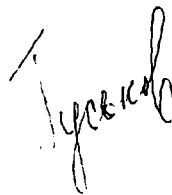


9 15-3/193

На правах рукописи



ГУСЬКОВ

Валентин Юрьевич

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
БУРОГО МЕДВЕДЯ *URSUS ARCTOS* LINNAEUS, 1758
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2015

Работа выполнена в лаборатории эволюционной зоологии и генетики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник **Крюков Алексей Петрович**

Официальные оппоненты:

Пикунов Дмитрий Григорьевич, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, главный научный сотрудник лаборатории экологии и охраны диких животных

Костыря Алексей Васильевич, кандидат биологических наук, ФГБУН Биолого-почвенный институт ДВО РАН, старший научный сотрудник лаборатории териологии

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Защита диссертации состоится «27» октября 2015 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук по адресу:

690022, г. Владивосток, проспект 100-летия Владивостока, д. 159.

Факс: 8 (423) 231-01-93, e-mail: info@biosoil.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте института: <http://www.biosoil.ru>

Автореферат разослан

«27» июля 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Саенко
Елена Михайловна



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Изменчивость – фундаментальное свойство живого. Изучение соотношения форм и размаха изменчивости и её проявление на разных уровнях организации живой материи – от молекулярного до экосистемного – представляет собой важную и трудноразрешимую проблему. От её решения зависят успехи в упорядочивании биологического разнообразия, в том числе построения адекватной системы живой природы.

Морфологические методы традиционно используются в систематике, а также при изучении структуры видов и популяций (Мейер, 1968; Klingenberg, 2002; Павлинов, 2008). В последние десятилетия с внедрением молекулярно-генетических методов широко дискутируются несоответствия конкретных таксономических схем, построенных на основе морфологических и генетических подходов. Данные противоречия могут быть разрешены комплексным подходом к изучению изменчивости. В настоящее время в литературе уже появились плодотворные консенсусы в этом направлении (Baryshnikov et al., 2004; Абрамсон, 2013). С другой стороны, анализ распределения генетических линий по видовому ареалу служит новым инструментом для реконструкции путей и способов расселения видов в прошлом (Avice, 1987, 2000; Абрамсон, 2007, 2009; Холодова, 2009; Townsend et al., 2011; Kinoshita et al., 2015). В связи с этим особую актуальность имеет применение комплексного подхода для изучения географической изменчивости широкоареальных видов (Baryshnikov et al., 2004; Kutschera et al., 2014; Kinoshita et al., 2015). К ним относится бурый медведь *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 – политипический вид, один из самых крупных современных хищников на планете, имеющий обширный ареал, охватывающий горно-лесную область Палеарктики и частично Неарктики. Попытки изучения морфологической, генетической и географической изменчивости, а также внутривидовой систематики бурого медведя дальневосточного региона не прекращаются до настоящего времени. Однако работ, посвящённых краниометрической изменчивости вида на Дальнем Востоке России недостаточно (Юдин, 1991; Baryshnikov et al., 2004; Барышников, 2010). На сегодняшний день для большинства подвидов отсутствуют полные морфологические, в том числе и краниометрические диагнозы. Лучшее всего освещены краниометрические параметры островных популяций бурого медведя о. Хоккайдо и других островов юга дальневосточной части ареала (Yoneda, Abe, 1976; Ohdachi et al., 1992; Baryshnikov et al., 2004; Барышников, Пузаченко, 2009). Была показана взаимосвязь между географическим распределением морфологических группировок и генетическими линиями, а также дифференциация этих групп по краниометрическим критериям (Baryshnikov et al., 2004). Однако внутривидовая изменчивость бурого медведя материковой части российского Дальнего Востока до настоящего времени остаётся изученной недостаточно полно.

В последние годы возрос интерес к изучению генетического разнообразия этого вида на Дальнем Востоке. В некоторых работах показано наличие у бурого медведя 7 групп гаплотипов, в свою очередь подразделяющихся на подгруппы (Davison et al., 2011). Географическое распределение данных групп в некоторых местах ареала, вероятно, отражает этапы последовательных волн миграции

(Tsuruga et al., 1994; Masuda et al., 1998, 2001; Matsubashi et al., 1999, 2001; Korsten et al., 2009; Davison et al., 2011). Но работ по генетическому разнообразию бурого медведя материкового российского Дальнего Востока, а также направленных на анализ гипотезы его распространения на данной территории не достаточно (Korsten et al., 2009; Гуськов и др., 2012; Hirata et al., 2013).

Таким образом, недостаточная изученность морфологической и генетической изменчивости бурого медведя на Дальнем Востоке России не позволяет сделать достоверной реконструкции формирования ареала этого вида.

Цели и задачи исследования. Целью данной работы является выяснение закономерностей краниометрической и генетической изменчивости бурого медведя Дальнего Востока России. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Разработать методику определения возраста бурого медведя по краниометрическим признакам;
2. Проанализировать особенности изменчивости краниометрических параметров бурого медведя Дальнего Востока России;
3. Изучить особенности генетической изменчивости бурого медведя российского Дальнего Востока и построить филогеографические схемы;
4. Провести сравнение краниометрических и генетических результатов и оценить их значимость для систематических задач;
5. Детализировать гипотезу расселения *Ursus arctos* в дальневосточной части ареала.

Научная новизна. Впервые для Дальнего Востока России и, в частности, южной его части, получены краниометрические характеристики черепов бурого медведя. Разработана методика определения возраста бурого медведя по черепу. Впервые получены полные последовательности гена цитохрома *b* и контрольного региона мтДНК бурого медведя юга Дальнего Востока России. Помимо этого, впервые проведен анализ аминокислотных последовательностей гена цитохрома *b* особей бурого медведя данной части ареала. Гипотеза о распространении бурого медведя на дальневосточной части ареала получила новое обоснование и детализацию.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные при краниометрическом анализе данные могут быть использованы для адекватного описания подвидов бурого медведя Дальнего Востока России. Они дополняют картину морфологической изменчивости бурого медведя в этой части ареала. Построенная схема определения возраста позволяет с достаточно высокой точностью отнести череп медведя если не к конкретному возрасту, то к одной из шести возрастных групп.

Полученные в ходе молекулярно-генетических исследований результаты расширяют существующую картину филогеографии бурого медведя не только для дальневосточной части, но и в целом для всего евразийского ареала. Они также дают ответы на часть вопросов, связанных с проникновением бурого медведя на материковую территорию юга Дальнего Востока России и некоторые острова западной части Тихого океана в позднем плейстоцене, внося новые данные в существующую гипотезу распространения.

Личный вклад автора. Большая часть краниометрических промеров была получена собственно автором в ходе изучения материала, хранящегося в ряде музеев и частных коллекций. Также автор принимал участие в обработке морфологических данных, анализе и интерпретации полученных результатов. Экспериментальная часть молекулярно-генетической работы и анализ нуклеотидных последовательностей были выполнены автором самостоятельно. Автор непосредственно участвовал в представлении результатов на конференциях и подготовке публикаций по результатам исследований.

Апробация результатов работы. Результаты работы были представлены на ежегодных молодежных конференциях-конкурсах Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток, 2012, 2013), на всероссийской конференции «Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы» (Томск, 2012) и на международном симпозиуме «Modern Achievements in Population, Evolutionary and Ecological Genetics» (МСБ «Восток», 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ, в том числе 2 статьи в журналах из списка ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 180 страницах. В работе использовано 32 иллюстрации (рисунка) и 20 таблиц. Список цитируемой литературы состоит из 224 работ, из которых 145 на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю благодарность сотрудникам лаборатории эволюционной зоологии и генетики БПИ ДВО РАН за содействие и всестороннюю помощь, оказанную в ходе выполнения работы. Сердечно благодарю своего научного руководителя д.б.н. А.П. Крюкова за всестороннюю помощь на всем протяжении исследовательских работ и оформления текста диссертации, а также за ценные советы и рекомендации. Особую благодарность выражаю к.б.н. И.Н. Шереметьевой за огромную помощь в обработке морфологического материала и проведении молекулярно-генетических исследований, ценные советы и замечания при подготовке публикаций к печати. За ценные советы я обязан к.б.н. Л.Н. Спиридоновой. Благодарю к.б.н. И.В. Серёдкина (ТИГ ДВО РАН) за предоставленные черепа и образцы тканей. Особо благодарю д.б.н. Г.Ф. Барышникова (ЗИН РАН), сотрудников Зоомузея МГУ, к.б.н. В.Г. Юдина (БПИ ДВО РАН) и О.Ю. Тютенькова (каф. зоологии позвоночных и экологии НИ ТГУ) за возможность изучить коллекции черепов медведей в музеях страны. Благодарю сотрудников АФ БСИ ДВО РАН к.б.н. О.В. Жилина и Р. Ткаченко, охотников Г.М. Шаульского и В.П. Пономарчука за предоставленные образцы тканей и черепа медведей.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе дается характеристика объекта исследования – бурого медведя *Ursus arctos*. Приводится краткое описание вида, информация о подвидовой структуре (подраздел 1.1), обсуждаются современные проблемы и нерешенные задачи, как в морфологических (1.2), так и в генетических исследованиях (1.3), а также дан обзор

методов определения возраста животного (1.4). Приведены данные по палеогеографической характеристике региона исследований (1.5), общие сведения по филогеографии и филогении (1.6), молекулярных маркерах (1.7) и методах построения филогенетических реконструкций (1.8), используемых в работе.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Материал для морфологического анализа

Места сбора образцов	N
Приморский край	93
Томская область	30
о. Сахалин	29
Алтай	16
п-ов Камчатка	15
Амурская область	13
Хабаровский край	10
Курильские острова	10
Красноярский край	9
Шантарские острова	9
Магаданская область	7
Республика Саха (Якутия)	6
Забайкальский край	6
Республика Хакасия	5
Новосибирская область	5
Чукотский АО	2
Республика Тыва	2
Таджикистан	2
Киргизия	2
Ленинградская область	1
Нет данных	10
Всего	282

Таблица 1. Общий объем исследованных выборок черепов.
N – число образцов

В ходе работы метрически обработано 282 черепа бурого медведя, хранящихся в коллекциях Зоологического музея МГУ (г. Москва), Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск), Зоологического музея НИ ТГУ (г. Томск), Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток), а также использованы трофеи ряда частных лиц (табл. 1). Схема измерений для краниометрического анализа дана по Барышникову (2007). Выборки самцов и самок проанализированы раздельно. В качестве объектов исследования выступали отдельные особи, а не заранее сформированные выборки. Для анализа морфометрических данных применяли схему, взятую из работ Пузаченко с соавторами (Боескоров, Пузаченко, 2001; Пузаченко, 2001, 2004, 2006) и апробированную на других млекопитающих (Шереметьева, 2007; Sheremetyeva et al., 2009).

2.2. Методика определения возраста бурого медведя

Из предложенных в литературе вариантов были использованы методики, связанные исключительно с черепными характеристиками. В качестве основных краниологических характеристик послужили степень облитерации швов, развитость гребней, изменение общей скульптуры поверхности черепа, характер смены и износа зубов (Лопя, 1970, Завацкий, 1981, 1981а, 1986, 1987; Юдин, 1991; Клевезаль, 2007). Но существующие описания не позволяли точно определять возраст или хотя бы достаточно узкий временной промежуток. Поэтому по литературным описаниям, а также на основании собственных наблюдений, была разработана собственная методика, включающая 29 параметров черепа.

2.3. Методы обработки и анализа краниометрических данных

Для работы с морфологическим материалом и дальнейшим краниометрическим анализом мы заимствовали хорошо зарекомендовавшую себя схему измерений (Barushnikov et al., 2004; Барышников, 2009). Принятые в дальнейшей работе сокращения: L1 – общая длина, L2 – кондиллобазальная длина, L3 – основная длина, L4 – длина мозгового отдела, L5 – длина лицевого отдела, L6 – лицевая длина, L7 – длина костного нёба, L8 – длина верхнего зубного ряда C1-M2, L9 – длина верхнего ряда щечных зубов P4-M2, W10 – скуловая ширина, W11 – ширина мозговой коробки, W12 – наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения), W13 – межглазничная ширина, W14 – ширина в затылочных мышечках, W15 – мастоидная ширина, W16 – ширина костного нёба у задненёбной вырезки, W17 – наибольшая ширина костного нёба, W18 – ширина в клыках, W19 – наибольший диаметр глазницы, H20 – высота затылка, L21 – длина нижнечелюстной кости, L22 – длина нижнечелюстной кости до углового отростка, L23 – длина нижнего зубного ряда c1-m3, L24 – длина нижнего ряда щечных зубов p4-m3, H25 – высота нижнечелюстной кости в венечном отростке, H26 – высота нижнечелюстной кости позади m1, H27 – высота нижнечелюстной кости в области диастемы.

В качестве нуль гипотезы принято предположение о том, что изменчивость случайна. Для оценки попарного расстояния между экземплярами использована дистанция Евклида и коэффициент корреляции Кендалла. Для статистического уравнивания все параметры стандартизированы. В первой стадии анализа классифицированы все неповрежденные черепа медведей. Уменьшение размерности выполнено с помощью многомерного шкалирования (MDS) (Kruskal, Wish, 1978; Крускал 1986; Дависон 1988; James, McCulloch, 1990). Классификация экземпляров выполнена с помощью метода невзвешенного попарного среднего (UPGMA) с использованием осей MDS в качестве переменных и стандартной дистанции Евклида (Уиллиамс, Ланс, 1986). Достоверность различий между группами оценена с применением теста Краскела-Уоллиса (H). Достоверными различия признаны при $p < 0,01$.

Для определения принадлежности поврежденных экземпляров к полученным с помощью UPGMA группам (кластерам) использован дискриминантный анализ. Наиболее значимые для разделения особей по кластерам параметры были отобраны методом пошагового дискриминантного анализа. Сопоставление результатов независимой классификации экземпляров с их распределением по подвидам и географическим выборкам выполнено методом перекрестных таблиц.

2.4. Материал для молекулярно-генетического анализа

Молекулярно-генетические исследования выполнены на основе оригинального материала: 59 образцов тканей бурого медведя *U. arctos*, собранных на территории пяти регионов Дальнего Востока России и одной европейской части России (табл. 2). Помимо собственных данных, в работе использованы все последовательности гомологичных участков исследуемых генов из базы данных GenBank/NCBI (n=474). В качестве внешней группы были использованы

последовательности AB101520 (D-loop) и EU573171 (cytb) гималайского медведя *U. tibetanus* из базы данных GenBank/NCBI (Ishibashi et al., 2004, Hwang et al., 2008).

Таблица 2. Материал молекулярно-генетического анализа

Места сбора образцов	N
Приморский край (P)	21
о. Сахалин (S)	15
Хабаровский край (Kh)	7
Амурская область (A)	11
Магаданская область (M)	2
Костромская область (Ko)	2
о. Шикотан (KI)	1
Всего	59

2.5. Молекулярно-генетические методики

Выделение и очистка суммарной клеточной ДНК осуществлялось стандартным фенольно-детергентным методом (Маниатис и др., 1984) или солевым (Aljanabi et al., 1997). Для особо сложных экземпляров и при работе с кровью использовались наборы DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN). Контроль качества и количества ДНК, а также продуктов амплификации проводили с помощью электрофореза в агарозном геле.

Фрагменты гена цитохрома *b* и контрольного региона мтДНК амплифицировались методом ПЦР с использованием нескольких пар праймеров (Matsushashi et al., 1999, 2001; Korsten et al., 2009). Последовательности нуклеотидов определяли на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 3130 ("Applied Biosystems", США) Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток).

2.6. Анализ молекулярно-генетических данных

Редактирование и выравнивание последовательностей проводили вручную в программе BioEdit 7.0.9.0 (Hall, 1999). Филогенетические реконструкции строили в программах MEGA 5.05 (Kumar et al., 2004; Tamura et al., 2011) и Network 4.6.0.0 (Bandelt et al., 1999) методами "ближайшего соседа" (NJ), "минимальной эволюции" (ME), "максимального правдоподобия" (ML) и "максимальной парсимонии" (MP). Устойчивость порядка кластеризации оценивали с помощью бутстрэп-анализа (1000 повторностей). Гаплотипическое (h) и нуклеотидное разнообразие (π), рассчитывали в программах DnaSp 5.10.01 (Rozas et al., 2003) и ProSeq 2.9.1 (Filatov, 2002). Изменения демографической структуры оценивали анализом частотного распределения попарных различий между отдельными гаплотипами (Slatkin, Hudson, 1991). Демографические гипотезы проверяли, используя тесты на нейтральность (Tajima's D и Fu's Fs) (Tajima, 1989; Fu, 1997).

Глава 3. Результаты

3.1. Определение возраста бурого медведя по черепу

В данном разделе представлены результаты работы по определению возраста бурого медведя исключительно по черепу без деструктивного воздействия на него. Данная методика, полученная на основании литературных данных и собственных наблюдений, позволяет работать с музейными образцами, не боясь повредить их. Используются следующие параметры: степень облитерации швов, развитость гребней, изменение общей скульптуры поверхности черепа, характер смены и износа зубов. В результате составлена таблица-схема по определению возраста

бурого медведя. Она показывает, что по черепу можно отличить неполовозрелых особей от взрослых медведей, а также демонстрирует особенности развития бурого медведя в постнатальный период.

3.2. Результаты морфологического анализа черепов медведей

Из 282 метрически обработанных черепов бурого медведя (108 самцов, 49 самок и 125 с неопределенным полом и/или регионом) в первую очередь в анализ было включено 45 неповрежденных экземпляров (29 самца и 16 самок). В ходе последующего анализа было классифицировано еще 65 поврежденных образцов (53 самца и 12 самок). Поэтому в конечный анализ вошли 110 образцов бурого медведя (82 самца и 28 самок). 22 образца не имели нужных для анализа данных.

3.2.1. Морфологический анализ черепов самцов

Для каждого неповрежденного экземпляра было найдено 10 осей MDS: 8 (D1–D8) в результате шкалирования матрицы дистанций, 2 (K1–K2) в результате шкалирования матрицы коэффициентов корреляций Кендалла. С первой осью (D1) достоверно коррелируют все параметры черепа, с D2 – L9, с D3 – L6 и W19, с D4 – H26, с D5 – W10 и H25, с D6 – L9 и L24, с D7 – W15 и с D8 – W16 и W17. Девятая ось (K1) описывает относительную изменчивость (связанную с размерами) параметра L9, а K2 – L1, L4, W14 и W19.

В результате классификации экземпляров с использованием осей MDS может быть выделено два кластера (рис. 1). Максимальный вклад вносили оси D1, D2, D7, D6, D3, K1, D4 и D5 (в порядке убывания значимости). Достоверные отличия экземпляров кластера I от второго были обнаружены по всем параметрам, за исключением L9, W10, W12, W15 и W17.

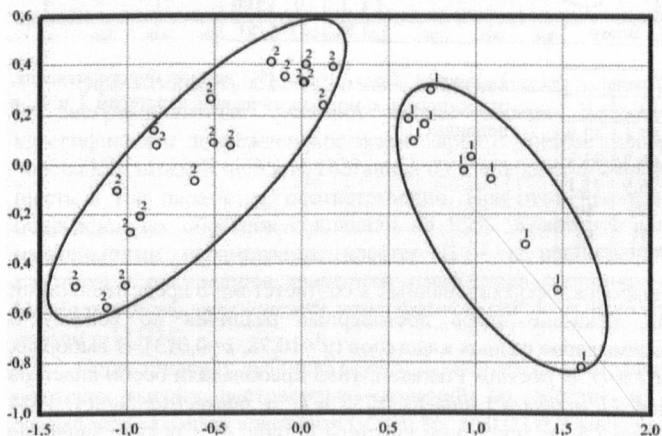


Рис. 1. Распределение образцов самцов бурого медведя двух морфологических кластеров (I и II) в плоскости двух осей многомерного шкалирования (ОМШ) D1 и D2

Эффективность классификации поврежденных экземпляров с учетом всех краниометрических параметров составила 61,6%, при этом в дискриминантную функцию вошли девять параметров. Эффективность классификации поврежденных экземпляров с учетом только параметров осевого черепа или нижней челюсти

составила 52,5 и 65,7%, соответственно; в дискриминантную функцию вошли шесть и три параметра, соответственно. При этом все три типа классификации поврежденных образцов совпали на 95%. Кластер I включает экземпляры с наименьшими параметрами, кластер II – с наибольшими. Различия между кластерами по средним значениям параметров составили от 5,02% до 16,14%. Самые большие различия между кластерами были по высоте нижнечелюстной кости позади m1 (H26) и высоте нижнечелюстной кости в области диастемы (H27).

Сопоставление выборок, сформированных по географическому принципу, показывает слабые достоверные различия по составу и соотношению в них экземпляров разных кластеров ($\chi^2=20,11$, $p=0,009$). В выборках Западной Сибири (Алтай+Томская обл.), Республики Саха (Якутии) и Магаданской области преобладают особи I кластера, тогда как в выборках Приморского края, о. Сахалин, п-ова Камчатка, Северных Курил и Чукотского АО преобладают экземпляры кластера II. Выборка левобережья Амура содержит в равной доле особей как I, так и II кластера (табл. 3).

Регион	Самцы		
	N	I	II
Зап. Сибирь (Алтай + Томская обл.)	19	58	42
Республика Саха (Якутия)	2	100	0
Магаданская обл.	3	100	0
Шантарские о-ва	0	0	0
Левобер. р. Амур (Амурская обл. и Хабаровский кр.)	12	50	50
Приморский кр.	35	17	83
о. Сахалин	5	40	60
п-ов Камчатка + Северные Курилы	5	0	100
Чукотский АО	1	0	100
Всего	82	31	51

Таблица 3. Доля особей (%) самцов бурого медведя, относящихся к морфологическим кластерам I и II в географических выборках

Подвид	Самцы		
	N	I	II
<i>U.a. arctos</i>	7	57.1	42.9
<i>U.a. jenseensis</i>	18	66.7	33.3
<i>U.a. lasiotus</i>	52	26.9	73.1
<i>U.a. piscator</i>	5	20	80
Всего	82	31	51

Таблица 4. Доля особей (%) самцов бурого медведя, относящихся к морфологическим кластерам I и II, в подвидах

Сопоставление выборок, сформированных в соответствии с представлениями об ареалах подвидов, показало слабо достоверные различия по составу и соотношению в них экземпляров разных кластеров ($\chi^2=10,78$, $p=0,013$). В выборках *U. a. lasiotus* Gray, 1867 и *U. a. piscator* Pucheran, 1855 преобладали особи кластера II, тогда как в выборках *U. a. arctos* Linnaeus, 1758 и *U. a. jenseensis* Ognev, 1924 доля особей этого кластера была ниже, чем кластера I (табл. 4). Средние значения параметров черепов экземпляров кластера II соответствуют данным по подвиду *U. a. ferax* Temminck, 1842, приведенным Барышниковым (Barushnikov et al., 2004).

3.2.2. Морфологический анализ черепов самок

Для каждого неповрежденного экземпляра было найдено 6 осей MDS: 3 (D1–D3) в результате шкалирования матрицы дистанций, 3 (K1–K3) в результате шкалирования матрицы коэффициентов корреляций Кендела. С первой осью (D1) достоверно коррелируют большинство параметров черепа за исключением W12, W16, L24, с D2 – W12 и W16, с D3 – L24. С четвертой (K1) коррелирует W11, с K2 – L5, с K3 – W17.

В результате классификации экземпляров с использованием осей MDS выделено два кластера (рис. 2). Максимальный вклад вносили оси D1, D3 и D2. Отличия экземпляров кластера I от кластера II были обнаружены по параметрам L1, L2, L3, L4, L5, W11, W15, W18, L21, L22, L23, H25, H26, H27.

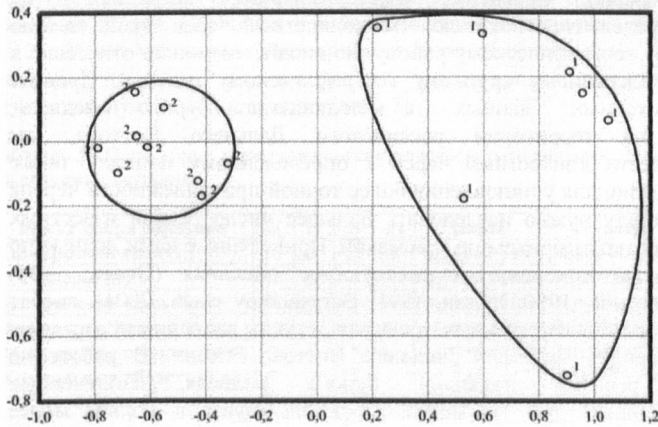


Рис. 2. Распределение образцов самок бурого медведя двух морфологических кластеров (I и II) в плоскости двух осей многомерного шкалирования (ОМШ) D1 и D2

Эффективность классификации поврежденных экземпляров составила 71,7%. В дискриминантные функции вошли восемь параметров. Эффективность классификации поврежденных экземпляров с учетом только параметров осевого черепа или нижней челюсти составила 63,1%, в дискриминантную функцию вошли шесть и три параметра, соответственно. При этом все три типа классификации поврежденных образцов совпадали на 99%. Кластер I включает экземпляры с наименьшими параметрами, кластер II – с наибольшими. Различия между кластерами по средним значениям параметров составили от 3,59% до 13,52%. Наибольшие различия между кластерами были по высоте нижнечелюстной кости позади m1 (H26).

Сопоставление выборок, сформированных по географическому принципу, не показало высоко достоверных различий по составу и соотношению в них экземпляров разных кластеров ($\chi^2=10,86, p=0,093$). Однако видно, что в выборках из Западной Сибири и с Шантарского архипелага преобладают экземпляры кластера I. На дальневосточной части ареала в выборках левобережья Амура, Приморского края и п-ова Камчатка преобладают экземпляры кластера II, тогда как доля особей кластера I не превышает 31%. Сравнение выборок, сформированных в

соответствии с представлениями об ареалах подвидов, показало достоверные различия по составу и соотношению в них экземпляров разных кластеров $\chi^2=79,91$, $p=0,000$. В выборках *U. a. lasiotus* и *U. a. piscator* преобладают особи кластера II, тогда как в выборках *U. a. arctos* и *U. a. jenseiensis* все особи относились к кластеру I.

3.2.3. Краткое заключение

В ходе исследования бурого медведя Дальнего Востока России было выявлено наличие двух морфологических кластеров. Первый кластер включал особей с меньшими параметрами черепа, второй – с большими. Эта картина одинакова для самцов и самок, но при этом различия между группами самок выражены слабее, чем между группами самцов. Деление на большее число кластеров не достоверно. Сравнение кластеризованных образцов с их географическим распределением показало, что конкретный череп очень сложно отнести к конкретному географическому району, но вполне возможно отнесение к тому или иному определенному крупному географическому региону. Проведя корреляцию обработанных данных с подвидами бурого медведя, распространенными на территории российского Дальнего Востока, мы обнаружили, что отнести конкретный череп к определенному подвиду также затруднительно. Вероятно, для установления более точной принадлежности черепа к определенному подвиду нужно исследовать большее число особей известных подвидов с конкретной территориальной привязкой. Приведенные нами данные по подвидам расширяют и дополняют существующие описания (Огнев, 1931; Строганов, 1962; Пажетнов, 1990; Юдин, 1991; Baryshnikov et al., 2004), вносят новую информацию о краниометрических параметрах, а также дают новый взгляд на дифференциацию подвидов медведей Дальнего Востока России. В работе не ставилась задача ревизии подвидов бурого медведя. Полученные краниометрические данные, тем не менее, свидетельствуют в пользу менее дробной подвидовой структуры и возможности сведения в синонимы двух подвидов: *U. a. arctos* и *U. a. jenseiensis*.

3.3. Закономерности молекулярно-генетической изменчивости *Ursus arctos*

3.3.1. Анализ полных последовательностей гена цитохрома *b* мтДНК

Впервые для 56 исследованных экземпляров бурого медведя Дальнего Востока России были получены полные нуклеотидные последовательности гена цитохрома *b* мтДНК длиной 1140 пн. Также мы получили и использовали в работе две полные последовательности того же гена бурого медведя из Костромской области. Дополнительно для одного образца с о. Шикотан Курильской гряды был получен фрагмент длиной 657 пн (выделение из сухой шкуры). Показатели молекулярно-генетического разнообразия гена цитохрома *b* мтДНК медведя представлены в таблице 5. Всего обнаружено 15 различных гаплотипов, 8 из которых в данной выборке были уникальны. При этом заметно выделение некоторой группы образцов, имеющих большое количество, до восьми, замен. Гаплотипическое разнообразие медведей Дальнего Востока России (56 экземпляров) несколько ниже, чем для вида в целом ($0,606 \pm 0,076$ против $0,832 \pm 0,017$, соответственно) (наши данные, Korsten et al., 2009). Нуклеотидное

разнообразие в обеих выборках было сходным $0,00207 \pm 0,00382$ и $0,00234 \pm 0,0002$, соответственно.

Так как цитохром *b* является белок-кодирующим участком, решено было посмотреть аминокислотный состав данного гена. В ходе анализа было отмечено, что выделенная на основании нуклеотидного анализа группа образцов была отлична и по аминокислотам. Образцы (P38, P46, P56, P96, P1219, P1327, P1704), вошедшие в эту группу, имели одну и ту же замену: серин-пролин. Причиной данной смены стала транзиция тимин-цитозин в 328-й позиции нуклеотидов. Это единственная замена (110-я позиция), приведшая к отделению группы образцов по аминокислотному составу. При сопоставлении наших данных с материалом по четырем видам медведей из базы GenBank/NCBI оказалось, что серин присутствует у других видов рода *Ursus* (*U. americanus* Pallas, 1780, *U. thibetanus* Cuvier, 1823, *U. maritimus* Phipps, 1774), как и у большинства генетических линий бурого медведя (1, 2а, 3b, 4), описанных Леонардом и соавт. (Leonard et al., 2000). Вероятно, это указывает на то, что замена серина на пролин произошла недавно и предполагает относительную молодость подгруппы 3а.

Таблица 5. Показатели молекулярно-генетического разнообразия бурого медведя *U. arctos* исследуемых регионов

Места сбора образцов	N	H	S	Pi	h±SD	π±SD	D±SE
Приморский край (P)	21	5	11	8	0,548±0,119	0,0034±0,00064	0,0034±0,0011
о. Сахалин (S)	15	5	4	1	0,676±0,105	0,00072±0,00016	0,0007±0,0004
Хабаровский край (Kh)	7	3	2	-	0,524±0,209	0,0005±0,00022	0,0005±0,0003
Амурская область (A)	11	4	3	2	0,6±0,154	0,00083±0,00025	0,0008±0,0005
Магаданская область (M)	2	2	1	-	1±0,5	0,00088±0,00044	0,0009±0,0008
Костромская область (Ko)	2	2	2	-	1±0,5	0,00175±0,00088	0,0018±0,0012
Всего	58	15	22	12	0,612±0,075	0,00207±0,00047	0,0022±0,0009

Примечание: N – число образцов, H – количество гаплотипов, S – количество полиморфных сайтов, Pi – количество парсимони-информативных сайтов, h – гаплотипическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие, D – средняя попарная дистанция внутри популяции, SD – стандартное отклонение, SE – стандартная ошибка.

Реконструкции филогенетических отношений между гаплотипами исследованных бурых медведей, выделяемыми на основании полной последовательности гена цитохром *b* мтДНК, построенные различными методами (NJ, ME, ML), привели к идентичной топологии дерева. Для более полного анализа изменчивости бурого медведя в дополнение к нашим образцам были добавлены последовательности, депонированные в GenBank/NCBI в количестве 165 сиквенсов. Исследованные нами образцы можно разделить на две подгруппы, соответствующие подкластерам, описанным у Корстена и соавт. (Korsten et al., 2009): номера P38, P46, P56, P96, P1219, P1327 и P1704 из Приморского края попали в редкую подгруппу (3b), обнаруженную ранее только на о. Хоккайдо и Аляске, а все остальные вошли в основную подгруппу 3а, распространенную на большей части ареала (рис. 3). Филогенетические сети, построенные методом MR на основе анализа гена цитохрома *b* мтДНК, как исключительно по нашим

образцам, так и на полном наборе образцов, также демонстрируют разделение исследованных нами гаплотипов на две группы – 3а и 3б (рис. 3).

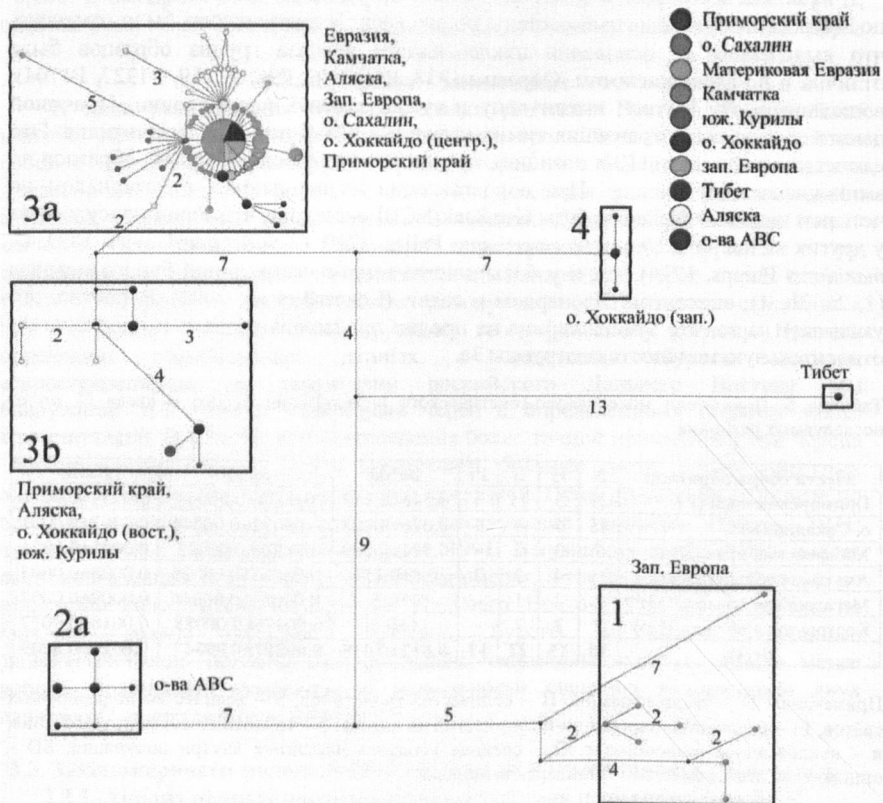


Рис. 3. МР филогенетическая сеть гаплотипов бурого медведя *U. arctos*, полученная на основе анализа полных последовательностей гена цитохрома *b* мтДНК ($n=223$). Названия групп и подгрупп даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). На ветвях сети отмечено количество замен между основными группами гаплотипов

Для гаплотипов подгруппы 3а обнаружено унимодальное распределение попарных нуклеотидных замен (рис. 4А), что в свою очередь свидетельствует о процессах расселения в недавнем прошлом от небольшого числа основателей. Далее, в результате проведенных тестов на селективную нейтральность мы получили достоверно отрицательные значения параметров для данной группы гаплотипов: Tajima's $D = -2,5933$ ($p < 0,001$) и Fu's $F_s = -92,104$ ($p < 0,001$). Данные значения вместе с высоким гаплотипическим ($h \pm SD: 0,811 \pm 0,03$) и низким нуклеотидным разнообразием ($\pi \pm SD: 0,00147 \pm 0,00012$) указывают, что изменение

численности популяции сопровождалось ростом и быстрым расселением. Для гаплотипов группы 3b было отмечено отрицательное значение параметров Tajima's D (-0,17148) и Fu's Fs (-1,613), которые при этом были недостоверны ($p > 0,1$), а также мультимодальное распределение частот попарных различий (рис. 4Б), что можно интерпретировать как отражение некоторой стабильности данной популяции.

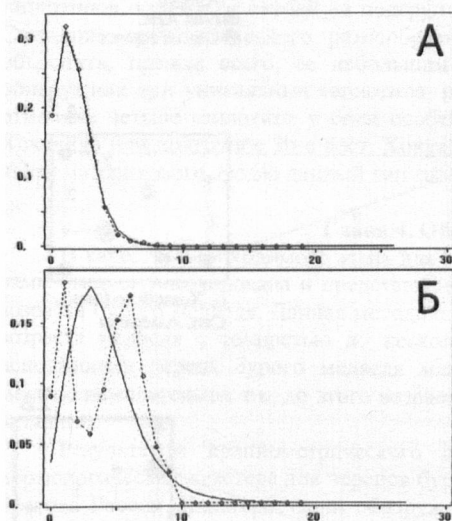


Рис. 4. Распределение частот попарных различий между гаплотипами бурого медведя двух генетических подгрупп: А – для подгруппы 3а, Б – для подгруппы 3б. Линии графика – ожидаемая (сплошная) и наблюдаемая (пунктир) частота попарных различий. По оси абсцисс – число попарных различий между последовательностями, по оси ординат – частота различий

3.3.2. Анализ изменчивости последовательностей контрольного региона (D-петли) мтДНК

Для 10 исследованных нами экземпляров бурого медведя были получены нуклеотидные последовательности контрольного региона мтДНК длиной 957 пн. Последовательности содержали 21 вариабельный сайт (2,19%), среди которых 6 были информативны. Всего обнаружено 9 различных гаплотипов, 2 из которых в данной выборке были уникальны (номера Kh100, P96). Гаплотипическое ($h \pm SD$) и нуклеотидное ($\pi \pm SD$) разнообразие для данной выборки составило $0,978 \pm 0,054$ и $0,00595 \pm 0,00194$, соответственно.

Средняя попарная дистанция ($D \pm SE$) внутри группы составила $0,006 \pm 0,001$. Для более полного анализа изменчивости бурого медведя в дополнение к нашим образцам были добавлены последовательности, депонированные в GenBank/NCBI в количестве 304 сиквенсов разной длины. Из полного набора сиквенсов была организована выборка в 313 последовательностей длиной 619 пн (рис. 5). Реконструкции филогенетических отношений между гаплотипами исследованных бурых медведей, построенные различными методами (NJ, ME, ML), привели к идентичной топологии дерева и показали разделение наших образцов на две группы. Филогенетическая МР сеть (рис. 5) дала схожую с деревом картину распределения гаплотипов между группами.

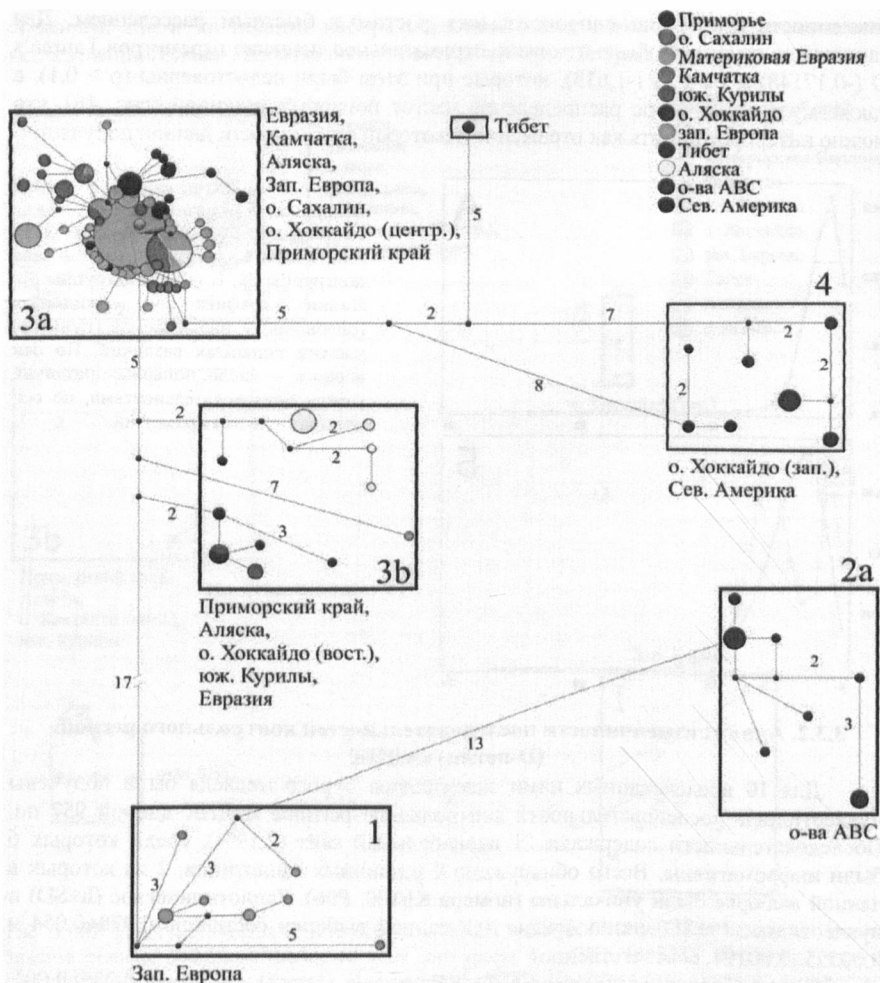


Рис. 5. MR филогенетическая сеть гаплотипов бурого медведя *Ursus arctos*, полученная на основе анализа последовательностей участка контрольного региона мтДНК длиной 619 п.н. ($n=313$). Названия групп и подгрупп даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). На ветвях отмечено количество замен между основными группами гаплотипов

3.3.3. Краткое заключение

В результате анализа изменчивости последовательностей и гена цитохрома *b*, и контрольного региона мтДНК бурого медведя Дальнего Востока России, нами выявлено наличие двух генетических групп. Эти подгруппы соотносятся с описанными ранее линиями А и В с о. Хоккайдо (Tsuruga et al., 1994; Masuda et al.,

1998, 2001; Matsuhashi et al., 1999; 2001) и двумя подкластерами – основным 3a и редким 3b, описанными Корстеном и соавт. (Korsten et al., 2009). Основная часть обнаруженных нами гаплотипов относится к линии A или подгруппе 3a. При этом большинство экземпляров бурого медведя из этой группы имеют одинаковый гаплотип, описанный ранее как основной для большей части ареала. Множество гаплотипов остальных особей из подгруппы 3a отличались всего на одну замену. Снижение гаплотипического разнообразия в дальневосточной выборке можно объяснить, прежде всего, ее небольшим объемом. Для Приморского края мы обнаружили три уникальных гаплотипа, ранее нигде не отмеченных. Всего было отмечено четыре гаплотипа у семи особей, которые соответствуют линии B с о. Хоккайдо или подгруппе 3b с вост. Хоккайдо и вост. Аляски. На дальневосточной части материкового ареала данный тип гаплотипов отмечен впервые.

Глава 4. Обсуждение

В качестве необходимого этапа для морфологического анализа изменчивости нами была скомпилирована и представлена новая комплексная схема определения возраста бурого медведя. Данная методика использована в работе для определения возраста медведя с точностью до нескольких лет. В частности, оказалось, что использовать черепа бурого медведя младше шести лет в краниометрическом анализе нежелательно, т.к. до этого возраста еще происходит оформление половых различий.

Результатом краниометрического анализа стали выявленные нами два морфологических кластера для черепов бурого медведя старше шести лет Дальнего Востока России. Кластеры были обнаружены и для самцов, и для самок, но для первых имели более значимую статистическую поддержку. В первый кластер вошли особи, имеющие меньшие параметры черепа, чем особи второго кластера. Данный анализ и деление на кластеры не были основаны на отнесении черепа к определенному подвиду или региону. Черепа анализировались независимо от этих параметров для большей чистоты эксперимента. При последующем сравнении с распределением подвидов на территории Дальнего Востока (по: Аристов, Барышников, 2001; Барышников, 2007) оказалось, что соотношения с каким-либо подвидом не наблюдается. Так, особи из кластера I в большем проценте встречаются в подвидах *U.a. arctos* и *U.a. jenseensis*, обитающих на обширной территории от европейской части России на западе до Амурской и Магаданской областей на востоке. Особи кластера II были чаще встречены в подвидах *U.a. lasiotus* и *U.a. piscator*, обитающих в Приморье и Приамурье, на о. Сахалин, п-ове Камчатка и Шантарских островах. Выборка из левобережья р. Амур (Амурская область и Хабаровский край) содержала в равной степени особей из каждого кластера. На основании этого можно предположить наличие здесь некоей зоны перехода между подвидами бурого медведя (*U.a. arctos*, *U.a. jenseensis* и *U.a. lasiotus*). Это может подтверждаться тем, что в этой зоне отмечены стыки различных фаун (Куренцов, 1959, 1965, 1974; Фрисман и др., 2013). Конкретной географической привязки к определенному региону полученные нами кластеры также не имели. Изменялся лишь процент преобладания одного кластера над другим в той или иной области.

Отечественные авторы (Baryshnikov et al., 2004; Барышников, Пузаченко, 2009) провели морфологический анализ черепов медведя для территории о. Хоккайдо, где ранее было обнаружено подразделение популяции бурого медведя на три группы по генетическим признакам: А, В, и С (Tsuruga et al., 1994; Masuda et al., 1998, 2001; Matsuhashi et al., 1999, 2001). Параметрически эти группы имели следующие различия: группа А была самой крупной по средним значениям промеров черепа, группа В – средней, а группа С имела наименьшие средние. Исходя из факта деления популяции бурого медведя о. Хоккайдо на группы, можно было предположить наличие схожего деления и для материковой части ареала медведя. Материковая популяция делится на две группы, но данные группы не соответствуют географической приуроченности, а также данным по распределению генетических линий, как это показано для Хоккайдо.

При рассмотрении генетической структуры популяции бурого медведя Дальнего Востока России основной массив образцов, использованных в филогеографическом исследовании, был отнесен к основному типу гаплотипов (3а), распространённому на большей части ареала (Korsten et al., 2009; Davison et al., 2011). Данный тип гаплотипов соотносится с ранее описанной линией А с центрального Хоккайдо. Небольшая часть образцов была отнесена к редкой, ранее обнаруженной только на Аляске и востоке Хоккайдо подгруппе 3b (линия В) (Leonard et al., 2000; Matsuhashi et al., 1999, 2001). Интересно, что на основании анализа полной последовательности гена цитохрома *b* данная подгруппа образцов впервые была обнаружена на материковой части азиатского ареала и только на территории Приморского края (Гуськов и др., 2013). Данная подгруппа, несомненно, является более древней, нежели подгруппа 3а, что доказывают анализ аминокислотных последовательностей, а также демографические исследования. На данном этапе исследования популяции бурого медведя Дальнего Востока России не наблюдается корреляции морфологических и генетических данных, в отличие от ситуации с японскими медведями (Matsuhashi et al., 1999; Барышников, Пузаченко, 2009). Для решения данной проблемы следует провести сравнительный анализ морфологических и генетических параметров на одних и тех же образцах.

Параллельно с нами московские ученые, занимающиеся филогеографией бурого медведя, обнаружили в Томской обл., Красноярском крае и на о. Кунашир особи, несущих гаплотип контрольного региона мтДНК, схожий с таковым из восточной линии с о. Хоккайдо (3b) (Саломашкина и др., 2014). Вероятно, ранее особи с гаплотипами 3b были распространены на большей территории.

Факт наличия небольшого числа слабо различающихся гаплотипов на обширной территории, наряду с низким нуклеотидным и высоким гаплотипическим разнообразием для вида в целом, указывает, что бурый медведь в результате последнего этапа своей истории испытывал серьезные снижения численности с последующим быстрым расселением по территории современного ареала. В работе Корстена и соавт. (Korsten et al., 2009) указывается, что после отделения подгруппы гаплотипов 3а (~26000 лет назад), она испытала серьезное расширение, которое произошло сразу после окончания последнего ледникового максимума (примерно 22000 – 17000 лет назад) (рис. 6А). Причем популяция основатель прошла серьезное демографическое изменение путем «бутылочного горлышка» перед расселением.

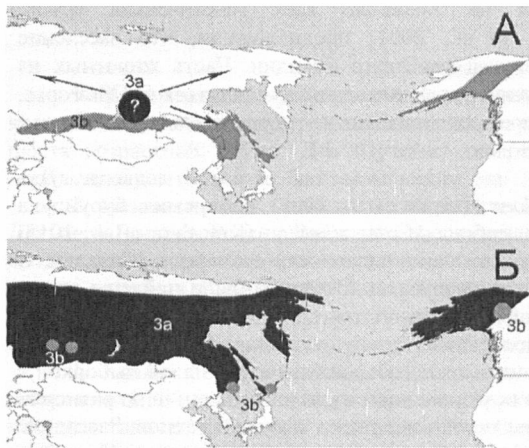


Рис. 6. Карта возможных путей расселения бурого медведя. А – давление со стороны новых вселенцев 3а после окончания ПЛТМ; Б – более позднее распространение гаплотипов подгруппы 3а и остаточные рефугиумы гаплотипов 3б

Находка редкого на сегодняшний день типа гаплотипов на территории Приморья частично проясняет пути расселения медведя по Дальнему Востоку в плейстоценовый период и дает более широкую картину генетического

разнообразия материковой популяции Евразии. По современному распространению схожих гаплотипов (3а, 3б) (п-ов Аляска и о. Хоккайдо) был сделан вывод, что бурый медведь подгруппы 3а мог расселиться из северных и центральных частей ареала в Азии к южной его периферии, а также на восток до Северной Америки (Барышников, 2007). Это могло быть результатом демографических событий (рост численности популяции) и палеогеографических факторов (например, окончание ледникового периода), поэтому популяции группы 3б были вытеснены из центральной части ареала последующей волной заселения (Matsuhashi et al., 1999, 2001; Miller et al., 2006; Korsten et al., 2009). Давление со стороны новых вселенцев (подгруппы 3а) оттеснило особей со старым типом гаплотипов (подгруппа 3б) в некие рефугиумы, где они и остаются до сих пор (рис. 6Б). В результате, сегодня мы можем наблюдать присутствие гаплотипов подгруппы 3б исключительно в краевых популяциях (Korsten et al., 2009; Davison, 2011; Гуськов и др., 2013). Вероятнее всего, на юге Дальнего Востока России в позднем плейстоцене и сформировался такой рефугиум, наличие которого проиллюстрировано в генетических работах на растениях и животных (Крюков, 2010; Sakka et al., 2010; Kim et al., 2013; и др.). Особи со «старым» типом гаплотипов были вытеснены в рефугиумы расширяющейся волной особей с «новым» типом, которые активно заселяли эту территорию и формировали современные границы ареала (рис. 6А, Б).

Ранее в исследованиях по филогеографии бурого медведя указывалось, что некоторые особи из удаленных друг от друга мест обитания филогенетически ближе друг к другу, чем особи из одного региона (Matsuhashi et al., 2001). В упомянутой работе отмечено, что родство медведей Аляски и Японии может указывать на их миграцию из Евразии через Берингов мост на Аляску. При этом часть животных из этой линии могли мигрировать через Сахалин на Хоккайдо.

На основании присутствия на Хоккайдо трех генетических групп, Матсубаши с соавт. (Matsubashi et al., 2001) предположили, что заселение происходило тремя волнами и каждый раз через Сахалин. Часть животных из мигрировавшей через Сахалин линии могли отделиться и остаться в Приморье. Причем на филогенетических деревьях приморские образцы лежат ближе к образцам с Аляски, нежели к японскими.

Данная модель миграции не уникальна для бурого медведя. Для обыкновенной лютяги *Pteromys volans* (Oshida et al., 2005), сибирского бурундука *Tamias sibiricus* (Lee et al., 2008) и соболя *Martes zibellina* (Kinoshita et al., 2015) также описаны схожие схемы миграции на японские острова через о. Сахалин. С другой стороны, в результате нашего анализа на Сахалине были найдены следы только одной из трех волн заселения, известной для центрального Хоккайдо, что может подтвердить пока лишь последнюю волну вселения. Мы не нашли на Сахалине гаплотипов кластера 3b, что можно объяснить скорее малой выборкой с этого острова, чем мало вероятным исчезновением их из значительной по размерам островной популяции по случайным причинам, таким как дрейф генов. Заселение Хоккайдо через Сахалин подтверждается наличием бурого медведя на о. Хоккайдо и южных Курилах и его отсутствием на южных японских островах. Возможно, изучение генетического разнообразия и палеонтологических находок на о. Сахалин сможет дать ответы на вопросы относительно расселения бурых медведей в данной части ареала.

Сравнивая наши генетические данные с результатами краниометрического исследования, мы не наблюдаем никакой согласованности между ними. Не стоит пренебрегать еще и тем фактом, что морфологические признаки зависят не от митохондриального генома, а от ядерного, в большинстве отражающего адаптации. Поэтому несовпадение картины по митохондриальным гаплотипам и морфологии не удивительно. Анализ изменчивости ядерных генов может дать лучшее сравнение с морфологическими критериями, нежели мтДНК.

Описанная ранее модель распространения бурого медведя в северной континентальной Евразии не претерпела больших изменений. Доподлинно известно, что бурый медведь испытывал серьезное изменение численности в позднем плейстоцене, приведшее к активному расширению ареала обитания. При этом в юго-восточной части азиатского ареала заселение островов происходило в несколько волн и каждый раз через Сахалин. Часть животных из этих миграционных волн заселяло и южную часть материкового Дальнего Востока, что и сформировало современный облик популяции.

Обнаружение новой, ранее неизвестной для этой части ареала группы митохондриальных гаплотипов медведя на юге Приморского края еще раз подтверждает значимость исследования данного региона. Это ставит новые задачи как сохранения современного разнообразия геномов медведя в Приморье, так и более тщательного изучения палеонтологического материала и "древней" ДНК. Дальнейшие исследования этого региона могут дать более четкую картину морфологического и генетического разнообразия и предоставить новые данные о заселении бурым медведем материковых областей востока России и островов западной части Тихого океана.

Выводы

1. В результате разработки схемы определения возраста бурого медведя по краниологическим характеристикам исследованные черепа были разделены на шесть возрастных групп. Для изучения географической изменчивости должны использоваться только особи старше шести лет.

2. Независимо от подвида и географического региона для бурого медведя Дальнего Востока России выявлены две краниометрические группы. Процентное соотношение морфологических групп было индивидуально для разных подвидов и разных регионов. Данные группы характерны как для самцов, так и для самок, но для первых различия выражены сильнее, что вероятно обусловлено вступлением самок в репродуктивный период, связанный с вынашиванием потомства.

3. Анализ последовательностей гена цитохрома *b* и участка контрольного региона мтДНК выявил присутствие на территории Приморского края особей, несущих гаплотипы редкой подгруппы 3b, обнаруженные на материковой части дальневосточного ареала впервые. Установлено повышение генетического разнообразия медведя на юге Сихотэ-Алиня по сравнению с остальной дальневосточной территорией.

4. Общие закономерности изменчивости по краниометрическим и генетическим признакам у медведя Дальнего Востока отсутствуют и не могут быть использованы для подвидовой диагностики.

5. Заселение бурого медведем южной части материкового Дальнего Востока проходило в два этапа, причем в позднем плейстоцене на территории Приморского края существовал рефугиум, что подтверждается присутствием древних гаплотипов в южной части Сихотэ-Алиня.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из списка ВАК:

1. Гуськов В.Ю., Шереметьева И.Н., Середкин И.В., Крюков А.П. Изменчивость митохондриального гена цитохрома *b* бурого медведя (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) юга Дальнего Востока России // Генетика. 2013. Т. 49. № 12. С. 1392–1397.
2. Гуськов В.Ю. Генетическое разнообразие и формирование ареала бурого медведя // Вестник ДВО РАН. 2014. № 2. С. 73–78.

Другие работы по теме диссертации:

3. Гуськов В.Ю. Методика определения возраста бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 по черепу // Успехи наук о жизни. 2014. Вып. 8. № 2. С. 137–141.

Работы в сборниках трудов и материалах конференций:

4. Гуськов В.Ю., Шереметьева И.Н., Середкин И.В., Крюков А.П. Молекулярно-генетические особенности бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 Сихотэ-Алиня // Матер. Междунар. мол. конф. «Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы». (Томск, 24–27 сентября 2012). Томск. 2012. С. 38–44.
5. Гуськов В.Ю., Шереметьева И.Н., Крюков А.П. Молекулярно-генетические особенности бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 Сихотэ-Алиня // Конференция-конкурс молодых ученых БПИ ДВО РАН. – Владивосток, 8-9 ноября 2012 г. – С. 35-37.
6. Гуськов В.Ю., Шереметьева И.Н., Юдин В.Г., Середкин И.В., Тютеньков О.Ю. Краниометрическая изменчивость бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 азиатской части ареала // Конференция-конкурс молодых ученых БПИ ДВО РАН. – Владивосток, 13-14 ноября 2013 г. – С. 18-21.
7. Gus'kov V.Yu., Sheremetyeva I.N., Seryodkin I.V., Kryukov A.P. Molecular genetic features of the brown bears *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 at the South Far East // Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics (МАРЕЕГ – 2013). Vladivostok. P. 29.

15 -- 9218

Гуськов Валентин Юрьевич

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
БУРОГО МЕДВЕДЯ *URSUS ARCTOS* LINNAEUS, 1758
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

03.02.04 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Подписано в печать 21.07.2015.
Формат 60x84 1/16. Усл. печ. л. 1.
Тираж 100 экз. Заказ 289.

2015674263

