

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БЕЛОГО МЕДВЕДЯ (*Ursus maritimus*) В МОРЯХ РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ

© 2023 г. П. А. Сорокин¹*, Е. Ю. Звычайная¹, Е. А. Иванов¹, И. А. Мизин², И. Н. Мордвинцев¹,
Н. Г. Платонов¹, А. И. Исаченко³, Р. Е. Лазарева³, В. В. Рожнов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

²Национальный парк “Русская Арктика”, Архангельск, 163051 Россия

³ООО “Арктический Научный Центр”, Москва, 119333 Россия

*e-mail: sorokin-p@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.05.2023 г.

После доработки 16.07.2023 г.

Принята к публикации 18.07.2023 г.

Рассмотрена популяционно-генетическая структура белого медведя (*Ursus maritimus*) на модельных участках в морях российской Арктики по материалам, собранным в период 2010–2021 гг. Получены данные по полиморфизму 17 микросателлитных локусов ядерной ДНК и фрагмента D-петли мтДНК длиной 610 пн для 93 животных. Для исследованной выборки взрослых белых медведей обнаружено высокое генетическое разнообразие ядерной ДНК и низкое значение нуклеотидной изменчивости π по митохондриальной ДНК. По всем генетическим маркерам обнаружена дифференциация медведей из южной части Баренцева моря от животных севера Баренцева и Карского морей. Данные группировки различаются по распределению митохондриального маркера ($\theta_{st} = 0.270$) и слабо дифференцируются по ядерным локусам ($R_{st} = 0.018$).

Ключевые слова: белый медведь, *Ursus maritimus*, контрольный регион, микросателлиты, полиморфизм, Баренцево море, Карское море.

DOI: 10.31857/S0016675823120123, **EDN:** VDKHCW

Белый медведь (*Ursus maritimus* Phipps, 1774) — эволюционно относительно молодой вид, имеющий циркумполярный ареал и адаптировавшийся к жизни и охоте на льдах [1, 2]. Международные природоохранные организации, исходя из соображений удобства природоохранного менеджмента, рассматривают всех белых медведей как единую популяцию, разделенную на 19 субпопуляций [3].

Многочисленные исследования внутривидовой структуры белого медведя с использованием различных генетических методов (секвенирования фрагментов мтДНК, фрагментного анализа микросателлитных локусов, исследования однонуклеотидного полиморфизма SNP) и перемещений животных с помощью радиотелеметрии и спутниковых передатчиков показали различную степень дифференциации популяций — от слабо-выраженных до статистически значимых различий, подтверждающих их пространственную обособленность. Так, анализ перемещений белых медведей и их генетической изменчивости выявил резкий контраст между их группировками с плохо выраженной генетической структурой, окружающими Полярный бассейн, и четырьмя генетически изолятами в канадской Арктике, соответствующими

отдельным популяциям медведей. Предполагается, что такие различия обусловлены сезонным распределением морского льда и тюленей [4]. Группировки медведей Гудзонова залива и Канадского Арктического архипелага генетически хорошо различаются, при этом особый интерес представляет небольшая генетически изолированная группировка Норвежского залива, ограниченного толстым льдом, сушей и полыньями [4, 5]. А наименее генетически различающимися оказались белые медведи Чукотского моря и моря Бофорта. Данные радиотелеметрии показали, что хотя они выделены в отдельные субпопуляции, участки обитания животных в них перекрываются, а это предполагает существование здесь единой популяции белых медведей [6].

В последнее время генетическая структура глобальной популяции белых медведей пересматривается. Одни авторы [7] выделяют три–четыре основных генетических кластера: Канадский Арктический архипелаг, Южная Канада и Полярный бассейн (последний подразделяется на восточный и западный субкластеры). При этом в связи с происходящими изменениями климата предполагается существование направленного потока

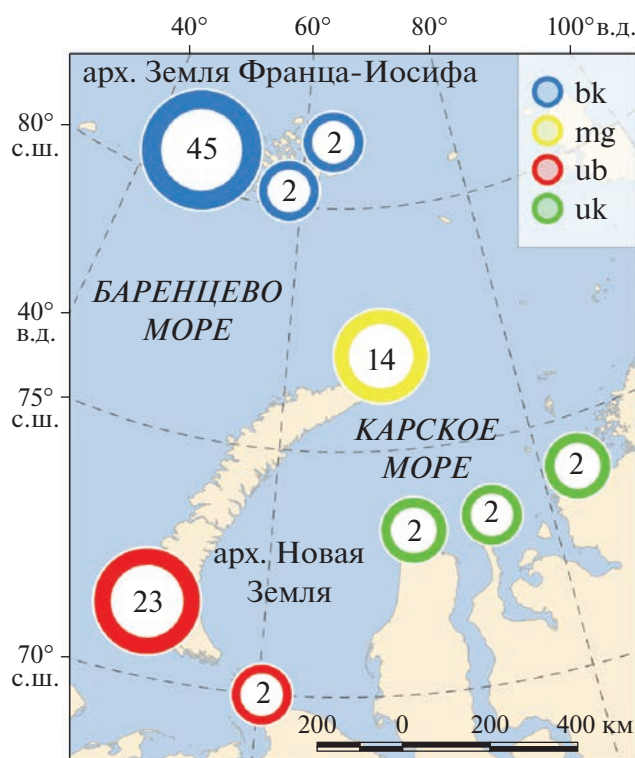


Рис. 1. Места сбора проб для генетического анализа: bk — север Баренцева и Карского морей, uk — юг Карского моря, ub — юг Баренцева моря, mg — мыс Желания. Цифры в кружках — объем выборки.

генов, идущего преимущественно через самцов, из генетического кластера южной Канады и восточного субкластера Полярного бассейна в генетический кластер Канадского Арктического архипелага, который рассматривается в качестве межледникового рефугиума. Другие авторы [8] выделяют шесть генетических кластеров белых медведей: Гудзонова залива, западного и восточного участков Канадского Арктического архипелага, западного и восточного Полярного бассейнов и Норвежского залива. Хотя на численность, распространение и структуру популяции белых медведей негативно влияет быстрая потеря арктического морского льда, эти генетические данные, в отличие от предыдущей работы, не подтверждают существования сильного направленного потока генов в ответ на происходящее изменение климата.

В акваториях Карского и Баренцева морей белые медведи встречаются практически повсеместно, за исключением юго-западной части Баренцева моря, которое также рассматривается в качестве межледникового рефугиума. На основе данных телеметрии в этом регионе выделяют несколько обособленных группировок этого вида: две на севере Баренцева моря и две (северную и южную) в Карском море. Имеющиеся данные о перемещениях белых медведей в этом регионе

свидетельствуют об относительной обособленности белых медведей, обитающих в районе острова Южный архипелага Новая Земля [9]. Подавляющее большинство данных о перемещениях получено для взрослых самок, которые привержены достаточно четко ограниченному местообитанию и местам обустройства родовых берлог [10, 11]. При такой выраженной и стабильной пространственной структуре группировок белого медведя остаются неизученными механизмы, которые обеспечивают перемешивание и генетическую однородность мировой популяции. Возможно, она поддерживается за счет расселения молодых особей или миграции самцов, о чем известно значительно меньше, чем о перемещениях самок. Отдельные работы, выполненные на небольшом количестве животных, показывают, что самцы могут перемещаться более активно, оставаясь при этом в пределах территории, характерной для локальной группировки самок [10], или даже используя меньшую территорию [12]. Однако данные о перемещении самцов обычно ограничены несколькими месяцами с момента мечения животного [10, 13]. Имеющиеся данные о генетической структуре и о перемещениях белых медведей карско-баренцевоморского региона были получены в основном на медведях из северной части Баренцева моря. Группировка медведей, обитающая в южной части Баренцева моря, ранее не исследовалась.

Цель данной работы состояла в оценке степени генетической изоляции медведей из разных участков карско-баренцевоморского региона с использованием данных анализа микросателлитных локусов и фрагмента D-петли митохондриальной ДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На исследованной территории (архипелаги Земля Франца-Иосифа и Новая Земля, побережье Карского моря от о-ва Вайгач до п-ова Таймыр) были собраны образцы от отловленных и идентифицированных белых медведей (рис. 1). Все манипуляции с животными проводились после химической иммобилизации. Инъекция смеси вводилась с помощью дистанционного пневматического иньектора DanInject JM-25. Забор крови проводился однократно из бедренной вены с помощью одноразового шприца либо вакуумной системы. Во время проведения процедур у всех животных контролировался пульс, оксигенация и температура тела. Далее животному вводили препарат для вывода из наркоза. Данная методика одобрена комиссией по этике ИПЭЭ РАН, протокол № 37 от 25 мая 2020 г.

Были проанализированы генетическая структура и генетическое разнообразие группировок животных на разных участках карско-баренцево-

морского региона, а также генетическое разнообразие самок и самцов в разных группировках для выявления возможных различий в активности расселения особей за пределы обитания локальной группировки.

Проведен молекулярно-генетический анализ 93 образцов белого медведя, собранных на разных участках карско-баренцевоморского региона. Получены данные по микросателлитным локусам для 89 животных, по митохондриальной ДНК для 93 животных. Информация об использованных в анализе пробах представлена в (табл. 1).

Образцы крови замораживали в пробирках и транспортировали в замороженном виде или наносили на специальные ФТА карты или бинт и высушивали. Остальные образцы консервировали в поваренной соли или 96%-ном этаноле.

ДНК выделяли при помощи набора для выделения DNeasy Blood and Tissue Kit (Qiagen, Германия). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) фрагмента контрольного региона мтДНК проводили с использованием набора Master Mix 5x (Диалат, Россия) и праймеров Bed1 5'-AGCAACAGCTCCACTACCAG-3' и Bed3 5'-CGATTTAGTGGCGTTTATGTAC-3' в следующем режиме: 94°C 3 мин (1 цикл – предварительная денатурация), 94°C 1 мин, 60°C 30 с, 72°C 2 мин (40 циклов), 72°C 5 мин [14]. Очистку продуктов ПЦР проводили методом ферментативной очистки с помощью набора Exo/SAP Go (Grisp, Португалия). Нуклеотидные последовательности определяли с помощью автоматических генетических анализаторов ABI PRISM 3130 и 3500 (Applied Biosystems, США) и применения набора BigDye Terminator v 3.1 (Applied Biosystems). Секвенирование проводили с праймерами, использованными для амплификации. Выравнивание и редактирование последовательностей проводили вручную с помощью программы BioEdit 7.05 [15]. Построение сетей гаплотипов проводилось с помощью программы Network 10.2 [16]. В качестве аутосомных молекулярно-генетических маркеров использовали специально разработанные для медведей 17 микросателлитных локусов из коммерческого набора: COrDIS Bear, включающего 17 пар аутосомных и одну пару половых праймеров (Гордиз, Россия). ПЦР проводили с помощью амплификатора Bio-Rad T 100 (Bio-Rad, США) в объеме 25 мкл, при условиях, рекомендуемых производителем набора. Длины микросателлитных фрагментов определяли на автоматическом генетическом анализаторе Нанофор (Синтол, Россия) и ABI 3500 (Applied Biosystems) с добавлением стандарта длины SD 550 (Гордиз) и программы GeneMapper v 4.1 (Applied Biosystems). Молекулярную изменчивость для микросателлитных локусов AMOVA, соответствие распределения генотипов микросателлитных локусов равновесию Харди–Вайнберга, парные генетические ди-

станции (R_{st}) и значения достоверности, ожидаемую гетерозиготность (H_e) и наблюдаемую гетерозиготность (H_o), гаплотипическое разнообразие (H), нуклеотидную изменчивость (π), парные генетические дистанции (θ_{st}) и среднее число аллелей на локус (N_a) вычисляли в программе Arlequin 3.5.1.2 [17] и программе Ms tool [18]. Для оценки степени генетической дифференциации между популяциями (θ_{st}) использовали молекулярный дисперсионный анализ (AMOVA) с эволюционной моделью Тамура–Неи ($TrN + I + G$) и значением γ равным 0.8. Эта модель была выявлена как наиболее подходящая для наших данных по информационному критерию Акаике после анализа в программе Modeltest 3.7 [19]. Для тестирования генетической обособленности животных использовали также кластерный анализ Байеса, реализованный в программе Structure 2.3.4 [20], и модель Admixture с коррелированными частотами аллелей для K равного от одного до семи с пятью повторами. Применяли 500 000 повторов и период разогрева 50 000. Для выбора оптимального количества кластеров K , суммирования полученных кластеров и построения графического отображения использовали программу Clumpak [21]. Вероятность наличия нуль-аллелей оценивали в программе Cervus 3.0.3 [22].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ митохондриальной ДНК

ДНК успешно выделена из 93 образцов. Для всех образцов получены нуклеотидные последовательности фрагмента контрольного региона мтДНК. Длина выравнивания составила 610 пн. Всего обнаружено 15 переменных сайтов и описан 21 гаплотип. Анализировались четыре предполагаемые группы: север Баренцева и Карского морей (bk), юг Карского моря (uk), юг Баренцева моря (ub), мыс Желания (mg) (табл. 1).

Данные выборки анализировали также отдельно для взрослых животных: самцов и самок. Результаты анализа значения генетической дифференциации θ_{st} представлены в табл. 2–4.

Из-за слабых генетических различий мы объединили выборки bk, uk и mg в одну. При анализе двух группировок достоверное значение θ_{st} составило 0.270. При анализе только самцов $\theta_{st} = 0.343$, только самок $\theta_{st} = 0.251$. Нуклеотидное разнообразие для исследованных выборок составило π (ub) = 0.0031 ± 0.0020 , π (bk + uk + mg) = 0.0047 ± 0.0028 . Гаплотипическое разнообразие H (ub) = 0.480 ± 0.117 , H (bk + uk + mg) = 0.916 ± 0.016 . По величине θ_{st} группировка юга Баренцева моря (ub) значительно отличается от всех остальных. При этом вклад самцов в эту генетическую изоляцию выше чем самок. Это свидетельствует о том,

Таблица 1. Информация об использованных в анализе пробах

Номер	Пол	Предполагаемая группировка	мтДНК	№ NCBI	Микросателлиты
um003	m	bk	+	OP923918	+
um5	m	bk	+	OP923919	+
um6	f	bk	+	OP923920	+
um7	f	bk	+	OP923921	+
um8	m	bk	+	OP923922	+
um9	f	bk	+	OP923923	+
um10	f	bk	+	OP923924	+
um12	m	bk	+	OP923925	+
zfi4	f	bk	+	OP923926	+
um001	m	bk	+	OP923933	+
um002	m	bk	+	OP923934	+
zfi10	f	bk	+	OP923940	+
zfi11	f	bk	+	OP923941	+
zfi12	m	bk	+	OP923942	+
zfi24	f	bk	+	OP923943	+
zfi25	m	bk	+	OP923944	+
zfi26	m	bk	+	OP923945	+
zfi27	f	bk	+	OP923946	+
zfi28	m	bk	+	OP923947	+
zfi29	m	bk	+	OP923948	+
zfi7	f	bk	+	OP923949	+
zfi8	m	bk	+	OP923950	+
zfi9	f	bk	+	OP923951	+
zfi15	f	bk	+	OP923952	+
zfi16	f	bk	+	OP923953	+
zfi17	m	bk	+	OP923954	+
zfi18	f	bk	+	OP923955	+
zfi19	m	bk	+	OP923956	+
zfi20	f	bk	+	OP923957	+
zfi21	f	bk	+	OP923958	+
zfi22	f	bk	+	OP923959	+
zfi30	m	bk	+	OP923984	+
zfi31	m	bk	+	OP923985	+
zfi32	m	bk	+	OP923986	+
zfi33	m	bk	+	OP923987	+
zfi34	f	bk	+	OP923988	+
zfi35	f	bk	+	OP923989	+
zfi36	f	bk	+	OP923990	+
zfi37	m	bk	+	OP923991	+
zfi38	m	bk	+	OP923992	+
zfi39	m	bk	+	OP923998	+
zfi40	f	bk	+	OP923999	+
zfi41	f	bk	+	OP924000	+
zfi42	m	bk	+	OP924001	+

Таблица 1. Продолжение

Номер	Пол	Предполагаемая группировка	мтДНК	№ NCBI	Микросателлиты
zfi43	m	bk	+	OP924002	+
um68	f	bk	+	OP924003	+
zfi3	f	bk	+	OP923968	+
zfi5	m	bk	+	OP923992	+
zfi6	m	bk	+	OP923926	+
nz5	m	mg	+	OP923964	+
nz6	m	mg	+	OP923965	+
nz7	f	mg	+	OP923966	+
nz8	f	mg	+	OP923967	+
um43	f	mg	+	OP923977	+
um44	m	mg	+	OP923978	+
um46	—	mg	+	OP923979	—
um47	m	mg	+	OP923982	—
um53	—	mg	+	OP923983	—
nz9	m	mg	+	OP923993	+
nz10	f	mg	+	OP923994	+
nz11	m	mg	+	OP923995	+
nz12	m	mg	+	OP923996	+
nz13	f	mg	+	OP923997	+
bg5	f	ub	+	OP923927	+
bg2	f	ub	+	OP923928	+
bg3	m	ub	+	OP923929	+
bg1	m	ub	+	OP923930	+
um34	f	ub	+	OP923935	+
um36	f	ub	+	OP923936	+
um38	f	ub	+	OP923937	+
bg4	f	ub	+	OP923960	+
bg6	f	ub	+	OP923961	+
bg7	f	ub	+	OP923962	+
bg8	m	ub	+	OP923963	+
um55	m	ub	+	OP923970	+
um58	m	ub	+	OP923971	+
um59	f	ub	+	OP923972	+
bg9	f	ub	+	OP923973	+
bg10	f	ub	+	OP923974	+
bg11	m	ub	+	OP923975	+
um56	f	ub	+	OP923980	+
um57	m	ub	+	OP923981	+
um39	m	ub	+	OP923931	+
um40	f	ub	+	OP923926	+
b_1	m	ub	+	OP923939	+
b_2	f	ub	+	OP923926	+
t3	m	uk	+	OP923931	+
t4	f	uk	+	OP923932	+

Таблица 1. Окончание

Номер	Пол	Предполагаемая группировка	мтДНК	№ NCBI	Микросателлиты
ya3	f	uk	+	OP923938	+
ya4	f	uk	+	OP923939	+
ya5	m	uk	+	OP923968	+
ya6	f	uk	+	OP923969	+
um30	m	ub	+	OP923926	—

Примечание для табл. 1—4 и 6—8. bk — север Баренцева и Карского морей, mg — мыс Желания, ub — юг Баренцева моря, uk — юг Карского моря.

Таблица 2. Значения генетической дифференциации θ_{st} (под диагональю) и значения достоверности (над диагональю) по данным анализа фрагмента D-петли мтДНК длиной 610 пн для взрослых животных

Группировки	bk	ub	uk	mg
bk		0	0.432	0.180
ub	0.297*		0.027	0
uk	0	0.199*		0.811
mg	0.0326	0.286*	0	

Примечание для табл. 2—4 и 6—8. * Достоверные значения θ_{st} ($p < 0.05$) помечены звездочкой.

Таблица 3. Значения генетической дифференциации θ_{st} (под диагональю) и значения достоверности (над диагональю) по данным анализа фрагмента D-петли мтДНК длиной 610 пн для самок

Группировки	bk	ub	uk	mg
bk		0	0.450	0.396
ub	0.301*		0.126	0.009
uk	0	0.101		0.676
mg	0	0.316*	0	

Таблица 4. Значения генетической дифференциации θ_{st} (под диагональю) и значения достоверности (над диагональю) по данным анализа фрагмента D-петли мтДНК длиной 610 пн для самцов

Группировки	bk	ub	uk	mg
bk		0	0.901	0.477
ub	0.245*		0.216	0.018
uk	0	0.267		0.892
mg	0	0.256*	0	

что взрослые самцы не покидают территории отлова или проводят значительную часть времени на этой территории. Также возможным объяснением может быть эффект основателя и родство животных из этой группировки между собой, так как подавляющее число животных из этой выборки относится к одному гаплотипу. Изменчивость группы и сходство по выбранному митохондриальному маркеру можно оценить по медианной сети гаплотипов (рис. 2) и распределению одинаковых гаплотипов по исследованной территории (рис. 3).

Микросателлитный анализ

Для проведения микросателлитного анализа использована выборка из 89 образцов взрослых белых медведей. По всем 17 локусам для выборки описано 178 аллелей (в среднем 10.47 аллелей на локус). Частоты аллелей исследованных локусов приведены в табл. 5.

Значения генетической дифференциации R_{st} по данным анализа микросателлитных локусов для взрослых животных ($n = 89$) представлены в табл. 6—8. Слабую, но достоверную дифференци-

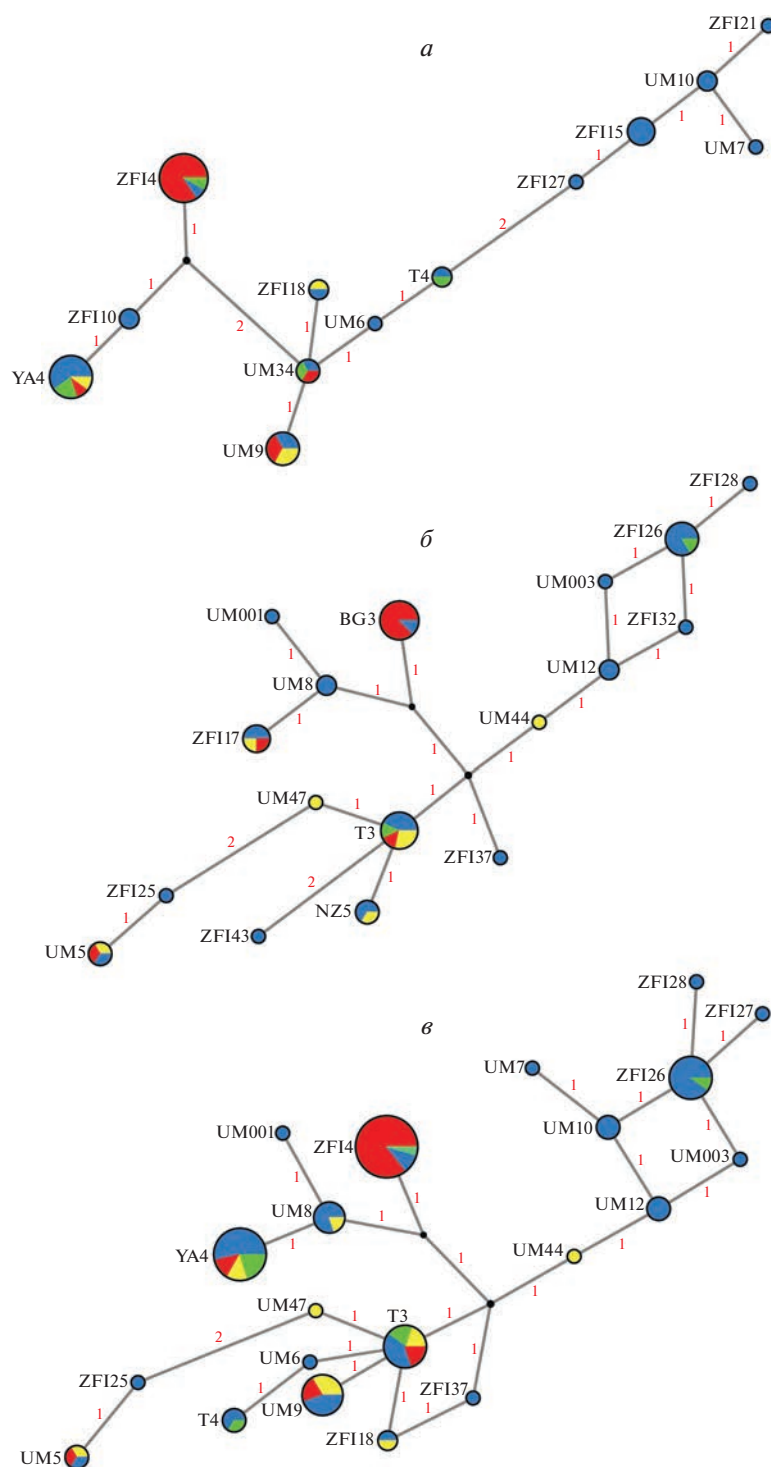


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов исследованных образцов белого медведя от самок (*а*), самцов (*б*) и смешанной выборки (*в*), построенная при помощи программы Network 10.2 на основании выравнивания нуклеотидных последовательностей контрольного региона мтДНК длиной 610 пн. Длина ветвей пропорциональна количеству мутаций, обозначенных красными цифрами у ветвей. Размер окружностей соответствует числу образцов определенного гаплотипа. Цветом обозначены гаплотипы из различных группировок. Цвета выборки соответствуют рис. 1.

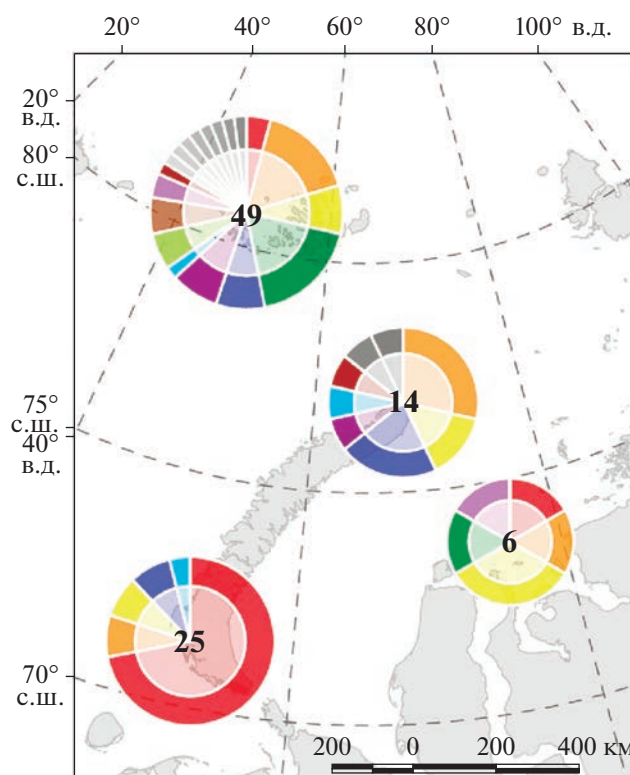


Рис. 3. Распределение белых медведей с выявленными гаплотипами по исследованной территории. Цветами обозначены различные гаплотипы, единичные гаплотипы показаны оттенками серого.

ацию показывают группировки юг Баренцева моря (ub) и север Баренцева и Карского морей (bk). Для выборки самцов и смешанной группы эти различия достоверны, в отличие от выборок самок, что свидетельствует о большем вкладе в изоляцию распределения самцов по исследованной территории.

При различных вариантах объединения исследуемых выборок достоверный результат получился только при объединении выборок bk, uk и mg в одну и сравнении ее с выборкой ub. Обе полученные выборки по всем локусам находились в равновесном состоянии генотипов согласно закону Харди–Вайнберга. Небольшое превышение вероятности наличия нуль-аллелей $F > 0.05$ наблюдается для локуса 7126_411 в выборке bk + uk + mg и для локуса 7045_229 в выборке ub. При анализе двух таких группировок достоверное значение R_{st} составило 0.018 для смешанной выборки, $R_{st} = 0.022$ для самцов и $R_{st} = 0.018$ для самок.

Обработка микросателлитных данных по взрослым животным с помощью кластерного анализа Байеса в программе Structure 2.3.4 с учетом распределения особей по выборкам для наиболее вероятных значений числа генетических кластеров $K = 2$ не выявила различий в популяционной структуре. Однако минимальному значению

$\log \Pr(X|K)$ соответствует $K = 1$, что свидетельствует об отсутствии выраженной генетической структуры популяции (рис. 4). Средние значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности по всем локусам для выборки ub составляют: $H_o = 0.810 \pm 0.072$, $H_e = 0.823 \pm 0.050$, для объединенной выборки bk + uk + mg: $H_o = 0.834 \pm 0.049$, $H_e = 0.834 \pm 0.035$.

Мы провели сравнение наших результатов с опубликованными ранее данными по баренцево-морской популяции [11, 23], популяциям моря Бофорта Аляски [24] и Гудзонова залива Канады [25]. Несмотря на то что в цитируемых исследованиях использовались, разные микросателлитные локусы и частично разные фрагменты митохондриальной ДНК, сравнение средних значений ожидаемой (H_e) и наблюдаемой (H_o) гетерозиготности по всем локусам и гаплотипического разнообразия (H) дало сравнимые значения. Исключение составляет значительно меньшее значение H для выборки юга Баренцева моря (ub), вероятно из-за родства животных в выборке (табл. 9).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ генетических данных с использованием микросателлитов и контрольного региона митохондриальной ДНК для количественной оценки генетической дифференциации позволяет вы-

Таблица 5. Частоты аллелей использованных микросателлитных локусов в общей выборке

Локус	Алель	Частота	Локус	Алель	Частота	Локус	Алель	Частота	Локус	Алель	Частота	Локус	Алель	Частота
7162_072	209	0.023	7204_064	265	0.011	7097_019	301	0.039	7056_179	227	0.011	7031_181	339	0.035
	213	0.148		269	0.062		305	0.118		231	0.017		343	0.070
	217	0.131		273	0.247		309	0.270		235	0.039		347	0.145
	221	0.097		277	0.230		313	0.292		239	0.084		351	0.180
	225	0.244		281	0.225		317	0.197		243	0.225		355	0.256
	229	0.102		285	0.129		321	0.051		247	0.124		359	0.145
	233	0.131		289	0.045		325	0.017		251	0.225		363	0.105
	237	0.102		293	0.039		329	0.011		255	0.140		367	0.029
	241	0.023		297	0.011		337	0.006		259	0.079		371	0.012
7027_138	251	0.017	7206_095	236	0.006	7128_106	147	0.102	7128_139	263	0.051	7200_159	375	0.017
	255	0.045		240	0.006		149	0.011		271	0.006		379	0.006
	259	0.079		244	0.011		151	0.142		166	0.011		183	0.039
	263	0.393		248	0.067		153	0.006		170	0.011		187	0.022
	267	0.146		252	0.135		155	0.170		174	0.219		191	0.051
	271	0.197		256	0.096		159	0.244		178	0.258		195	0.264
	275	0.101		260	0.163		163	0.216		182	0.264		199	0.348
	279	0.017		264	0.213		167	0.063		186	0.163		203	0.124
	283	0.006		268	0.140		171	0.028		190	0.056		207	0.067
7126_411	285	0.035	7079_531	272	0.056	7060_084	175	0.017	7045_229	194	0.011	7148_319	211	0.051
	289	0.052		276	0.067		209	0.017		198	0.006		215	0.022
	293	0.140		280	0.011		213	0.051		235	0.017		219	0.011
	297	0.093		284	0.022		217	0.129		239	0.023		294	0.017
	301	0.209		288	0.006		221	0.197		243	0.131		298	0.006
	305	0.174		229	0.039		225	0.118		247	0.256		302	0.012
	309	0.151		233	0.073		229	0.163		251	0.170		306	0.116
	313	0.047		237	0.146		233	0.101		255	0.142		310	0.099
	317	0.058		241	0.230		237	0.073	7211_071	259	0.085		314	0.151
7032_021	321	0.017		245	0.247		241	0.039		263	0.119		318	0.203
	325	0.023		249	0.174		245	0.039		267	0.057		322	0.174
	298	0.051		253	0.056		249	0.051		202	0.006		326	0.070
	302	0.040		257	0.011		255	0.006		206	0.017		330	0.081
	306	0.136		261	0.017		257	0.011		210	0.185		334	0.041
	310	0.205		341	0.006		261	0.006		214	0.124		338	0.017
	314	0.227								218	0.298		342	0.006
	318	0.136								222	0.202		350	0.006
	322	0.051								226	0.112			
	326	0.063								230	0.056			
	330	0.045												
	334	0.040												
	338	0.006												

Таблица 6. Значения генетической дифференциации R_{st} (под диагональю) и значения достоверности (над диагональю) по данным анализа 17 микросателлитных локусов для взрослых животных

Группировки	mg	uk	ub	bk
mg		0.270	0.099	0.351
uk	0.005		0.252	0.108
ub	0.019	0.014		0
bk	0.003	0.025	0.021*	

Таблица 7. Значения генетической дифференциации R_{st} (под диагональю) и значения достоверности (над диагональю) по данным анализа 17 микросателлитных локусов для самок

Группировки	mg	uk	ub	bk
mg		0.432	0.504	0.919
uk	0		0.090	0.171
ub	0	0.039		0.081
bk	0	0.028	0.015	

Таблица 8. Значения генетической дифференциации R_{st} (под диагональю) и значения достоверности (над диагональю) по данным анализа 17 микросателлитных локусов для самцов

Группировки	mg	uk	ub	bk
mg		0.198	0.387	0.171
uk	0.020		0.586	0.594
ub	0.003	0		0.036
bk	0.017	0	0.026*	

делить в исследованном нами регионе только две популяции (табл. 9). Данные группировки различаются по распределению митохондриального маркера ($\theta_{st} = 0.270$) и очень слабо дифференцируются по ядерным локусам ($R_{st} = 0.018$), что не позволяет отличать с помощью байесовского кластерного анализа животных из этих группировок. Возможное объяснение генетической дифференциации белых медведей по митохондриальной ДНК на юге архипелага Новая Земля — это влияние антропогенных факторов. При отсутствии возможности охоты на тюленей медведи имеют легкий доступ к большому количеству пищевых отходов человека на свалке ТБО. Результаты двухлетнего мониторинга и мечения белых медведей на архипелаге Новая Земля в районе Белушней Губы и анализ литературных источников также позволяют предположить, что здесь обитает и размножается отдельная группировка медведей. Изучение перемещений меченых самок и визуальные наблюдения показали, что медведи ежегодно скапливаются в районе свалки ТБО вблизи Белушней Губы в конце осени в количестве десят-

ков особей и уходят на лед, как только он образуется. Помеченные медведицы зимой и весной не покидали ледовых местообитаний в морских акваториях о-ва Южный и о-ва Вайгач, а после таяния льда много времени проводили в глубине о-ва Южный. В конце осени они вновь перемещались в район Белушней Губы [26].

Различия мтДНК, вероятно, отражают как генетический дрейф, так и историческую динамику колонизации территории южной части Баренцева моря. В отличие от этого дифференциация, получаемая с помощью микросателлитов, находится только в масштабе сотен лет и отражает отсутствие современных препятствий для потока генов. Похожие результаты были получены для животных из залива Бутия и пролива Мак-Клинтон Канадского Арктического архипелага [27]. Возможно, слабая генетическая дифференциация будет усиливаться при использовании других генетических маркеров — однонуклеотидных замен (SNP) с более низкой изменчивостью и более чувствительных к эффекту основателя. Подтверждение этому можно увидеть в исследовании обширной выборки из

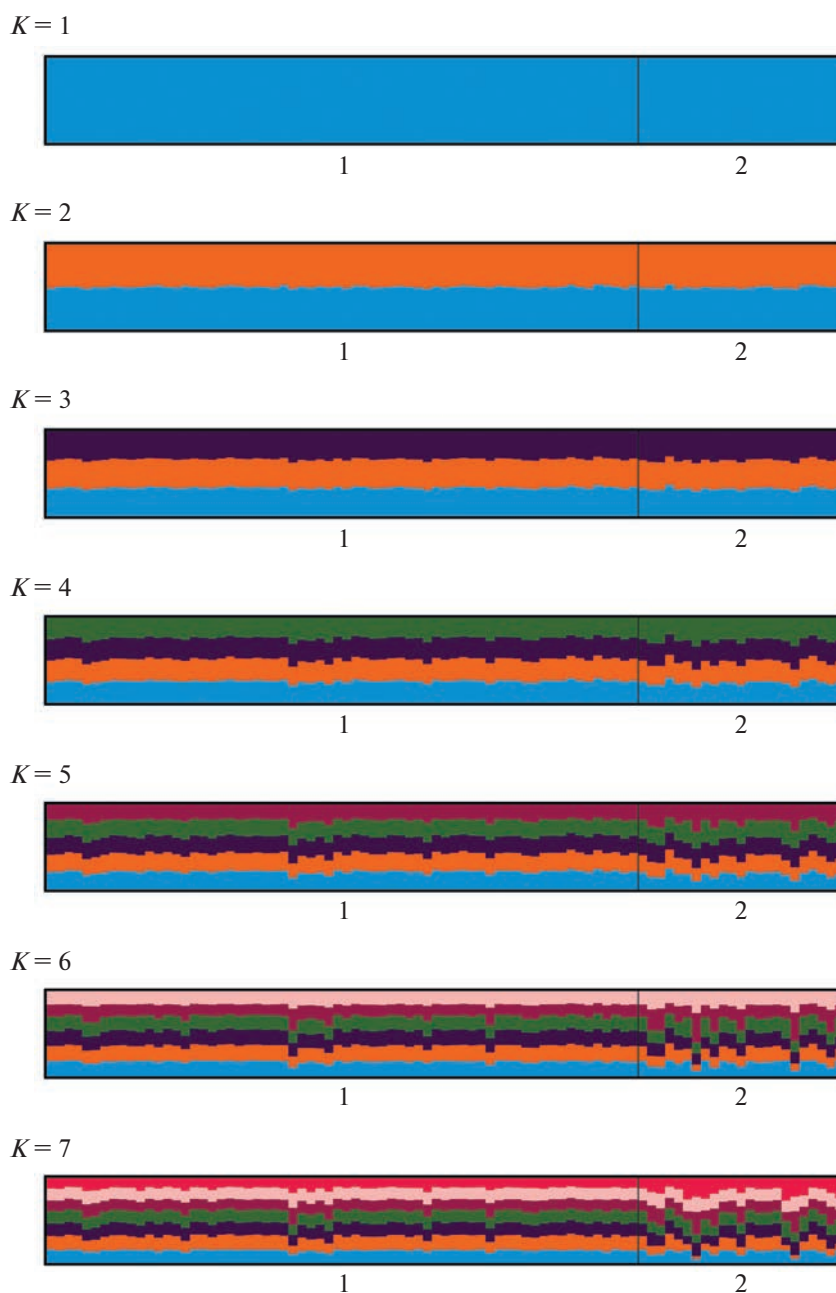


Рис. 4. Генетическая структура популяции белого медведя, исходя из анализа микросателлитных данных в программе Structure 2.3.4, где K равно от 1 до 7 с пятью повторами. Для построения использованы 500 000 повторов и период разогрева 50 000.

Чукотского и Баренцева морей, южной части моря Бофорта и южной части Гудзонова залива. Эти данные указывают на наличие генетической структуризации среди нескольких существующих популяций, расположенных с востока на запад в Полярном бассейне. F_{st} находился в диапазоне от 0.004 до 0.105 ($P < 0.005$) среди всех пар популяций, кроме популяций из южной части моря Бофорта и Чукотского моря ($F_{st} = 0.004$, $P = 0.2$). При этом выборки из Баренцева моря (Шпицбер-

ген) и южной части Гудзонова залива значительно отличаются от выборок из Аляски [28]. Более сильное воздействие на генетическую изоляцию определяют рельеф и распределение пищевых ресурсов белого медведя. Например, в работе о дифференциации группировки Гудзонова залива с использованием 26 микросателлитных локусов и генетических профилей от 377 белых медведей были выявлены три кластера и значительная их дифференциация по индексу F_{st} , что позволяет

Таблица 9. Значения индексов генетического разнообразия по литературным и собственным данным. Нуклеотидное разнообразие (π), гаплотипическое разнообразие (H), наблюдаемая гетерозиготность (H_o), ожидаемая гетерозиготность (H_e), среднее число аллелей на локус N_a

Выборка	H	π	H_o	H_e	N_a
Популяция юга Баренцева моря (ub)	0.480 ± 0.117	0.0031 ± 0.0020	0.810 ± 0.072	0.823 ± 0.050	7.82 ± 1.70
bk + uk + mg	0.916 ± 0.016	0.0047 ± 0.0028	0.834 ± 0.049	0.834 ± 0.035	10.23 ± 1.92
Популяция севера Баренцева и Карского морей [11, 23]	0.902 ± 0.014	0.0032 ± 0.0018	0.61 ± 0.24	0.62 ± 0.24	8.04 ± 3.07
Популяция моря Бофорта Аляски [24]	—	—	0.708	0.706	7.9
Популяция Гудзонова залива Канады [25]	—	—	0.665	0.691	7.65 ± 2.17

предположить дифференциацию белых медведей, взятых с островов в заливе Джеймс [24]. Эти данные были дополнены и уточнены исследованиями с помощью анализа 2603 однонуклеотидных полиморфизмов. Структура популяций ожидаемо отличалась от микросателлитного исследования. Был выделен дополнительный генетический кластер внутри группировки — бассейн Фокс (FB) [29]. Дальнейшие работы по этому региону уже на 13488 однонуклеотидных заменах показали соответствие с более ранними работами [30]. Исследование исторических выборок с 1995 по 2016 гг. на микросателлитных данных на архипелаге Шпицберген в Баренцевом море показывает усиление генетической дифференциации на 200% и потерю генетического разнообразия на 3–10% из-за инбридинга отдельных группировок, что, вероятно, связано с изменением ледяного покрова и фрагментацией мест обитания [31]. В нашем исследовании мы также видим большее значение коэффициента инбридинга ($F_{is} = 0.015$) для группировки юга Баренцева моря по сравнению с группировкой севера Баренцева и Карского морей ($F_{is} = 0$), что также может быть в какой-то степени обусловлено изменением климата и деятельностью человека.

Публикация подготовлена при выполнении работ по анализу и обобщению результатов исследований белого медведя в российской Арктике, проведенных в 2010–2021 гг. Постоянно действующей экспедицией РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России, включенной в состав Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, в рамках гранта Русского географического общества “Изучение редких видов животных (амурский тигр, дальневосточный леопард, ирбис (снежный барс), белуха, белый медведь)” и в рамках работ по изучению и мониторингу белого медведя и моржа как индикаторов устойчивого состояния

морских арктических экосистем по заказу ПАО “НК “Роснефть” (сбор и анализ данных 2020–2021 гг.), а также при поддержке проекта Международного экологического фонда “Чистые моря” в рамках проекта “Хозяин Арктики-2021”.

Авторы благодарят за разработку и возможность использования набора для идентификации медведей российскую компанию “Гордиз”.

Работа выполнена в ЦКП “Инструментальные методы в экологии” ИПЭЭ РАН.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Liu S., Lorenzen E.D., Fumagalli M. et al. Population genomics reveal recent speciation and rapid evolutionary adaptation in polar bears // *Cell*. 2014. V. 157. P. 785–794. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.03.054>
2. Hassanin A. The role of Pleistocene glaciations in shaping the evolution of polar and brown bears. Evidence from a critical review of mitochondrial and nuclear genome analyses // *C. R. Biol.* 2015. V. 338. P. 494–501. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2015.04.008>
3. Taylor M.K., Akeagok S., Andriashek D. et al. Delineating Canadian and Greenland polar bear (*Ursus maritimus*) populations by cluster analysis of movements // *Can. J. Zool.* 2001. V. 79. P. 690–709. <https://doi.org/10.1139/z01-028>
4. Paetkau D., Amstrup S.C., Born E.W. et al. Genetic structure of the world's polar bear populations // *Mol. Ecol.* 1999. V. 8. P. 1571–1584. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00733.x>
5. Malenfant R.M., Coltman D.W., Davis C.S. Design of a 9K Illumina BeadChip for polar bears (*Ursus maritimus*) from RAD and transcriptome sequencing // *Mol. Ecol. Resour.* 2015. V. 15(3). P. 587–600. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12327>

6. Cronin M.A., Amstrup S.C., Scribner K.T. Microsatellite DNA and mitochondrial DNA variation in polar bears in the Beaufort and Chukchi seas, Alaska. // Can. J. Zool. 2006. № 84. P. 655–660. <https://doi.org/10.1139/Z06-039>
7. Peacock E., Sonsthagen S.A., Obbard M.E. et al. Implications of the circumpolar genetic structure of polar bears for their conservation in a rapidly warming arctic // PLoS One. 2015 V. 10(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112021>
8. Malenfant R.M., Davis C.S., Cullingham C.I., Coltman D.W. Circumpolar genetic structure and recent gene flow of polar bears: a reanalysis // PLoS One. 2016. V. 11(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148967>
9. Mauritzen M., Derocher A.E., Wiig Ø. et al. Using satellite telemetry to define spatial population structure in polar bears in the Norwegian and western Russian Arctic // J. Appl. Ecol. 2002. V. 39. P. 79–90. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00690.x>
10. Amstrup S.C., Durner G.M., McDonald T.L. et al. Comparing movement patterns of satellite-tagged male and female polar bears // Can. J. Zool. 2001. V. 79. P. 2147–2158. <https://doi.org/10.1139/z01-174>
11. Zeyl E., Ehrlich D., Aars J. et al. Denning-area fidelity and mitochondrial DNA diversity of female polar bears (*Ursus maritimus*) in the Barents Sea // Can. J. Zool. 2010. V. 88. P. 1139–1148. <https://doi.org/10.1139/Z10-078>
12. Laidre K., Born E., Gurarie E. et al. Females roam while males patrol: Divergence in breeding season movements of pack-ice polar bears (*Ursus maritimus*) // Proc. Biol. Sciences. The Royal Society. 2013. V. 280. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2371>
13. Wiig Ø., Born E., Laidre K. et al. Performance and retention of lightweight satellite radio tags applied to the ears of polar bears (*Ursus maritimus*) // Animal Biotelemetry. 2017. V. 5. P. 1–11. <https://doi.org/10.1186/s40317-017-0124-0>
14. Matsushashi T., Masuda R., Mano T. et al. Microevolution of the mitochondrial DNA control region in the Japanese brown bear (*Ursus arctos*) population // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16(5). P. 676–684. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026150>
15. Hall T.A. Bioedit: A user friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. Series. 1999. V. 41. P. 95–98.
16. Bandelt H.J., Forster P., Rohl A. Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
17. Excoffier L.G., Lischer H.E. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. 2010. V. 10. P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
18. Park S.D.E. Trypanotolerance in West African Cattle and the Population Genetic Effects of Selection. Ph.D. thesis Univ. Dublin, 2001. 53 p.
19. Posada D., Crandall K.A. Modeltest: Testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. V. 14. № 9. P. 817–818. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/14.9.817>
20. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. P. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
21. Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M. et al. Clumpak: A program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // Mol. Ecol. Resour. 2015. V. 15(5). P. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
22. Kalinowski S.T., Taper M.L., Marshall T.C. et al. Revisiting how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // Mol. Ecol. 2007. V. 16. P. 1099–1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x>
23. Zeyl E., Aars J., Ehrlich D., Wiig Ø. Families in space: Relatedness in the Barents sea population of polar bears (*Ursus maritimus*) // Mol. Ecol. 2009. V. 18(4). P. 735–749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04049.x>
24. Cronin M.A., Amstrup S.C., Talbot S.L. et al. Genetic variation, relatedness, and effective population size of polar bears (*Ursus maritimus*) in the southern Beaufort sea, Alaska // J. Hered. 2009. № 100. P. 681–690. <https://doi.org/10.1093/jhered/esp061>
25. Crompton A.E., Obbard M.E., Petersen S.D., Wilson P.J. Population genetic structure in polar bears (*Ursus maritimus*) from Hudson Bay, Canada: implications of future climate change // Biol. Conserv. 2008. V. 141(10). P. 2528–2539. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.018>
26. Платонов Н.Г., Мизин И.А., Иванов Е.А. и др. Использование белым медведем (*Ursus maritimus*) местообитаний вдоль береговой линии в течение года по данным спутникового мониторинга // Исследование Земли из космоса. 2019. № 3. С. 80–91. <https://doi.org/10.31857/S0205-96142019380-91>
27. Campagna L., Van Coeverden de Groot P.J., Saunders B.L. Extensive sampling of polar bears (*Ursus maritimus*) in the Northwest Passage (Canadian Arctic Archipelago) reveals population differentiation across multiple spatial and temporal scales // Ecol. Evol. 2013. V. 3(9). P. 3152–3165. <https://doi.org/10.1002/ece3.662>
28. Miller W., Schuster S.C., Welch A.J. et al. Polar and brown bear genomes reveal ancient admixture and demographic footprints of past climate change // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2012. V. 109(36). P. E2382–E2390. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210506109>
29. Viengkone M., Derocher A.E., Richardson E.S. et al. Assessing polar bear (*Ursus maritimus*) population structure in the Hudson Bay region using SNPs // Ecol. Evol. 2016. V. 6. P. 8474–8484. <https://doi.org/10.1002/ece3.2563>
30. Jensen E.L., Tschirner C., de Groot P.V.C. et al. Canadian polar bear population structure using genome-wide markers // Ecol. Evol. 2020. P. 1–9. <https://doi.org/10.1002/ece3.615>
31. Maduna S., Aars J., Fløystad I. et al. Sea ice reduction drives genetic differentiation among Barents sea polar bears // Proc. R. Soc. B. 2021. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1741>

Population Genetic Structure in Polar Bears (*Ursus maritimus*) from the Russian Arctic Seas

P. A. Sorokin^{a, *}, E. Yu. Zvychnaya^a, E. A. Ivanov^a, I. A. Mizin^b, I. N. Mordvintsev^a,
N. G. Platonov^a, A. I. Isachenko^c, R. E. Lazareva^c, and V. V. Rozhnov^a

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^b“Russian Arctic” National Park, Arkhangelsk, 163051 Russia

^cLTD “Arctic Research Center”, Moscow, 119333 Russia

*e-mail: sorokin-p@yandex.ru

Population genetic structure in polar bear (*Ursus maritimus*) from model areas in the Russian Arctic is considered based on materials collected in the period 2010–2021. Data on polymorphism of 17 microsatellite loci of nuclear DNA and a 610 nucleotide long mtDNA D-loop fragment were obtained for 93 animals. For the studied sample of adult polar bears, a high genetic diversity of nuclear DNA and a low value of nucleotide variability π for mitochondrial DNA were found. For all genetic markers, differentiation of bears from the southern part of the Barents Sea from animals from the north of the Barents and Kara seas was found. These groups differ in the distribution of the mitochondrial marker ($\theta_{st} = 0.270$) and are weakly differentiated by nuclear loci ($R_{st} = 0.018$).

Keywords: polar bear, *Ursus maritimus*, control region, microsatellite, polymorphism, Barents Sea, Kara Sea.