

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ
НЕНЕЦКОЙ ПОРОДЫ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*Rangifer tarandus*)***

Т.Е. ДЕНИСКОВА¹, В.Р. ХАРЗИНОВА¹, А.В. ДОЦЕВ¹, А.Д. СОЛОВЬЕВА¹,
Т.М. РОМАНЕНКО², А.А. ЮЖАКОВ³, К.А. ЛАЙШЕВ³, Г. БРЕМ^{1, 4},
Н.А. ЗИНОВЬЕВА¹

Ненецкая порода — наиболее многочисленная аборигенная порода домашнего северного оленя (*Rangifer tarandus*). Благодаря биологической пластичности представители породы легко приспосабливаются к новым пастбищам. Зона разведения породы охватывает территории от Кольского полуострова на западе до Таймыра на востоке. В настоящей работе впервые представлены данные молекулярно-генетических исследований по STR-маркерам северных оленей ненецкой породы из региональных популяций, зона разведения которых практически полностью охватывает современный ареал породы. Нашей целью была характеристика аллелофонда и изучение биоразнообразия региональных популяций домашних северных оленей ненецкой породы и установление филогенетических связей между ними. Выборка включала 787 образцов ткани, отобранных от домашних северных оленей (*Rangifer tarandus*) ненецкой породы в 2017-2018 годах. Всего обследовали 15 популяций в Ненецком (KAN, ILB, IND, TAB, HRP, PIL, IZH, SEV) и Ямало-Ненецком (BRG2, SEY) автономных округах, Республике Коми (INT), Мурманской (MUR) и Архангельской (ARH) областях, а также в Таймырском муниципальном районе (TUN, DUD). Полиморфизм 14 STR-маркеров (NVHRT21, NVHRT24, NVHRT76, RT1, RT6, RT7, RT9, RT27, RT30, RT25, RT13, NV03, RT5 и NV73) определяли на генетическом анализаторе ABI3130xl («Applied Biosystems», США). Биоинформатическую обработку данных проводили в программах GenAIEx 6.501, GENETIX 4.05, в пакете R «diveRsity». Генетическая сеть Neighbor Net на основе матрицы значений генетических дистанций по М. Nei была создана в программе SplitsTree 4.14.5. Среднее число аллелей на локус (N_a) варьировало от 6,07 у DUD до 9,71 у INT. Эффективное число аллелей (N_e) было минимальным в группах DUD и KAN (3,63) и максимальным в PIL, IZH, INT, SEV, MUR (4,55). Число информативных аллелей возрастало с 4,42 у KAN до 5,57 у INT и TAB. Приватные аллели обнаружили в группах INT, MUR, TAB и TUN. В 14 популяциях наблюдаемая гетерозиготность (H_0) варьировала от 0,604 (DUD) до 0,693 (TAB) и 0,695 (IZM). Показатель аллельного разнообразия (A_r) находился в пределах от 5,73 у KAN до 7,07 у INT. Во всех популяциях выявили дефицит гетерозигот. Анализ структуры генетической сети показал, что популяции Ненецкого АО (кроме KAN) кластеризуются вместе с группами SEY, INT и ARH, территории выпаса и миграций которых сосредоточены в Ненецком АО. Таймырские группы DUD и TUN были отделены от других популяций ненецких северных оленей. Популяция KAN дифференцировалась от других популяций из Ненецкого АО (F_{st} от 0,058 с IND до 0,083 с INT), о чем косвенно свидетельствует наименьшая степень генетического разнообразия ($H_0 = 0,539$; $A_r = 5,727$). Таким образом, нами получены наиболее полные данные о современном состоянии аллелофонда и биоразнообразия ненецкой породы северного оленя.

Ключевые слова: ненецкая порода, *Rangifer tarandus*, северный олень, STR маркеры, генетическое разнообразие.

Ненецкая порода — самая многочисленная из четырех официально признанных пород домашних оленей в Российской Федерации. Ее разводят на территории Мурманской области (Кольский полуостров), Ненецкого автономного округа (АО), Республики Коми, Ямало-Ненецкого, Ханты-Мансийского и Таймырского (Долгано-Ненецкого) автономных округов. Разведение домашних оленей в регионах имеет свои особенности, которые обусловлены разницей в характере рельефа, специфичностью кормовой базы и этнокультурной составляющей.

На Кольском полуострове оленеводство в основном сосредоточено на востоке с преобладающим равнинным рельефом (1). До середины XIX века домашним оленеводством занимались саамы и в меньшей степени поморы. Саамы одомашнили лесную форму северного оленя и содержали

* При проведении исследований было использовано оборудование ЦКП «Биоресурсы и биоинженерия сельскохозяйственных животных» ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста. Исследования выполнены при поддержке Российского научного фонда, проект 16-16-10068.

в небольших стадах. В 80-е годы XIX века из-за нехватки пастбищ на Кольский полуостров пришли первые семьи коми-ижемцев (2). Переселенцы привели с собой от 2,5 до 5 тыс. ненецких оленей, численность которых уже к 1909 году возросла до 42 тыс. (1), и внедрили в регион крупное товарное оленеводство. Ижемские олени заметно отличались от саамских более темным окрасом. Постепенно ижемские и саамские олени перемешались, и в стадах стали преобладать помесные особи. В настоящее время все поголовье домашних северных оленей приобрело консолидированный породный состав (3). Оленеводство в Республике Коми сосредоточено в Коми-Ижемском районе, представленным лесотундрой и тундрой. В XVIII веке коми-ижемцы начали перенимать хозяйственные основы оленеводства у ненцев и уже к началу XIX века активно разводили собственные огромные стада для торговли и удовлетворения продовольственных потребностей (4). Такой прогресс был обусловлен внедрением комплекса инновационных подходов: круглогодичной крупностадный выпас, ночное окарауливание стада, увеличение доли маток и телят, новый ритм смены сезонных пастбищ (5). В настоящее время из-за нехватки пастбищ коми-ижемцы активно используют ресурсы Ненецкого (летний период) и Ханты Мансийского АО (зимний период) (1). Ненецкий АО остается лидирующим регионом ненецкого оленеводства. По геоморфологическим особенностям округ относится к равнинной тундре, территории которой прилегают к побережьям Баренцева и Карского морей (1). Современные ненцы сохраняют традиционный уклад жизни, который тесно связан с миграциями стад оленей в течение года (6). Основной ландшафт Ямало-Ненецкого АО представлен арктической мохово-лишайниковой и кустарничковой тундрой, на юге переходящей в лесотундру (1). Стойбища оленеводов Северного Ямала располагаются в долинах рек на плоских тундровых равнинах, покрытых скудной растительностью (6). Тем не менее, по данным А.А. Южакова (7), за последние 20 лет отмечается расцвет северного оленеводства и интенсивный рост численности поголовья, что приводит к истощению кормовой базы в регионе. В Таймырском районе Красноярского края находится крупнейший в мире участок тундры — от плато Путорана на юге до Карского моря и Моря Лаптевых на севере (1). Носковская и тухардская тундры — два доминирующих центра оленеводства на полуострове. Коренные этнические жители полуострова Таймыра, долганы и нганасаны, до первой половины XX века активно занимались оленеводством (5). С 1950-х годов начался кризис отрасли, одной из причин которого стал бурный рост численности дикого оленя, уведившего домашних особей (1). В связи с этим долганы и нганасаны практически полностью перешли на промысел дикого северного оленя (5). В настоящее время отрасль домашнего оленеводства на Таймыре медленно возрождается (8).

Некоторые авторы выделяют несколько экотипов внутри ненецкой породы, разделение на которые основано на фенотипических признаках (срок отела, особенности телосложения, живая масса, окраска) (9). Тем не менее, исследования биоразнообразия и генетической структуры ненецкой породы во всем ее многообразии до настоящего момента не проводились.

Микросателлиты, или STR маркеры, с успехом применяются в исследованиях северного оленя и его сородичей для решения разного рода задач, в том числе для установления генетической структуры (10) и степени биоразнообразия (11), а также для изучения дифференциации оленей с материковой части евразийского ареала и арктических островов (12). Кроме того, показана эффективность STR маркеров для выявления генетических взаимоотношений внутри одного вида на примере отечественных по-

род крупного рогатого скота (13) и между региональными популяциями внутри одной породы на примере овец (14). Однако до сих пор отсутствует информация о генетической структуре ненецкой породы домашнего северного оленя.

В настоящей работе впервые представлены данные молекулярно-генетических исследований по STR маркерам северных оленей ненецкой породы из региональных популяций, зона разведения которых практически полностью охватывает современный ареал этой породы.

Нашей целью была характеристика аллелофонда и изучение биоразнообразия региональных популяций домашних северных оленей ненецкой породы и установление филогенетических связей между ними.

Методика. Выборка включала 787 образцов ткани (ушной выщип), отобранных от домашних северных оленей (*Rangifer tarandus*) ненецкой породы в 2017 году для последующего анализа (2018 год). Всего было обследовано 15 популяций разного географического происхождения

Экстракцию ДНК проводили с помощью колонок Nexttec™ («Nexttec Biotechnologie GmbH», Германия). ПЦР-анализ проводили по 14 микросателлитным локусам, 9 из которых (NVHRT21, NVHRT24, NVHRT76, RT1, RT6, RT7, RT9, RT27 и RT30) ранее были успешно апробированы в генетических исследованиях северного оленя (15). Локусы RT25, RT13, NV03, RT5 и NV73 применялись для *R. tarandus* впервые. Реакционная смесь для ПЦР имела следующий состав (в расчете на один образец): 1,5 мкл 10 % ПЦР-буфера, 1,5 мкл 2 мМ раствора dNTPs, 0,15 мкл 100 мМ MgCl₂, 2,54 мкл 10 мМ смеси праймеров, 0,2 мкл (1 ед.) Taq-полимеразы («Диалат Лтд.», Россия), 8 мкл бидистиллированной воды. В 14 мкл реакционной смеси вносили по 1 мкл (50-100 нг) исследуемой ДНК. Рабочий раствор ПЦР-буфера готовили из 16,6 мМ (NH₄)₂SO₄, 67,7 мМ Трис-НСl (рН 8,8) и 0,1 объема Tween 20. Температура отжига праймеров была подобрана с учетом температуры их плавления. ПЦР проводили по стандартным методикам на термоциклере Mastercycler («Eppendorf», Германия).

Информацию о размерах аллелей получали с помощью программно-обеспеченного Gene Mapper v. 4 на генетическом анализаторе ABI3130xl («Applied Biosystems», США). Матрица генотипов была создана в программе Microsoft Excel.

В программе GenAIEx 6.501 (16) рассчитывали показатели аллельного разнообразия, включая среднее число аллелей на локус (N_a), эффективное число аллелей (N_e), число информативных аллелей (с частотой встречаемости более 5 %) (N_a 5 %), число приватных аллелей (No. Private Alleles). Ожидаемую (H_e) и наблюдаемую (H_o) гетерозиготность, коэффициент инбридинга (F_{is}) с доверительным интервалом (CI) 95 %, показатель рарифицированного аллельного разнообразия (Ar) вычисляли в пакете R “diveRcity” (17) в программной среде R (18).

Для установления генетических взаимосвязей между популяциями определяли попарные генетические дистанции D_N по М. Nei (19) в программе GENETIX 4.05 (20) и попарные значения показателя F_{st} (21) в программе GenAIEx 6.501. Генетические связи между группами северного оленя визуализировали с помощью сетей Neighbour Net на основе матрицы попарных значений D_N в программе SplitsTree 4.14.5 (<http://www.splits-tree.org/>) (22). В качестве аутгруппы для построения генетических сетей использовали полученные ранее (15) данные микросателлитного анализа генома диких таймырских оленей (WLD, n = 57).

Образцы от диких особей собрали в различных географических регионах Таймырского АО: д. Белогорка (BEL, n = 13; 72°9′33.13″N, 91°18′92″E),

пос. Конгудояр (KGR, $n = 19$; $72^{\circ}7'62.05''N$, $91^{\circ}36'09''E$) и пос. Усть-Авам (UAV, $n = 20$; $71^{\circ}11'40.71''N$, $92^{\circ}82'07''E$). Географическая карта, иллюстрирующая точки отбора образцов, создавали в пакете R “maps” (18) и визуализировали в пакете R “ggplot2” (19) в программной среде R.

Результаты. Характеристика изученной выборки домашних северных оленей представлена в таблице 1. Местоположение точек отбора проб домашних и диких оленей продемонстрировано на рисунке 1.

1. Краткая характеристика выборки особей домашнего северного оленя (*Rangifer tarandus*) ненецкой породы, образцы от которых использовались для молекулярно-генетических исследований (2017-2018 годы)

Название хозяйства, точки отбора	Обозначение	n	Поголовье на 1 января 2018 года, гол.	Географическое расположение, геоморфологический район
СПК «Индига»	IND	48	7419	Ненецкий АО, Заполярный район, п. Индига; Малоземельская тундра
СРО «Илебц»	ILB	58	585	Ненецкий АО, п. Нельмин-Нос; Малоземельская тундра
СРО «Табседа» («Песчаная сопка»)	TAB	96	1801	Ненецкий АО, п. Нельмин-Нос; Малоземельская тундра
СПК «Харп»	HRP	91	12266	Ненецкий АО, п. Красное, Заполярный район; западная часть Большеземельской тундры
СХПК «НО «Канин»	KAN	31	8955	Ненецкий АО, полуостров Канин; Канинский краж, Канинская тундра, Беломорско-Мезенский массив
СПК «Ижемский оленевод и Ко»	IZH	45	27785	Ненецкий АО; Большеземельская тундра (центральная часть)
Ямальский отдел ФГБНУ ВНИИВЭА, оленеводческая бригада № 2	BRG2	49	1673	Ямало-Ненецкий АО; территория, Восточный склон Уральского хребта
Частная община ТСО КМНС «Илебц»	SEY	47	11150	Ямало-Ненецкий АО, с. Сеяха; Ямальская тундра
СПК «Путь Ильича»	PIL	37	15533	Ненецкий АО; Большеземельская тундра (центральная часть)
СХПК «Тундра»	MUR	43	25674 (на 2010 год)	Мурманская область, Ловозерский район; северо- и северо-восток Кольского полуострова
КФХ Вылко А.В.	ARN	47	607	Архангельская область, п. Долгощелье Мезенского района; Беломорско-Мезенский массив
ООО Агрокомплекс «Инта Приполярная»	INT	96	9140	Республика Коми, г. Инта; Большеземельская тундра (восточная часть)
ООО «Северный»	SEV	47	22507	Ненецкий АО; Большеземельская тундра (центральная и восточная часть)
ОРХ Василий Пальчин бригада № 10	TUH	15	900 (на 2015 год)	Таймырский (Долгано-Ненецкий) муниципальный район, п. Тухард; лесотундра
КФХ Яродский П.А., бригада № 1	DUD	37	1800	Таймырский (Долгано-Ненецкий) муниципальный район, г. Дудинка; Южно-Таймырский низменный район

Примечание. n — число голов в группе; АО — автономный округ; СПК (или СХПК) — сельскохозяйственный производственный кооператив, СРО — семейно-родовая община коренных малочисленных народов севера, КФХ — крестьянско-фермерское хозяйство.

Среднее число аллелей в расчете на один локус у оленей ненецкой породы было минимальным у DUD ($6,071 \pm 0,399$) и TUH ($6,286 \pm 0,485$) и максимальным — у INT ($9,714 \pm 0,529$) и HRP ($9,286 \pm 0,559$) (рис. 2). Среднее эффективное число аллелей составляло $4,337 \pm 0,108$ по всем популяциям и варьировало от $4,858 \pm 0,491$ у INT до $3,438 \pm 0,341$ и $3,631 \pm 0,385$ соответственно у DUD и KAN. Группы INT и TAB превосходили остальные популяции по количеству информативных аллелей ($5,571$), в то время как HRP, DUD и KAN характеризовались их минимальным числом (соответственно $4,643$; $4,643$ и $4,429$).

В 11 из 16 исследованных популяций приватные аллели не были идентифицированы. Возможно, пути выпаса и миграций стад из разных хозяйств и семейно-родовых общин коренных малочисленных народов Севера

так или иначе пересекались, поэтому нельзя исключить обмена генами. Тем

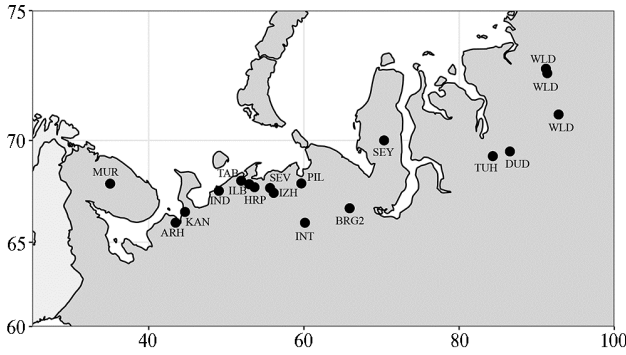


Рис. 1. Географическая карта точек отбора проб от диких (WLD) и домашних особей северного оленя (*Rangifer tarandus*) ненецкой породы (2017 год). Расшифровку аббревиатур для обозначений популяций домашнего северного оленя см. в таблице 1.

не менее в четырех группах (INT, MUR, TAB, TUH) мы обнаружили приватные аллели (соответственно 0,286; 0,143; 0,710 и 0,710 аллелей на локус), что прежде всего было результатом селекционной работы в перечисленных хозяйствах. Так, СХПК «Тундра» — это племенной репродуктор домашних северных оленей ненецкой породы; община «Василий Пальчин» была организована в 2001 году

при расформировании совхоза «Тухард» и передаче общественного поголовья оленей коренным малочисленным народам в личное пользование; ООО Агрокомплекс «Инта Приполярная» ведет более жесткий племенной учет и селекционный отбор.

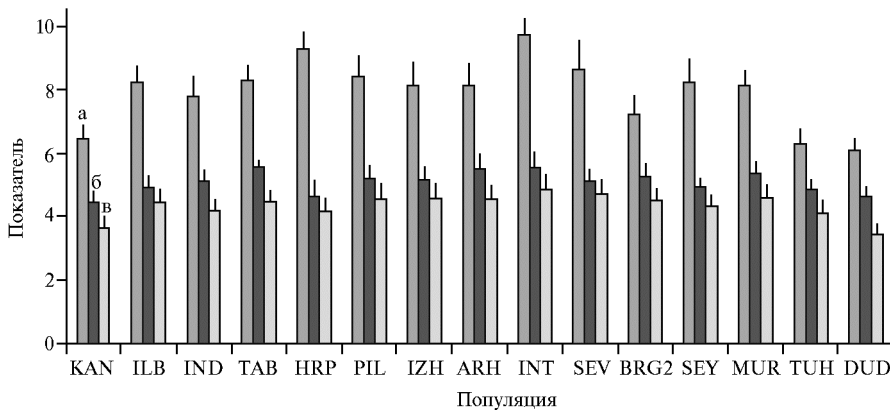


Рис. 2. Аллельные профили изучаемых популяций северного оленя (*Rangifer tarandus*) ненецкой породы (2017 год): а — среднее число аллелей на локус, N_a ; б — число информативных аллелей, $N_a 5\%$; в — эффективное число аллелей на локус, N_e . Расшифровку аббревиатур для обозначений популяций домашнего северного оленя см. в таблице 1.

Наблюдаемая гетерозиготность превышала 0,600 в 14 из 15 популяций с максимумами для TAB (0,693) и IZM (0,695) (табл. 2). Показатели аллельного разнообразия варьировали от 5,727 у KAN до 6,921 у PIL и 7,070 у INT. Дефицит гетерозигот наблюдался у всех изучаемых популяций, о чем свидетельствовали положительные значения коэффициента инбридинга F_{is} . Следует отметить, что группа KAN характеризовалась наименьшим генетическим разнообразием по совокупности показателей ($H_o = 0,539$; $A_r = 5,727$) и наибольшим дефицитом гетерозигот, что, вероятно, объясняется географической изолированностью места обитания этой популяции (полуостров Канина).

Генетические взаимоотношения изучаемых популяций северного оленя были установлены на основании анализа структуры генетической сети (рис. 3) и значений показателя F_{st} . На противоположных сторонах сети отмечали формирование двух условных кластеров.

2. Характеристика генетического разнообразия популяций северного оленя (*Rangifer tarandus*) ненецкой породы (2017 год) по 14 STR маркерам

Группа	<i>n</i>	H_o	H_e	F_{is}	A_r
KAN	31	0,539±0,043	0,673±0,042	0,178 (0,063; 0,294)	5,727±0,381
ILB	58	0,612±0,040	0,735±0,033	0,166 (0,090; 0,242)	6,505±0,400
IND	48	0,617±0,031	0,729±0,028	0,147 (0,077; 0,216)	6,287±0,395
TAB	96	0,693±0,045	0,759±0,019	0,090 (-0,012; 0,191)	6,741±0,342
HRP	91	0,633±0,036	0,723±0,029	0,112 (0,008; 0,215)	6,598±0,443
PIL	37	0,651±0,040	0,744±0,029	0,116 (0,009; 0,223)	6,921±0,482
IZH	45	0,695±0,030	0,748±0,027	0,061 (-0,026; 0,147)	6,622±0,479
ARH	47	0,640±0,043	0,752±0,024	0,148 (0,052; 0,243)	6,750±0,448
INT	96	0,654±0,034	0,762±0,027	0,142 (0,081; 0,202)	7,070±0,433
SEV	47	0,673±0,049	0,760±0,024	0,112 (-0,000; 0,224)	6,791±0,577
BRG2	49	0,650±0,054	0,758±0,020	0,146 (0,014; 0,278)	6,172±0,425
SEY	47	0,637±0,049	0,739±0,026	0,143 (0,042; 0,245)	6,590±0,495
MUR	43	0,629±0,039	0,750±0,028	0,164 (0,087; 0,241)	6,741±0,348
TUH	15	0,657±0,045	0,711±0,038	0,057 (-0,064; 0,178)	6,286±0,485
DUD	37	0,604±0,050	0,670±0,034	0,086 (-0,038; 0,211)	5,317±0,346

Примечание. *n* — число особей в выборке, год; H_o — наблюдаемая гетерозиготность, H_e — ожидаемая гетерозиготность, F_{is} — коэффициент инбридинга, A_r — рарифицированное аллельное разнообразие. В скобках приведен размах изменчивости F_{is} при доверительном интервале 95 %. Расшифровку аббревиатур для обозначений популяций домашнего северного оленя см. в таблице 1.

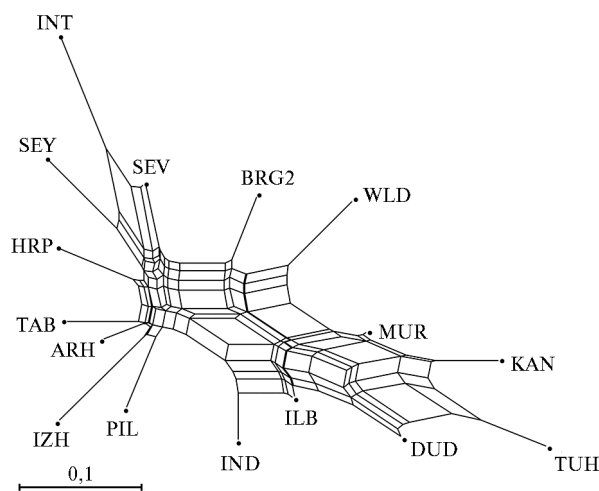


Рис. 3. Генетические взаимосвязи 15 популяций домашних оленей (*Rangifer tarandus*) ненецкой породы (2017 год) и одной группы диких оленей (WLD), представленные в виде графика Neighbor Net на основе матрицы значений генетических дистанции по М. Nei (19). Расшифровку аббревиатур для обозначений популяций домашнего северного оленя см. в таблице 1.

Первый кластер объединял популяции Ненецкого АО (кроме KAN), а также группы SEY, INT и ARH и примыкающие ветви IND, ILB и BRG2. Такое распределение, вероятно, отражает историю конкретных стад. Например, сеяхинские стада изолированы от основного массива породы, поскольку круглый год находятся в тундре и не кочуют на зимовки в лесотундру, как животные из других хозяйств Ямальского района. Тем не менее, эта группа происходит из стад оленей из Ненецкого АО, что, возможно, нашло отражение в наблюдаемой кластеризации. Кроме того, территории выпаса и миграций стад зачастую находятся рядом (например, для ARH из Мезенского района и INT из Республики Коми они близки к таковым в Ненецком АО). Олени из группы ARH демонстрировали некоторое генетическое родство с популяциями Ненецкого АО, что отражалось в незначительных значениях F_{st} (от 0,019 с TAB до 0,030 с ILB). В свою очередь, группа INT формировала одну из самых длинных ветвей сети и, согласно значениям F_{st} (от 0,038 с TAB до 0,055 с ILB), была более четко дифференцирована, что служит свидетельством направленного отбора, принятого в хозяйстве разведения. Наименьшие значения F_{st} для INT было показано с оленями SEV ($F_{st} = 0,020$), которые также первоначально происходят из Республики Коми. Следует отметить генетическую близость IND и ILB ($F_{st} = 0,014$), что, вероятно, указывает на наличие общих родоначальников стад или тесный обмен производителями.

В состав второго условного кластера входили группы KAN, DUD и TUN. Группы DUD и TUN ($F_{st} = 0,027$) — представители таймырских домашних оленей, которые отделены от других популяций ненецких северных оленей. При этом TUN оказалась наиболее генетически обособленной группой: значения F_{st} составили от 0,053 с IND и BGR2 до 0,087 с INT. Другой хорошо дифференцируемой группой была KAN (F_{st} от 0,058 с IND до 0,083 с INT), которую разводят на полуострове Канин. Возможно, присоединение KAN к группе таймырских оленей связано с их удаленностью от других популяций, а не близким родством между собой.

Группа MUR формировала отдельную ветвь, близкую к центру сети, что, вероятно, обусловлено ее близостью к общей предковой форме породы. Группа диких таймырских оленей (WLD) занимала промежуточное положение, что также иллюстрирует незначительная разница в значениях показателя F_{st} — от 0,031 до 0,053.

Северный олень (*Rangifer tarandus*) широко распространен в арктических и субарктических зонах Азии, Европы и Северной Америки и представляет собой значимый элемент тундровых, лесотундровых и лесных экосистем. В связи с этим изучение генетического разнообразия и дифференциации группировок этого вида копытных привлекает внимание многих исследователей (25-30). Так, средние значения ожидаемой гетерозиготности в шести популяциях карибу, населяющих канадские провинции Альберта и Британская Колумбия, колебались от 0,740 до 0,790 (25). Для популяций, обитающих в разных экосистемах провинции Квебек, значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности составили соответственно 0,630-0,778 и 0,620-0,770 (26). В четырех стадах оленей, обитающих на Аляске, изменчивость значений H_e была в пределах 0,620-0,860, H_o — 0,740-0,860 (27, 28). Для группировок оленей, отобранных в восьми точках гор Большого Хингана Внутренней Монголии, также были рассчитаны показатели H_e (0,649-0,761) и H_o (0,374-0,530) (29). М.А. Cronin с соавт. (30) изучали генетическое разнообразие в популяциях домашних северных оленей на образцах биоматериала, отобранных на Аляске ($H_e = 0,352-0,472$; $H_o = 0,325-0,456$), в Норвегии ($H_e = 0,432$; $H_o = 0,364$) и в трех точках Магаданской области ($H_e = 0,415-0,477$; $H_o = 0,375-0,402$). В нашем исследовании были получены соизмеримые показатели ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности — $H_e = 0,670-0,762$; $H_o = 0,539-0,695$. Группа российских оленей в работе М.А. Cronin с соавт. (30), вероятно, принадлежит к домашней популяции, которая населяла небольшой единый ареал или была представлена родственными особями, что, возможно, и отразило более низкие параметры генетического разнообразия по сравнению с представленными нами. Для группировок оленей из Китая также был зафиксирован дефицит гетерозигот, который значительно превышал значения F_{is} , установленные в нашей работе: 0,320-0,532 (29) против 0,057-0,178. Показатели аллельного разнообразия, рассчитанные в настоящей работе, были весьма близкими к значениям, полученным К.Н. Mager с соавт. (28): соответственно $A_g = 5,32-7,07$ и $A_g = 5,70-7,21$.

Возможность дифференцировать территориальные популяции внутри вида *R. tarandus* на основе микросателлитов также изучалась довольно подробно, однако полученные результаты значительно различаются. Так, величина F_{st} между популяциями карибу варьировала — от 0,025 (наибольшее значение между группами, населяющими одну сторону реки) до 0,044 (наименьшее значение между группами, обитающими по разные стороны реки Pease) (25). Значения F_{st} между восемью группами северного оленя, населяющими один и тот же архипелаг, находились в пределах от 0,006 до

0,075 (29). В провинции Квебек обитает три экотипа карибу (лесной, равнинный и горный), при этом величина F_{st} между ними составляет от 0,087 до 0,172, а внутри лесного экотипа — от 0,016 до 0,097 (26). Значения F_{st} между изученными нами популяциями северного оленя ненецкой породы варьировали от 0,014 до 0,087, что, возможно, свидетельствует об отсутствии четко выраженных экотипов в отличие от того, что отражают результаты, полученные М.А. Courtois с соавт. (26).

Сопоставляя географическую локализацию мест воспроизводства конкретных стад оленей ненецкой породы со структурой генетической сети, мы обнаружили, что таймырские олени дифференцируются от оленей, обитающих в Ненецком и Ямало-Ненецком автономных округах, тогда как в пределах округов кластеризация не выражена. К.Н. Mager с соавт. (28) показали, что некоторые стада домашних северных оленей на Аляске четко дифференцировались друг от друга ($F_{st} = 0,23$), а другие нет (F_{st} близко к 0). Подобное мы наблюдали в популяциях оленей ненецкой породы (максимальное значение $F_{st} = 0,087$).

Интересно, что, как уже отмечалось, приватные аллели были идентифицированы только в группах INT, MUR, TAB, TUN. Мы можем предполагать, что это было прежде всего результатом селекционной работы в указанных хозяйствах (подобные исследования ранее не проводились).

Таким образом, проведенный анализ полиморфизма по 14 STR маркерам показал, что степень генетического разнообразия в изучаемых популяциях ненецкой породы северного оленя на территории Российской Федерации незначительно отличается от аналогичного показателя у его североамериканских и европейских сородичей. Это, вероятно, отражает определенную генетическую стабильность в указанных группировках оленей. Тем не менее, полученные данные не позволяют сделать вывод о существовании нескольких экотипов внутри ненецкой породы северного оленя, о чем также свидетельствует некоторая условность разделения внутривидовых популяций на кластеры. Вероятные причины — особенности биологии вида, отсутствие жесткого племенного учета и неконтролируемое вынужденное перераспределение оленей. Кроме того, вероятность побегов домашних особей в тундру и сосуществование с дикой формой становятся предпосылками для переноса генетического материала, что необходимо учитывать при интерпретации данных молекулярно-генетического анализа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баскин Л.М. *Северный олень. Управление поведением и популяциями. Оленеводство. Охота.* М., 2009.
2. Евстигнеев Ю.А. Коми: В кн.: *Россия: коренные народы и зарубежные диаспоры (краткий этно-исторический справочник)*. СПб, 2008.
3. Южаков А.А., Мухачев А.Д. *Этническое оленеводство Западной Сибири: ненецкий тип.* Новосибирск, 2001.
4. Васильев В.И. *Проблемы формирования северо-самодийских народностей.* М., 1979.
5. Южаков А.А. Северное оленеводство и малочисленные народы Сибири. *Биосферное хозяйство: теория и практика*, 2017, 2(3): 33-39.
6. Квашнин Ю.Н. *Ненецкое оленеводство в XX-начале XXI века.* Салехард-Тюмень, 2009.
7. Южаков А.А. *Ненецкая аборигенная порода северных оленей. Автореф. докт. дис.* Новосибирск, 2004
8. Племенное дело: возрождение. *Заполярный вестник*, 2015 Режим доступа: http://www.norilsk-zv.ru/articles/plemennoe_delo_vozrozhdenie.html. Без даты.
9. Южаков А.А., Романенко Т.М., Лайшев К.А. Феногеографическая изменчивость северных оленей ненецкой породы. *Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета*, 2017, 2(47): 115-122.
10. McDevitt A.D., Mariani S., Hebblewhite M., DeCesare N.J., Morgantini L., Seip D., Weckworth B.V., Musiani M. Survival in the Rockies of an endangered hybrid swarm from diverged caribou (*Rangifer tarandus*) lineages. *Mol. Ecol.*, 2009, 18(4): 665-679 (doi: 10.1111/j.1365-

294X.2008.04050.x).

11. Kushny J., Coffin J., Strobeck C. Genetic survey of caribou populations using microsatellite DNA. *Rangifer*, 1996, 16(Special Issue No. 9): 351–354 (doi: 10.7557/2.16.4.1277).
12. Баранова А.И., Холодова М.В., Сипко Т.П. Генетическая структура дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) России на основании полиморфизма микросателлитных локусов. Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных. *Мат. Всероссийской науч. конф., посвященной 70-летию юбилею кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета и памяти профессора В.П. Денисова (1932–1997)*. Пенза, 2016: 21.
13. Волкова В.В., Денискова Т.Е., Костюнина О.В., Добрынина Т.И., Зиновьева Н.А. Характеристика аллелофонда локальных пород крупного рогатого скота России по микросателлитным маркерам. *Генетика и разведение животных*, 2018, 1: 3–10.
14. Денискова Т.Е., Костюнина О.В., Соловьева А.Д., Зиновьева Н.А. Изучение генетического разнообразия и дифференциации региональных популяций романовских овец по микросателлитным маркерам. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*, 2018, 3(64): 75–80.
15. Харзинова В.Р., Гладырь Е.А., Федоров В.И., Романенко Т.М., Шимит Л.Д., Лайшев К.А., Калашникова Л.А., Зиновьева Н.А. Разработка мультиплексной панели микросателлитов для оценки достоверности происхождения и степени дифференциации популяций северного оленя *Rangifer tarandus*. *Сельскохозяйственная биология*, 2015, 50(6): 756–765 (doi: 10.15389/agrobiology.2015.6.756rus).
16. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 2012, 28(19): 2537–2539 (doi: 10.1093/bioinformatics/bts460).
17. Keenan K., McGinnity P., Cross T.F., Crozier W.W., Prodohl P.A. diveRsity: An R package for the estimation of population genetics parameters and their associated errors. *Methods Ecol. Evol.*, 2013, 4(8): 782–788 (doi: 10.1111/2041-210X.12067).
18. R Development Core Team. *The R Project for Statistical Computing*. 2009. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Режим доступа: <https://www.r-project.org>. Без даты.
19. Nei M. Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 1972, 106: 283–392.
20. Belkhir K., Borsa P., Chikhi L., Raufaste N., Bonhomme F. *GENETIX 4.05, population genetics software for Windows TM*. Université de Montpellier II, Montpellier, France, 2004.
21. Weir B.S., Cockerham C.C. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1984, 38(6): 1358–1370.
22. Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Mol. Biol. Evol.*, 2006, 23(2): 254–267 (doi: 10.1093/molbev/msj030).
23. *maps: Draw Geographical Maps*. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=maps>. Без даты.
24. Wickham H. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag, NY, 2009.
25. McLoughlin P.D., Paetkau D., Duda M., Boutin S. Genetic diversity and relatedness of boreal caribou populations in western Canada. *Biol. Conserv.*, 2004, 118(5): 593–598 (doi: 10.1016/j.biocon.2003.10.008).
26. Courtois R., Bernatchez L., Ouellet J.P., Breton L. Significance of caribou (*Rangifer tarandus*) ecotypes from a molecular genetics viewpoint. *Conserv. Genet.*, 2003, 4: 393–404 (doi: 10.1023/A:1024033500799).
27. Colson K.E., Mager K.H., Hundertmark K.J. Reindeer introgression and the population genetics of caribou in southwestern Alaska. *J. Hered.*, 2014, 105(5): 585–596 (doi: 10.1093/jhered/esu030).
28. Mager K.H., Colson K.E., Groves P., Hundertmark K.J. Population structure over a broad spatial scale driven by nonanthropogenic factors in a wide-ranging migratory mammal, Alaskan caribou. *Mol. Ecol.*, 2014, 23(24): 6045–6057 (doi: 10.1111/mec.12999).
29. Zhai J.-C., Liu W.-S., Yin Y.-J., Xia Y.-L., Li H.-P. Analysis on genetic diversity of reindeer (*Rangifer tarandus*) in the Greater Khingan Mountains using microsatellite markers. *Zool. Stud.*, 2017, 56: 11 (doi: 10.6620/ZS.2017.56-11).
30. Cronin M.A., Macneil M.D., Patton J.C. Mitochondrial DNA and microsatellite DNA variation in domestic reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) and relationships with wild caribou (*Rangifer tarandus granti*, *Rangifer tarandus groenlandicus*, and *Rangifer tarandus caribou*). *J. Hered.*, 2006, 97(5): 525–530 (doi: 10.1093/jhered/esl012).

¹ФГБНУ ФНЦ животноводства — ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста,

142132 Россия, Московская обл., г.о. Подольск, пос. Дубровицы, 60,
e-mail: horarka@yandex.ru, veronika0784@mail.ru ✉, asnd@mail.ru,
anastasiya93@mail.ru, n_zinovieva@mail.ru;

²ФГБНУ Нарьян-Марская сельскохозяйственная опытная станция,

166000 Россия, Ненецкий АО, г. Нарьян-Мар, ул. Рыбников, 1а,
e-mail: nmshos@atnet.ru;

³ФГБНУ Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения,

Поступила в редакцию
17 сентября 2018 года

196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбельского, 7,
e-mail: alyuzhakov@yandex.ru, layshev@mail.ru;

⁴*Institut für Tierzucht und Genetik,
University of Veterinary Medicine (VMU),
Veterinärplatz, A-1210, Vienna, Austria,
e-mail: gottfried.brem@agrobiogen.de*

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2018, V. 53, № 6, pp. 1152-1161

GENETIC CHARACTERISTICS OF REGIONAL POPULATIONS OF NENETS REINDEER BREED (*Rangifer tarandus*)

T.E. Deniskova¹, V.R. Kharzinova¹, A.V. Dotsev¹, A.D. Solov'eva¹, T.M. Romanenko²,
A.A. Yuzhakov³, K.A. Layshev³, G. Brem^{1, 4}, N.A. Zinovieva¹

¹*Ernst Federal Science Center for Animal Husbandry*, 60, pos. Dubrovitsy, Podolsk District, Moscow Province, 142132 Russia, e-mail horarka@yandex.ru, veronika0784@mail.ru (✉ corresponding author), asnd@mail.ru, anastasiya93@mail.ru, n_zinovieva@mail.ru

²*Naryan-Mar Agricultural Experimental Station*, 1a, ul. Rybnikova, Naryan-Mar, Nenets Autonomous District, 166004 Russia, e-mail nmshos@atnet.ru;

³*North-West Center of Interdisciplinary Food Research*, 7, sh. Podbelskogo, St. Petersburg—Pushkin, 196608 Russia, e-mail alyuzhakov@yandex.ru, layshev@mail.ru;

⁴*Institut für Tierzucht und Genetik, University of Veterinary Medicine (VMU)*, Veterinärplatz, A-1210, Vienna, Austria, e-mail gottfried.brem@agrobiogen.de;

ORCID:

Deniskova T.E. orcid.org/0000-0002-5809-1262

Dotsev A.V. orcid.org/0000-0003-3418-2511

Romanenko T.M. orcid.org/0000-0002-5572-5995

Layshev K.A. orcid.org/0000-0003-2490-6942

Zinovieva N.A. orcid.org/0000-0003-4017-6863

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

The equipment of the Sharing Center for Farm Animal Bioresources and Bioengineering (FSC for Animal Husbandry) was used.

Supported financially by Russian Science Foundation, project 16-16-10068

Received September 17, 2018

doi: 10.15389/agrobiology.2018.6.1152eng

Abstract

Nenets breed is the most numerous indigenous breed of domestic reindeer (*Rangifer tarandus*). Due to their biological versatility, the breed's representatives easily adapt to new pastures. The breeding zone covers the territory from the Kola Peninsula in the west to Taimyr in the east. However, there is still no information on the genetic structure of the Nenets domestic reindeer breed. This paper is the first to present data on STR markers of reindeer of the Nenets breed from the Russian regional populations, the breeding zone of which almost completely covers the current range of the breed. The aim of our work was to characterize the allele pool of domestic reindeer of the Nenets breed, which originate from different regional populations. The sample included 787 specimens from 15 Nenets populations collected in Nenets (KAN, ILB, IND, TAB, HRP, PIL, IZH, SEV) and Yamalo-Nenets Autonomous Districts, the Komi Republic (INT), Murmansk (MUR) and Arkhangelsk (ARH) regions, as well as from the Taimyr municipal district (TUH, DUD). Polymorphism in 14 STR markers, including NVHRT21, NVHRT24, NVHRT76, RT1, RT6, RT7, RT9, RT27, RT30, RT25, RT13, NV03, RT5 and NV73, was studied with the genetic analyzer ABI3130xl. Data processing was performed using software GenAIEx 6.501, GENETIX 4.05 and R package "diveRsity". The Neighbor Net graph based on pairwise values of Nei's genetic distances was created with SplitsTree 4.14.5 software. In the studied populations, the average number of alleles per locus (Na) ranges from 9.71 in INT to 6.07 in DUD. The effective number of alleles (Ne) is minimal in the groups DUD and KAN (Ne 3.63) and the maximum in PIL, IZN, INT, SEV, and MUR (Ne 4.55). The number of informative alleles increases from 4.42 in KAN to 5.57 in INT and TAB. Private alleles are found in the INT, MUR, TAB, and TUH groups. In 14 populations, observed heterozygosity (Ho) varies from 0.604 (DUD) to 0.693 (TAB) and 0.695 (IZM). The allelic richness (Ar) ranges from 5.727 in KAN to 7.070 in INT. A heterozygote deficiency was detected in all populations under study. The analysis of Neighbor Net graph showed that the populations of NAO (except KAN) are clustered together with the groups SEY, INT and ARH, the grazing and migratory areas of which are located in the NAO. The Taimyr groups DUD and TUH are separated from the other populations of the Nenets reindeer. The KAN differs from the other populations of the NAO territory, with F_{ST} from 0.058 between KAN and IND to 0.083 between KAN and INT, which is indirectly indicated by the lowest level of genetic diversity (Ho = 0.539; Ar = 5.727). Thus, our present study provides the most complete data on the status of the allele pool and level of biodiversity of the Nenets reindeer breed.

Keywords: Nenets breed, *Rangifer tarandus*, reindeer, STR markers, genetic diversity.