.1007/s12686-011-9548-7.
 59. Ehlers, J. Quaternary glaciation / J. Ehlers, P. Gibbard // Encyclopedia of Earth Sciences Series. – Springer Netherlands, 2011. – V. Part 3 – 873–882 P. – doi:10.1007/978-90-481-2642-2_423/FIGURES/163.
 60. Erlinge, S. Home Range of the Otter *Lutra lutra* L. in Southern Sweden / S. Erlinge // Oikos. – JSTOR, 1967. – V. 18 – № 2 – P. 186 – doi:10.2307/3565098.
 61. Erlinge, S. Territoriality of the Otter *Lutra lutra* L / S. Erlinge // Oikos. – 1968. – V. 19 – № 1 – P. 81–98.
 62. Ersmark, E. From the past to the present: Wolf phylogeography and demographic history based on the mitochondrial control region / E. Ersmark, C.F.C. Klütsch, Y.L. Chan, M.H.S. Sinding, S.R. Fain, N.A. Illarionova, M. Oskarsson, M. Uhlén, Y.P. Zhang, L. Dalén, P. Savolainen // Frontiers in Ecology and Evolution. – Frontiers Media S. A, 2016. – V. 4 – doi:10.3389/FEVO.2016.00134.
 63. Evanno, G. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // Molecular Ecology. – John Wiley & Sons, Ltd, 2005. – V. 14 – № 8 – P. 2611–2620 – doi:10.1111/J.1365-294X.2005.02553.X.
 64. Excoffier, L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows / L. Excoffier, H.E.L. Lischer // Molecular Ecology Resources. – John Wiley & Sons, Ltd, 2010. – V. 10 – № 3 – P. 564–567 – doi:10.1111/J.1755-0998.2010.02847.X.
 65. Fernández-Morán, J. Reintroduction of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in northeastern Spain: trapping, handling, and medical management / J. Fernández-Morán, D. Saavedra, X. Manteca-Vilanova // Journal of Zoo and Wildlife Medicine. – 2002. – V. 33 – № 3 – P. 222–227 – doi:10.1638/1042-7260(2002)033[0222:ROTEOL]2.0.CO;2.
 66. Ferrando, A. Eurasian otters, *Lutra lutra*, have a dominant mtDNA haplotype from the Iberian Peninsula to Scandinavia / A. Ferrando, M. Ponsà, J. Marmi, X. Domingo-Roura // Journal of Heredity. – 2004. – V. 95 – № 5 – P. 430–435 – doi:10.1093/jhered/esh066.
 67. Ferrando, A. Genetic diversity and individual identification of reintroduced otters (*Lutra lutra*) in north-eastern Spain by DNA genotyping of spraints / A. Ferrando, R. Lecis, X. Domingo-Roura, M. Ponsà // Conservation Genetics. – 2008. – V. 9 – № 1 – P. 129–139 – doi:10.1007/s10592-007-9315-1.

-
68. Finnegan, L.A. Mitochondrial DNA diversity of the Irish otter, *Lutra lutra*, population / L.A. Finnegan, L.Ó. Néill // Conservation Genetics. – 2010. – V. 11 – № 4 – P. 1573–1577 – doi:10.1007/s10592-009-9955-4.
 69. Geboes, A.L. Genetic diversity and population structure of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in France / A.L. Geboes, R. Rosoux, C. Lemarchand, E. Hansen, R. Libois // Mammal Research. – 2016. – V. 61 – № 2 – P. 121–129 – doi:10.1007/s13364-015-0258-5.
 70. Georgiev, D. Otter (*Lutra lutra* L.) Mortalities in Southern Bulgaria: A Case Study / D. Georgiev // IUCN Otter Specialist Group Bulletin. – 2007. – V. 24 – № 1 – P. 36–40.
 71. Golosova, O.S. Genetic Diversity of the Eastern Subspecies of Red Deer (*Cervus elaphus*) in Russia Revealed by mtDNA and Microsatellite Polymorphism / O.S. Golosova, M.V. Kholodova, I.A. Volodin, I.V. Seryodkin, I.M. Okhlopkov, A.V. Argunov, T.P. Sipko // Biology Bulletin Reviews. – Pleiades Publishing Ltd, 2023. – V. 13 – № 5 – P. 482–494 – doi:10.1134/S2079086423050110.
 72. Goudet, J. (2003). FSTAT (ver. 2.9.4), a program to estimate and test population genetics parameters. <<https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>> . Updated from Goudet (1995).
 73. Gutleb, A.C. Heavy metal concentrations in livers and kidneys of the otter (*Lutra lutra*) from Central Europe / A.C. Gutleb, A. Kranz, G. Nechay, A. Toman // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. – 1998. – V. 60 – № 2 – P. 273–279 – doi:10.1007/s001289900621.
 74. Hájková, P. Factors affecting success of PCR amplification of microsatellite loci from otter faeces / P. Hájková, B. Zemanová, J. Bryja, B. Hájek, K. Roche, E. Tkadlec, J. Zima // Molecular Ecology Notes. – 2006. – V. 6 – № 2 – P. 559–562 – doi:10.1111/j.1471-8286.2006.01269.x.
 75. Hájková, P. Genetic structure and evidence for recent population decline in Eurasian otter populations in the Czech and Slovak Republics: Implications for conservation / P. Hájková, C. Pertoldi, B. Zemanová, K. Roche, B. Hájek, J. Bryja, J. Zima // Journal of Zoology. – 2007. – V. 272 – № 1 – P. 1–9 – doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00259.x.
 76. 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 – P. 95–98.
 77. Han, S.W. Current Status of Korean Otter and Their Conservation / S.W. Han, S.Y. Han // Proceedings of the National Institute of Ecology of the Republic of Korea. – National Institute of Ecology, 2022. – V. 3 – № 1 – P. 1–6 – doi:10.22920/PNIE.2022.3.1.1.
 78. Harpending, H.C. Signature of Ancient Population Growth in a Low-Resolution Mitochondrial DNA Mismatch Distribution / H.C. Harpending // Human Biology. – 1994. – V. 66 – № 4 – P. 591–600.

-
79. Hedrick, P.W. Conservation genetics: Where are we now? / P.W. Hedrick // Trends in Ecology and Evolution. – Elsevier, 2001. – V. 16 – № 11 – P. 629–636 – doi:10.1016/S0169-5347(01)02282-0.
 80. Hewitt, G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages / G. Hewitt // Nature. – Nature Publishing Group, 2000. – Vol. 405 – № 6789 – P. 907–913 – doi:10.1038/35016000.
 81. Hindrikson, M. Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management / M. Hindrikson, J. Remm, M. Pilot, R. Godinho, A.V. Stronen, L. Baltrūnaitė, S.D. Czarnomska, J.A. Leonard, E. Randi, C. Nowak, M. Åkesson, J.V. López-Bao, F. Álvares, L. Llaneza, J. Echegaray, C. Vilà, J. Ozolins, D. Rungis, J. Aspi, L. Paule, T. Skrbinšek, U. Saarma // Biological Reviews. – 2017. – Vol. 92 – № 3 – P. 1601–1629 – doi:10.1111/brv.12298.
 82. Hong, S. Conservation activities for the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in South Korea traced from newspapers during 1962–2010 / S. Hong, Y. Do, J.Y. Kim, P. Cowan, G.J. Joo // Biological Conservation. – Elsevier, 2017. – V. 210 – P. 157–162 – doi:10.1016/J.BIOCON.2017.03.010.
 83. Honnen, A.C. Genetic analysis of Eurasian otters (*Lutra lutra*) reveals high admixture in Finland and pronounced differentiation in Sweden / A.C. Honnen, A. Roos, T. Stjernberg, F.E. Zachos // Mammalian Biology. – 2015. – V. 80 – № 1 – doi:10.1016/j.mambio.2014.09.005.
 84. Huang, C.C. Isolation and characterization of tetramicrosatellite DNA markers in the Eurasian otter (*Lutra lutra*) / C.C. Huang, Y.C. Hsu, L.L. Lee, S.H. Li // Molecular Ecology Notes. – 2005. – V. 5 – № 2 – P. 314–316 – doi:10.1111/j.1471-8286.2005.00912.x.
 85. Hung, C.M. Faecal DNA typing to determine the abundance and spatial organisation of otters (*Lutra lutra*) along two stream systems in Kinmen / C.M. Hung, S.H. Li, L.L. Lee // Animal Conservation. – 2004. – V. 7 – № 3 – P. 301–311 – doi:10.1017/S1367943004001453.
 86. Hung, N. *Lutra lutra* (Carnivora: Mustelidae) / N. Hung, C.J. Law // Mammalian Species. – Oxford Academic, 2016. – V. 48 – № 940 – P. 109–122 – doi:10.1093/MSPECIES/SEW011.
 87. Hwang, J.-Y. Identification of novel haplotypes and interpretation of gene flow of mitochondrial DNA control region of Eurasian otter (*Lutra lutra*) for the effective conservation / J.-Y. Hwang, G.-J. Cho // The Journal of Veterinary Medical Science. – 2018. – V. 80 – № 11 – P. 1791–1800 – doi:10.1292/jvms.17-0678.
 88. Jang-Liaw, N.H. Genetic diversity and structure of Eurasian otters on Kinmen Island / N.H. Jang-Liaw, Y.C. Tan, C.J. Chang, C.H. Juan, H.Y. Hou, L.W. Chung, H.S. Cao, D. Waku, S.W. Chang, L.L. Lee // Conservation Genetics. – Springer Science and Business Media B.V., 2023. – V. 24 – № 5 – P. 589–606 – doi:10.1007/S10592-023-01525-2/TABLES/1.
 89. Jayasankar, P. PCR-based sex determination of cetaceans and dugong from the Indian seas / P. Jayasankar, B. Anoop, M. Rajagopalan // Current Science. – 2008. – V. 94 – № 11 – P. 1513–1516.

-
90. Jenkins, D. Ecology of Otters in Northern Scotland. III. The Use of Faeces as Indicators of Otter (*Lutra lutra*) Density and Distribution / D. Jenkins, G.O. Burrows // The Journal of Animal Ecology. – JSTOR, 1980. – V. 49 – № 3 – P. 755 – doi:10.2307/4225.
 91. Jo, Y. Testing microsatellite loci and preliminary genetic study for Eurasian otter in South Korea / Y. Jo, C. Won, J. Jung. – 2012. – V. 1 – № 2 – P. 240–248.
 92. Jo, Y.-S. Distribution and habitat models of the Eurasian otter, *Lutra lutra*, in South Korea / Y.-S. Jo, C.-M. Won, S.R. Fritts, M.C. Wallace, J.T. Baccus // Journal of Mammalogy. – 2017. – V. 98 – № 4 – P. 1105–1117 – doi:10.1093/jmammal/gyx037.
 93. Jukes T. H. Evolution of protein molecules / Jukes, T. H., Cantor, C. R. // Mammalian protein metabolism. – 1969. – V. 3. – №. 21. – P. 132
 94. Karami, M. Status Of Eurasian Otter (*Lutra lutra*) in Iran / M. Karami, R. Mirzaei, M. Hamzeshpour // IUCN Otter Specialist Group Bulletin. – 2006. – V. 23 – № 1 – P. 28–34.
 95. Ki, J.S. A comparative analysis of the complete mitochondrial genome of the Eurasian otter *Lutra lutra* (Carnivora; Mustelidae) / J.S. Ki, D.S. Hwang, T.J. Park, S.H. Han, J.S. Lee // Molecular Biology Reports. – 2010. – doi:10.1007/s11033-009-9641-0.
 96. Kim, H. Distribution of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) on isolated islands of Korea / H. Kim, S. Han, T. Sasaki, H. Ogawa, K. Yamamoto, M. Ando // Journal of Environmental Information Science. – 2022. – V. 2 – P. 22–34.
 97. Kimura, M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // Journal of Molecular Evolution. – Springer-Verlag, 1980. – V. 16 – № 2 – P. 111–120 – doi:10.1007/BF01731581/METRICS.
 98. Kingman, J.F.C. Origins of the Coalescent: 1974-1982 / J.F.C. Kingman // Genetics. – 2000. – V. 156 – № 4 – P. 1461–1463 – doi:10.1093/genetics/156.4.1461.
 99. Koelewijn, H.P. The reintroduction of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) into the Netherlands: Hidden life revealed by noninvasive genetic monitoring / H.P. Koelewijn, M. Pérez-Haro, H.A.H. Jansman, M.C. Boerwinkel, J. Bovenschen, D.R. Lammertsma, F.J.J. Niewold, A.T. Kuiters // Conservation Genetics. – 2010. – V. 11 – № 2 – P. 601–614 – doi:10.1007/s10592-010-0051-6.
 100. Koepfli, K.P. Phylogenetic relationships of otters (Carnivora: Mustelidae) based on mitochondrial cytochrome b sequences / K.P. Koepfli, R.K. Wayne // Journal of Zoology. – 1998. – doi:10.1017/S0952836998009820.
 101. Koepfli, K.P. Establishing the foundation for an applied molecular taxonomy of otters in Southeast Asia / K.P. Koepfli, B. Kanchanasaka, H. Sasaki, H. Jacques, K.D.Y. Louie, T. Hoai, N.X. Dang, E. Geffen, A. Gutleb, S.Y. Han, T.M. Heggberget, L. LaFontaine, H. Lee, R. Melisch, J. Ruiz-Olmo,

-
- M. Santos-Reis, V.E. Sidorovich, M. Stubbe, R.K. Wayne // Conservation Genetics. – 2008a. – doi:10.1007/s10592-007-9498-5.
102. Koepfli, K.P. Multigene phylogeny of the Mustelidae: Resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation / K.P. Koepfli, K.A. Deere, G.J. Slater, C. Begg, K. Begg, L. Grassman, M. Lucherini, G. Veron, R.K. Wayne // BMC Biology. – BioMed Central, 2008b. – V. 6 – № 1 – P. 1–22 – doi:10.1186/1741-7007-6-10/FIGURES/5.
103. 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. – Mol Ecol Resour, 2015. – V. 15 – № 5 – P. 1179–1191 – doi:10.1111/1755-0998.12387.
104. Kruuk, H. The spatial organization of otters (*Lutra lutra*) in Shetland / H. Kruuk, A. Moorhouse // Journal of Zoology. – 1991. – V. 224 – № 1 – P. 41–57 – doi:10.1111/j.1469-7998.1991.tb04787.x.
105. Kruuk, H. Wild Otters: Predation and Populations / H. Kruuk. – Oxford: OUP, 1995.
106. Kumar S. et al. MEGA12: Molecular Evolutionary Genetic Analysis version 12 for adaptive and green computing / Kumar, S., Stecher, G., Suleski, M., Sanderford, M., Sharma, S., Tamura, K. // Molecular Biology and Evolution. – 2024. – V. 41. – №. 12. – P. msae263.
107. Kutschera, V.E. A range-wide synthesis and timeline for phylogeographic events in the red fox (*Vulpes vulpes*) / V.E. Kutschera, N. Lecomte, A. Janke, N. Selva, A.A. Sokolov, T. Haun, K. Steyer, C. Nowak, F. Hailer // BMC Evolutionary Biology. – BioMed Central, 2013. – V. 13 – № 1 – P. 1–15 – doi:10.1186/1471-2148-13-114/TABLES/3.
108. Lampa, S. How to overcome genotyping errors in non-invasive genetic mark-recapture population size estimation - A review of available methods illustrated by a case study / S. Lampa, K. Henle, R. Klenke, M. Hoehn, B. Gruber // Journal of Wildlife Management. – 2013. – V. 77 – № 8 – P. 1490–1511 – doi:10.1002/jwmg.604.
109. Lampa, S. Non-invasive genetic mark-recapture as a means to study population sizes and marking behaviour of the elusive Eurasian otter (*Lutra lutra*) / S. Lampa, J.B. Mihoub, B. Gruber, R. Klenke, K. Henle // PLoS ONE. – 2015. – V. 10 – № 5 – P. 1–20 – doi:10.1371/journal.pone.0125684.
110. Lanszki, J. Diet composition of otters (*Lutra lutra* L.) living on small watercourses in Southwestern Hungary / J. Lanszki, L.G. Széles, G. Yoxon // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2009. – V. 55 – № 3 – P. 293–306.
111. Leigh, J.W. POPART: Full-feature software for haplotype network construction / J.W. Leigh, D. Bryant // Methods in Ecology and Evolution. – British Ecological Society, 2015. – V. 6 – № 9 – P. 1110–1116 – doi:10.1111/2041-210X.12410.

-
- 112.Li, B. Phylogeography of subspecies of the sable (*Martes zibellina* L.) based on mitochondrial genomes: implications for evolutionary history / B. Li, J. Lu, V. Monakhov, H. Kang, Y. Xu, B. An, M.U. Ghani, M. Li, W. Peng, X. Ma // *Mammalian Biology*. – Springer Science and Business Media Deutschland GmbH, 2021. – V. 101 – № 1 – P. 105–120 – doi:10.1007/S42991-020-00092-0/TABLES/4.
- 113.Loy, A. *Lutra lutra* (amended version of 2021 assessment) / A. Loy, A. Kranz, A. Oleynikov, A. Roos, M. Savage, N. Duplaix // *The IUCN Red List of Threatened Species*. – 2022. – doi:10.2305/IUCN.UK.2022-2.RLTS.T12419A218069689.en.
- 114.*Lutra lutra* | CITES – <https://cites.org/eng/taxonomy/term/545>. – 2024
- 115.Macdonald, S.M. Some factors influencing the distribution of otters (*Lutra lutra*) / S.M. Macdonald, C.F. Mason // *Mammal Review*. – John Wiley & Sons, Ltd, 1983. – V. 13 – № 1 – P. 1–10 – doi:10.1111/J.1365-2907.1983.TB00259.X.
- 116.MacDonald, S.M. Status and conservation needs of the otter (*Lutra lutra*) in the western Palaearctic / S.M. MacDonald, C.F. Mason. – UK, Colchester: Council of Europe Press, 1994. – P. 54
- 117.Mangerud, J. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation / J. Mangerud, M. Jakobsson, H. Alexanderson, V. Astakhov, G.K.C. Clarke, M. Henriksen, C. Hjort, G. Krinner, J.P. Lunkka, P. Möller, A. Murray, O. Nikolskaya, M. Saarnisto, J.I. Svendsen // *Quaternary Science Reviews*. – Pergamon, 2004. – V. 23 – № 11–13 – P. 1313–1332 – doi:10.1016/J.QUASCIREV.2003.12.009.
- 118.Martin, E.A. Genetic variability and size estimates of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) population in the Bohemian Forest Ecosystem / E.A. Martin, M. Heurich, J. Müller, L. Bufka, O. Bublly, J. Fickel // *Mammalian Biology*. – Elsevier GmbH, 2017. – V. 86 – P. 42–47 – doi:10.1016/j.mambio.2016.12.001.
- 119.Mason, C.F. Otters: Ecology and Conservation / C.F. Mason, S.M. Macdonald. – UK, Cambridge: Cambridge University Press, 1986a – 248 p.
- 120.Mason, C.F. Mercury, Cadmium, and Lead in British Otters / C.F. Mason, N.I. Last, S.M. Macdonald // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* – 1986b. – V. 37 – P. 844–849.
- 121.Mecozzi, B. Rediscovering *Lutra lutra* from Grotta Romanelli (southern Italy) in the framework of the puzzling evolutionary history of Eurasian otter / B. Mecozzi, A. Iannucci, F. Bona, I. Mazzini, P. Pieruccini, R. Sardella // *PalZ*. – Springer Science and Business Media Deutschland GmbH, 2022. – V. 96 – № 1 – P. 161–174 – doi:10.1007/S12542-021-00553-Y/FIGURES/5.
- 122.Moretti, B. Phylogeography of the smooth-coated otter (*Lutrogale perspicillata*): distinct evolutionary lineages and hybridization with the Asian small-clawed otter (*Aonyx cinereus*) / B.

- Moretti, O.F. Al-Sheikhly, M. Guerrini, M. Theng, B.K. Gupta, M.K. Haba, W.A. Khan, A.A. Khan, F. Barbanera // *Scientific Reports*. – Nature Publishing Group, 2017. – Vol. 7 – № 1 – P. 41611 – doi:10.1038/srep41611.
123. Mucci, N. Extremely low mitochondrial DNA control-region sequence variation in the otter *Lutra lutra* population of Denmark / N. Mucci, C. Pertoldi, A.B. Madsen, V. Loeschcke, E. Randi // *Hereditas*. – 1999. – V. 130 – № 3 – P. 331–336 – doi:10.1111/j.1601-5223.1999.00331.x.
124. Mucci, N. Genetic diversity and landscape genetic structure of otter (*Lutra lutra*) populations in Europe / N. Mucci, J. Arrendal, H. Ansorge, M. Bailey (et al.) // *Conservation Genetics*. – 2010. – V. 11 – № 2 – P. 583–599 – doi:10.1007/s10592-010-0054-3.
125. Natali, C. Characterization of 13 polymorphic microsatellite loci in the European pine marten *Martes martes* / C. Natali, E. Banchi, C. Ciofi, E. Manzo, P. Bartolommei, R. Cozzolino // *Conservation Genetics Resources* 2010 2:1. – Springer, 2010. – V. 2 – № 1 – P. 397–399 – doi:10.1007/S12686-010-9282-6.
126. Nylander, J.A.A. MrModeltest v2. Program distributed by the author. / J.A.A. Nylander. – Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, 2004.
127. Oleynikov, A.Y. Current Distribution, Population and Population Density of the Eurasian Otter (*Lutra lutra*) in Russia and some Adjacent Countries – a Review / A.Y. Oleynikov, A.P. Savelijev // *Proceedings European Otter Workshop*. – Stockholm, Sweden: IUCN Otter Spec. Group Bull., 2015. – P. 21–30 .
128. O’Sullivan, W.M. An Estimate of Otter Density within Part of the River Blackwater Catchment, Southern Ireland / W.M. O’Sullivan // *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. – 1994. – V. 94B – № 1 – P. 75–81.
129. Park, H.C. Individual identification and sex determination of Eurasian otters (*Lutra lutra*) in Daegu city based on genetic analysis of otter spraint / H.C. Park, T.Y. Han, D.C. Kim, M.S. Min, S.Y. Han, K.S. Kim, H. Lee // *Genes and Genomics*. – 2011. – V. 33 – № 6 – P. 653–657 – doi:10.1007/s13258-011-0051-z.
130. Park, C.-S. Individual identification of Eurasian otters (*Lutra lutra*) in South Korea (Sincheon River, Daegu) by microsatellite markers / C.-S. Park, G.-J. Cho // *Journal of Veterinary Medical Science*. – 2017. – V. 79 – № 6 – P. 1064–1067 – doi:10.1292/jvms.16-0563.
131. Park, H.C. What is the taxonomic status of East Asian otter species based on molecular evidence?: focus on the position of the Japanese otter holotype specimen from museum / H.C. Park, N. Kurihara, K.S. Kim, M.S. Min, S. Han, H. Lee, J. Kimura // *Animal Cells and Systems*. – Taylor & Francis, 2019. – V. 23 – № 3 – P. 228–234 – doi:10.1080/19768354.2019.1601133.

-
132. Park, J. Identification of individuals and kinship using Eurasian otter fecal DNA from the Naeseongcheon stream / J. Park, M.S. Min, D.C. Jeong, S.W. Han, J.H. Kim, H.G. Cha, H.C. Park // *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*. – 2022. – V. 15. – №. 4. – P. 473-480. – doi:10.1016/J.JAPB.2022.09.003.
133. Pasinelli, G. Genetic diversity and spatial genetic structure support the specialist-generalist variation hypothesis in two sympatric woodpecker species / G. Pasinelli // *Conservation Genetics*. – Springer Science and Business Media B.V., 2022. – V. 23 – № 4 – P. 821–837 – doi:10.1007/S10592-022-01451-9/TABLES/3.
134. Peakall, R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update / R. Peakall, P.E. Smouse // *Bioinformatics*. – Oxford Academic, 2012. – V. 28 – № 19 – P. 2537–2539 – doi:10.1093/BIOINFORMATICS/BTS460.
135. Pedroso, N.M. The Eurasian otter *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) in Portugal / N.M. Pedroso, T. Sales-Luís, M. Santos-Reis // *Munibe Monographs. Nature Series*. – 2014. – V. 3 – P. 133–144.
136. Pérez-Haro, M. Genetic variability in the complete mitochondrial control region of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in the Iberian Peninsula / M. Pérez-Haro, J. Viñas, F. Mañas, A. Batet, J. Ruiz-Olmo, C. Pla // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2005. – V. 86 – № 4 – P. 397–403 – doi:10.1111/j.1095-8312.2005.00536.x.
137. Pertoldi, C. Genetic consequences of population decline in the European otter (*Lutra lutra*): An assessment of microsatellite DNA variation in Danish otters from 1883 to 1993 / C. Pertoldi, M.M. Hansen, V. Loeschcke, A.B. Madsen, L. Jacobsen, H. Baagoe // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2001. – V. 268 – № 1478 – P. 1775–1781 – doi:10.1098/rspb.2001.1762.
138. Prenda, J. Conservation of otter (*Lutra lutra*) in a Mediterranean area: the importance of habitat quality and temporal variation in water availability / J. Prenda, P. López-Nieves, R. Bravo // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – John Wiley & Sons, Ltd, 2001. – V. 11 – № 5 – P. 343–355 – doi:10.1002/AQC.454.
139. Prigioni, C. Estimation of European Otter (*Lutra lutra*) Population Size By Fecal Dna Typing in Southern Italy / C. Prigioni, L. Remonti, A. Balestrieri, S. Sgrosso, G. Priore, N. Mucci, E. Randi // *Journal of Mammalogy*. – 2006. – V. 87 – № 5 – P. 855–858 – doi:10.1644/05-MAMM-A-294R1.1.
140. Pritchard, J.K., Stephens, M., and Donnelly, P., Inference of population structure using multilocus genotype data, *Genetics*, 2000, vol. 155, pp. 945—959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
141. Quaglietta, L. Sociospatial organization of a solitary carnivore, the Eurasian otter (*Lutra lutra*) / L. Quaglietta, V.C. Fonseca, A. Mira, L. Boitani // *Journal of Mammalogy*. – 2014. – V. 95 – № 1 – P. 140-150 - doi:10.1644/13-MAMM-A-073.1.

-
142. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. – 2023 – <https://www.R-project.org/>
143. Rambaut A. Posterior summarisation 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. – doi:10.1093/sysbio/syy032
144. Randi, E. Genetic structure in otter (*Lutra lutra*) populations in Europe: Implications for conservation / E. Randi, F. Davoli, M. Pierpaoli, C. Pertoldi, A.B. Madsen, V. Loeschcke // *Animal Conservation*. – 2003. – V. 6 – № 2 – P. 93–100 – doi:10.1017/S1367943003003123.
145. Ranyuk, M. Low Epigenetic Variability of the Eurasian Otter *Lutra lutra* (L.) / M. Ranyuk, H. Ansorge // *Russian Journal of Ecology*. – 2015. – V. 46 – № 2 – P. 195–201 – doi:10.1134/S1067413615020095.
146. Rasooli, P. On the status and biology of the European otter, *Lutra lutra* (Carnivora: Mustelidae), in Iran / P. Rasooli, A. Abdoli, B.H. Kiabi // *Zoology in the Middle East*. – 2007. – V. 41 – № 1 – P. 25–29 – doi:10.1080/09397140.2007.10638223.
147. Ruiz-Olmo, J. The influence of resource seasonality on the breeding patterns of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in Mediterranean habitats / J. Ruiz-Olmo, J.M. Olmo-Vidal, S. Mañas, A. Batet // *Canadian Journal of Zoology*. – 2002. – V. 80 – № 12 – P. 2178–2189 – doi:10.1139/z02-186.
148. Salomashkina, V.V. New data on the phylogeography and genetic diversity of the brown bear *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 of Northeastern Eurasia (mtDNA control region polymorphism analysis) / V.V. Salomashkina, M.V. Kholodova, O.Y. Tuten'kov, N.S. Moskvitina, N.G. Erokhin // *Biology Bulletin*. – Springer, 2014. – V. 41 – № 1 – P. 38–46 – doi:10.1134/S1062359014010087/METRICS.
149. Sandell, M. The Mating Tactics and Spacing Patterns of Solitary Carnivores / M. Sandell // *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. – Springer, Boston, MA, 1989. – P. 164–182 – doi:10.1007/978-1-4757-4716-4_7.
150. Sidorovich, V.E. Structure, reproductive status and dynamics of the otter population in Byelorussia / V.E. Sidorovich // *Acta Theriologica*. – 1991. – V. 36 – № 1–2 – P. 153–161 – doi:10.4098/AT.arch.91-12.
151. Sidorovich, V.E. Reproduction in otters in Belarus and north-western Russia / V.E. Sidorovich, I.L. Tumanov // *Acta Theriologica*. – Springer Verlag, 1994. – V. 39 – № 1 – P. 59–66 – doi:10.4098/AT.ARCH.94-7.
152. Sokolova, N.A. How Eurasian otters (*Lutra lutra*) use suboptimal habitats? Space use dynamics in forest streams of Central Russian Upland / N.A. Sokolova, E.M. Litvinova, P.A. Sorokin, J.A.

- Hernandez-Blanco // Nature Conservation Research. – 2022. – V. 7 – № 2 – P 54-65 – doi:10.24189/NCR.2022.020.
153. Sokolova, N.A. Genetic structure and diversity of Eurasian otter (*Lutra lutra*) in Northern Eurasia and Caucasus: are there any differences between the two subspecies? / N.A. Sokolova, A.Yu. Oleynikov, N.P. Korablev, P.N. Korablev, G.A. Kaloyan, A.A. Gyonjyan, A.N. Korolev, J.A. Hernandez-Blanco, P.A. Sorokin // Diversity – 2024. – V. 16 – № 12 – P. 764 – doi:10.3390/D16120764.
154. Sommer, R. Late- and Post-Glacial history of the Mustelidae in Europe / R. Sommer, N. Benecke // Mammal Review. – John Wiley & Sons, Ltd, 2004. – V. 34 – № 4 – P. 249–284 – doi:10.1111/J.1365-2907.2004.00043.X.
155. Stanton, D.W.G. Mitochondrial genetic diversity and structure of the European otter (*Lutra lutra*) in Britain / D.W.G. Stanton, G.I. Hobbs, E.A. Chadwick, F.M. Slater, M.W. Bruford // Conservation Genetics. – 2009. – V. 10 – № 3 – P. 733–737 – doi:10.1007/s10592-008-9633-y.
156. Sulkava, R. Otter (*Lutra lutra*) population in northernmost Finland / R. Sulkava, P. Sulkava // Estonian Journal of Ecology. – 2009. – V. 58 – № 3 – P. 225–231 – doi:10.3176/eco.2009.3.07.
157. Suzuki, T. Phylogenetic Position of the Japanese River Otter *Lutra nippon* Inferred from the Nucleotide Sequence of 224 bp of the Mitochondrial Cytochrome b Gene / T. Suzuki, H. Yuasa, Y. Machida // <https://doi.org/10.2108/zsj.13.621>. – Zoological Society of Japan, 1996. – V. 13 – № 4 – P. 621–626 – doi:10.2108/ZSJ.13.621.
158. Taberlet, P. Non Invasive Genetic Sampling and Individual Identification / P. Taberlet, G. Luikart. – 1999. – P. 41–55 – doi:10.1006/bjgl.1999.0329.
159. Tison, J.L. Population structure and recent temporal changes in genetic variation in Eurasian otters from Sweden / J.L. Tison, V. Blennow, E. Palkopoulou, P. Gustafsson, A. Roos, L. Dalén // Conservation Genetics. – 2015. – V. 16 – № 2 – P. 371–384 – doi:10.1007/s10592-014-0664-2.
160. Tremolada, P. The otter population of the River Ticino (N Italy) 20 years after its reintroduction / P. Tremolada, G. Smioldo, F. Verduci, E. Gatti, P. Boggioni, L. Gianfranceschi, C. Prigioni, E. Capelli, A. Balestrieri // Journal of Mountain Ecology. – 2020. – V. 13 – P. 51–62.
161. Untergasser, A. Primer3 — new capabilities and interfaces / A. Untergasser, I. Cutcutache, T. Koressaar, J. Ye, B.C. Faircloth, M. Remm, S.G. Rozen // Nucleic Acids Research. – Oxford University Press, 2012. – V. 40 – № 15 – P. e115 – doi:10.1093/NAR/GKS596.
162. Van Oosterhout, C. Estimation and adjustment of microsatellite null alleles in nonequilibrium populations / C. Van Oosterhout, D. Weetman, W.F. Hutchinson // Molecular Ecology Notes. – John Wiley & Sons, Ltd, 2006. – V. 6 – № 1 – P. 255–256 – doi:10.1111/J.1471-8286.2005.01082.X.

-
163. Vergara, M. Individual identification and distribution assessment of otters (*Lutra lutra*) through non-invasive genetic sampling: Recovery of an endangered species in the Basque Country (Northern Spain) / M. Vergara, A. Ruiz-González, J. López de Luzuriaga, B.J. Gómez-Moliner // *Mammalian Biology*. – Elsevier GmbH, 2014. – V. 79 – № 4 – P. 259–267 – doi:10.1016/j.mambio.2014.04.003.
164. Vianna, J.A. Phylogeography of the Patagonian otter *Lontra provocax*: adaptive divergence to marine habitat or signature of southern glacial refugia? / J.A. Vianna, G. Medina-Vogel, C. Chehébar, W. Sielfeld, C. Olavarría, S. Faugeron // *BMC Evolutionary Biology*. – 2011. – Vol. 11 – № 1 – P. 53 – doi:10.1186/1471-2148-11-53.
165. Vilà, C. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus* / C. Vilà, I.R. Amorim, J.A. Leonard, D. Posada, J. Castroviejo, F. Petrucci-Fonseca, K.A. Crandall, H. Ellegren, R.K. Wayne // *Molecular Ecology*. – John Wiley & Sons, Ltd, 1999. – V. 8 – № 12 – P. 2089–2103 – doi:10.1046/J.1365-294X.1999.00825.X.
166. Waits, L.P. Noninvasive Genetic Sampling Tools for Wildlife Biologists: a Review of Applications and Recommendations for Accurate Data Collection / L.P. Waits, D. Paetkau // *Journal of Wildlife Management*. – 2005. – V. 69 – № 4 – P. 1419–1433 – doi:10.2193/0022-541x(2005)69[1419:ngstfw]2.0.co;2.
167. Waku, D. Evaluating the phylogenetic status of the extinct Japanese otter on the basis of mitochondrial genome analysis / D. Waku, T. Segawa, T. Yonezawa, A. Akiyoshi, T. Ishige, M. Ueda, H. Ogawa, H. Sasaki, M. Ando, N. Kohno, T. Sasaki // *PLoS ONE*. – 2016. – V. 11 – № 3 – P. 1–19 – doi:10.1371/journal.pone.0149341.
168. Weinberger, I.C. Flexible habitat selection paves the way for a recovery of otter populations in the European Alps / I.C. Weinberger, S. Muff, A. de Jongh, A. Kranz, F. Bontadina // *Biological Conservation*. – Elsevier Ltd, 2016. – V. 199 – P. 88–95 – doi:10.1016/j.biocon.2016.04.017.
169. Zhang, L. The neglected otters in China: Distribution change in the past 400 years and current conservation status / L. Zhang, Q. Wang, L. Yang, F. Li, B.P.L. Chan, Z. Xiao, S. Li, D. Song, Z. Piao, P. Fan // *Biological Conservation*. – Elsevier, 2018. – V. 228 – P. 259–267 – doi:10.1016/J.BIOCON.2018.10.028.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1 Приложения. Общая таблица образцов речной выдры, используемых в исследовании.

№	Маркировка	Страна	Регион	Область/край	Локалитет	Координаты		Дата сбора	Тип ткани	Пол	D-петля	микросателлиты	Коллектор	Инвентарный номер
						Широта	Долгота							
1	arm1	Армения	Кавказ (CAU)	Вайоцзор	окр. с. Арени			2021	мышцы		+	+	А. Малхасян	№4968
2	arm2	Армения		Сюник	Мегри			2022	мышцы		+	+	Г. Калоян	№4969
3	arm3	Армения		Арагат	Армаш			2022	мышцы		+	+	Г. Калоян	№4970
4	arm12	Армения		Вайоцзор	р. Арпа	39.719695	45.14994	06.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
5	arm13	Армения		Вайоцзор	р. Арпа	39.719718	45.14997	06.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
6	arm16	Армения		Вайоцзор	р. Арпа	39.73955	45.32929	07.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
7	arm17	Армения		Вайоцзор	р. Арпа	39.69097	45.53062	07.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
8	arm18	Армения		Вайоцзор	р. Арпа	39.69442	45.55765	07.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
9	arm19	Армения		Вайоцзор	р. Арпа	39.72995	45.59462	07.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
10	arm21	Армения		Ширак	р. Ахурян	41.05558	43.75528	09.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
11	arm22	Армения		Ширак	р. Ахурян	41.05558	43.75528	09.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
12	arm23	Армения		Ширак	р. Ахурян	41.05558	43.75528	09.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
13	arm24	Армения		Ширак	р. Ахурян	41.05558	43.75528	09.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
14	arm26	Армения		Ширак	р. Ахурян	41.04390	43.81624	09.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
15	arm27	Армения		Ширак	р. Ахурян	41.04390	43.81624	09.03.2023	экскремент		+		Н.А. Соколова	
16	arm31	Армения		Ширак	окр. Гюмри			2023	череп			+	Э. Галоян	
17	arm33	Армения		Ширак	окр. Гюмри			2023	шкура			+	Э. Галоян	

18	arm34	Армения		Ширак	окр. Гюмри				2023	шкура			+	Э. Галоян			
19	arm35	Армения		Ширак	окр. Мегри						шкура			+	ЗМ НАН РА		
20	arm38	Армения		Тавуш	р. Агстев	40.76599	45.01902	11.03.2023	экскремент			+	+		Н.А. Соколова		
21	arm39	Армения		Тавуш	р. Агстев	40.77454	45.02777	11.03.2023	экскремент			+			Н.А. Соколова		
22	arm40	Армения		Тавуш	р. Агстев	40.77454	45.02777	11.03.2023	экскремент			+			Н.А. Соколова		
23	ose1	Россия		Северная Осетия		42.842878	44.30672	09.01.2022	экскремент					+	Х.А. Эрнандес-Бланко		
24	KAR01	Россия	Европейская Россия (EUR)	респ. Карелия	окр. пос. Чупа				январь.2022	мышцы			+	+	Д. Панченко	№4966	
25	ARCH1	Россия		Архангельская область	Шенкурский район, р. Суланжа					окт.2020	мышцы			+	+	Н. Лукьянов	№4960
26	ARCH2	Россия		Архангельская область	Шенкурский район, р. Суланжа					ноя.2020	мышцы			+	+	Н. Лукьянов	№4961
27	ARCH3	Россия		Архангельская область	Шенкурский район, р. Суланжа					ноя.2020	мышцы			+	+	Н. Лукьянов	№4962
28	ARCH4	Россия		Архангельская область	Шенкурский район, р. Суланжа					ноя.2020	мышцы			+	+	Н. Лукьянов	№4963
29	ARCH5	Россия		Архангельская область	Вельшский район, р. Суланжа					окт.2019	мышцы			+	+	Н. Лукьянов	№4964
30	ARCH6	Россия		Архангельская область	Шенкурский район, р. Суланжа					январь.2022	мышцы				+	Н. Лукьянов	№4965
31	ARCH7	Россия		Архангельская область	Шенкурский район, р. Суланжа					фев.2022	мышцы				+	Н. Лукьянов	№4966
32	ARCH8	Россия		Архангельская область	Шенкурский район, р. Суланжа					фев.2022	мышцы				+	Н. Лукьянов	№4967
33	ZM17	Россия		респ. Коми	Печоро-Илычский заповедник					03.09.1958	кость			+	+	ЗМ МГУ	S-66726
34	ZM22	Россия		респ. Коми	Печоро-Илычский заповедник					1945	кость	f		+	+	ЗМ МГУ	S-48776
35	KOMI01	Россия		респ. Коми	Сыктывдинский район, р. Лэпью	61.161144	51.0053	1988			кость	f			+	Зоомузей Сыктывкарского гос. университета	№ 9113
36	KOMI02	Россия		респ. Коми	Сыктывдинский район, р. Лэпью	61.161144	51.0053	1988			кость	m			+	Зоомузей Сыктывкарского гос. университета	№ 9112

37	KOMI06	Россия	респ. Коми	Сыктывдинский район. окрестности с. ЫБ	61.273215	50.57644	2015/16	мышцы	f	+	+	А.Н. Королёв	
38	KOMI07	Россия	респ. Коми	Сыктывдинский район. окрестности с. ЫБ	61.273215	50.57644	2015/16	мышцы	m	+	+	А.Н. Королёв	
39	KOMI08	Россия	респ. Коми	Корткеросский район. окрестности с. Большелуг	62.131174	52.50363	2019/20	мышцы	m	+	+	А.Н. Королёв	
40	KOMI09	Россия	респ. Коми	Усть-Куломский район. окрестности с. Усть-Нем	61.633758	54.87768	2020/21	мышцы	m		+	А.Н. Королёв	
41	KOMI10	Россия	респ. Коми	Корткеросский район. без подробностей	61.812342	51.57542	2018/19	кость	m		+	А.Н. Королёв	
42	DZ1	Россия	Вологодская область	Дарвинский заповедник			19.11.1956	кость			+		1Д
43	DZ2	Россия	Вологодская область	Дарвинский заповедник				кость			+		2Д
44	DZ3	Россия	Вологодская область	Дарвинский заповедник			03.01.1964	кость		+	+		3Д
45	PS01	Россия	Псковская область	Новосокольнический район			дек.2018	мышцы	m	+	+	Н.П. Кораблёв	№4948
46	PS02	Россия	Псковская область	Новосокольнический район			дек.2018	мышцы	f	+	+	Н.П. Кораблёв	№4949
47	PS03	Россия	Псковская область	Новосокольнический район			ноя.2018	мышцы	m	+	+	Н.П. Кораблёв	№4950
48	PS04	Россия	Псковская область	Новосокольнический район			2017	мышцы	m	+	+	Н.П. Кораблёв	№4951
49	PS05	Россия	Псковская область	Новосокольнический район			2017	мышцы	m	+	+	Н.П. Кораблёв	№4952
50	PS06	Россия	Псковская область	Новосокольнический район			2019	мышцы	m	+	+	Н.П. Кораблёв	№4953
51	PS07	Россия	Псковская область	Новосокольнический район			дек.2018	мышцы	m	+	+	Н.П. Кораблёв	№4954
52	PS08	Россия	Псковская область	Новосокольнический район			январь.2019	мышцы	m	+	+	Н.П. Кораблёв	№4955

53	PS09	Россия	Псковская область	Новосокольнический район		2022	мышцы			+	Н.П. Кораблёв	
54	PS10	Россия	Псковская область	Новосокольнический район		2022	мышцы			+	Н.П. Кораблёв	
55	PS11	Россия	Псковская область	Новосокольнический район		2023	мышцы			+	Н.П. Кораблёв	
56	TV01	Россия	Тверская область	Зубцовский район		дек.2018	мышцы		+	+	Н.П. Кораблёв	№4956
57	TV02	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. ур. Острая Ёлка		май.2021	мышцы		+	+	Н.П. Кораблёв	№4957
58	TV03	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. ур. Острая Ёлка		май.2021	мышцы		+	+	Н.П. Кораблёв	№4958
59	TV04	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. руч. Старый Падорский		28.10.2021	мышцы		+	+	Н.П. Кораблёв	№4959
60	TV05	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. руч. Старый Падорский		28.10.2021	мышцы		+		Н.П. Кораблёв	
61	TV09	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. р. Межа		ноя.2021	экскременты		+		Н.А. Соколова	
62	TV11	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. р. Межа		ноя.2021	экскременты		+		Н.А. Соколова	
63	TV12	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. руч. Старый Падорский		ноя.2021	экскременты		+		Н.А. Соколова	
64	TV13	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. руч. Старый Падорский		ноя.2021	экскременты		+		Н.А. Соколова	
65	TV14	Россия	Тверская область	Охранная зона ЦЛГПБЗ. руч. Старый Падорский		2023	мышцы		+	+	Н.П. Кораблёв	
66	CF1	Россия	Тверская область	Селижаровский р-он		январь.1989	кость		+	+	ЦЛГПБЗ	5.1.1
67	CF4	Россия	Тверская область	Андреапольский р-он. д. Жукопа		дек.1991	кость		+		ЦЛГПБЗ	5.4.1
68	CF5	Россия	Тверская область	р. Тюдума. д. Мошары		окт.1992	кость		+		ЦЛГПБЗ	5.5.1

69	CF11	Россия	Тверская область	Андреапольский р-он. д. Жукопа			дек.1995	кость		+		ЦЛГПБЗ	5.11.1
70	CF13	Россия	Тверская область	Жарковский р-он. д. Шесница			дек.1996	кость		+		ЦЛГПБЗ	5.13.1
71	CF17	Россия	Тверская область	Торопецкий р-он. с. Пожня			окт.1999	кость		+		ЦЛГПБЗ	5.17.1
72	BL3	Россия	Брянская область	ГПЗ "Брянский лес". р. Нерусса	52.431958	33.88971	дек.2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
73	BL4	Россия	Брянская область	ГПЗ "Брянский лес". р. Нерусса	52.431958	33.88971	дек.2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
74	BL5	Россия	Брянская область	ГПЗ "Брянский лес". р. Нерусса	52.431958	33.88971	дек.2021	экскремент		+	+	Н.А. Соколова	
75	KZM1	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	53.562610	35.74461	апр.2022	экскремент		+		Н.А. Соколова	№4972
76	KZ48s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.7022924	53.59307	2018	экскремент		+	+	Н.А. Соколова	
77	KZ15s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.6351751	53.57095	2018	экскремент		+		Н.А. Соколова	
78	KZ16s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.6336400	53.57116	2018	экскремент		+		Н.А. Соколова	
79	KZ18s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.7244856	53.60003	2018	экскремент		+		Н.А. Соколова	
80	KZ25d	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.8481377	53.59971	2018	экскремент		+		Н.А. Соколова	
81	KZ20d	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.8079455	53.60664	2018	экскремент		+		Н.А. Соколова	
82	KZ3v	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.6979013	53.59713	2019	экскремент		+		Н.А. Соколова	
83	KZ60s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.7383713	53.56908	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
84	KZ62s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.6465745	53.59958	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	

85	KZ63s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.655535	53.60672	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
86	KZ64s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.654464	53.60720	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
87	KZ77s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.743745	53.53973	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
88	KZ79s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.740503	53.54701	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
89	KZ83s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.695836	53.59625	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
90	KZ86s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.740815	53.54798	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
91	KZ98s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.735845	53.54951	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
92	KZ111s	Россия	Калужская область	ГПЗ "Калужские засеки"	35.730902	53.55107	2021	экскремент		+		Н.А. Соколова	
93	ZM14	Россия	Владимирская область	Суздальский район. р. Каменка			14.09.2016	кость			+	ЗМ МГУ	S-200521
94	PZ1	Россия	Пензенская область	р. Хопёр			2021	мышцы		+			№4965
95	VOR01	Россия	Воронежская область	пос. Новая Калитва. д. Дон			2022	мышцы		+	+	А.Д.Поярков	№4967
96	Sv1	Россия	Свердловская	Шалинский р-он	58.00	60.00	весна 2005 г	кость	m	+		ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	460716
97	sv2	Россия	Свердловская	Шалинский р-он	57.20	58.30		кость		+	+	ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	411084
98	sv3	Россия	Свердловская	Шалинский р-он	57.06	58.00		кость	f	+	+	ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	411010
99	sv4	Россия	Свердловская	Шалинский р-он	57.20	58.40	2007 г	кость	m	+		ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	372857
100	xm01	Россия	Ханты-Мансийский АО	НП "Кондинские озёра"	60.941389	63.62333	2023	экскремент		+		А.Г. Ларин	

Сибирь
(SIB)

101	xm02	Россия	Ханты-Мансийский АО	НП "Кондинские озёра"	60.912222	63.59638	2023	экскремент		+		А.Г. Ларин		
102	xm03	Россия	Ханты-Мансийский АО	НП "Кондинские озёра"	60.93	63.66666	2023	экскремент		+		А.Г. Ларин		
103	xm04	Россия	Ханты-Мансийский АО	НП "Кондинские озёра"	61.007222	63.74194	2023	экскремент		+		А.Г. Ларин		
104	xm05	Россия	Ханты-Мансийский АО	НП "Кондинские озёра"	61.007222	63.74194	2023	экскремент		+		А.Г. Ларин		
105	xm6	Россия	Ханты-Мансийский АО (Тюменская)	Сургутский р-он. р. Малый Юган	60.40	74.00		кость		+	+	ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	296225	
106	xm7	Россия	Ханты-Мансийский АО (Тюменская)	Сургутский р-он. р. Малый Юган	60.40	74.00		кость		+	+	ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	296226	
107	Tum1	Россия	Тюменская	Уватский р-он. верховья р.Калемъега	58.52	71.33	1990-2010	кость		+	+	ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	773549	
108	Tum2	Россия	Тюменская	Уватский р-он. п.Демьянка	59.36	69.20	2012	кость	m	+		ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	983960	
109	ZM08	Россия	Ямало-Ненецкий АО	Р. Таз			1930	кость	f	+	+	ЗМ МГУ	S-45972	
110	ZM06	Россия	Томская область	Каргасокский р-н. Н. Васюган			1972	кость		+		ЗМ МГУ	S-92918	
111	ZM07	Россия	Алтайский край	Зырянский р-н			1952	кость	f	+		ЗМ МГУ	S-94362	
112	ya1	Россия	респ. Саха-Якутия					мышцы		+	+			
113	КН01	Россия	Восток России	Хабаровский край	Р. Матай	47.52	135.58	2011	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова	
114	КН04	Россия	Восток России	Хабаровский край	Р. Мульпа	48.29	139.48	23.09.2011	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова	

115	КН05	Россия	Хабаровский край	Р. Дарга	48.85	134.95	2011/2012	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
116	КН06	Россия	Хабаровский край	Р. Охота	50.92	142.52	2017	шкура		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
117	КН09	Россия	Хабаровский край	Р. Амур	51.12	138.48	2018/2019	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
118	КН10	Россия	Хабаровский край	Р. Амур	50.92	138.18	2018/2019	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
119	КН106	Россия	Хабаровский край	Николаевский р-он			1979/1980	кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
120	КН11	Россия	Хабаровский край	Р. Ул	53.65	139.58	2017	шкура		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
121	КН115	Россия	Хабаровский край	Вяземский р-он			1985/1986	кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
122	КН13	Россия	Хабаровский край	Р. Анюй	49.23	137.10	2008/2009	шкура			+	коллекция А.Ю. Олейникова
123	КН15	Россия	Хабаровский край	Р. Мухтеля	54.07	139.10	2013	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
124	КН16	Россия	Хабаровский край	Р. Манома	49.32	136.58	2008/2009	шкура		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
125	КН17	Россия	Хабаровский край	Оз. Чля	53.35	139.93	2014/2015	шкура		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
126	КН18	Россия	Хабаровский край	Р. Сита	48.15	135.33	2017	шкура		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
127	КН21	Россия	Хабаровский край	Р. Хуту	49.29	139.40	2013	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова
128	КН22	Россия	Хабаровский край	Р. Амгунь	51.29	134.85	2017	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
129	КН23	Россия	Хабаровский край	Оз. Большое. о. Бол. Шантар	54.99	137.92	2012	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова
130	КН24	Россия	Хабаровский край	Р. Тумнин	50.55	139.57	2012	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова

131	КН30	Россия	Хабаровский край	Р. Мульпа	49.27	139.43	2011	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова
132	КН31	Россия	Хабаровский край	Р. Горин	51.18	136.92	2017	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
133	КН32	Россия	Хабаровский край	Р. Тумнин	50.22	140.05	2012	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова
134	КН36	Россия	Хабаровский край	Р. Дурмин «карьеры 18 км»			дек.2008	шкура	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
135	КН41	Россия	Хабаровский край	Р. Чичимар	48.03	139.40	2007	шкура		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
136	КН42	Россия	Хабаровский край	Р. Ботчи	48.03	139.40	2007	шкура			+	коллекция А.Ю. Олейникова
137	КН50	Россия	Хабаровский край	Нанайский р-он			1976/1977	кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
138	КН60	Россия	Хабаровский край	Охотский р-он				кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
139	КН64	Россия	Хабаровский край	Хабаровский р-он			1966/1967	кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
140	КН68	Россия	Хабаровский край	Нанайский р-он				кость			+	коллекция А.Ю. Олейникова
141	КН69	Россия	Хабаровский край	Р. Немта				кость			+	коллекция А.Ю. Олейникова
142	КН75	Россия	Хабаровский край	Р. Мульпа ниже уст. Комарова кл.			28.10.2007	кость. шкура			+	коллекция А.Ю. Олейникова
143	КН90	Россия	Хабаровский край	Хабаровский р-он				кость			+	коллекция А.Ю. Олейникова
144	КН93	Россия	Хабаровский край	Р-он им. Лазо			1964	кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
145	КН95	Россия	Хабаровский край	Хабаровский р-он				кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
146	КН96	Россия	Хабаровский край	Хабаровский р-он			1965/1966	кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова

147	КН98	Россия	Хабаровский край	Нанайский р-он			1975/1976	кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
148	КН99	Россия	Хабаровский край	Нанайский р-он			1975/1976	кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
149	PR02	Россия	Приморский край	Р. Улитка	46.98	134.75	2012	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова
150	PR03	Россия	Приморский край	Р. Бикин	46.72	135.88	2016	шкура		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
151	PR07	Россия	Приморский край	Р. Бикин	46.72	135.92	2012	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
152	PR08	Россия	Приморский край	Р. Артемовка	43.45	132.42	2012	мышцы		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
153	PR12	Россия	Приморский край	Р. Бикин	46.68	135.53	2018	мышцы		+		коллекция А.Ю. Олейникова
154	PR25	Россия	Приморский край	Р. Милоградовка	43.85	134.43	2013	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова
155	PR26	Россия	Приморский край	Р. Милоградовка	43.77	134.55	2013	экскремент		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
156	PR27	Россия	Приморский край	Р. Перекатная	43.29	134.65	2015	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова
157	PR28	Россия	Приморский край	Р. Милоградовка	43.43	134.35	2014	экскремент		+		коллекция А.Ю. Олейникова
158	PR29	Россия	Приморский край	Р. Просечная	43.03	134.20	2015	экскремент		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
159	PR40	Россия	Приморский край	Р. Бея	45.17	136.20	2008	кость		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
160	PR46	Россия	Приморский край	Дальнереченский р-он	45.37	134.33	1973/1974	кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
161	PR51	Россия	Приморский край	Р. Алчан			1972/1973	кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
162	PR55	Россия	Приморский край	Дальнереченский р-он			1973/1974	кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова

163	PR63	Россия	Приморский край	Р. Алчан					кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
164	PR72	Россия	Приморский край	Дальнереченский р-он					кость			+	коллекция А.Ю. Олейникова
165	PR76	Россия	Приморский край	Р. Комиссаровка			2002/03		кость	m		+	коллекция А.Ю. Олейникова
166	PR77	Россия	Приморский край	Р. Молоканка Пограничный р-он у с Рубиновка			январь.2002		кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
167	PR80	Россия	Приморский край	Р. Комиссаровка			2002/03 г.		кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
168	PR88	Россия	Приморский край	Р. Комиссаровка					кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
169	PR92	Россия	Приморский край	Р. Бикин					кость			+	коллекция А.Ю. Олейникова
170	PR94	Россия	Приморский край	Р. Алчан			1972/1973		кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова
171	PR150	Россия	Приморский край						экскремент			+	Х.А. Эрнандес-Бланко
172	SAKH33	Россия	Сахалинская область	Р. Лютога	46.82	142.30	2011/2012		шкура		+	+	коллекция А.Ю. Олейникова
173	SAKH34	Россия	Сахалинская область	Р. Тымь	51.35	142.68	2011/2012		шкура			+	коллекция А.Ю. Олейникова
174	SAKH35	Россия	Сахалинская область	Р. Тымь	50.98	142.62	2011/2012		шкура			+	коллекция А.Ю. Олейникова
175	SAKH36	Россия	Сахалинская область	Р. Тымь	51.07	142.58	2011		шкура			+	коллекция А.Ю. Олейникова
176	SAKH37	Россия	Сахалинская область	Р. Белая	50.77	142.83	2012		шкура		+		коллекция А.Ю. Олейникова
177	SAKH38	Россия	Сахалинская область	Лунский залив	51.35	143.37	2011/2012		шкура		+		коллекция А.Ю. Олейникова
178	SAKH48	Россия	Сахалинская область						кость	f		+	коллекция А.Ю. Олейникова

179	SAKH65	Россия	Сахалинская область					кость			+	коллекция А.Ю. Олейникова	
180	SAKH120	Россия	Сахалинская область	Тымовский р-он. п. Адо-Тымово	51.08	142.41	1998 г	кость		+		ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН	479703
181	ZM01	Россия	Камчатский край	р. Камчатка			15.11.1971	кость	m	+	+	ЗМ МГУ	S-92818
182	ZM02	Россия	Камчатский край	Оз. Машура у села Долиновка			19.11.1971	кость	m	+	+	ЗМ МГУ	S-92824
183	ZM03	Россия	Камчатский край	С. Шаромы			13.11.1971	кость	f	+		ЗМ МГУ	S-92828
184	ZM04	Россия	Чукотский край	Анадырский р-н. с. Марково			4 кв. 1972	кость	m	+	+	ЗМ МГУ	S-95920
185	ZM05	Россия	Чукотский край	р. Пенжина. пос. Оянка. 60 км к югу от Пенжины			01.03.1941	кость	f	+		ЗМ МГУ	S-41906
186	CHU1	Россия	Чукотский край					мышцы			+	коллекция каб. Методов мол.диагностики ИПЭЭ РАН	№4973
187	UZ01	Узбекистан		оз. Шуркуль	40.335593	64.86420	2021	шерсть		+	+	зоопарк г. Ташкент	№4971

Таблица 2 Приложения. Последовательности праймеров, объединенные в мультиплексы аутомных микросателлитных локусов и пола (от 5' к 3'-концу). Диапазон значений указан по собственным данным.

Мультиплекс	Краситель	Локус	Диапазон значений	Плоидность	Прямой праймер	Обратный праймер	Источник
E	TAMRA	Lut833	151-173	4	CAAATATCCTTTGGACAGTCAG	GAAGTTATCTAATTTGGCAGTGG	Dallas. Piertney. 1998
	FAM	Lut453	114-130	2	AGTGCTTTGTAAGTGGTAATGG	AGACTGAAAGCTCTGTGAGGTC	Dallas. Piertney. 1998
	R6G	Lut832	178-194	4	TGATACTTTCTACCCAGGTGTC	TCCTTAGCATTATCTTATTTACCAC	Dallas. Piertney. 1998
F	R6G	Lut715	164-213	4	TTCACAATAGCCAAGATATGGAC	TGGCATAATATCCTTTCTCATGG	Dallas. Piertney. 1998
	FAM	OT17	132-176	4	CACAGTGAAGGGTGACCAGATCACC	CCACCTCATCCCAAATGATCCTCT	Huang et al., 2005
	ROX	Lut818	156-180	4	AAGGATGTGAAACAGCATTG	CCATTTTATACACATAAATCGGAT	Dallas. Piertney. 1998
	TAMRA	Lut717	175-200	4	TGTTGCCCTTCAGAGTCCTGTG	GTCAGGCATTGTAACATATTCTCAG	Dallas. Piertney. 1998
G	TAMRA	Lut435	115-143	2	TGAAGCCCAGCTTGGTACTTC	ACAGACAGTATCCAAGGGACCTG	Dallas. Piertney. 1998
	ROX	Lut902	140-174	4	CAGGAGTGAATGTAAGAGTTGG	CTTCACACCATTTCAGACC	Dallas et al., 1999
	FAM	Lut733	136-172	4	GATCTCATTTTAAATGTTCTTACCAC	TGGTTCTCTGCAGGATCTG	Dallas. Piertney. 1998
	R6G	OT14	113-145	4	GGTCCAAGTCCAAGCCTGCCT	TTCATATTCTTCAGGTGAATCCCAT	Huang et al., 2005
H	FAM	Lut701	180-243	4	GGAAACTGTAAAGGAGCTCACC	CAGTGTTTATAAGGATGCTCCTAC	Dallas. Piertney. 1998
	R6G	OT19	197-229	4	ATAGGTCTCTCAGCACGGTGTCT	TTAAATCCACATCTGTGACTCTGCA	Huang et al., 2005
	TAMRA	OT07	166-226	4	CACAGTGAAGGGTGACCAGATCACC	CCACCTCATCCCAAATGATCCTCT	Huang et al., 2005
I	TAMRA	Lut457	178-190	2	CAGGTTTATGGCTTTATGGCTTTC	CAGGGTTTGATTTCTGGTGAGG	Dallas. Piertney. 1998
	FAM	OT04	174-209	4	AACTCTGACTCTGGGTGGAGGTGTT	GCCTGGGAGGCAGCATGATTAGT	Huang et al., 2005
	ROX	Lut615	233-261	2	TGCAAAATTAGGCATTTTATTCC	ATTCTCTTTGCCCTTTGCTTC	Dallas. Piertney. 1998
	FAM	SRY	123	1	CCCGTGCACGTACGTATACA	AAGGCCAGGACCAAACCTTT	Dallas et al., 2000; Jayasankar et al., 2008
K	FAM	Mar08	150-180	2	CCTTTAGTTGGCACAGTCC	CTTTGGCATGAGTCATTTGG	Natali et al., 2010
	R6G	OT05	168-188	4	TGGAGAAAAGCATTATCTTACTG	ATTCAGGGAGGCAGGAGAGC	Huang et al., 2005
	TAMRA	Mar58	229-239	2	GTCCCAAATGTTGCACTGG	CAAAAGACAGGGAGGTGTGG	Natali et al., 2010

Таблица 3 Приложения. Число гаплотипов в выделенных группировках речной выдры для фрагмента контрольного региона мтДНК (255 п.н.). *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России.

N	CAU	EUR	SIB	RFE
Lut1	29	31	11	9
Lut4	0	8	0	0
Lut16F	0	0	0	16
RU1	0	11	0	0
RU2	0	1	0	0
ARM1	1	0	0	0
ARM2	1	0	0	0
RU3	0	1	0	0
RU4	0	0	0	2
RU5	0	0	0	4
RU6	0	0	0	8
RU7	0	1	0	0

Таблица 4 Приложения. Число гаплотипов в выделенных группировках речной выдры для фрагмента мтДНК (820 п.н.). *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России.

N	CAU 31	EUR 53	SIB 10	RFE 41
820-1	0	2	0	0
820-2	0	8	0	0
820-3	0	1	0	0
820-4	21	18	7	0
820-5	0	5	0	4
820-6	0	1	0	0
820-7	0	1	0	0
820-8	0	4	0	0
820-9	0	1	0	0
820-10	0	1	0	0
820-12	1	0	0	0
820-13	1	0	0	0
820-14	0	8	0	0
820-16	6	0	0	0
820-17	1	0	0	0
820-18	1	0	0	0
820-19	0	0	0	11
820-20	0	0	0	1
820-21	0	0	0	7
820-22	0	0	0	1
820-23	0	0	0	1
820-24	0	0	0	1
820-25	0	0	0	4
820-26	0	0	0	4
820-27	0	0	0	2
820-28	0	0	0	1
820-29	0	0	0	1
820-30	0	0	0	1
820-31	0	0	2	1
820-32	0	0	0	1
820-33	0	0	1	0
820-34	0	1	0	0
820-35	0	1	0	0
820-36	0	1	0	0

Таблица 5 Приложения. Показатели генетического разнообразия 20 микросателлитных локусов для 117 образцов речной выдры (*L. lutra*). *EUR* Европейская Россия, *CAU* Кавказ, *SIB* Сибирь, *RFE* Дальний Восток России. *Na* среднее число аллелей на локус, *Ne* эффективное число аллелей на локус, *AR* насыщенность аллелей, *Ho* наблюдаемая гетерозиготность, *He* ожидаемая гетерозиготность, *HW* коэффициент равновесия Харди-Вайнберга, *Fnull* частота нулевых аллелей, *ns* различия не значимы. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

EUR								
Локус	N	Na	Ne	Ho	He	AR	HW	Fnull
LUT453	44	12	7.00	0.82	0.86	4.38	ns	0.02
LUT833	44	12	5.56	0.73	0.82	4.05	***	0.05
LUT832	44	7	3.72	0.50	0.73	3.44	***	0.13
OT-17	44	6	3.52	0.50	0.72	3.23	***	0.13
LUT715	44	10	6.12	0.75	0.84	4.18	***	0.04
LUT818	44	9	4.38	0.75	0.77	3.61	***	0.01
LUT717	44	11	3.88	0.68	0.74	3.60	ns	0.03
LUT435	44	10	6.25	0.59	0.84	4.25	***	0.13
LUT902	44	10	5.62	0.75	0.82	4.04	*	0.04
LUT733	44	6	3.46	0.50	0.71	3.27	**	0.12
OT-14	44	11	6.29	0.71	0.84	4.21	**	0.07
LUT701	44	7	3.42	0.71	0.71	3.19	***	0.01
OT-19	44	9	5.18	0.29	0.81	3.94	***	0.28
OT-07	44	13	6.54	0.71	0.85	4.28	***	0.07
LUT457	43	9	4.11	0.69	0.76	3.71	ns	0.03
OT-04	44	11	2.58	0.45	0.61	3.02	***	0.09
LUT615	40	12	6.93	0.87	0.86	4.37	ns	-0.01
Mar08	38	13	5.13	0.45	0.81	4.01	***	0.19
OT-05	44	8	4.77	0.77	0.79	3.72	ns	0.01
Mar58	39	8	4.55	0.69	0.78	3.71	ns	0.04

CAU								
Локус	N	Na	Ne	Ho	He	AR	HW	Fnull
LUT453	8	5	3.12	0.63	0.68	3.41	ns	0.03
LUT833	8	6	3.76	0.63	0.73	3.66	*	0.06
LUT832	8	3	2.91	0.38	0.66	2.83	ns	0.17
OT-17	8	6	3.56	0.50	0.72	3.62	*	0.13
LUT715	8	5	3.37	0.25	0.70	3.41	ns	0.27
LUT818	8	7	5.12	0.63	0.80	4.26	ns	0.10
LUT717	8	5	4.41	0.50	0.77	3.86	ns	0.15
LUT435	8	4	2.25	0.38	0.55	2.78	ns	0.12
LUT902	8	5	3.56	0.25	0.72	3.56	*	0.27
LUT733	8	3	2.84	0.25	0.65	2.82	ns	0.24
OT-14	8	6	3.20	0.63	0.69	3.53	ns	0.04
LUT701	8	5	3.20	0.50	0.69	3.31	ns	0.11
OT-19	8	4	2.61	0.13	0.62	3.03	**	0.30
OT-07	8	6	4.74	0.38	0.79	4.08	*	0.23
LUT457	7	1	1.00	0.00	0.00	1.00	0	0.00
OT-04	6	3	2.18	0.17	0.54	2.47	ns	0.24
LUT615	5	5	3.85	0.80	0.74	3.93	ns	-0.03
Mar08	7	5	2.58	0.43	0.61	3.13	ns	0.11

OT-05	7	6	4.90	0.57	0.80	4.17	ns	0.13
Mar58	5	3	2.27	0.80	0.56	2.73	ns	-0.15

SIB								
	Локация	N	Na	Ne	Ho	He	AR	HW
LUT453	5	6	5.00	0.40	0.80	4.50	ns	0.18
LUT833	5	7	6.25	0.80	0.84	5.00	ns	-0.01
LUT832	5	8	6.25	0.80	0.84	5.16	ns	0.15
OT-17	5	5	3.85	1.00	0.74	3.92	ns	0.04
LUT715	5	4	3.85	0.20	0.74	3.66	ns	0.30
LUT818	5	5	3.13	0.60	0.68	3.66	ns	0.01
LUT717	5	5	3.85	0.20	0.74	3.92	*	0.19
LUT435	5	6	5.00	0.80	0.80	4.50	ns	0.07
LUT902	5	6	4.16	0.60	0.76	4.26	ns	0.07
LUT733	5	3	2.17	0.40	0.54	2.56	ns	0.14
OT14	5	5	3.12	0.80	0.68	3.66	ns	0.01
LUT701	5	4	1.92	0.60	0.48	2.80	ns	0.03
OT-19	5	5	3.85	0.60	0.74	3.92	ns	0.06
OT07	5	8	7.14	1.00	0.86	5.33	ns	0.01
LUT457	5	6	4.17	0.80	0.76	4.26	ns	0.04
OT-04	5	5	3.57	0.60	0.72	3.76	ns	0.04
LUT615	5	5	4.17	0.60	0.76	4.00	ns	0.18
Mar08	3	2	1.80	0.00	0.44	2.00	ns	0.39
OT-05	4	4	3.56	1.00	0.71	3.67	ns	-0.02
Mar58	3	2	1.38	0.33	0.27	2.00	ns	0.18

RFE								
	Локация	N	Na	Ne	Ho	He	AR	HW
LUT453	60	11	4.90	0.70	0.80	3.83	***	0.05
LUT833	60	10	5.67	0.57	0.82	4.02	**	0.14
LUT832	60	8	3.04	0.47	0.67	2.97	***	0.12
OT-17	60	12	6.01	0.68	0.83	4.12	ns	0.08
LUT715	60	23	10.45	0.77	0.90	4.87	ns	0.07
LUT818	59	9	6.79	0.59	0.85	4.26	***	0.14
LUT717	60	9	4.10	0.62	0.76	3.51	***	0.08
LUT435	60	10	3.34	0.47	0.70	3.23	**	0.14
LUT902	60	9	4.84	0.72	0.79	3.85	***	0.04
LUT733	60	9	4.03	0.67	0.75	3.46	ns	0.05
OT14	58	10	6.24	0.60	0.84	4.15	***	0.13
LUT701	60	18	8.70	0.62	0.89	4.64	***	0.14
OT-19	59	10	5.03	0.34	0.80	3.91	***	0.26
OT-07	59	18	4.20	0.63	0.76	3.85	***	0.08
LUT457	52	9	5.61	0.67	0.82	4.01	ns	0.08
OT-04	53	15	7.35	0.58	0.86	4.43	***	0.15
LUT615	47	11	6.30	0.66	0.84	4.25	***	0.10
Mar08	54	17	7.55	0.46	0.87	4.51	***	0.22
OT-05	58	10	5.37	0.72	0.81	3.95	***	0.05
Mar58	46	15	7.04	0.48	0.86	4.42	***	0.20