

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ДИКИХ И ДОМАШНИХ ФОРМ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*Rangifer tarandus* L.) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА мтДНК

**А.В. ДАВЫДОВ, М.В. ХОЛОДОВА, И.Г. МЕЩЕРСКИЙ, А.Р. ГРУЗДЕВ,
Т.П. СИПКО, Н.В. КОЛ, С.А. ЦАРЕВ, Н.К. ЖЕЛЕЗНОВ-ЧУКОТСКИЙ,
В.С. МИРУТЕНКО, Ю.П. ГУБАРЬ, А.Б. ЛИНЬКОВ, Ю.И. РОЖКОВ**

На основе анализа нуклеотидных последовательностей гаплотипов митохондриальной ДНК (мтДНК) рассмотрена генетическая дифференциация форм (подвидов) северного оленя. Выявлены значительные различия в дифференциации отдельных форм друг от друга, что связано с разницей во времени происхождения форм и неодинаковой интенсивностью генетических обменов между популяциями.

Ключевые слова: северные олени, мтДНК, генетическая дифференциация, формы (подвиды).

На территории Евразии различные авторы выделяют до восьми подвидов северного оленя (*Rangifer tarandus* L.), географически распределенных следующим образом: *R.t. tarandus* L., 1758 — северная часть тайги и тундра Европы; *R.t. pearsoni* Lydekker, 1902 — о. Новая Земля; *R.t. sibiricus* Murray, 1866 — тундра и частично лесотундра Сибири; *R.t. valentinae* Flegow, 1933 — лесная зона Сибири и Урала (на юге — до северо-восточного Алтая и Северной Монголии, в Восточной Сибири — до южных отрогов Станового хребта и хребта Джугдыр); *R.t. fennicus* Lönningberg, 1908 — лесная зона Европы; *R.t. phylarcus* Hollister, 1912 — побережье Охотского моря, бассейн р. Амура, северная часть хребта Сихотэ-Алинь, Камчатка и о. Сахалин; *R.t. angustirostris* Flegow, 1932 — Баргузинский хребет, хребет Хамар-Дабан и прилегающие хребты Забайкалья; *R.t. platyrhynchus* Vrolik, 1829 — о. Шпицберген.

Многие авторы признают далеко не все формы достаточными для выделения в самостоятельный подвид и сокращают их число путем объединения (вплоть до четырех) (1-3).

Таким образом, с систематикой евразийских форм северного оленя много неясного. Однако независимо от того, достигают или нет некоторые из форм подвидового уровня, они в той или иной мере дифференцированы друг от друга морфологически. Кроме того, имеется множество таксономически не идентифицируемых форм (так называемых экотипов), которые могут также достаточно четко отличаться друг от друга.

На это многообразие диких форм накладывается многообразие близких им домашних форм северного оленя. Домашние олени в настоящее время подразделяются на четыре породы: ненецкая (распространена в Мурманской и Архангельской областях, Республике Коми, Ямало-Ненецком, Ханты-Мансийском, Таймырском автономных округах); чукотская порода (распространена в Чукотском и Корякском автономных округах, северных районах Республики Саха); эвенская (распространена в Республике Саха, за исключением некоторых северных, западных и южных районов; Магаданской и Камчатской областях); эвенкийская (распространена в Эвенкийском автономном округе, западных и южных районах Республики Саха, республиках Бурятия и Тыва; Иркутской, Читинской, Амурской, Сахалинской областях; Хабаровском крае). Внутри пород выделяют отдельные отродья (экотипы), характеризующиеся собственными морфологическими особенностями.

Как диких, так и домашних оленей объединяют в две крупные экологические формы (макроэкотипы): лесную и тундровую. В соответствии с этим у диких оленей одни подвиды относят к тундровому макроэкотипу

(*R.t. tarandus*, *R.t. sibiricus*, *R.t. pearsony*, *R.t. platyrhynchus*), другие — к лесному (*R.t. fennicus*, *R.t. valentinae*, *R.t. phylarchus*). У домашних оленей к тундровой форме относят оленей ненецкой и чукотской пород; к лесной — эвенкийской и эвенской. И у домашних, и у диких форм выделяют также промежуточные экотипы — лесотундровые.

Большинство авторов считают, что между популяциями домашних и диких оленей в некоторой мере происходят обмены генами. Однако другие полагают, что наблюдаемые обмены особями (от нескольких до 10 % и более) еще не свидетельствуют о генетическом обмене: дикие и домашние олени, как правило, имеют разные места гона (не допускается смешивание «дикаря» с домашним), несколько различаются по его срокам и, кроме того, гибридное потомство в домашних стадах часто изымается. Тем не менее, не будет большим преувеличением, если мы примем, что до 1 % генов все же могут «перемещаться» от диких популяций к домашним и обратно.

В Северной Америке и на прилегающих к ней островах наиболее известны и обособлены четыре подвида оленя (4): *R.t. groenlandicus* Gmelin, 1788 — восточные районы Канады; *R.t. caribou* Gmelin, 1788 — северо-западные районы Канады; *R.t. pearyi* Allen, 1902 — арктические острова Канады; *R.t. granti* Allen, 1902 — п-ов Аляска.

Так же, как в Евразии, эти подвиды разделяются на тундровые (*R.t. groenlandicus*, *R.t. pearyi*, *R.t. granti*) и лесные (*R.t. caribou*) экотипы и более мелкие морфологические формы. Хотя в Северной Америке имеется небольшое поголовье домашних оленей, северное оленеводство здесь не развито. Связано это, вероятно, прежде всего с тем, что аборигенное население — индейцы и эскимосы этим видом хозяйственной деятельности ранее никогда не занимались, а первые партии домашних оленей с Чукотки были завезены на американский континент только в начале XX столетия.

Известно, что генетические методы успешно используются для анализа филогенетических отношений и оценки внутривидового разнообразия. В связи с отмеченной неоднозначностью таксономического и породного деления северного оленя (в особенности для интересующих нас евразийских популяций) на морфологическом и экологическом уровнях мы попытались провести сравнения его форм с использованием генетического метода (6), а также по результатам анализа выявить особенности происхождения отдельных форм, поскольку до сих пор нет единого мнения о центре происхождения и путях расселения «предкового» оленя.

Методика. Для анализа использовались данные по нуклеотидным последовательностям гаплотипов митохондриальной ДНК (гипервариабельный участок, левый домен контрольного региона — Д-петля) североамериканских и скандинавских северных оленей, взятые из GenBank, а также собственные результаты, полученные по оленям Евразии. Гаплотипы мтДНК в данном случае подобны аллелям ядерных (хромосомных) генов, но в отличие от последних они «одновариантны», то есть каждый гаплотип несет только один вариант нуклеотидных последовательностей, в то время как ядерные «двухвариантны» — каждый ген может быть представлен парой вариантов, или аллелей. Для окончательного анализа после процедуры выравнивания использовали участок ДНК длиной 418 н.п. Методы выявления гаплотипов и первичной компьютерной обработки данных подробно изложены в работе Н.В. Кол с соавторами (8).

Результаты. В рамках выделенного участка для разных форм северного оленя было выявлено следующее число гаплотипов: *R.t. valentinae* (восточносибирские — верхоянские) — 2, *R.t. valentinae* (тувинские) — 8, *R.t. fennicus* — 1, *R.t. pearyi* — 4, *R.t. platyrhynchus* — 1, *R.t. tarandus* (норвежские) — 15, *R.t. groenlandicus* — 8, *R.t. tarandus* (мурманские) — 5, *R.t. granti* —

10, *R.t. sibiricus* (западно- и восточносибирские) — 9, *R.t. sibiricus* (чукотские) — 5, *R.t. caribou* — 12. Все олени, охарактеризованные как подвид *R.t. valentinae*, принадлежали к домашней форме; охарактеризованные как *R.t. sibiricus* из западной и восточной Азии — не только к дикой (п-ов Таймыр — 2 гаплотипа, п-ов Ямал — 6 гаплотипов), но и к одичавшей домашней форме (о. Врангеля — 1 гаплотип).

Как известно, для оценки различия, сходства, дистанций, родственных связей между сравниваемыми тансономическими единицами (формы, подвиды, виды) применяют методы, основанные на построении дендрограмм (9). При макроэволюционных построениях они дают относительно объективную и в определенной мере соответствующую реальным эволюционным событиям картину ветвящегося филогенетического древа. Микроэволюционные события получаемая дендрограмма, как правило (хотя и не всегда), не отражает, так как на довидовом (а иногда и видовом) уровне эволюция носит сетчатый характер и реальное древо представляет собой систему сливающихся и разделяющихся ветвей (популяций). Тем не менее, ставший стандартным подход построения дендрограмм в целом и здесь крайне полезен, так как позволяет наглядно проиллюстрировать родство (или, по крайней мере, степень сходства) сравниваемых форм и сделать соответствующие выводы об их предшествующей истории.

Как в макро-, так и в микроэволюционных исследованиях предпочтительно сравнение по множеству генов (если, конечно, целью не является рассмотрение эволюции отдельных генов). К сожалению, это далеко не всегда возможно. При микроэволюционных исследованиях задача усложняется еще и тем, что необходимо учитывать нуклеотидные последовательности всех аллелей (для мтДНК это гаплотипы, являющиеся, по сути, теми же аллелями), а при близком сходстве сравниваемых групп принимать в расчет и частоты аллелей. Исходя из этого, оценку сходства и различия необходимо проводить по усредненным по всем аллелям (гаплотипам) данным со взвешиванием частот полученных значений, после чего полученные показатели применять для построения деревьев.

В нашем случае гаплотипы мтДНК отдельных форм (подвидов) северного оленя редко совпадают (по крайней мере, по распространенным гаплотипам), поэтому от взвешивания можно отказаться без больших потерь. Применять (как это иногда делают) дистанции, предлагаемые для макроэволюционного уровня, также не представляется целесообразным, поскольку время дивергенции последовательностей и их различие по числу нуклеотидов на микроуровне связаны практически линейно (9), то есть в качестве показателя для построения деревьев достаточно использовать только число нуклеотидов, по которому различаются гаплотипы.

Из способов построения деревьев одним из самых ранних и наиболее простых является, по-видимому, UPGMA-метод (невзвешенное попарное сравнение). С помощью него достаточно успешно были решены многие филогенетические задачи, однако впоследствии на макроуровне он стал вытесняться другими, гораздо более сложными и, как представляется сейчас многим (но не всем) исследователям, более объективными методами. Трудно судить, насколько это верно для макроэволюционных филогений, но для микроуровня нет принципиальной разницы между применяемыми методическими подходами, так как в строгом смысле ни один из них не отражает реальной картины. UPGMA подход традиционен, логически хорошо обоснован и часто не хуже, чем другие, может графически передать дифференциацию группировок по сходству—различию (которое на генетическом уровне фактически эквивалентно родству). Один из недостатков метода заключается в том, что он не учитывает неравномерность темпов эволюции.

Однако это имеет значение в основном для макроэволюционного, а не рассматриваемого в настоящей работе микроэволюционного уровня. К получаемой структуре UPGMA-дендрограмм (и дендрограммам, построенных другими методами) следует относиться критически как к подходам, дающим качественную информацию, хотя и основанную на количественных оценках.

На рисунке изображена дендрограмма, включающая все рассматриваемые формы и подвиды *R. tarandus*. Для наглядности правая часть дендрограммы, не несущая полезной информации, укорочена на 1,7 ед. Исходя из результатов подобной обработки данных, все подвиды (формы) можно разбить на четыре группы: лесные Евразии и островные Европы и Америки: *R.t. pearyi*, *R.t. platyrhynchus*, *R.t. fennicus*, *R.t. valentinae* (восточносибирская форма), *R.t. valentinae* (тувинская форма); тундровые Европы и Америки: *R.t. tarandus* (норвежская форма), *R.t. tarandus* (мурманская форма), *R.t. groenlandicus*, *R.t. granti*; тундровые Сибири: *R.t. sibiricus* (формы Западной и Восточной Сибири), *R.t. sibiricus* (чукотская форма); лесные Америки: *R.t. caribou*.

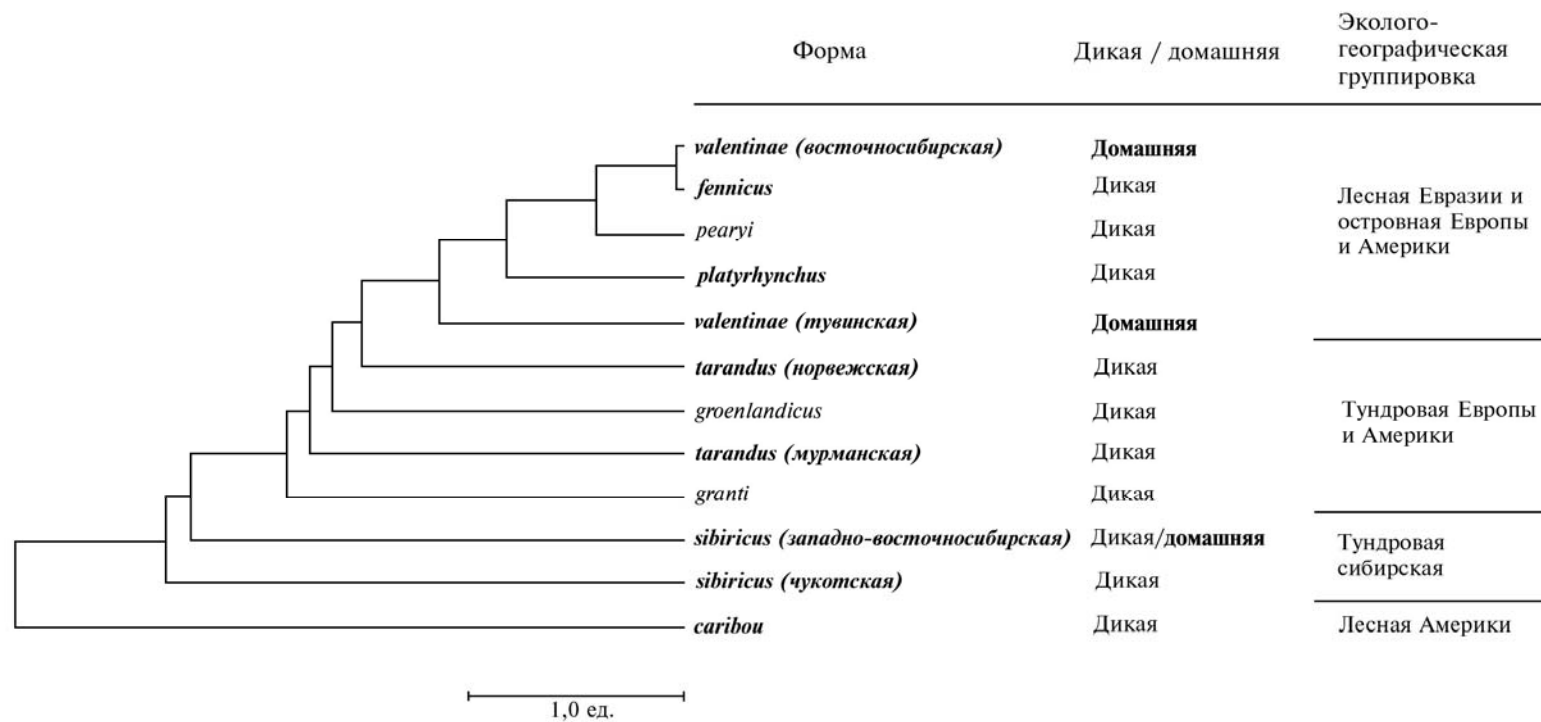
Формы евразийские лесные и островные Европы и Америки образуют единый кластер наиболее близких друг другу по гаплотипам (см. рис.). Ближайшие к первой группе — тундровые Европы и Америки приобрели своеобразие, по-видимому, вследствие значительных эволюционных изменений за относительно небольшой (в геологических масштабах) промежуток времени (примерно менее 50 тыс. лет; принципы расчета времени эволюции у северных оленей приведены ранее) (6).

Тундровые формы Сибири и лесные Америки (две последние группы), как представляется, развивались относительно независимо от других. Судя по палеонтологическим остаткам, основные их массивы могут существовать 250 тыс. лет (Восточная Сибирь) и 300 тыс. лет (Северная Америка) (10). Но за такие сроки могли происходить многократно повторяющиеся обмены генами между самыми различными группировками, а также вымирание группировок и их возобновление за счет вселенцев с других территорий. Так или иначе, если бы расселение оленей шло из одного центра (Сибирь или Северная Америка) или имело место взаимопроникновение сибирских и американских оленей, то такого различия между этими группами не наблюдалось бы.

Полученные результаты свидетельствуют о значительном отличии чукотских оленей как от тундровых сибирских, обитающих западнее (и формально принадлежащих вместе с ними к одному подвиду *R.t. sibiricus*), так и от американских подвидов (включая территориально близких животных подвита *R.t. granti*). Это скорее всего означает, что заметных генетических обменов между евразийскими и американскими популяциями в районе Берингии не было, а главный путь обменов пролегал через противоположные части континентов — североатлантический мост и острова западной Арктики (6, 10).

Данные по гаплотипам мтДНК вряд ли можно с успехом использовать для дифференциации домашних форм оленей от диких, что вполне объяснимо, так как морфологическая, поведенческая и экологическая дифференциация их друг от друга (доместикация) происходила за небольшой исторически отслеживаемый срок (1-2 тыс. лет) на фоне обменов генами между дифференцирующимися формами. Возникшие же уровни различия между гаплотипами среди близких форм оленей скорее всего сформировались за сроки на порядок большие (6). Тем не менее, можно оценить уровни обменов генами между этими и другими формами, определяя наличие идентичных им близких по нуклеотидным последовательностям гаплотипов в различных популяциях.

Таким образом, по результатам генетического анализа популяций северного оленя выявлены существенные их различия по составу нуклео-



UPGMA-дендрограмма, характеризующая близость подвидов северного оленя *Rangifer tarandus* по среднему различию в нуклеотидных последовательностях гаплотипов митохондриальной ДНК (мтДНК) (дендрограмма усечена справа на 1,7 ед.). Жирным шрифтом выделены евразийские подвиды (формы), остальные — североамериканские.

тидных последовательностей. Это характеризует наличие сложной структуры пространственной дифференциации вида. На основании анализа сходства—различия сделаны выводы об особенностях происхождения отдельных форм. Наиболее древнее происхождение имеют лесные формы оленей. Образование тундровых форм происходило значительно позднее. Видимо, следует пересмотреть сложившееся представление о близости сибирских и американских подвидов северного оленя. Во всяком случае, есть все основания полагать, что основной поток заселения Северной Америки оленем проходил по североатлантическому мосту и островам западной Арктики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ф л е р о в К.К. Кабарги и олени. В кн.: Фауна СССР. Новая сер., № 55. Млекопитающие. М.-Л., т. 1, в. 2, 1952 : 222-247.
2. С о к о л о в И.И. Млекопитающие фауны СССР /Под ред. И.И. Соколова. М.-Л., 1963, ч. 2: 1008-1012.
3. Д а н и л к и н А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Олени. М.: 1999: 301-358.
4. V a n f i e l d A. W. F. A revision of the reindeer and caribou genus rangifer. Bull. Nat. Mus., Canada, 1961, 177: 1-137.
5. Д а в ы д о в А.В., Р о ж к о в Ю.И. Формы северного оленя (*Rangifer tarandus* L.). 1. Происхождение и пространственное размещение. Вест. охотоведения, 2005, 2(2): 116-124.
6. Р о ж к о в Ю.И., Д а в ы д о в А.В., Х о л о д о в а М.В. Формы северного оленя (*Rangifer tarandus* L.). 2. Генетическая изменчивость и пути циркумполярного расселения. Вест. охотоведения, 2005, 2(2): 125-134.
7. F l a g s t a d O., R o e d K.H. Refugial origins of Reindeer (*Rangifer tarandus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences. Evolution, 2003, 57(3): 658-670.
8. К о л Н.В., К о р о л е в А.Л., З а х а р о в И.А. Полиморфизм митохондриальной ДНК в тувинской популяции северного оленя (*Rangifer tarandus* L.). Генетика, 2006, 42(1): 110-112.
9. Н е й М., К у м а р С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев, 2004.
10. В е р е щ а г и н Н.К., М е к а е в Ю.А. Происхождение и история северного оленя. В сб.: Северный олень в России, 1982-2002 гг. М., 2003: 16-33.

ФГУ «Центррохотконтроль» МСХ РФ,
109004 г. Москва, Тетеринский пер., 18, стр. 8,
e-mail: oleg-piskunov@mail.ru;

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН,
119071 г. Москва, Ленинский просп., 33,
e-mail: mvkholod@mail.ru;

Государственный биосферный заповедник
«Остров Врангеля» МПР РФ,
689400 г. Певек, ул. Обручева, 27/63;

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,
119991 г. Москва, ул. Вавилова, 36,
e-mail: zakharov@vigg.ru

Поступила в редакцию
23 июля 2007 года

DIFFERENTIATION OF WILD AND DOMESTIC FORMS OF CARIBOU (*Rangifer tarandus* L.) ON THE RESULTS OF mtDNA ANALYSIS

A.V. Davydov, M.V. Kholodova, I.G. Meshcherskii, A.R. Gruzdev, T.P. Sipko,
N.V. Kol, S.A. Tsarev, N.K. Zheleznov-Chukotskii, V.S. Mirutenko,
Yu.P. Gubar', A.B. Lin'kov, Yu.I. Rozhkov

S u m m a r y

On the basis of analysis of nucleotide sequences of mitochondrial DNA (mtDNA) haplotypes (hypervariable part, left domen of control region — D-loop) the authors consider the genetic differentiation in forms (subspecies) of caribou. The significant distinctions in differentiation of individual forms were revealed that caused by disparity in time of their origin and unequal intensity of genetic exchanges between populations.