

УДК 591.4:575.1:599.742.4(282.256)

## МОРФО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОЛОНКА (*Mustela sibirica* PALL.) НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ОКРАИНЕ АРЕАЛА (БАССЕЙН СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ, ЯКУТИЯ)

© 2022 г. Е. С. Захаров\*, \*\*, @, В. М. Сафронов\*, Н. Н. Захарова\*\*, Л. А. Пестрякова\*\*,  
Л. П. Корякина\*\*\*, S. Kruse\*\*\*\*, Н. А. Бочкарев\*\*\*\*\*

\*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, проспект Ленина 41, Якутск, 677980 Россия

\*\*Институт естественных наук СВФУ им. М.К. Аммосова, ул. Кулаковского 58, Якутск, 677000 Россия

\*\*\*Арктический государственный агротехнологический университет, Сергеляхское шоссе 3, Якутск, 677007 Россия

\*\*\*\*Институт полярных и морских исследований им. Альфреда Вегенера,  
Телеграфенберг А45, Потсдам, 14473 Германия

\*\*\*\*\*Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

@E-mail: zevsable@gmail.com

Поступила в редакцию 07.06.2021 г.

После доработки 08.11.2021 г.

Принята к публикации 20.12.2021 г.

Рассмотрены половые и возрастные различия колонка по морфологическим признакам, оценена величина полового диморфизма по основным размерным характеристикам. Выявлено высокое гаплотипическое разнообразие и пониженный уровень нуклеотидного разнообразия колонка в Якутии. Установлены сходство якутского и западносибирского колонков по комплексу морфо-генетических признаков и их отличия от дальневосточного подвида, включая изменчивость фрагмента гена цитохром *b* мтДНК. Построена медианная сеть гаплотипов колонка, характеризующая филогенетические взаимоотношения между популяциями. Показаны возможные пути и последовательность расселения колонка в Северной Азии

**Ключевые слова:** колонок, подвид, морфология, мтДНК, генетическая структура

**DOI:** 10.31857/S1026347022060154

Колонок широко распространен в Северной, Южной и Юго-Восточной Азии. В мировом ареале колонка описано 14 подвигов (Ellerman *et al.*, 1951). На территории России встречаются два подвида — сибирский (*Mustela sibirica* Pallas, 1773) и дальневосточный (*Mustela sibirica manchurica* Pallas, 1911). Первый из них населяет восточную часть европейской части страны и Сибирь, второй — Приамурье и Приморье (Гептнер и др., 1967). Относительно светлый мех и мелкие размеры колонка на территории Якутии несколько отличали его от сибирской формы вида (Строганов, 1962). Позднее по размерам тела и черепа он был отнесен к номинальному подвиду (*M. s. sibirica*) с некоторыми отклонениями в структуре и окраске меха (Гептнер и др., 1967; Тавровский и др., 1971). Ареал колонка в Якутии охватывает Лено-Вилюйское и Лено-Амгинское междуречья и бассейны рр. Алдан и Олекма. Северная граница распространения проходит по левобережному бассейну р. Вилюй, восточная — по западным и южным отрогам Верхоянского хребта. Наибольшая плотность вида приурочена к долине р. Лены и бассейну р. Амга в

пределах Центральной Якутии. Южнее административной границы Якутии и Станового хребта сибирский подвид заходит до бассейна р. Зея, где его сменяет более крупный дальневосточный подвид (Новиков, 1956; Бромлей и др., 1984). В данном сообщении охарактеризованы морфо-генетические отличия якутского колонка от западносибирских и дальневосточных популяций вида, показана изменчивость митохондриальной ДНК, филогения, история заселения видом территории Якутии.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основу статьи составляют морфометрические исследования 77 тушек колонка, собранных в бассейне средней Лены в 2003–2018 гг. Дополнительно были измерены 53 черепа колонков Центральной Якутии из зоологической коллекции Института биологических проблем криолитозоны СО РАН за 1950–1980 гг. Приведены промеры 124 черепов колонка из Западной Сибири, 16 черепов из бассейна р. Амур, 3 — из Забайкалья, 1 — из бас-

сейне р. Кама, хранящихся в зоологическом музее Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск). Масса тела дана по тушкам без шкур. Для краниологической характеристики использованы 8 признаков: кондиллобазальная длина, общая длина, основная длина, длина лицевого отдела, длина мозгового отдела, скуловая ширина, межглазничная ширина, мастиодная ширина. Возраст определяли по числу годовых слоев в цементе клыка (Клевезаль, 2007).

Степень полового диморфизма оценивали в процентах по формуле  $D = X_{\sigma} - X_{\phi} / X_{\phi} \times 100$ , где  $D$  – величина полового диморфизма,  $X_{\sigma}$  и  $X_{\phi}$  – средние величины признаков для самцов и самок (Павлинов, Россолимо, 1974).

Статистический анализ и визуализацию проводили в программной среде для статистических вычислений R-Project функция 'hclust', использовали метод минимальной дисперсии Уорда для поиска компактных сферических кластеров (<https://www.rdocumentation.org/packages/stats/versions/3.6.2/topics/hclust>).

Выделение ДНК проводили фенольно-хлороформным методом из фиксированной в 96%-ом этаноле мышечной ткани (Sambrook *et al.*, 1989). Выделенную ДНК хранили при температуре 4°C. Выполнен анализ изменчивости первой субъединицы гена цитохром *b* мт ДНК, амплифицированного в полимеразной цепной реакции с использованием разработанных внешних праймеров MmarL1 5'-GACAAAATCCCATTCACACC-3' Forward и MmarH1 5'-GTAATTA ATATACTACAAAGACTCTTCATTT-3' Reverse. Амплификацию фрагмента проводили в реакционной смеси объемом 20 мкл. Программа амплификации фрагмента цитохрома *b* включала этап первоначальной денатурации ДНК: +95°C – 5 мин; 32 цикла синтеза фрагмента: +95°C – 1 мин, +56°C – 50 с, +72°C – 1 мин 15 с; заключительный этап достройки концов: +72°C – 5 мин. В результате амплификации фрагмента гена были получены последовательности длиной в 600 нуклеотидных оснований (н.о.). Полученные ПЦР продукты очищали с помощью набора реактивов “БИОСИЛИКА” (Новосибирск, Россия) и секвенировали по прямому и обратному праймерам на автоматическом анализаторе ABI 3130xl Genetic Analyser (“Applied Biosystems”) в компании “Синтол”. Затем нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью алгоритма ClustalW и редактировали вручную. Полученные последовательности были депонированы в базу данных GenBank и их номера приведены в табл. 1.

Для выявления полиморфизма нуклеотидных последовательностей использовали следующие параметры: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов ( $S$ ), число гаплотипов ( $h$ ), разнообразие гаплотипов ( $H_d$ ), нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ), среднее число нуклеотидных различий ( $k$ ). Все

расчеты выполняли в программе DnaSP v. 5.10 (Librado, Rozas, 2009). Кроме собственного материала из бассейнов среднего течения р. Лены (Центральная Якутия) и верхнего течения р. Бия (Республика Алтай) в генетический анализ включены данные по нуклеотидным последовательностям у колонка в других частях ареала из базы данных GenBank NCBI (табл. 1). Географическое распространение использованных в работе гаплотипов колонка показано на рис. 1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Половые и возрастные различия морфологических признаков колонка в Якутии мало изучены. Величина полового диморфизма колонков в возрасте до 1 года (7–10 мес) по массе тела составляла 62.9%, по длине – 14.1%. У взрослых зверьков межполовые различия выражены резко. По длине тела они достигали 19.3%. По массе взрослые самцы были, в среднем, в 2.2 раза тяжелее взрослых самок (табл. 2). Молодые самки уступали взрослым самкам по массе и длине тела на 4 и 2%. У молодых и взрослых самцов эти показатели отличались на 28 и 6% соответственно, свидетельствуя о большей продолжительности весового и линейного роста у самцов-сеголетков, чем у одновозрастных самок. По длине стопы и хвоста молодые и взрослые зверьки практически не отличались.

По большинству краниологических показателей молодые и взрослые самцы статистически значимо превосходили одновозрастных самок ( $p < 0.01$ ). Величина полового диморфизма увеличивалась с возрастом. По кондиллобазальной длине у молодых самцов и самок она составляла 11.2%, у взрослых – 16.3%, по скуловой ширине соответственно 14.0 и 20.9%. Возрастные различия по промерам черепа среди самок не отмечены. Размеры черепа взрослых самцов по шести признакам из восьми были больше, чем у молодых самцов ( $p < 0.01$ ), что, как и приведенные выше данные по массе и длине тела, указывает на их более длительный рост в сравнении с самками (табл. 3).

Сравнение средних показателей размеров черепа колонка из бассейнов рр. Лены, Амура и Западной Сибири показало, что в обеих половых группах средненеленские зверьки более сходны с западносибирскими, менее – с амурскими. Малочисленная выборка черепов из Забайкалья не использовалась в данном анализе.

Результаты кластерного анализа краниологических показателей самцов и самок из пяти географических популяций колонка демонстрируют дендрограммы, показанные на рис. 2. Среди самок в основании дендрограммы расположились амурские и забайкальские зверьки, средненелен-

Таблица 1. Данные по гаплотипам выборки колонка

Гаплотип	Номер регистрации в Генбанке	Район отбора проб	Источник
Нар_1	AP017418 AP017395-AP017396	Забайкалье Урал	Shalabi <i>et al.</i> , 2016
	MZ269423	Якутия	Наши данные
	MZ269425	Якутия	
	MZ269426	Якутия	
	MZ269428	Якутия	
	MZ269429	Якутия	
	MZ269432	Якутия	
	MZ269433	Якутия	
	MZ269438	Якутия	
	MZ269443	Якутия	
	MZ269445	Алтай	
	MZ269446	Алтай	
	MZ269447	Алтай	
	MZ269448	Алтай	
	MZ269449	Алтай	
MZ269450	Алтай		
MZ269451	Алтай		
Нар_2	AP017419-AP017421 AP017397	Япония (Цусима) Япония (Цусима)	Shalabi <i>et al.</i> , 2016
	JQ739197 JQ739196 JQ739194	п-в Корея п-в Корея п-в Корея	Koh <i>et al.</i> , 2012
	AB564132	басс. р. Амур	Hosoda <i>et al.</i> , 2011
Нар_3	AP017417 AP017394	Забайкалье Забайкалье	Shalabi <i>et al.</i> , 2016
Нар_4	JQ739195	п-в Корея	Koh <i>et al.</i> , 2012
Нар_5	JQ739193	п-в Корея	Koh <i>et al.</i> , 2012
Нар_6	JQ739191	п-в Корея	Koh <i>et al.</i> , 2012
Нар_7	JQ739190	п-в Корея	Koh <i>et al.</i> , 2012
Нар_8	AB564131	басс. р. Амур	Hosoda <i>et al.</i> , 2011
Нар_9	JQ739192 JQ739189	п-в Корея п-в Корея	Koh <i>et al.</i> , 2012
Нар_10	AB564135	п-в Корея	Hosoda <i>et al.</i> , 2011
Нар_11	JQ739198	п-в Корея	Koh <i>et al.</i> , 2012
Нар_12	JQ739188	п-в Корея	Koh <i>et al.</i> , 2012
Нар_13	AP017413- AP017416 AP017393	о. Тайвань п-в Корея	Shalabi <i>et al.</i> , 2016
	AB051243	о. Тайвань	Hosoda <i>et al.</i> , 2000
Нар_14	AB026108	Япония (Киото)	Kurose <i>et al.</i> , 2000

Таблица 1. Окончание

Гаплотип	Номер регистрации в Генбанке	Район отбора проб	Источник
Нар_15	MZ269424 MZ269427 MZ269434 MZ269435 MZ269436 MZ269440 MZ269441 MZ269444	Якутия Якутия Якутия Якутия Якутия Якутия Якутия Якутия	Наши данные
Нар_16	MZ269430 MZ269431	Якутия Якутия	Наши данные
Нар_17	MZ269437	Якутия	Наши данные
Нар_18	MZ269439 MZ269442	Якутия Якутия	Наши данные

Таблица 2. Морфологические показатели колонка в Якутии

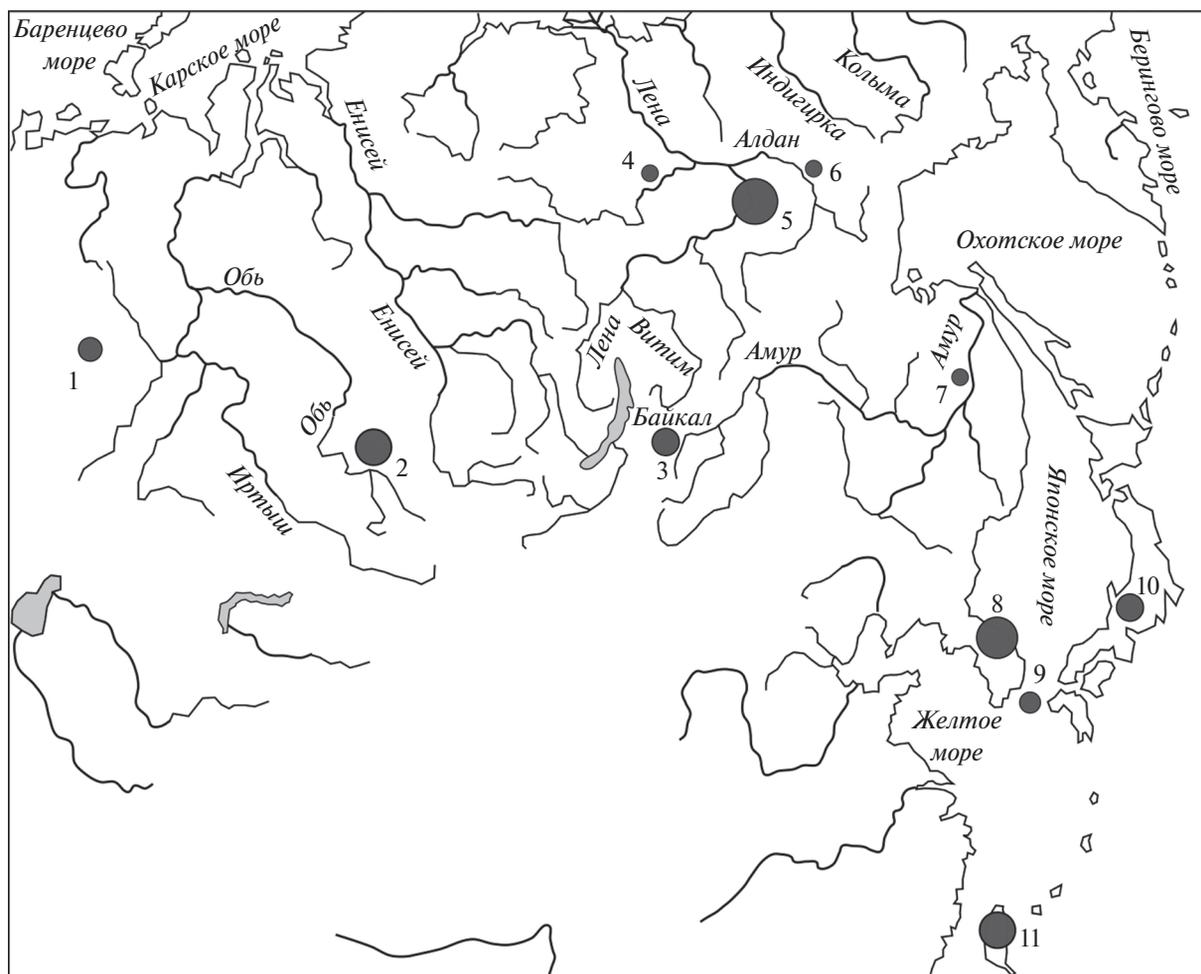
Возрастная группа	Показатель	Масса тела, г	Длина тела, мм	Длина стопы, мм	Длина хвоста, мм
Молодые самки	$M \pm t$	245.4 ± 8.7	298.7 ± 2.9	50.6 ± 0.3	153.3 ± 1.9
	<i>n</i>	24	27	22	26
Молодые самцы	$M \pm t$	399.8 ± 24.8	340.9 ± 7.0	60.7 ± 1.4	187.9 ± 13.1
	<i>n</i>	18	18	11	17
Взрослые самки	$M \pm t$	254.6 ± 9.6	305.3 ± 2.7	48.8 ± 1.1	157.6 ± 2.0
	<i>n</i>	9	9	6	9
Взрослые самцы	$M \pm t$	556.0 ± 30.0	364.1 ± 4.1	62.0 ± 0.7	182.3 ± 9.9
	<i>n</i>	21	22	17	18

Примечание. *t* – Ошибка средней.

Таблица 3. Краниологические показатели колонка в Якутии

Возрастная группа	Показатель	Признак*, мм							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Молодые самки	$M \pm t$	54.3 ± 0.2	54.4 ± 0.2	49.6 ± 0.3	25.4 ± 0.2	35.2 ± 0.2	27.8 ± 0.2	11.1 ± 0.5	24.0 ± 0.1
	<i>n</i>	27	24	27	27	27	26	27	27
Молодые самцы	$M \pm t$	60.4 ± 0.6	60.5 ± 0.7	54.8 ± 0.6	29.8 ± 0.5	38.4 ± 0.4	31.7 ± 0.4	11.8 ± 0.2	27.2 ± 0.4
	<i>n</i>	24	22	24	24	23	25	24	24
Взрослые самки	$M \pm t$	53.9 ± 0.5	54.4 ± 0.3	49.1 ± 0.5	25.1 ± 0.4	34.0 ± 0.3	28.7 ± 0.6	10.9 ± 0.4	24.0 ± 0.2
	<i>n</i>	22	20	22	22	22	22	22	22
Взрослые самцы	$M \pm t$	62.7 ± 0.3	62.8 ± 0.3	57.0 ± 0.3	32.0 ± 0.4	38.5 ± 0.3	34.7 ± 0.3	12.5 ± 0.1	28.3 ± 0.4
	<i>n</i>	29	25	29	28	29	28	28	29

Примечание. \*1 – Кондилобазальная длина; 2 – общая длина; 3 – основная длина; 4 – длина лицевого отдела; 5 – длина мозгового отдела; 6 – скуловая ширина; 7 – межглазничная ширина; 8 – мастоидная ширина.



**Рис. 1.** Географическое распределение гаплотипов колонка в ареале (1 – Урал; 2 – Басс. верхнего течения реки Обь (Алтай); 3 – Забайкалье; 4 – Басс. нижнего течения реки Вилюй (Якутия); 5 – Басс. средней Лены (Якутия); 6 – Басс. нижнего течения реки Алдан (Якутия); 7 – Басс. реки Амур (Приморье); 8 – П-ов Корея; 9 – Архипелаг Цусима; 10 – Остров Хонсю (Япония); 11 – Остров Тайвань). Величина кружков пропорциональна размеру выборок.

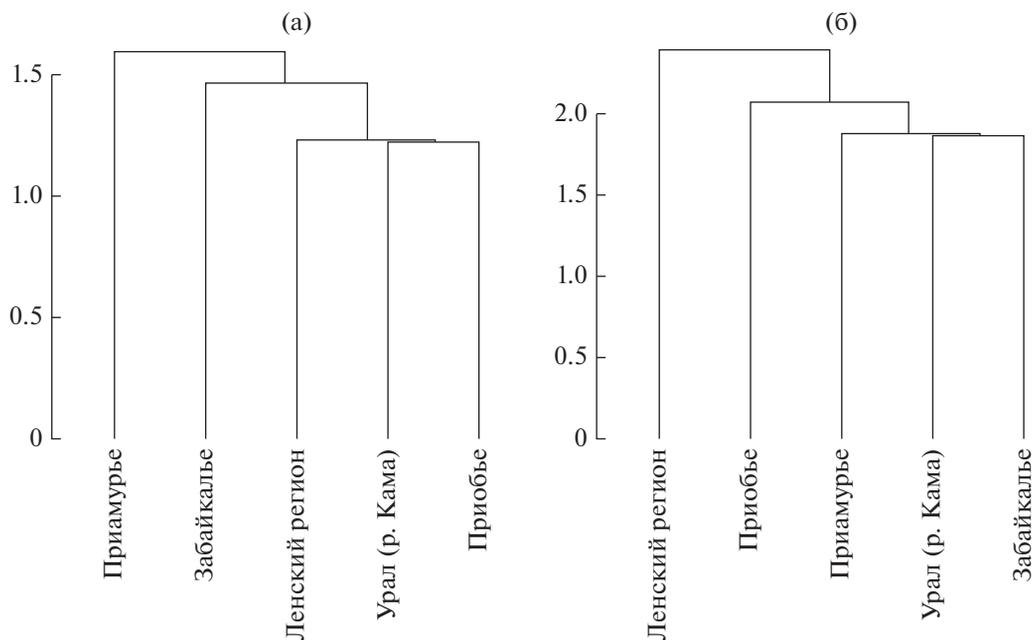
ские, обские (западносибирские) и одна особь из бассейна р. Кама образовали хорошо дифференцированный кластер. Среди самцов основание дендрограммы образуют среднененские и обские колонки, а отдельный кластер – амурские и забайкальские. Таким образом, межпопуляционное сравнение размеров черепа колонка по средним показателям и их кластерный анализ, дают сходные результаты. В обоих случаях среднененские колонки обнаруживают большое морфологическое сходство с западносибирскими, а забайкальские с амурскими зверьками.

Изменчивость митохондриальной ДНК в разных частях ареала колонка относительно высокая (табл. 4). Якутский (среднененский) кононок на этом фоне отличается относительно большим гаплотипическим разнообразием и пониженным уровнем нуклеотидного разнообразия. В целом на территории России показатели генетической

изменчивости несколько ниже, чем в Корее и Японии.

На медианной сети гаплотипов колонка выделены три гаплогруппы, характеризующие филогенетические взаимоотношения между географическими популяциями вида (рис. 3).

В первую группу (I) вошли в основном гаплотипы колонка Алтая, Урала, Якутии, Забайкалья и одного образца из Приморья. Во вторую гаплогруппу (II) вошли главным образом колонки п-ова Корея, архипелага Цусима, а также одна особь из Приморья. В пределах этой группы обособлены колонки с гаплотипами H\_10, H\_11 и H\_12. Третью четко обособленную группу (III) образовали колонки с о-вов Тайвань и Хонсю. Наиболее удален в ней гаплотип H\_14 (о-в Хонсю, Япония), связанный со второй и третьей гаплогруппами посредством 7 мутационных шагов и необнаруженного или вымершего гаплотипа.



**Рис. 2.** Географическая дифференциация колонка по краниометрическим признакам (а – самки, б – самцы) методом минимальной дисперсии Уорда.

Максимальные значения показателя межпопуляционной подразделенности  $F_{ST}$  получены при попарном сравнении географически наиболее удаленных континентальных популяций с популяцией Японского архипелага (табл. 5). В других вариантах попарного сравнения выборок значения  $F_{ST}$  были довольно низкими (от 0.131 до 0.670; в среднем, 0.411).

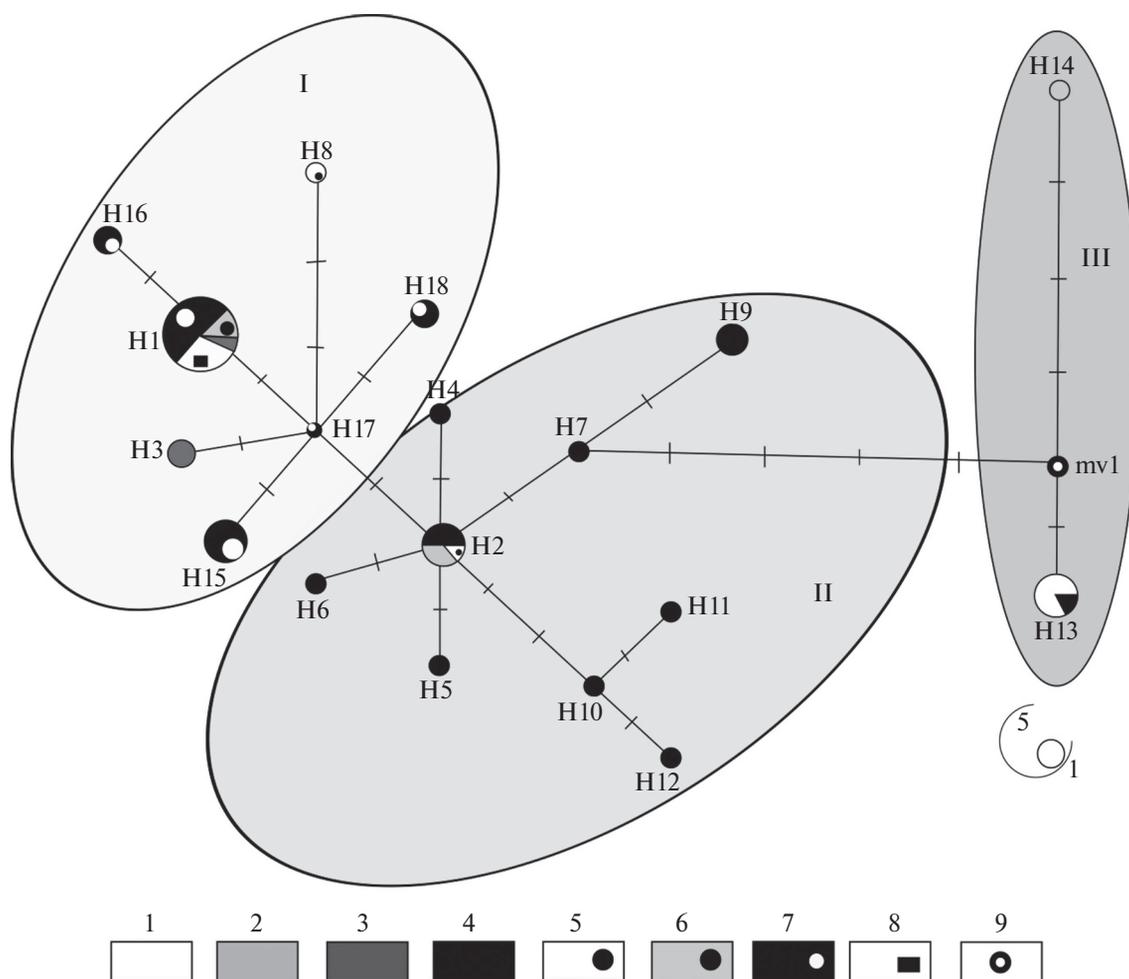
Тест на нейтральность эволюции Tajima’s в рассматриваемых популяциях дал отрицательные

и недостоверные значения, как для отдельных выборок, так и для всей гаплогруппы (табл. 6). Отрицательная и на грани достоверности величина отмечена только для выборки с Японского архипелага. Показатели теста Fu’s  $F_s$  также в основном отрицательны и в большинстве случаев статистически незначимы. Отрицательное достоверное значение отмечено для объединенной выборки забайкальских и приморских колонков, а также для всей исследованной выборки. Величина  $F_u$

**Таблица 4.** Полиморфизм последовательностей фрагмента ген *cut b* мтДНК в разных частях ареала колонка

№	Район	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	$H_d$	$\pi$	<i>k</i>
1	Забайкалье	3	2	2	0.667	0.00287	1.333
2	Урал (Челябинская, Свердловская области)	2	0	1	–	–	–
3	Япония (Архипелаг Цусима и о-в Хонсю)	5	8	2	0.400	0.00690	3.200
4	Приморье (бассейн Амура)	2	3	2	1.000	0.00647	3.000
5	Полуостров Корея	13	14	10	0.949	0.00658	3.051
6	Остров Тайвань	5	0	1	–	–	–
7	Якутия (басс. средней Лены)	22	4	5	0.714	0.00292	1.355
8	Западная Сибирь (Алтай, р. Бия)	7	0	1	–	–	–
9	Общая выборка колонка	59	23	18	0.856	0.00712	3.303
10	Россия	36	8	8	0.672	0.00290	1.346
11	Корея, Япония	23	16	11	0.854	0.00862	4.000

Примечание. *n* – число образцов, *S* – число полиморфных (сегрегирующих сайтов), *h* – число гаплотипов,  $H_d$  – гаплотипическое разнообразие,  $\pi$  – нуклеотидное разнообразие, *k* – среднее число нуклеотидных различий (на сайт).



**Рис. 3.** Медианные сети гаплотипов колонков: 1 – О-в Тайвань (белый); 2 – Архипелаг Цусима и о-в Хонсю (серый); 3 – Забайкалье (темно-серый); 4 – П-ов Корея (черный); 5 – Приморье (бассейн Амура) (белый с черным кругом); 6 – Урала (Челябинская, Свердловская области) (серый с черным кругом); 7 – Якутии (Лено-Алданское и Лено-Вилюйское междуречья) (черный с белым кругом); 8 – Алтай (басс. р. Бия) (белый с черным прямоугольником); 9 – Черная окружность обозначает необнаруженные или вымершие гаплотипы. Цифры на связях отражают число замен между гаплотипами. Размер кругов (от 1 до 5) соответствует количеству особей, представляющих данный гаплотип.

для гаплотипов колонка с Японских островов имеет положительное значение.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Морфология.** Колонки характеризуется хорошо выраженным половым диморфизмом массы и

размеров тела и черепа. Наибольшие половые различия у взрослых колонков выявлены по массе тела, которые у самцов были вдвое больше, чем у самок. Это согласуется с литературными данными по разнице массы тела у самцов и самок разных видов куницеобразных, включая колонка, варьирующей в пределах от 1.4 у куницы и солонгоя до

**Таблица 5.** Попарные значения  $F_{ST}$  исследованных выборок колонка

№	Район отбора проб	1	2	3	4	5
1	Забайкалье и Приморье	0				
2	Западная Сибирь (Алтай, р. Бия)	0.388	0			
3	Япония (о-ва Цусима, Хонсю)	0.421	0.670	0		
4	Полуостров Корея	0.334	<b>0.587</b>	0.257	0	
5	Якутия (средняя Лена)	<b>0.131</b>	0.351	0.557	0.410	0

**Таблица 6.** Тест на нейтральность популяций колонка

Районы отбора проб	<i>n</i>	Tajima's <i>D</i> ( <i>p</i> )	Fu's <i>F<sub>s</sub></i> ( <i>p</i> )
1. Забайкалье и Приморье	5	−0.561 (0.399)	−5.572 (0.024)
2. Западная Сибирь (Алтай, р.Бия)	7	—	—
3. Япония (о-ва Цусима, Хонсю)	5	−1.192 (0.095)	3.679 (0.971)
4. Полуостров Корея	18	0.152 (0.608)	−1.850 (0.169)
5. Якутия (средняя Лена)	22	0.659 (0.781)	−0.211 (0.438)
Для всей выборки	59	−1.052 (0.146)	−5.572 (0.030)
Россия	36	−0.881 (−0.881)	−2.381 (0.08)
Корея и Япония	23	−0.2779 (0.432)	−2.007 (0.169)

3.1 раз у итатси (Терновский, Терновская, 1994). Возрастная динамика массы и величины тела и черепа у молодых самцов колонка занимает более продолжительный период, чем у самок; они позже достигают веса и размеров взрослых животных.

По данным В.А. Тавровского и др. (1971), полученным в середине прошлого столетия, средние показатели массы и длины тела взрослых самцов ( $353 \pm 10.4$  г и  $332 \pm 3.0$  мм) и самок ( $203 \pm 7.0$  г и  $277 \pm 4.0$  мм) якутского колонка значительно меньше ( $p < 0.01$ ), чем в нашей выборке (см. табл. 2). Как мы полагаем, это связано с использованием разных методов определения возраста и разным возрастным составом исследованных зверьков, а не с реальным увеличением их размеров. Такие же различия выявляются по кондидобазальной длине, скуловой и мастоидной ширине черепа у самцов ( $p < 0.01$ ), у самок эти показатели сходны, кроме мастоидной ширины ( $p < 0.01$ ). Сравнение наших выборок черепов взрослых колонков (1–3+ года) за 1950–1980 гг. и 2000-е гг. не выявило хронологической изменчивости, их размерные характеристики соответствовали таковым *M. s. sibirica*.

**Изменчивость митохондриальной ДНК.** По уровням гаплотипического и нуклеотидного разнообразия среднеленская популяция колонка близка к сибирским популяциям вида. Изначально низкая эффективная численность и пониженный биотический потенциал подобных группировок при накоплении генетической изменчивости могут значительно повышаться, обеспечивая популяционный рост (Avice, 2000). В Приморье, Японии и на Корейском п-ове колонок характеризуется генетическими параметрами предковых популяций.

**Филогения.** Медианная сеть гаплотипов колонка на значительной части Северной Азии четко разделена на гаплогруппы. Континентальные популяции образуют две группы, соответствующие подвиговому разделению на дальневосточную (*M. s. manchurica* Pall., 1911) и сибирскую формы (*M. s. sibirica* Pall., 1773) (Аристов, Барышников, 2001). В группу *manchurica* вошли преимущественно гаплотипы

колонка из Приморья и п-ова Корея, в группу *sibirica* — из бассейнов р. Лены и р. Оби.

Предполагается, что расселение колонка из коренного ареала на юго-востоке Азии и Приморья происходило в постледниковый период и продвинулось до западных пределов в первой половине XIX в. (Кассал, 2013). Это подтверждается отсутствием плейстоценовых находок колонка в северной части современного ареала, а также низкими и в большинстве своем недостоверными значениями Tajima's *D* и Fu's *F<sub>s</sub>* в сибирских популяциях (Ishikawa и др., 2020; наши данные).

На юге Дальнего Востока ископаемые останки колонка известны с позднего плейстоцена (Алексеева, Барышников, 2020). В Средней Сибири, на севере Приангарья они датируются ранним голоценом (8–10.3 тыс. л. н.) (Клементьев, 2014). В бассейн средней Лены он проник, в среднем, голоцене во время климатического оптимума и окончательного формирования современной растительности (6–5 тыс. л. н.) (Боескоров, Барышников, 2013). Однако остаются неизвестными границы распространения и численность колонка в этом регионе. В документах о ясачных сборах в Якутии в XVII в. упоминаются все массовые пушные виды — соболь, лисица, песец, горностай, белка, однако сведения о колонке отсутствуют. Не упоминается мех колонка в описаниях одежды народов Якутии в XVII–XVIII в. (Гаврильева, 2000; Миллер, 2009). Сообщения о заготовках колонка появляются только в начале XIX в., причем сразу о больших их объемах. В 1837–1843 гг. из Якутии ежегодно вывозилось от 1050 до 5000 шкурок этого вида (Некоторые замечания о Якутской ярмарке, 1817; Павлов, 1972; Дьяконов, 1990). Изложенное может объясняться двумя причинами: поздним вовлечением в пушной рынок шкурок колонка вследствие снижения численности и добычи более популярных пушных видов; подъемом численности колонка и повышением эффективности его промысла. Одним из факторов этого роста численности могло быть снижение угнетающего пресса со стороны соболя, истребленного

к тому времени на больших территориях. Их обостренные межвидовые отношения и агрессивность соболя по отношению к колонку наблюдались во многих частях ареала (Тимофеев, Надев, 1955; Войлочников, 1977; и др.).

Идентичность морфо-генетических признаков якутского колонка с сибирскими популяциями, а также сравнительно позднее появление в Якутии свидетельствуют о сложной истории освоения им данного региона. Из этих и палеонтологических данных (см. выше) можно предположить, что первоначально расселение колонка из исходного ареала шло в западном направлении – в Среднюю и Западную Сибирь. Заселение колонком холодных районов Якутии было вторичным явлением в этом процессе, возникшим по мере адаптации и формирования новых популяций в Сибири, а затем расширения их ареала на северо-восток.

**Финансирование.** Исследования выполнены в рамках проектной части государственного задания в сфере научной деятельности Министерства науки и высшего образования РФ по теме FSRG-2020-0019 “Био- и хеморазнообразие экосистем, эволюция и генетические особенности биоиндикаторов Восточной Сибири и разработка технологий освоения возобновляемых растительных ресурсов”, 2020–2022 гг. и “Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение” (номер гос. регистрации АААА-А17-117020110058-4)

**Соблюдение этики работы с животными.** Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Э.В., Барышников Г.Ф.* Позднеплейстоценовые и голоценовые остатки хищных млекопитающих (Carnivora) из пещеры Блинец на юге Дальнего Востока России // Тр. Зоологического института РАН. 2020. Т. 324. № 3. С. 388–444.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб., 2001. 560 с.
- Боевсков Г.Г., Барышников Г.Ф.* Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. М.: Наука, 2013. 210 с.
- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А., Николаев И.Г., Охотина М.В., Юдин В.Г., Братенков П.В.* Млекопитающие Зейского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. 142 с.
- Войлочников А.Т.* Колонок. Общие сведения. Предбайкалье и Забайкалье. Дальний Восток // Колонок, горностай, выдра. М.: Наука, 1977. С. 5–70.
- Гаврильева Р.С.* Одежда народа Саха конца XVII–середины XVIII века: опыт этнографической реконструкции // Дисс. на соиск. уч. степ. канд. ист. наук. Якутск, 2000. 221 с.
- Гейтнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Часть 1. Морские коровы и хищные. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
- Дьяконов А.Л.* Пушной промысел в Якутии конца XVIII–середины XIX века. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1990. 144 с.
- Кассал Б.Ю.* Колонок *Mustela sibirica* в среднем Прииртыше // Рос. Журн. Биол. Инвазий 2013. №3. С. 38–59.
- Клевезаль Г.А.* Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 288 с.
- Клементьев А.М.* Раннеголоценовая фауна северной Ангары (материалы археологических объектов) // Известия Иркутского Гос. Университета. Сер. Геоархеология. Этнология. Антропология. 2014. Т. 8. С. 31–44.
- Миллер Г.Ф.* Описание сибирских народов / Изд. А.Х. Элерт, В. Хинтцше / Пер. с нем. А.Х. Элерт. М.: Памятники исторической мысли, 2009. 456 с. (Источники по истории Сибири и Аляски из российских архивов: VIII, 1; Герард Фридрих Миллер. Этнографические труды. Часть 1.
- Некоторые замечания о Якутской ярмарке // Казанские известия. 1817. № 103. С. 473–474.
- Новиков Г.А.* Хищные млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 294 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л.* Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* L. (MAMMALIA, MUSTELIDAE) // Бюллетень МОИП, отд. Биологии, 1974. Т. 79(6). С. 23–35.
- Павлов П.Н.* Пушной промысел в Сибири XVII в. Красноярск, 1972. 408 с.
- Строганов С.У.* Звери Сибири. Хищные. М: Изд-во АН СССР, 1962. 458 с.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г.* и др. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г.* Экология куницеобразных. Новосибирск: ВО Наука, 1994. 223 с.
- Тимофеев В.В., Надев В.Н.* Соболя. М.: Изд-во техн. и экон. лит-ры по вопросам заготовок, 1955. 404 с.
- Avise J.C.* Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 2000.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S.* Checklist of Palearctic and Indian mammals 1758 to 1946. L.: British Museum, 1951. 810 p.
- Hosoda T., Sato J.J., Lin L.K. Chen Y.J., Harada M., Suzuki H.* 2011. Phylogenetic history of mustelid fauna in Taiwan inferred from mitochondrial genetic loci // Can. J. Zool. Vol. 89: 559–569. 4  
<https://doi.org/10.1139/Z11-029>

- Hosoda T., Suzuki H., Harada M., Tsuchiya K., Han S.H., Zhang Y., Kryukov A.P., Lin L.K. Evolutionary trends of the mitochondrial lineage differentiation in species of genera *Martes* and *Mustela* // *Genes Genet. Syst.* 2000. 75(5): 259–267.
- Ishikawa K., Abramov A.V., Amaike Y., Nishita Y., Masuda R. Phylogeography of the Siberian weasel (*Mustela sibirica*), based on a mitochondrial DNA analysis // *Biological Journal of the Linnean Society.* 2020. V. 129. P. 587–593.  
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz202>
- Koh H.S., Jang K.H., Oh J.G., Han E., Jo J.E., Ham J.E., Jeong S.K., Lee J.H., Kim K., Kweon G.H., In S.T. Lack of mitochondrial DNA sequence divergence between two subspecies of the Siberian Weasel from Korea: *Mustela sibirica coreanus* from the Korean Peninsula and *M.s. quepartis* from Jeju Island // *Anim. Szst. Evol. Divers.* 2012. V. 28. № 2: P. 133–136.  
<https://doi.org/10.5635/ASED.2012.28.2.133>
- Kurose N., Abramov A.V., Masuda, R. Intrageneric diversity of the cytochrome B gene and phylogeny of eurasian species of the genus *mustela* (mustelidae, carnivora) // *Zool. Sci.* 2000. 17 (5): 673–679.  
<https://doi.org/10.2108/zsj.17.673>
- Shalabi M., Abramov A.V., Kosintsev P.A., Lin L-K, Han S.H., Watanabe S., Yamazaki K., Kaneko Y., Masuda R. Comparative phylogeography of the endemic Japanese weasel (*Mustela itatsi*) and the continental Siberian weasel (*Mustela sibirica*), revealed by complete mitochondrial genome sequences // *Biol. J. the Linnean Society.* 2016. 120: 333–348.  
<https://doi.org/10.1111/bij.12891>
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. *Molecular cloning: a laboratory manual*, 2nd edn. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, 1989. P. 1–421.
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics* 2009. V. 25. P. 1451–1452.

## Morpho-Genetic Features of the Siberian Weasel (*Mustela sibirica* Pall.) on the North-Eastern Edge of the Area (Middle Lena Basin, Yakutia)

E. S. Zakharov<sup>1, 2, #</sup>, V. M. Safronov<sup>1</sup>, N. N. Zakharova<sup>2</sup>, L. A. Pestryakova<sup>2</sup>, L. P. Koryakina<sup>3</sup>, S. Kruse<sup>4</sup>, and N. A. Bochkarev<sup>5</sup>

<sup>1</sup> *Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 41 Lenin avenue, 677980 Russia*

<sup>2</sup> *Institute of Natural Sciences, North-Eastern Federal University in Yakutsk, Belinskogo str. 58, 677000 Yakutsk, Russia*

<sup>3</sup> *Arctic State Agrotechnological University, Yakutsk, Sergelyakhskoe rd. 3, 677007 Russia*

<sup>4</sup> *Alfred Wegener Institute Helmholtz Centre for Polar and Marine Research, Telegrafenberg A45, 14473 Potsdam, Germany*

<sup>5</sup> *Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Frunze str. 11, 630091 Russia*

#e-mail: zevsable@gmail.com

The sex and age differences of the Siberian weasel by morphological characteristics were considered, the value of sexual dimorphism was estimated by the main dimensional characteristics. A high haplotypic diversity and a reduced level of nucleotide diversity of the Siberian weasel in Yakutia were revealed. The similarity of the Yakut and West Siberian Siberian weasels in the complex of morpho-genetic features and their differences from the Far Eastern subspecies, including the variability of the fragment of the cytochrome b mtDNA gene, have been established. A median network of Siberian weasel haplotypes was built, characterizing the phylogenetic relationships between populations. Shows the possible ways and sequence of settlement of the Siberian weasel in North Asia

*Keywords:* Siberian weasel, subspecies, morphology, mtDNA, genetic structure