

УДК: 575.174.015.3:599.735.53

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ РЕЗКОГО СНИЖЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ САЙГАКА (*SAIGA TATARICA TATARICA*) В ПОПУЛЯЦИИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ: СРАВНЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ И МУЗЕЙНЫХ ОБРАЗЦОВ ПО мтДНК И МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ

© 2024 г. Н. В. Кашинина\*, @, А. А. Луцкекина\*, П. А. Сорокин\*, М. В. Холодова\*

\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН,  
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: nadezda.kashinina@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.10.2023 г.

После доработки 19.02.2024 г.

Принята к публикации 19.02.2024 г.

Численность сайгака (*Saiga tatarica tatarica*) в популяции Северо-Западного Прикаспия в середине прошлого века достигала почти 800 тысяч особей. В конце XX в. произошло ее резкое сокращение, и к 2015 году численность составила около пяти тысяч. В статье представлены результаты анализа полиморфизма микросателлитных локусов и контрольного региона мтДНК, полученные для музейной выборки сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия, собранной на пике численности в 50-е годы XX в. Проведено сравнение с данными для образцов сайгака периода депрессии численности 1999–2016 гг. Показатели разнообразия контрольного региона мтДНК образцов музейной и современной выборок сайгака отличались незначительно. Наиболее существенным последствием резкого снижения численности в популяции оказалось значительное увеличение коэффициента инбридинга (Fis), рассчитанного по микросателлитным локусам яДНК.

**Ключевые слова:** сайгак, генетическое разнообразие, мтДНК, контрольный регион, микросателлитные локусы

**DOI:** 10.31857/S1026347024040067, **EDN:** VHOVBT

Существенное и длительное снижение численности популяций и связанные с этим процессы (известные, как “прохождение через бутылочное горлышко”), в ряде случаев могут приводить к значительной утрате генетического разнообразия животных (Avice, 2000; Неверова и др., 2020). В популяциях, прошедших через “бутылочное горлышко”, эффективная численность ( $N_e$ ) может значительно снижаться, что, в свою очередь, может негативно отражаться на генетическом разнообразии и приводить к повышению вероятности возникновения инбридинга. В результате возникновения инбредной депрессии существует большой риск снижения репродуктивной способности, ухудшения сопротивляемости особей к заболеваниям, повышения смертности молодняка, что в дальнейшем может привести к неблагоприятным последствиям для существования той или иной популяции (Soule, 1987; Luikart *et al.*, 1998; Приходько, 2003; Frankham, 2005; Willi *et al.*, 2006; Pekkala *et al.*, 2014; Bundgaard *et al.*, 2021).

Сайгак (*Saiga tatarica*) на протяжении всего своего существования испытывал колебания численности (Банников и др., 1961; Кириков, 1966; Жирнов, 1998а; Жирнов и др., 1998а; Жирнов, Максимук, 1998). Его ареал еще в начале XVIII в. простирался от причерноморских степей на западе до аридных территорий Китая на востоке (Кириков, 1966). К началу XX в. под воздействием различных антропогенных и природных факторов сайгак сохранился только в нетронутых человеком самых глухих уголках Северо-Западного Прикаспия и Туранской низменности, а общая его численность сократилась предположительно до 1000 особей (Банников и др., 1961). К середине XX в. в результате принятия жестких охранных мер сайгак восстановил свое распространение на территории Евразии, и заселил пригодные для постоянного обитания участки аридных регионов, сформировав пять популяций: четыре трансграничные номинативного подвида (*S. t. tatarica*) – Бетпақдалинскую, Уральскую, Устьюртскую (на территории

Казахстана) и Северо-Западного Прикаспия (на территории России); и одну монгольского под-вида – *S. t. mongolica* (= *S. borealis*), населяющую Западную Монголию (Банников и др., 1961, Жирнов и др., 1998а; Каримова и др., 2021).

Последнее критическое снижение численности сайгака произошло в конце 1990-х гг. в результате распада Советского Союза, и последовавшим за этим многолетним экономическим кризисом и ростом браконьерства по всему ареалу. В 1995 г. было принято решение о включении вида в Приложение II СИТЕС, а в 2002 г. – в Красный список МСОП (IUCN) как “критически угрожаемый вид”, и в Приложение II Конвенции по сохранению мигрирующих видов диких животных (CMS). Низкий уровень численности сайгака на территории России послужил основанием для включения вида в 2021 г. в Красную книгу Российской Федерации (Красная книга..., 2021). В нашей стране в целях повышения эффективности охраны редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, в 2014 г. утверждена Стратегия сохранения таких видов (Стратегия..., 2014), в которой особое место отведено генетическому мониторингу, и которому также уделяется большое внимание в ряде программ по сохранению отдельных редких видов (Стратегия..., 2010, 2021а; Рожнов и др., 2010, 2018 и др.). Исследования генетического разнообразия вида также являются неотъемлемой частью Стратегии по сохранению сайгака (*Saiga tatarica* Linnaeus, 1766) в Российской Федерации (Стратегия..., 2021б).

Популяция сайгака Северо-Западного Прикаспия, обитающая в России, населяет юго-западные районы Астраханской области (Лиманский район) и восточные районы Республики Калмыкия (Яшкульский и Черноземельский районы). Считается, что эта популяция в настоящее время изолирована от других (Каримова и др., 2021). Ее численность, несмотря на все предпринимаемые меры охраны и отмечающуюся тенденцию увеличения количества животных (Богун, 2019), остается на стабильно невысоком уровне. В конце 1950-х гг. численность сайгака этой популяции насчитывала около 800 тыс. особей (Банников и др., 1961), но уже к концу 1980-х гг. из-за промысла и интенсивного освоения степных территорий ее численность сократилась до 150–160 тыс. (Жирнов, Максимук, 1998). К 2015 г. по экспертным оценкам в популяции насчитывалось всего 4–5 тыс. особей (Каримова, Лушкекина, 2018). Таким образом, с 1998 г. по 2016 г. общая численность сайгака в популяции Северо-Западного Прикаспия сократилась в 40 раз (Каримова, Лушкекина, 2018), а эффективная численность популяции уменьшилась практически в 80 раз (Kashinina *et al.*, 2023).

Рога сайгака, имеющиеся только у самцов, издавна используются в традиционной китайской медицине. Поэтому браконьерская охота на взрослых

самцов – до недавнего времени считалась главной причиной нарушения половой структуры популяций (Близнюк, 1995; 2009; Жирнов, 1998а, 1998б; Жирнов, Максимук, 1998; Каримова и др., 2020). Из-за целенаправленного отстрела доля половозрелых самцов в популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия с середины 80-х гг. прошлого века до 2002 г. сократилась с 14.9–30.4% (Близнюк, 2009) до 1% (по экспертным оценкам), при пороговом значении в 2.5% (Milner-Gulland *et al.*, 2003; Каримова, Лушкекина, 2018). Из-за такого критически низкого процента самцов большинство самок в начале второго тысячелетия оставались яловыми (до 63.8% молодых и 28.3% взрослых), хотя обычно для этого вида при нормальном соотношении полов в размножении участвует более 90% всех самок (Близнюк, 2009).

Все эти неблагоприятные события в демографической истории популяции могли иметь негативные последствия для генетического разнообразия сайгака, обитающего на территории Северо-Западного Прикаспия.

В недавней работе (Kashinina *et al.*, 2023) было описано генетическое разнообразие в популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия, где сравнивались образцы двух временных промежутков: конец 1990-х гг., когда началось стремительное снижение численности этой популяции, и в период ее минимальной численности – 3–5 тыс. особей (2010, 2011 и 2016 гг.). Значимых различий в показателях разнообразия обнаружено не было, генетическая дистанция между этими выборками оказалась равна нулю, но показан высокий уровень разнообразия контрольного региона мтДНК ( $H = 0.91$ ,  $\pi = 0.03$ ), и довольно низкий уровень разнообразия микросателлитных локусов ядерной ДНК (ядДНК) ( $H_o = 0.422$ ,  $H_e = 0.514$ ), а кроме того, повышенный коэффициент инбридинга ( $F_{is} = 0.181$ ) (Kashinina *et al.*, 2023).

Для более полного понимания существования каких-либо генетических последствий последнего резкого снижения численности сайгака в популяции Северо-Западного Прикаспия возникла необходимость определения генетического разнообразия животных более раннего исторического периода: именно в то время, когда их численность была особенно высокой, и последующего сравнения результатов, полученных для музейных и современных образцов.

Цель работы: Выявить возможные последствия резкого снижения численности сайгака в популяции Северо-Западного Прикаспия на полиморфизм контрольного региона мтДНК и микросателлитных локусов ядерной ДНК при сравнении музейных образцов, собранных на пике восстановления численности популяции в середине XX в., и на современном этапе продолжающейся ее депрессии.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы для молекулярно-генетического анализа были получены из Зоологического музея МГУ, где было отобрано 30 (16 самок и 14 самцов) проб стружки из нижней челюсти сайгаков. Все образцы были собраны в 1957 и 1958 гг. на территории Республики Калмыкия в период, когда в популяции Северо-Западного Прикаспия в период размножения насчитывалось 540 тыс. особей. Характеристика образцов представлена в табл. 1. В связи с сильной деградацией ДНК из анализа мтДНК было исключено 7 образцов ( $n = 23$ ), а из анализа микросателлитных локусов – 1 образец ( $n = 29$ ).

Первичная пробоподготовка проводилась на территории Зоологического музея МГУ. Перед началом выделения ДНК кости были протерты дистиллированной водой, а затем 70% спиртом от поверхностных загрязнений. Наиболее подходящий для взятия материала участок кости шлифовался с использованием ручной дрели Ргоххон (Германия), затем кость повторно промывали водой для устранения поверхностной костяной крошки. На месте шлифованной области с помощью дрели и насадок ставили кость до состояния костной муки. Около 100 мг костной муки от каждого образца собирали в отдельные пробирки и хранили в холодильнике.

Все дальнейшие лабораторные работы и статистические расчеты были выполнены в Кабинете методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН, входящего в состав ЦКП “Инструментальные методы в экологии”.

Для предотвращения контаминации и кросс-контаминации выделение ДНК проводилось в отдельном ПЦР-боксе, предварительно обработанным раствором DNA-ExitusPlus (AppliChem, Германия), затем – дистиллированной водой, и прожженным ультрафиолетом в течение 15–20 мин. Образцы выделялись в 4 партии, после каждой из них проводилась такая же обработка.

ДНК из костной муки была выделена с помощью набора QIAamp DNA Investigator Kit (Qiagen, Германия) с использованием протокола “Isolation of Total DNA from Bones and Teeth” с некоторыми модификациями: увеличением времени лизиса до суток и повторным внесением протеиназы К через 12 ч. Для исключения возможности контаминации постоянно ставился отрицательный контроль выделения и ПЦР-амплификации.

Для сравнения полученных данных было использовано 86 образцов, взятых от сайгаков, собранных в 1999–2016 гг. на территории Северо-Западного Прикаспия, и проанализированных нами ранее. Номера этих гаплотипов в ГенБанке (GenBank, NCBI): MT150278–MT150328 (Kashinina *et al.*, 2023).

В качестве молекулярных маркеров использовались: фрагмент контрольного региона мтДНК,

а также восемь аутосомных микросателлитных локусов ядерной ДНК, разработанных ранее специально для сайгака (Nowak *et al.*, 2013), и использованных для анализа современного генетического разнообразия сайгака (Kashinina *et al.*, 2023).

Аmplification контрольного региона мтДНК проводили в 20 мкл общей реакционной смеси, содержащей 4 мкл 5x Master Mix (Диалат, Россия) с добавлением 0.5 ед. полимеразы SmartTAQ (Диалат, Россия), прямого FDL (5'-CCACTATCAACACCCAAAGCTG-3') (Sogokin *et al.*, 2011) и обратного gslsr (5'-GAGATGGCCCTGAAGAAAGAA-3') праймеров. С помощью этой пары праймеров удалось амплифицировать часть контрольного региона мтДНК – левый гипервариабельный участок длиной 448 п.н. Амплификация проводилась при следующих условиях: I – 94°C – 3 мин; II – 94°C – 30 с, 60°C – 30 с, 72°C – 1 мин 20 с (40 циклов); III – 72°C – 6 мин. Очистку ПЦР-продукта проводили методом осаждения в 96% этиловом спирте с ацетатом натрия. Визуализацию результатов ПЦР осуществляли при проведении электрофореза в 1.5% агарозном геле в TBE буфере, с добавлением бромистого этидия. Определение нуклеотидных последовательностей продукта амплификации выполняли на автоматическом генетическом анализаторе ABI 3130 (Thermo Fisher Scientific, США) с использованием набора реактивов Big Dye Terminator kit 3.1 (Thermo Fisher Scientific, США) с прямым и обратным праймерами, использованными при ПЦР-амплификации.

Аmplification восьми микросателлитных локусов (STa14, STa20, STa26, STa30, STa39, STa41, STa43, STa47) осуществляли в мультиплексах, при режиме, описанном ранее (Kashinina *et al.*, 2023). Фрагментный анализ продуктов амплификации выполняли на автоматическом генетическом анализаторе ABI 3130 (Thermo Fisher Scientific, США) с использованием маркера молекулярного веса СД-450 (Синтол, Россия). В качестве положительного контроля и для калибровки использовали 8 современных образцов, данные для которых также были получены ранее. Генотипы контрольных образцов из современной выборки полностью совпадали с данными, полученными ранее (Kashinina *et al.*, 2023). Для уменьшения ошибок из-за выпадения аллелей и появления ложных аллелей амплификацию каждого локуса проводили от 4 до 6 раз (Taberlet *et al.*, 1996; 1999). При получении гетерозиготы у образца при трех независимых амплификациях из четырех, особь принималась за гетерозиготную. Если при четырех амплификациях вероятность гетерозиготы составляла 50%, то проводили еще два. В этом случае гетерозигота принималась при четырех случаях из шести. Таким образом, только у одного музейного образца сайгака из 30 не удалось определить микросателлитный профиль.

**Таблица 1.** Характеристика образцов *S. tatarica* из Зоологического музея МГУ, отобранных для генетического анализа

№ образца	Год сбора	Место сбора. Коллектор	Пол, возраст	Контрольный регион	Микро-сателлитные локусы	№ гаплотипа в ГенБанке
S61239	1957	Калмыцкие степи, Белозерный. А. Банников	m, ad		*	
S61240	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	m, ad	*	*	OR227835
S61241	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	f, ad		*	
S61242	1957	Белозерный-Полынный. А. Банников	m, sub.ad		*	
S61244	1957	Калмыкия, окр. Меклеты. А. Банников	m, sub.ad	*	*	OR227839
S61246	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	f, ad	*	*	OR227836
S61247	1957	Калмыкия, окр. Адыка. А. Банников	f, sub.ad	*	*	OR227837
S61248	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	f, ad	*	*	OR227837
S61249	1957	Калмыкия, с/з Полынный. А. Банников	f, ad	*	*	OR227838
S61250	1957	Калмыкия, окр. Адыка. А. Банников	F	*	*	OR227839
S61251	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	m, sub.ad	*	*	OR227840
S61252	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	m, sub.ad	*	*	OR227839
S61253	1957	Калмыкия, окр. Северного. А. Банников	m, sub.ad	*	*	OR227838
S61254	1957	Калмыкия, Черноземельск. А. Банников	M	*	*	OR227841
S61255	1957	Калмыкия. А. Банников	m, sub.ad	*	*	OR227842
S61256	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	m, sub.ad	*	*	OR227839
S61257	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	m, sub.ad	*	*	OR227843
S61258	1957	Калмыкия, окр. Сарпы. А. Банников	m, sub.ad		*	
S61260	1957	Калмыкия. А. Банников	M	*	*	OR227839
S61261	1957	Калмыкия. А. Банников	M		*	
S61262	1957	Калмыкия. А. Банников	F	*	*	OR227844
S61275	1958	Калмыкия. Фандеев	F	*	*	OR227839
S61276	1958	Калмыкия. Фандеев	F	*	*	OR227837
S61277	1958	Калмыкия. Фандеев	F	*	*	OR227837

## Окончание таблицы 1

№ образца	Год сбора	Место сбора. Коллектор	Пол, возраст	Контрольный регион	Микро-сателлитные локусы	№ гаплотипа в ГенБанке
S61278	1958	Калмыкия. Фандеев	F	*	*	OR227845
S61279	1958	Калмыкия. Фандеев	F	*	*	OR227845
S61280	1958	Калмыкия. Фандеев	F	*	*	OR227837
S61281	1958	Калмыкия. Фандеев	F			
S61282	1958	Калмыкия. Фандеев	F	*	*	OR227846
S61283	1958	Калмыкия. Фандеев	F		*	

Примечание. m – самцы; f – самки; ad – взрослое животное; sub.ad – молодое животное; знаком “\*” обозначены получившиеся маркеры для каждого образца.

**Статистический анализ**

**Анализ контрольного региона мтДНК.** Выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществляли вручную с помощью программы Bioedit 7.1.9 (Hall, 1999). В программе Arlequin 3.5.1.2 (Excoffier, Lischer, 2010) были рассчитаны показатели внутрипопуляционной изменчивости – гаплотипическое (генное, H) и нуклеотидное ( $\pi$ ) разнообразие, нуклеотидный состав, количество изменчивых сайтов, транзиций/трансверсий, был проведен тест на нейтральность Таджимы (Tajima's D) (Tajima, 1989a, 1989b), а также рассчитан индекс Харпендинга (raggedness index, r) для оценки типа экспансии. Для построения медианных сетей гаплотипов контрольного региона мтДНК использовали программу Network 10 (Bandelt *et al.*, 1999). Последовательности контрольного региона мтДНК музейных образцов сравнивали с таковыми, полученными нами ранее для образцов современных сайгаков (Kashinina *et al.*, 2023).

**Анализ микросателлитных локусов ядерной ДНК.** Результаты фрагментного анализа считывали с помощью программы Gene Mapper 4.1 (Thermo Fisher Scientific, США). Для оценки количества кластеров (K) использовалось программное обеспечение STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000). Заданное число кластеров K было от 1 до 5, использованная модель – LOCPRIOR, количество повторностей MCMC (interaction) – 500 000. Продолжительность периода (burning period) составила 50 000, количество циклов – 4. Оптимальное число кластеров K было рассчитано согласно алгоритму, основанному на величине  $\Delta K$  с помощью приложения STRUCTURE HARVESTER (Earl, von Holdt, 2012) по методу Эванно (Evanno *et al.*, 2005). Для расчета общего числа аллелей ( $N_a$ ), числа эффективных аллелей ( $N_e$ ), наблюдаемой ( $H_o$ ) и ожидаемой гетерозиготности ( $H_e$ ), коэффициента инбридинга ( $F_{is}$ ) были использованы макросы GenAlEx 6.4. (Peakall, Smouse, 2006; 2012) для Microsoft Office Excel. С помощью этой же программы по каждому локусу мы оценили

отклонения от равновесия Харди – Вайнберга (HWE) и значение коэффициента информативности (I) (Brown, Weir, 1983), являющегося показателем генетического разнообразия, эквивалентным индексу Шеннона-Уивера (Shannon-Weaver Index) в экологии. Вероятность наличия «нулевого аллеля» ( $F_{null}$ ) рассчитывали в программе CERVUS 3.0.7 (Kalinowski *et al.*, 2007).

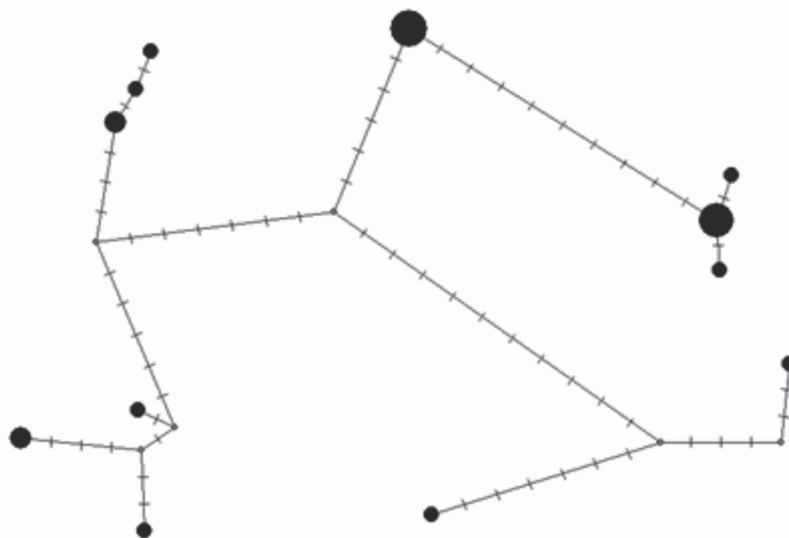
**РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ**

**Контрольный регион мтДНК.** Фрагмент последовательности контрольного региона мтДНК длиной 448 п.н. был получен для 23 музейных образцов. Нуклеотидный состав последовательностей контрольного региона был следующим: С – 21.68%, G – 14.78%, T – 30.10%, A – 33.44%, что соответствует митохондриальному геному. Из 46 полиморфных сайтов было выявлено 40 замен, из них 39 транзиций и одна трансверсия. Кроме того, в двух образцах было обнаружено две индели (длиной от 1 до 5 нуклеотидов).

По результатам выравнивания было описано 12 гаплотипов, четыре из них отмечены у 2–6 образцов, остальные были уникальными. Все гаплотипы были зарегистрированы в ГенБанке под номерами OR227835–OR227846. Для анализа филогенетических отношений была построена медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК музейных образцов сайгака (рис. 1).

Гаплотипическое (H) и нуклеотидное ( $\pi$ ) разнообразие в выборке музейных образцов сайгака составило  $0.893 \pm 0.044$  и  $0.03 \pm 0.016$  соответственно.

Для того чтобы понять, повлияло ли последнее резкое снижение численности на генетическое разнообразие сайгака в популяции Северо-Западного Прикаспия, к выборке музейных образцов 1957–1958 гг. мы добавили современные (1999–2016 гг.) образцы сайгака ( $n=86$ ), которые уже были проанализированы нами ранее (Kashinina *et al.*, 2023). Для сравнительного анализа последовательности контрольного региона мтДНК



**Рис. 1.** Медианная сеть гаплотипов по фрагменту контрольного региона мтДНК (448 п.н.) музейных образцов сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия. Мутационные позиции обозначены на ветвях вертикальными линиями, а диаметр кругов пропорционален числу образцов в гаплотипах.

современных образцов (длиной 920 п.н.) были обрезаны до 448 п.н.

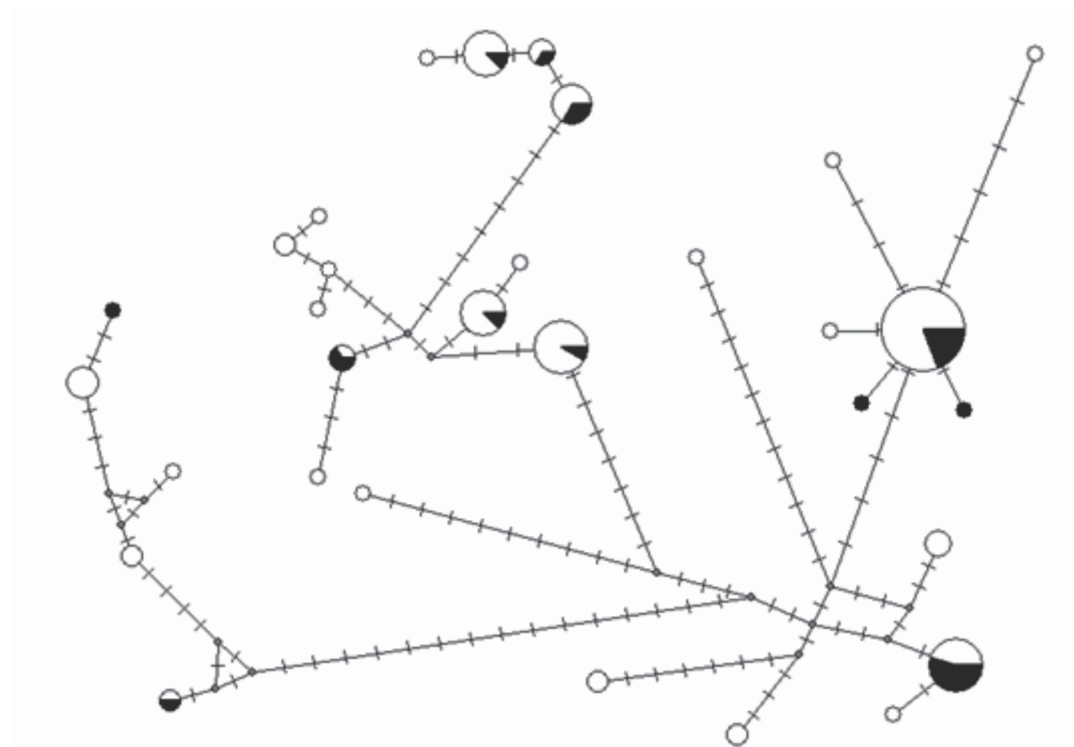
Для установления филогенетических отношений между гаплотипами музейных и современных образцов была построена медианная сеть гаплотипов. Современных гаплотипов было 28. Суммарное количество гаплотипов – 31, девять из которых были общими для музейной и современной выборок, что составило около 29% от всех гаплотипов. Кроме того, для музейных образцов было описано три уникальных гаплотипа (рис. 2).

Уровни полиморфизма контрольного региона мтДНК музейных образцов сайгака, собранных на пике численности популяции во время ее восстановления (1957–1958 гг.), и современных образцов, собранных в период глубокой депрессии численности (1999, 2000, 2010, 2011 и 2016 гг.) отличались незначительно (табл. 2). Это может говорить о том, что последнее снижение численности не было критическим для этой популяции и не оказало заметного влияния на генетическое разнообразие материнских линий сайгака, обитающего на территории Северо-Западного Прикаспия. Интересно, что индекс Таджимы (табл. 2) был слабо положительным и недостоверным в обеих выборках, в популяции 1999–2016 гг. он был несколько выше.

Для популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия характерны широкие колебания численности. Например, значительное снижение численности сайгака было в начале прошлого столетия, о нем упоминают многие авторы (Банников и др., 1961; Жирнов, Максимук,

1998; Данилкин, 2005). При этом последующий рост численности популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия имел взрывной характер и был слишком коротким для того, чтобы отразиться на значении показателей полиморфизма контрольного региона мтДНК. Необходимо отметить, что для сайгака характерна наиболее высокая среди диких жвачных скорость восстановления численности. Практически все самки при нормальном соотношении полов участвуют в размножении, начиная репродуктивный период уже на первом году жизни, и приносят одного детеныша в первый год, и по два – в последующие (Банников и др., 1961). Кроме того, стоит обратить внимание на неравновесность исследованных нами выборок (23 музейных образца и 86 современных) и относительно небольшое количество проанализированных музейных образцов.

Форма графиков распределения частот парных нуклеотидных различий между гаплотипами (Mismatch distribution), отражающая историю демографических изменений, происходивших в популяциях (Rogers, Harpending, 1992; Rogers, 1995, 1997), имеет неоднородную структуру, включающую несколько пиков (рис. 3). Для обеих выборок был рассчитан индекс Харпендинга (raggedness index,  $r$ ) (табл. 2). Статистически незначимое значение индекса Харпендинга (Harpending, 1994) подтверждает наличие пространственной экспансии, как для музейных, так и для современных образцов. Признаков демографической экспансии не наблюдалось.



**Рис. 2.** Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия (448 п.н.). Черным цветом обозначены музейные образцы (1957–1958 гг.) Белым цветом обозначены современные образцы (1999–2016 гг.). Мутационные позиции обозначены на ветвях вертикальными линиями, а диаметр кругов пропорционален числу образцов в гаплотипах.

Соотношение кривых, построенных по наблюдаемым и моделируемым частотам парных различий для демографической и пространственной экспансии обеих выборок образцов сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия, показано на рис. 3.

Наличие пространственной экспансии для музейных образцов и современной выборки сайгаков Северо-Западного Прикаспия хорошо подтверждает отсутствие изоляции этой популяции в прошлом, поскольку скорость мутирования мтДНК не позволяет отследить события, произошедшие полвека назад. Пространственная экспансия случалась в годы высокой численности, отмечавшейся в популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия. Так, в Европе в XVII–XVIII вв. сайгак заселял междуречье Дона и Волги, т. е. всю степную и пустынную зоны, достигая берегов Волги, а к середине XX в. на правобережье Волги он достиг возможных границ своего распространения. Будучи неплохими пловцами, сайгаки в состоянии преодолевать водные преграды, и известны случаи, когда они переплывали такие крупные реки, как Волга или Урал в их нижнем течении (Жиринов, 1982). В настоящее время ареалы популяций сайгака (в первую очередь это касается популяции Северо-Западного Прикаспия) пространственно

разобщены, однако при росте численности может происходить обмен животными между популяциями (Стратегия..., 2021).

**Микросателлиты.** Микросателлитный анализ был проведен для 29 музейных образцов сайгака.

**Таблица 2.** Показатели генетического разнообразия для музейных и современных образцов сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия

Выборка	Музейная	Современная
$H \pm S.E.$	$0.911 \pm 0.02$	$0.893 \pm 0.044$
$\pi \pm S.E.$	$0.035 \pm 0.017$	$0.032 \pm 0.016$
Tajima's D	0.703/0.81*	0.942/0.89*
Raggedness index (r) (гипотеза демографической экспансии)	0.06/0.036*	0.022/0.003*
Raggedness index (r) (гипотеза пространственной экспансии)	0.06/0.309*	0.022/0.566*

Примечание.  $H$  – гаплотипическое разнообразие;  $\pi$  – нуклеотидное разнообразие; S.E. – стандартная ошибка; Tajima's D – индекс Таджимы; Raggedness index (r) – индекс Харпендинга.  
\* Значение показателя/уровень статистической значимости ( $p$ ).



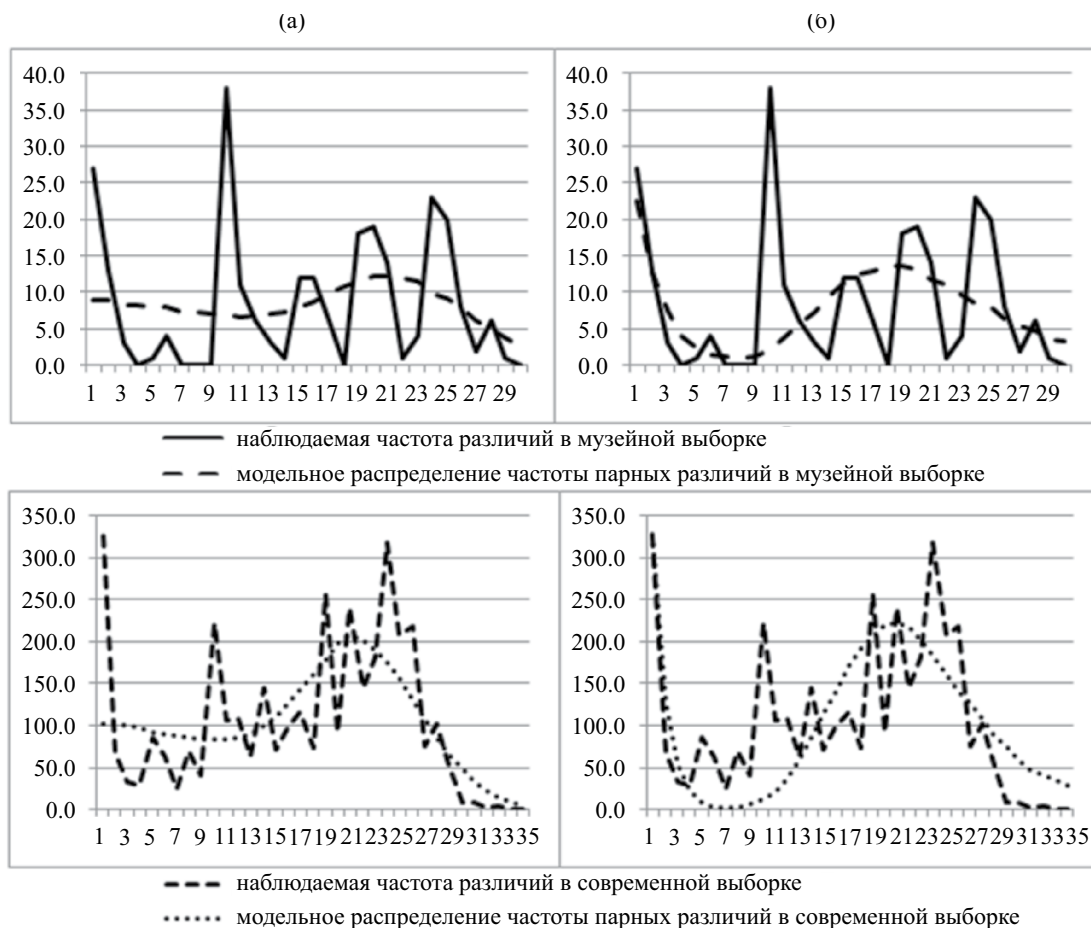


Рис. 3. Графики распределения частот (ось ординат) величин парных нуклеотидных различий (ось абсцисс) между гаплотипами фрагмента контрольного региона мтДНК (450 п.н.) сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия: а – для демографической и б – для пространственной экспансий.

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия для каждого микросателлитного локуса музейных и современных образцов сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия

Показатели	STa14	STa20	STa26	STa41	STa30	STa39	STa43	STa47
N	28/95	29/95	27/94	28/95	29/95	29/95	29/95	29/95
Na	2/2	2/4	3/6	8/9	2/2	6/7	7/8	3/3
Ne	<b>1.88</b> /1,96	<b>1.11</b> /1,21	<b>2.09</b> /2,41	<b>4.83</b> /5,15	<b>1.49</b> /1,47	<b>3.11</b> /3,38	<b>4.31</b> /4,03	<b>1.15</b> /1,40
I	<b>0.66</b> / <b>0.68</b>	<b>0.20</b> /0.35	<b>0.84</b> /1.03	<b>1.75</b> /1.79	<b>0.51</b> /0.50	<b>1.43</b> /1.43	<b>1.62</b> /1.63	<b>0.29</b> /0.56
Ho	<b>0.54</b> /0.41	<b>0.10</b> /0.19	<b>0.70</b> /0.49	<b>0.75</b> /0.76	<b>0.21</b> /0.13	<b>0.48</b> /0.67	<b>0.76</b> /0.48	<b>0.14</b> /0.24
He	<b>0.47</b> /0.49	<b>0.1</b> /0.17	<b>0.52</b> /0.59	<b>0.79</b> /0.81	<b>0.33</b> /0.32	<b>0.68</b> /0.70	<b>0.77</b> /0.75	<b>0.13</b> /0.29
Fis	-0.14/0.16	-0.06/-0.09	-0.35/0.16	0.05/0.06	0.37/0.61	0.29/0.04	0.01/0.36	-0.06/0.15
HWE	ns/ns	ns/ns	ns/***	ns/ns	*/***	***/ns	ns/***	ns/*
Fnull	-0.07/0.09	-0.02/-0.04	-0.16/0.1	0.03/0.03	0.23/0.43	0.15/0.03	0.01/0.22	-0.03/0.07

Примечание. N – количество образцов; Na – количество аллелей; Ne – количество эффективных аллелей; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; He – ожидаемая гетерозиготность; I – коэффициент информативности Шеннона; Fis – индекс фиксации; HWE – значения вероятности, полученные с помощью теста Харди–Вайнберга (ns = not significant; \*  $P < 0.05$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ ); Fnull – нуль-аллель. **Жирным** шрифтом выделены показатели для музейной выборки, без выделения – для современной, опубликованные ранее (Kashinina *et al.*, 2023).



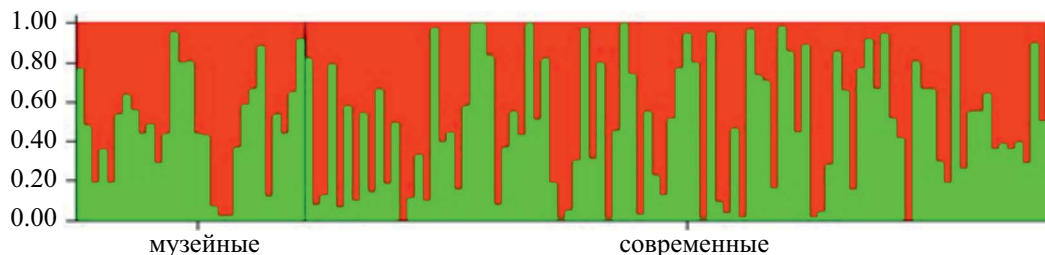


Рис. 4. Кластеризация образцов сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия в программе STRUCTURE 2.3.4. ( $K = 2$ ).

Средняя ожидаемая гетерозиготность выборки была равна 0.47, наблюдаемая – 0.46, но показатели различались по разным локусам (табл. 3).

Для того чтобы проверить наличие генетических последствий снижения численности сайгака с конца XX в., мы объединили две разновременные выборки: к музейным образцам ( $n = 29$ ) были добавлены современные ( $n = 86$ )

При обработке данных, полученных с помощью программы STRUCTURE, оказалось, что согласно алгоритму, основанному на величине  $\Delta K$ , оптимальное число кластеров для объединенной выборки  $K = 2$ . При этом распределение по выделенным программой кластерам в обеих выборках было сходным (рис. 4).

В результате анализа восьми микросателлитных локусов ядерной ДНК у музейных образцов сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия установлен невысокий уровень изменчивости, сопоставимый с современным уровнем. По частотам аллелей выборки образцов отличались мало. Значение наблюдаемой гетерозиготности ( $H_o$ ) было несколько выше у музейных образцов, а ожидаемой ( $H_e$ ), наоборот, ниже (табл. 4).

Интересно, что аллельное разнообразие (AR) оказалось несколько выше в образцах современных сайгаков. Отклонение от Харди-Вайнберга было выявлено по двум локусам в музейной выборке, и по 4 другим локусам – в современной (Kashinina *et al.*, 2023). Основное отличие выборок музейных и современных образцов сайгака – существенная разница в средних значениях коэффициента инбридинга (Fis). У современного сайгака популяции Северо-Западного Прикаспия значение этого коэффициента оказалось на порядок выше, чем у сайгаков середины прошлого века в период высокой численности (0.18 и 0.02, соответственно).

В обеих выборках образцов в локусе STa30 был обнаружен существенный недостаток гетерозигот, что может быть результатом выпадения аллелей в музейном материале, или наличия нуль-аллелей (Fnull). Мы проверили наличие нуль-аллелей, их значения приведены в табл. 3. Оказалось, что Fnull для локуса STa30 составляет 0.23. Однако

исключение этого локуса из анализа не привело к изменению значений показателей гетерозиготности и порядок значений Fis не изменился (для музейной выборки он составил –0.04, а для современной – 0.12). Известно, что высокий уровень инбридинга во многих случаях сопровождается инбредной депрессией (Soule, 1987; Luikart *et al.*, 1998; Приходько, 2003; Frankham, 2005; Willi *et al.*, 2006; Pekkala *et al.*, 2014; Bundgaard *et al.*, 2021). Скорость падения численности сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия в конце XX в. – начале XXI в. настораживает. Как указывает в своей работе А. Куль с соавторами (Kuhl *et al.*, 2009), это одно из самых быстрых сокращений численности, зарегистрированных когда-либо для млекопитающих в мире. Особенно сильное опасение вызывает снижение эффективной численности ( $N_e$ ). Используя формулу Райта, измененную для гаремных животных (Wright, 1949; Nomura, 2002), мы рассчитали эффективную численность сайгака исследуемой популяции за 1958 г. Она составила 331125 особей, при

Таблица 4. Средние показатели генетического разнообразия микросателлитных локусов, полученные для музейных и современных образцов сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия

Показатели $\pm$ S.E.	Музейные ( $n = 29$ )	Современные ( $n = 86$ )
Na	4.13 $\pm$ 0.86	5.13 $\pm$ 0.97
Ne	2.5 $\pm$ 0.51	2.63 $\pm$ 0.50
I	0.91 $\pm$ 0.22	0.1 $\pm$ 0.2
$H_o$	0.46 $\pm$ 0.1	0.42 $\pm$ 0.08
$H_e$	0.47 $\pm$ 0.1	0.51 $\pm$ 0.08
Fis	0.02 $\pm$ 0.08	0.18 $\pm$ 0.08
AR	4.09	4.3

Примечание. Na – количество аллелей; Ne – количество эффективных аллелей;  $H_o$  – наблюдаемая гетерозиготность;  $H_e$  – ожидаемая гетерозиготность; I – коэффициент информативности Шеннона; Fis – коэффициент инбридинга; AR – аллельное разнообразие; S.E. – стандартная ошибка.

учетной численности в 540000, соотношение самцов и самок при этом было около 1:2.8 (Банников, 1961; Жирнов и др., 1998), а доля самцов в популяции – 26.3%. В современной популяции в период с 1998 по 2016 доля самцов составляла в среднем около 8% (минимальная 1.1%), при общей крайне небольшой численности животных. Вероятно, такое существенное снижение доли взрослых самцов и огромная разница в эффективной численности в разные исторические периоды популяции может объяснить полученное нами различие в коэффициентах инбридинга между двумя разновременными выборками, которое, в свою очередь, может быть самым первым сигналом о снижении генетического разнообразия сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате сравнительного анализа выборок музейных образцов сайгаков из популяции Северо-Западного Прикаспия, собранных на пике восстановления численности (середина XX в.), и современных, периода последней глубокой депрессии (конец XX – начало XXI вв.), по полиморфизму контрольного региона мтДНК выраженных различий выявлено не было. Анализ мтДНК обеих выборок выявил в истории данной популяции признаки наличия пространственной экспансии, что позволяет предположить, что в разные исторические периоды популяция сайгака, обитающая на территории России, не была полностью изолированной от других популяций *S. t. tatarica*. Большинство показателей полиморфизма микросателлитных локусов, включая уровень наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, в обеих выборках были сходными. Наиболее существенным последствием резкого снижения численности в популяции является значительное увеличение уровня инбридинга (Fis), рассчитанного по микросателлитным локусам яДНК. Такая большая разница в коэффициентах инбридинга между двумя разновременными выборками может быть самым первым сигналом о снижении генетического разнообразия сайгака из популяции Северо-Западного Прикаспия. Однако некоторое влияние на результаты могло оказать различие в объеме выборок.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят сотрудников заповедника “Черные Земли” и заказника “Степной” за всестороннюю помощь в сборе образцов, а также Зоологический музей МГУ за возможность отобрать из коллекции материал для исследования.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что не имеют конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

В исследовании использовались музейные образцы сайгаков, собранные в 1950-е года, и хранившиеся в коллекции Зоологического музея МГУ, поэтому заключение комиссии по биоэтике не требуется.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при поддержке РФФИ (грант №17-04-01351).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А. Г., Жирнов Л. В., Лебедева Л. С. Фандеев А. А. Биология сайгака. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов. 1961. 336 с.
- Близнюк А. И. Роль хозяйственного освоения территории в изменении численности калмыцкой популяции сайгака // Биота и природная среда Калмыкии. М.: Элиста. 1995. С. 222–244.
- Близнюк А. И. Сайгак калмыцкой популяции. Элиста: ЗАОр “НПП “Джангар”. 2009. 554 с.
- Богун С. А. Состояние популяции сайгака в заповеднике “Черные земли”: проблемы и перспективы ее сохранения // Научные труды Национального парка “Хвалынский”. Сборник научных статей VI Международной научно-практической конференции “Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее”. Хвалынский, 17–18 октября 2019 г. Саратов: Изд-во ООО “Амирит”. 2019. С. 7–14.
- Данилкин А. А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Полорогие (Bovidae). М.: Т-во научных изданий КМК. 2005. 550 с.
- Жирнов Л. В. Возвращенные к жизни (экология, охрана и использование сайгаков). М.: Лесная промышленность. 1982. 224 с.
- Жирнов Л. В. Антропогенные факторы и их роль в регуляции численности популяций // Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование. М.: Типография Россельхозакадемии. 1998. С. 252–264.
- Жирнов Л. В. Этологическая структура и социальная организация // Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование. М.: Типография Россельхозакадемии. 1998. С. 144–155.
- Жирнов Л. В., Бекенов А. Б., Грачев Ю. А., Дуламцэ-рэн С., Луцкина А. А. Ареал и его изменения

- в XX в. // Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование. М.: Типография Россельхозакадемии. 1998. С. 60–66.
- Жирнов Л. В., Проняев А. В., Бекенов А. Б., Грачев Ю. А., Груздев А. Р.* Структура популяций (половой и возрастной состав) // Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование. М.: Типография Россельхозакадемии. 1998. С. 180–188.
- Жирнов Л. В., Максимук А. В.* Численность сайгака в XX в. Северо-Западный Прикаспий // Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование. М.: Типография Россельхозакадемии. 1998. С. 219–225.
- Каримова Т. Ю., Луцкекина А. А.* Особенности пространственного размещения и этологической структуры популяции сайгака на территории Заказника “Степной” (Астраханская область) // Экосистемы: экология и динамика. 2018. Т. 2. № 1. С. 73–91.
- Каримова Т. Ю., Луцкекина А. А., Неронов В. М., Пюрвенова Н. Ю., Арылов Ю. Н.* Биологические особенности популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия в периоды разной численности // Аридные экосистемы. 2020. Т. 26. № 4 (85). С. 51–58.  
<https://doi.org/10.24411/1993-3916-2020-10118>
- Каримова Т. Ю., Луцкекина А. А., Неронов В. М.* Современное состояние и ретроспективный анализ популяций сайгака в России и Казахстане // Аридные экосистемы. 2021. Т. 27. № 2 (87). С. 57–67.  
<https://doi.org/10.24411/1993-3916-2021-10151>
- Кириков С. В.* Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 348 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология». 2021. 1128 с.
- Неверова Г. П., Жданова О. Л., Фрисман Е. Я.* Возникновение сложных режимов динамики численности в ходе эволюции структурированной лимитированной популяции // Генетика. 2020. Т. 56. № 6. С. 714–725.  
<https://doi.org/10.31857/S0016675820060065>
- Приходько В. И.* Кабарга: происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация. М.: ГЕОС. 2003. 443 с.
- Рожнов В. В., Спаская Н. Н., Чибилев А. А., Левыкин С. В., Орлов В. Н., Паклина Н. В., Позднякова М. К., Петрищев Б. И.* Программа по восстановлению лошади Пржевальского в Оренбургской области. М. Т-во научных изданий КМК. 2010. 32 с.
- Рожнов В. В., Ячменникова А. А., Найденов С. В., Эрнандес-Бланко Х. А., Чистополова М. Д., Сорокин П. А., Добрынин Д. В., Сухова О. В., Поярков А. Д., Дронова Н. А., Трехт С. А., Пхитиков А. Б., Пшегусов Р. Х., Магомедов М.-Р. Д.* Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек. М.: Т-во научных изданий КМК. 2018. 121 с.
- Стратегия сохранения амурского тигра в Российской Федерации. [Электронный ресурс <https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4293723/4293723679.htm/> (дата обращения 24.05.2023)], 2010.
- Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 года. [Электронный ресурс <https://docs.cntd.ru/document/499077974> (дата обращения 24.05.2023)] 2014.
- Стратегия сохранения дальневосточного аиста в Российской Федерации. [Электронный ресурс <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/403175695/> (дата обращения 24.05.2023)]. 2021a.
- Стратегия сохранения сайгака в Российской Федерации. [Электронный ресурс <https://sudact.ru/law/rasporiazhenie-minprirody-rossii-ot-11082021-n-30-r/prilozhenie/> (дата обращения 24.05.2023)]. 2021b.
- Avise, J. C.* Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard University Press. Cambridge. 2000. 447 p.
- Bandelt H. J., Forster P., Rohl A.* Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Brown A., Weir B.* Measuring genetic variability in plant populations // Isozymes in Plant Genetics and Breeding / Eds. Part A., Tanksley S. D., Orton T. J. Elsevier; Amsterdam. 1983. P. 219–239.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-42226-2.50016-5>
- Bundgaard J., Loeschcke V., Schou M. F., Bijlsma K. R.* Detecting purging of inbreeding depression by a slow rate of inbreeding for various traits: the impact of environmental and experimental conditions // Heredity, 2021. V. 127. P. 10–20.  
<https://doi.org/10.1038/s41437-021-00436-7>
- Earl D. A., von Holdt B. M.* STRUCTURE HARVESTER: A Website and Program for Visualizing STRUCTURE Output and Implementing the Evanno Method // Conserv. Genet. Resour. 2012. V. 4. P. 359–361.  
<https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J.* Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 2611–2620.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Excoffier L., Lischer H. E. L.* Arlequin Suite ver. 3.5.1.2: 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>
- Frankham R.* Conservation Biology: Ecosystem recovery enhanced by genotypic diversity // Heredity. 2005. V. 95. P. 183–183.  
<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800706>
- Hall T. A.* BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic acids symp. ser. 1999. V. 41. P. 95–98.
- Harpending R. C.* Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA

- mismatch distribution // *Hum. Biol.* 1994. V. 66. P. 591–600.
- Kashinina N. V., Lushchekina A. A., Sorokin P. A., Tarasyan K. K., Kholodova M. V.* The modern state of the European saiga population (*Saiga tatarica tatarica*): mtDNA, DRB3 MHC gene, and microsatellite diversity // *Integr. Zool.* 2023. V. 00. P. 1–16. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12704>
- Kalinowski S. T., Taper M. L., Marshall T. C.* Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // *Mol. Ecology.* 2007. V. 16. P. 1099–1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x>
- Kuhl A., Balinova N., Bykova E., Arylov Yu., Esipov A., Lushchekina A., Milner-Gulland E. J.* The role of saiga poaching in rural communities: Linkages between attitudes, socio-economic circumstances and behavior // *Biol. Conserv.* 2009. V. 143. P. 1442–1449. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.009>
- Luikart G., Sherwin W. B., Steele B. M., Allendorf F. W.* Usefulness of molecular markers for detecting population bottlenecks via monitoring genetic change // *Mol. Ecol.* 1998. V. 7. P. 963–974. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00414.x>
- Milner-Gulland E. J., Bukreeva O. M., Coulson T., Lushchekina A. A., Kholodova M. V., Bekenov A. B., Grachev I. A.* Reproductive collapse in saiga antelope harems // *Nature.* 2003. V. 422. P. 135–135. <https://doi.org/10.1038/422135a>
- Nomura T.* Effect size of populations with unequal sex ratio and variation in mating success // *J. Anim. Breed. Genet.* 2002. V. 119. P. 297–310. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0388.2002.00347.x>
- Nowak C., Zuther S., Leontyev S. V., Geismar J.* Rapid development of microsatellite markers for the critically endangered Saiga (*Saiga tatarica*) using Illumina\_Miseq next generation sequencing technology // *Conserv. Genet. Resour.* 2013. V. 6. P. 159–162. <https://doi.org/10.1007/s12686-013-0033-3>
- Peakall R., Smouse P. E.* GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Mol. Ecol. Notes.* 2006. V. 6. P. 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Peakall R., Smouse P. E.* GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // *Bioinformatics.* 2012. V. 28. P. 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Pekkala N., Knott K. E., Kotiaho J. S., Nissinen K., Puurtinen M.* The effect of inbreeding rate on fitness, inbreeding depression and heterosis over a range of inbreeding coefficients. *Evol. Appl.*, 2014. V. 7. № 9. P. 1107–1119. <https://doi.org/10.1111/eva.12145>
- Pritchard K. J., Matthew Stephens, 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>
- Rogers A. R., Harpending H.* Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // *Mol. Biol. Evol.* 1992. V. 9. № 3. P. 552–569. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040727>
- Rogers A. R.* Genetic evidence for a Pleistocene population explosion // *Evolution.* 1995. V. 49. № 4. P. 608–615. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02297.x>
- Rogers A. R.* Population structure and modern human origin // *Progress in population genetics and human evolution.* N.Y.: Springer-Verlag. 1997. P. 55–79. [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2609-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2609-1_4)
- Soulé M. E.* Viable populations for conservation. Cambridge, Univ. Press. 1987. 204 pp.
- Sorokin P. A., Soldatova N. V., Lukarevskiy V. S., Kholodova M. V.* Genetic diversity and relations of the Goitered Gazelle (*Gazella subgutturosa*) groups from Uzbekistan, Turkmenistan, and Azerbaijan: Analysis of the D-loop of mitochondrial DNA // *Biology Bulletin.* 2011. V. 38. № 6. P. 585–590. <https://doi.org/10.1134/S1062359011060124>
- Taberlet P., Griffin S., Goossens B., Questiau S., Manceau V., Escaravage N., Waits L. P., Bouvet J.* Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR // *Nucleic Acids Res.* 1996. V. 24. № 16. P. 3189–3194.
- Taberlet P., Waits L. P., Luikart G.* Noninvasive genetic sampling: look before you leap // *Trends Ecol. Evol.* 1999. V. 14. № 8. P. 323–327. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01637-7](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01637-7)
- Tajima F.* Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics.* 1989a. V. 123. P. 585–595. <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
- Tajima F.* The effect of change in population size on DNA polymorphism // *Genetics.* 1989b. V. 123. P. 597–601. <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.597>
- Willi Y., van Buskirk J., Hoffmann A. A.* Limits to the Adaptive Potential of Small Populations // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2006. V. 37. P. 433–458. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110145>
- Wright S.* The genetical structure of populations // *Ann. Eugen.* 1949. V. 15. P. 323–354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>

**Genetic consequences of the dramatic decline  
in the north-west pre-caspian saiga (*Saiga tatarica tatarica*) population:  
a comparison of modern and museum samples on mtDNA and microsatellite loci**

© 2024 N. V. Kashinina<sup>®</sup>, A. A. Lushchekina, P. A. Sorokin, M. V. Kholodova

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia,  
19071 Moscow, Leninsky Prospekt, 33  
®E-mail: nadezda.kashinina@yandex.ru*

The North-West Pre-Caspian saiga (*Saiga tatarica tatarica*) population numbers was about 800 thousand individuals in the middle of the last century. There was a dramatic decline at the end of the 20th century, and by 2015 this saiga population numbers and was about five thousand animals. Our paper presents the results of microsatellite loci and of the mtDNA control region analysis obtained for the museum saiga samples from the North-West Pre-Caspian population, collected at the peak of their numbers in the 1950s. We compared these data with our previous results for the samples collected during the population depression in 1999–2016. There were no noticeable differences of mtDNA control region diversity between the museum and modern saiga samples. The most vivid genetic consequence of the severe decline in population numbers was a significant increase of the inbreeding coefficient ( $F_{is}$ ) calculated from the microsatellite loci.

*Keywords:* saiga, genetic diversity, control region, mtDNA, microsatellite loci