

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПОРОД СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*Rangifer tarandus*) И ИХ ДИКОГО ПРЕДКА С ПОМОЩЬЮ НОВОЙ ПАНЕЛИ STR-МАРКЕРОВ

© 2020 г. Ю. А. Столповский^{1, *}, О. В. Бабаян², С. Н. Каштанов¹, А. К. Пискунов¹,
М. Т. Сёмина¹, М. В. Холодова³, К. А. Лайшев⁴, А. А. Южаков⁴, Т. М. Романенко⁵,
М. Г. Лисичкина¹, Т. И. Дмитриева⁶, О. В. Етылина⁷, А. В. Прокудин⁸, Г. Р. Свищёва^{1, 9, **}

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

²ООО “ГОРДИЗ”, Москва, 121205 Россия

³Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

⁴Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения,
Санкт-Петербург, 196608 Россия

⁵Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова
Российской академии наук, Нарьян-Марский филиал, Нарьян-Мар, 166004 Россия

⁶Якутская государственная сельскохозяйственная академия, Якутск, 677007 Россия

⁷Национальный союз оленеводов, Москва, 107078 Россия

⁸Научно-исследовательский институт сельского хозяйства и экологии Арктики Красноярского научного центра
Сибирского отделения Российской академии наук, Норильск, 663305 Россия

⁹Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: stolpovsly@mail.ru

**e-mail: gulsvi@mail.ru

Поступила в редакцию 03.12.2019 г.

После доработки 06.03.2020 г.

Принята к публикации 09.06.2020 г.

Для изучения генетической дифференциации и филогении пород и популяций северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) разработана тест-система, основанная на мультиплексном ПЦР-анализе 16 высокополиморфных STR-маркеров: Rt6, BMS1788, Rt30, Rt1, Rt9, FCB193, Rt7, BMS745, C143, Rt24, OheQ, C217, C32, NVHRT16, T40 и C276. С помощью разработанной тест-системы исследованы 397 животных из 11 выборок, четыре из которых относятся к диким формам северного оленя, а остальные представляют ненецкую, эвенскую и эвенкийскую породы, разводимые в различных климатических зонах РФ. Для 16 микросателлитных локусов идентифицировано 204 аллеля, некоторые из них могут считаться породо-специфичными. Установлено, что более 70% уникального аллелофонда сосредоточены в диких популяциях северных оленей. Статистический анализ микросателлитных данных показал, что разработанная тест-система является эффективным инструментом для идентификации одомашнированных и диких форм северного оленя, тестирования породной принадлежности животных и определения миграционных потоков вида на обширной территории их обитания.

Ключевые слова: *Rangifer tarandus*, породы и экотип, генетическое разнообразие, пространственно-генетическая структура популяций, филогения, STR-маркеры.

DOI: 10.31857/S0016675820120139

Ареал северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) семейства Cervidae подсемейства Odocoileinae рода *Rangifer* распространяется на арктические, субарктические, тундровые, таежные и горные районы Северной Европы, Сибири и Северной Америки. *Rangifer tarandus* L. является одним из видов оленей с приполярным распределением. Северные олени играют ключевую роль в продовольствен-

ной безопасности коренных народов Севера и являются незаменимым звеном экосистем Арктики [1]. Однако в настоящее время из-за неблагоприятных природных и антропогенных факторов наблюдается резкое сокращение численности северных оленей, что безусловно приводит к потере генетического разнообразия, необходимого для выживания в меняющихся условиях обитания [2]. По

сведениям Федеральной службы государственной статистики на 2018 г. в России численность домашнего северного оленя составила 1838000.7 голов. Большая часть северных оленей сосредоточена в тундровых, таежных и горно-таежных зонах РФ. Наибольшая популяция сконцентрирована в Ямало-Ненецком авт. окр. (78800.6), Ненецком автономном округе (18800.6), Чукотском авт. окр. (155000.1) и в республике Саха (Якутия) (154000.6).

Северный олень является важнейшим объектом научных исследований по трем основным причинам. Первая заключается в том, что северный олень — это основа жизнедеятельности северных народов (в т.ч. малочисленных коренных). Вторая причина обусловлена такой особенностью вида, как возможность совместного сосуществования одомашненной и дикой форм северного оленя в одной среде обитания. Данная особенность позволяет провести сравнительное исследование двух форм. В оленеводстве сложилась уникальная модель для изучения и понимания того, как могли происходить: процесс доместикиции, постоянное взаимодействие диких и одомашненных животных, формирование генетического разнообразия, географическое распространение генетических признаков. Третья причина заключается в том, что до сих пор нет единого мнения о времени и месте одомашнивания северных оленей. Одна из гипотез говорит о том, что северные олени находятся на ранней стадии одомашнивания [3], в то время как другие исследователи утверждают, что оленеводство зародилось в эпоху неолита, и даже палеолита [4–6]. Спорным также является вопрос о центрах происхождения оленеводства: был ли это единый Саяно-Алтайский центр или все же существовал независимый скандинавский, а возможно и третий центр на Крайнем Севере Евразии [5, 7–9]. Для того чтобы изучить генетическое разнообразие популяций северного оленя и получить ответы на фундаментальные вопросы, связанные с эволюцией и происхождением оленеводства, историей и процессом одомашнивания, был проведен ряд исследований с использованием молекулярно-генетических маркеров митохондриальной и ядерной ДНК [3, 10–19].

В России популяция одомашненного северного оленя представлена четырьмя породами: ненецкая, эвенкийская, эвенская и чукотская. Кроме этого, в эвенкийской породе выделяют отдельные экотипы — тофаларских и тоджинских оленей, которые также могут претендовать на самостоятельный породный статус [20]. У вида *Rangifer tarandus* L. географическая изменчивость морфологических признаков носит адаптивный характер. Данная изменчивость способна отражать исторические аспекты приспособления, поскольку может быть наследственно детерминирована при условии, что субпопуляция находится в изоляции. Так, например, две островные субпопуляции тундровой

формы *R. t. platyrhynchus* и *R. t. pearsoni* получили подвидовый статус. В то время как дифференциация между тундровой и таежной материковыми формами не обеспечила этим формам подвидовой статус [21].

Цель нашего исследования — с помощью новой панели высокополиморфных микросателлитов провести сравнительное исследование генетического разнообразия пород северного оленя (*Rangifer tarandus*) и природных географических популяций вида на территории РФ, а также изучить их характеристики (генетическую структуру, эффективную численность, коэффициент инбридинга и др.), определить степень генетической дифференциации между популяциями и оценить уровень их интрогрессии. Для генетических исследований северного оленя подобного статистического анализа микросателлитных данных с применением широкого спектра современных статистических методов ранее не проводилось.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Информация о популяционных выборках

Были проанализированы генотипы 397 северных оленей, обитающих на территории РФ и объединенных по месту обитания и породному статусу/экотипу в 11 выборках (рис. 1 и табл. 1). Четыре из них относятся к дикой форме северного оленя из разных географических регионов, одна выборка — к эвенской породе, три выборки — к ненецкой породе и три выборки — к эвенкийской породе, две из которых имеют тоджинский и тофаларский экотипы. Обозначения выборок даны в табл. 1.

Разработка мультиплексной STR-панели

Разработанная нами микросателлитная панель содержит 16 STR-маркеров. Генотипирование проводили методом мультиплексного ПЦР-анализа с последующей детекцией флуоресцентно меченых фрагментов методом капиллярного электрофореза.

Для разработки мультиплексной STR-панели в результате анализа литературных данных [22–24] нами были выбраны 15 динуклеотидных и 26 тетрануклеотидных микросателлитных маркеров. Из них 16 локусов были описаны для карibu, а именно: NVHRT16, BMS745, FCB193, BL42, OheQ, BMS1788, Rt6, NVHRT30, BM6506, Rt24, Rt9, BM4513, Rt27, Rt5, Rt1 и Rt7 [24], и 25 локусов — для североамериканских подвидов благородного оленя, а именно: C01, C02, C32, C36, T40, C105, T107, T115, C143, C180, C229, T267, C273, C276 [23] и T123, T156, T172, T193, T268, T108, C217, T26, T501, T507, T530 [22]. Все локусы были протестированы на соответствие требованиям: эффективность специфической амплификации ДНК,

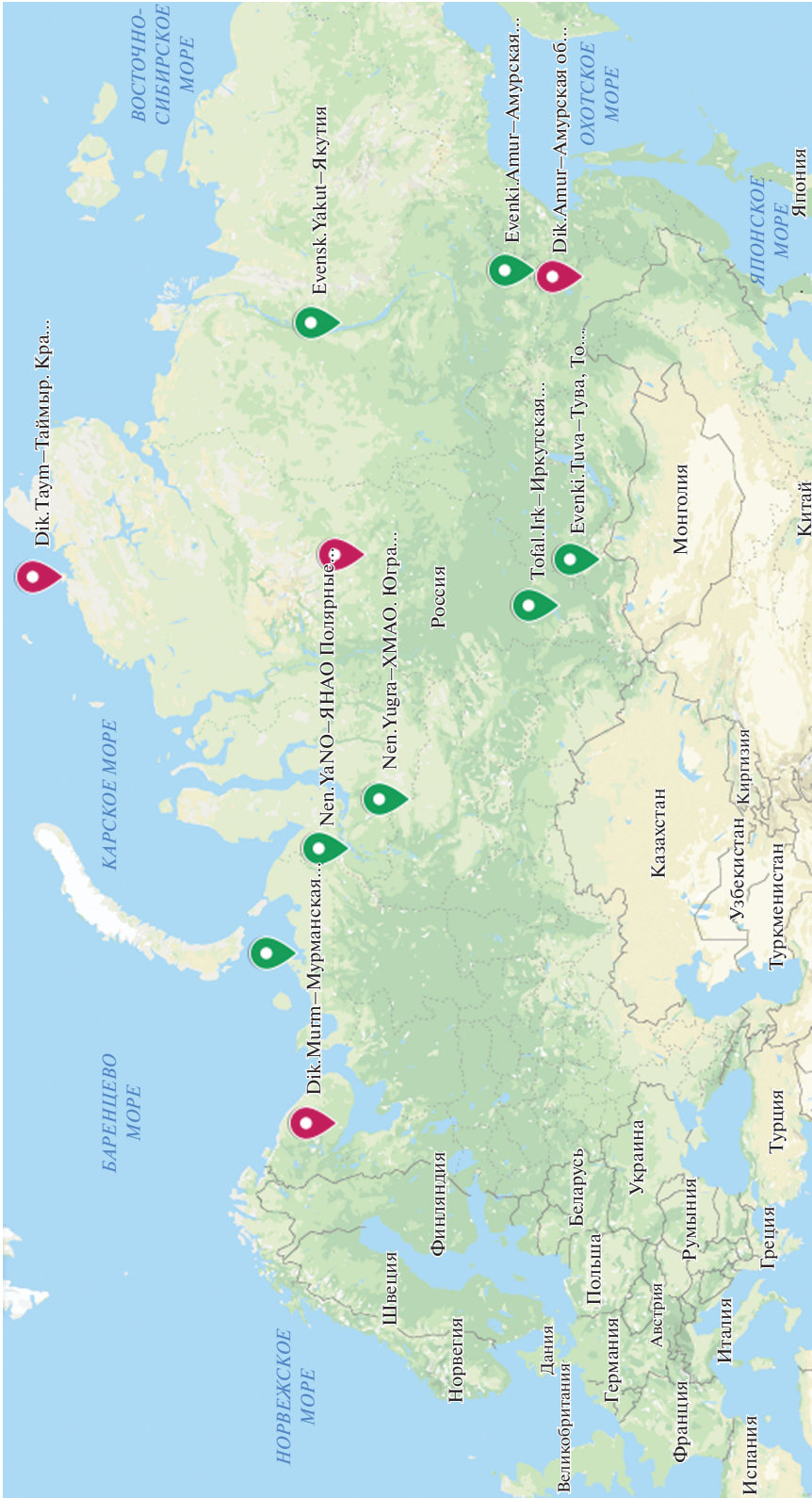


Рис. 1. Географическое положение изученных выборок северного оленя. Красные значки — выборки диких оленей, зеленые — выборки одомашненных оленей.

Таблица 1. Локализация исследованных диких популяций и пород северного оленя (*Rangifer tarandus* L.)

Часть ареала	Выборка	Обозначение	Место взятия материала	Широта (с.ш.)	Долгота (в.д.)	N
Западная	Ненецкая	Nen.YaNO	ЯНАО, Полярный Урал, верховье р. Ханмей	66.6230	65.7082	51
	Ненецкая	Nen.NAO	СПК Коопхоз “ЕРВ” (племрепродуктор), НАО, западная часть Большеземельной тундры Ненецкого АО	67.8356	53.5970	50
	Ненецкая	Nen.Yugra	ХМАО, Югра, Белоярский р-н, дер. Нунто	63.5134	71.3571	49
	Дикая	Dik.Murm	Мурманская обл.	68.0047	35.0141	30
Восточная	Дикая	Dik.Amur	Амурская обл., Зейский р-н	55.3630	129.2758	21
	Эвенкийская	Evenki.Amur	Амурская обл., Зейский р-н	55.3631	129.2760	50
	Эвенская	Evensk.Yakut	Якутия	63.3025	142.1679	53
Центральная	Дикая	Dik.Taym	Таймыр, Красноярский край	76.2000	96.1167	12
	Дикая	Dik.Tura	Тура, Эвенкийский р-н Красноярского края	64.6961	98.7419	13
Южная	Эвенкийская/Тофаларская	Tofal.Irk	Иркутская обл.	54.3371	95.8132	47
	Эвенкийская/Тоджинская	Evenki.Tuva	Тува, Тоджинский р-н	52.6202	97.9486	42

N – количество анализируемых животных в выборке.

полиморфизм, отсутствие конфликта праймеров разных маркеров при их объединении в одну реакцию, распределение длин микросателлитных аллелей таким образом, чтобы длины не перекрывались. Этим требованиям удовлетворяли 16 маркеров. Некоторые праймеры были модифицированы с учетом проведения амплификации всех 16 локусов в одной пробирке. Названия аллелям в каждом маркере присваивали в соответствии с количеством содержащихся в них tandemных повторов. Для этого последовательность каждого маркера была секвенирована с целью определения количества копий единицы повтора и сопоставлялась с длиной фрагмента, регистрируемой при фрагментном анализе. Помимо полных повторов встречались и дробные аллели, содержащие неполное количество повторов. Таким образом, разработанная нами панель включает в себя 16 микросателлитных локусов: десять динуклеотидных – Rt6, BMS1788, Rt30, Rt1, Rt9, Rt7, Rt24, FCB193, BMS745, NVHRT16 и шесть тетранук-

леотидных STR-маркеров – OheQ, C217, C32, T40, C276, C143. Их характеристики представлены в табл. 2.

На основе разработанной панели компания ООО “ГОРДИЗ” выпустила коммерческий набор реагентов “COrDIS Reindeer” для мультиплексного анализа 16 микросателлитных маркеров северного оленя.

Статистический анализ

С помощью R-пакета adegenet [25] были вычислены основные популяционно-генетические характеристики, включающие наблюдаемое количество аллелей, количество аллелей на локус и количество аллелей на выборку. Распределение аллелей по локусам и выборкам было рассчитано с использованием R-пакета diveRsity [26]. Тестирование распределения генотипов на равновесие Харди–Вайнберга для каждой комбинации “ло-

Таблица 2. Характеристика STR-маркеров

Название маркера	Референсный аллель	Структура повтора
Rt6	19	(CA) ₁₉
BMS1788	17	(AC) ₁₇
Rt30	15	(AC) ₁₅
Rt1	19	(AC) ₁₄ AT(AC) ₄
Rt9	21	(AC) ₂₁
FCB193	13	(AC) ₁₃
Rt7	11	(AC) ₁₃
BMS745	13	(AC) ₁₃
C143	7	(ATGG) ₇
Rt24	21	(AC) ₂₁
OheQ	20.3	(TATC) ₁₇ ATC TATC TATT TATC
C217	9	CATC(CATG) ₅ (CATC) ₃
C32	14	(ATCC) ₄ (ACCT) ₂ (ATCC) ₇
NVHRT16	25	(AC) ₅ AT (AC) ₄ ATGCGC (AC) ₁₂
T40	13	(ATCT) ₄ ACCT ATCT (ATCT) ₄ ACTG ACCT ATCT
C276	53	(TCCA) ₅ TCCT TCCA TACG (TCCA) ₃ TCCT TCCA TCTG (TCCA) ₄ TCCG (TCCA) ₅ TCCT TCCA TCCG (TCCA) ₃ (TCCG) ₂ TGCA (TCCA) ₂ TCCG TCCA

кус—выборка” было выполнено с использованием R-пакета PopGenReport [27, 28]. Также с помощью данной программы мы определили индексы генетической изменчивости, такие как аллельное богатство, частота аллелей и число собственных аллелей. Используя формулу, предложенную в [29], оценивали значения информационного полиморфизма для каждой комбинации “локус—выборка” на основе количества и частоты аллелей в локусе с помощью R-пакета polysat [30]. Для каждой выборки животных были рассчитаны наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, коэффициент инбридинга и *p*-значение для теста равновесия Харди—Вайнберга с использованием R-пакета diveRsity. Парные значения F_{st} рассчитывали с использованием R-пакета adegenet. Анализ генетической структуры был выполнен с использованием байесовского кластерного подхода, реализованного в пакете STRUCTURE v. 2.3.4 при следующих параметрах: длина периода отжига: 100000, число MCMC-повторов после отжига: 1000000, применение смешанной модели, использование информации о локализации выборки, аллельные частоты независимы, 50 итераций [31]. Оптимальное количество кластеров было определено с использованием метода, предложенного в [32] и программы Structure Harvester

v. 0.6.94 [33]. Филогенетическое дерево, основанное на генетических расстояниях Нея [34], было построено с помощью R-пакета poppr [35]. Графическое представление распределения аллелей среди выборок с помощью кругов Эйлера—Венна выполнено с использованием R-пакета gplots 2.7.4 [36]. Вероятностная модель возможных направленных миграций между выборками на основе эффективного числа мигрантов на поколение *N_m* реализована с помощью веб-приложения divMigrate-online (с бутстреп-поддержкой 5000) [37].

Выделение ДНК

Выделение ДНК из пантов, мышц, кожи и ушных выщипов проводили с помощью ПЦР-совместимого реагента для экспресс-выделения ДНК из биологического материала COOrDIS SPRINT (ООО “ГОРДИЗ”) в соответствии с протоколом производителя.

Проведение ПЦР

Для генотипирования образцов животных использовали набор “COOrDIS Reindeer” для мультиплексного анализа 16 микросателлитных маркеров

Таблица 3. Популяционно-генетические параметры для анализируемых выборок северного оленя

Выборки	<i>N</i>	<i>A</i>	%	<i>Ar</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{is}</i>	<i>HWE</i>
Nen.YaNO	51	112	58.75	5.2	0.65	0.66	0.0152	9.527E-01
Nen.NAO	47	103	53.95	4.98	0.62	0.63	0.0159	1.217E-01
Evenki.Tuva	42	89	50.98	4.54	0.64	0.62	−0.0323	6.280E-01
Dik.Taym	11.88	121	62.93	6.36	0.75	0.73	−0.0274	9.023E-01
Dik.Tura	12.69	119	61.84	6.38	0.73	0.75	0.0267	1.745E-01
Nen.Yugra	30.25	104	55.74	5	0.67	0.66	−0.0152	1.000E-04*
Evensk.Yakut	48.38	136	70.47	5.9	0.71	0.73	0.0274	4.730E-02
Tofal.Irk	46.94	77	44.63	3.9	0.57	0.56	−0.0179	8.167E-01
Dik.Murm	29.81	125	64.37	6.05	0.7	0.71	0.0141	3.540E-02
Evenki.Amur	50	113	58.98	5.22	0.67	0.68	0.0147	3.370E-01
Dik.Amur	21	112	59.05	5.6	0.71	0.7	−0.0143	8.684E-01

Примечание. *N* — среднее число животных, генотипированных по локусу; *A* — количество аллелей на выборку; % — средний процент от общего числа аллелей, наблюдаемых в локусе; *Ar* — аллельное богатство, усредненное по всем локусам, *H_o* и *H_e* — наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность соответственно; *HWE* — *p*-значение для теста хи-квадрат, проверяющего равновесие Харди–Вайнберга; * — выборка, для которой наблюдали значимое отклонение от равновесия Харди–Вайнберга ($HWE < 2.8 \times 10^{-4}$ с поправкой Бонферрони); *F_{is}* — коэффициент инбридинга, рассчитанный как $(H_e - H_o)/H_e$.

северного оленя (ООО “ГОРДИЗ”) с последующей детекцией флуоресцентно меченых фрагментов методом капиллярного электрофореза.

ПЦР проводили на амплификаторах производства “Applied Biosystems” в условиях, рекомендуемых производителем данного набора. Разделение продуктов ПЦР выполняли методом капиллярного электрофореза с использованием автоматического генетического анализатора ABI 3130 (“Applied Biosystems”). Для анализа полученных данных и определения аллельных вариантов для образцов по каждому маркеру использовалась программа GeneMapper ID-X 1.4 (“Applied Biosystems”). Качество генотипирования контролировали, используя стандартный образец, поставляемый в составе набора.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ генетической изменчивости

Для 16 проанализированных микросателлитных локусов было обнаружено 204 аллеля — от трех аллелей (в локусах C143 и C217) до 27 аллелей (в локусе OheQ) на локус. Среднее число аллелей на локус по всем выборкам составило 12.75. Наименьшее число аллелей на выборку (*A*) наблюдалось у тофаларской популяции северных оленей (77), а наибольшее — у диких северных оленей из Мурманской обл. (125) (табл. 3). Число аллелей на локус и на выборку варьировало от одного (локус C217 в выборке “Nen.NAO”) до 15 (локус OheQ в

выборках “Evensk.Yakut” и “Dik.Murm”). Значимое отклонение от равновесия Харди–Вайнберга ($p < 2.8 \times 10^{-4}$ с поправкой Бонферрони) наблюдали только для одной выборки “Nen.Yugra” (табл. 3), выявленное по двум тетрауклеотидным локусам OheQ ($p = 1 \times 10^{-8}$) и T40 ($p = 1 \times 10^{-4}$). Причинами отклонений могут быть: отбор, действующий на данные локусы, инбридинг, смешение нескольких популяций, в которых частоты аллелей отличаются, или наличие нуль-аллеля.

Высокие значения аллельных частот *AF* ($AF > 0.7$) были выявлены для четырех микросателлитных маркеров: аллель C143 (в выборках “Evensk.Yakut”, “Nen.NAO”, “Nen.YaNO” и “Nen.Yugra”), аллель C217 (в выборках “Dik.Murm”, “Dik.Taym”, “Dik.Tura”, “Evenki.Amur”, “Evenki.Tuva”, “Evensk.Yakut”, “Nen.NAO”, “Nen.YaNO”, “Nen.Yugra” и “Tofal.Irk”), аллель C32 (“Dik.Murm”, “Evenki.Tuva” и Tofal.Irk) и аллель T40 (“Dik.Amur”, “Evenki.Amur”, “Evenki.Tuva”, “Nen.NAO”, “Nen.YaNO”, “Nen.Yugra” и “Tofal.Irk”).

Полученные данные по генетическому разнообразию подтверждаются достаточно высокими показателями информационного полиморфизма (*PIC*), которые интерпретируются как мера количества информации, которая может быть извлечена из генетического маркера. Для каждой пары “локус–выборка” значения *PIC* были оценены на основе количества и частоты аллелей в локусе. Среднее значение *PIC* оказалось довольно высоким, 0.710 ± 0.059 . Самые высокие уровни поли-

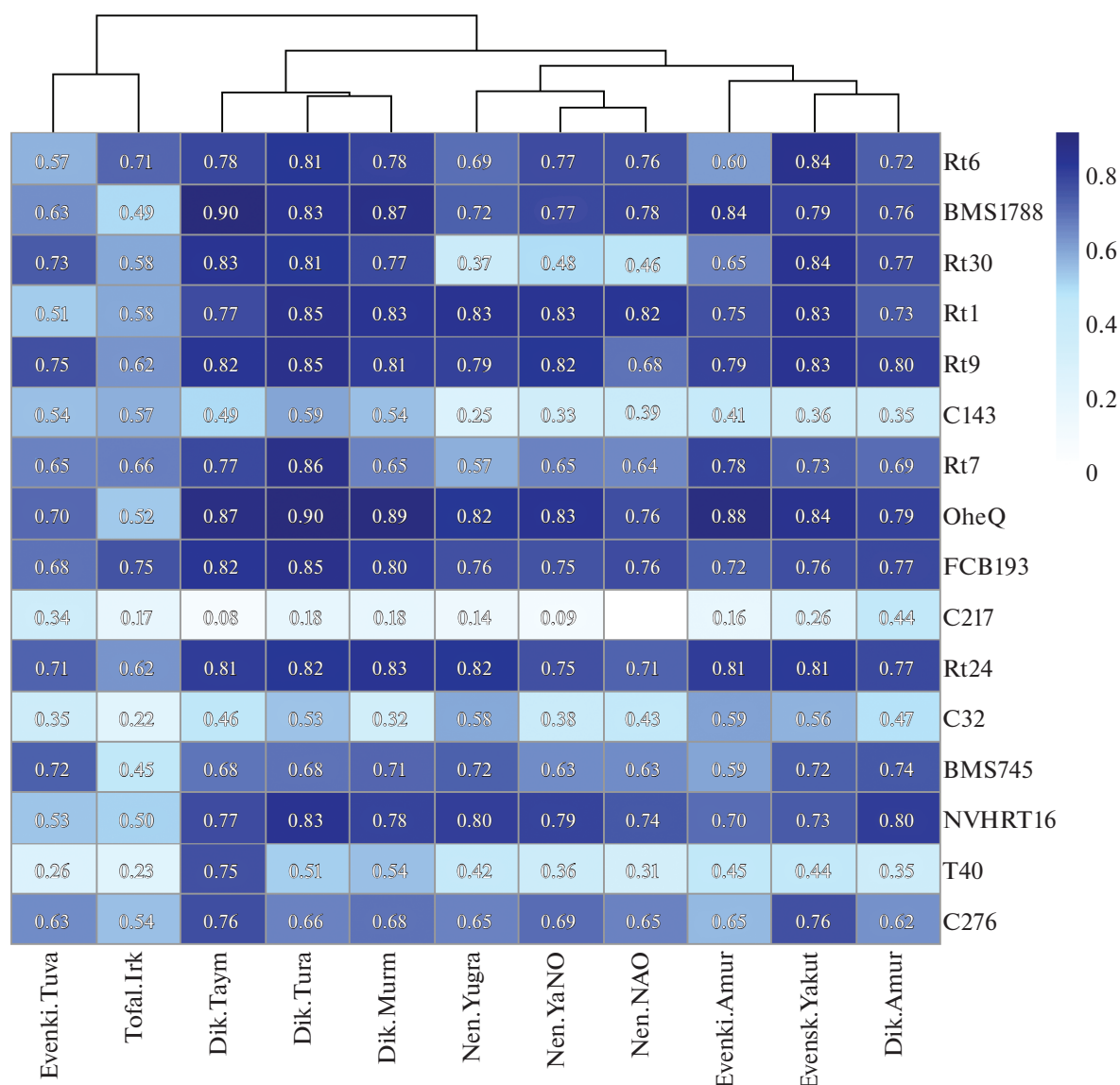


Рис. 2. Кластеризация 11 выборок северного оленя методом k -средних по уровню информационного полиморфизма, вычисленных для 16 микросателлитов.

морфизма были получены для четырех локусов OheQ ($PIC = 0.888$), Rt9 ($PIC = 0.864$), Rt24 ($PIC = 0.855$) и Rt1 ($PIC = 0.855$). Кластеризация изучаемых выборок по PIC , с помощью метода k -средних, позволила обнаружить четыре кластера, каждый из которых группирует выборки схожие генетически по уровню полиморфизма микросателлитов (рис. 2). Первый кластер составили две выборки: тофаларские и тоджинские олени, во второй кластер вошли три выборки дикой формы северного оленя (все, кроме диких оленей из Амурской обл.), третий кластер образовали три выборки ненецкой породы, а четвертый кластер – две выборки из Амурского р-на (дикая и одомашненная формы) и выборка эвенской породы из Якутии.

Генетическую индивидуальность оценивали по наличию собственных (приватных) аллелей, которые потенциально могут быть специфичными для той или иной породы/популяции. Из 204 аллелей было обнаружено 35 собственных, принадлежащих 13 микросателлитным локусам (табл. 4). Наибольшее число собственных аллелей на локус было обнаружено для локуса T40 (7 собственных аллелей), а на выборку – у диких оленей из Мурманской обл. и одомашненных оленей эвенской породы из Якутии (11 и 9 аллелей соответственно). Стоит отметить, что у тофаларских и ненецких оленей собственных аллелей не было выявлено.

Генетическую изменчивость в каждой выборке животных изучали с точки зрения числа алле-

Таблица 4. Собственные аллели, обнаруженные в исследуемых выборках северного оленя

Выборка (число аллелей)	Микро- сателлитный локус	Аллель	Аллельная частота AF
Dik.Amur (5)	C32	15	0.119*
	OheQ	9.3	0.024
	Rt6	6	0.024
	Rt6	15	0.024
	Rt9	14	0.238
Dik.Murm (11)	BMS1788	13.1	0.033
	BMS1788	18.1	0.017
	BMS1788	20	0.050
	FCB193	22	0.033
	NVHRT16	29	0.050
	OheQ	7	0.050
	OheQ	13	0.033
	Rt24	29	0.017
	Rt30	26	0.017
	Rt9	12	0.233
	T40	23.3	0.033
Dik.Taym (6)	BMS745	17	0.042
	Rt9	24	0.042
	T40	14.4	0.042
	T40	17	0.042
	T40	29	0.042
	T40	30	0.042
Dik.Tura (2)	OheQ	8	0.038
	T40	19.3	0.038
Evenki.Amur (1)	OheQ	17.2	0.080
Evenki.Tuva (1)	BMS745	11.1	0.071
Evensk.Yakut (9)	BMS745	10	0.019
	C276	30	0.203
	C276	41	0.014
	C276	46	0.311
	C276	47	0.041
	OheQ	11.3	0.022
	Rt1	13	0.091
	Rt6	26	0.038

Примечание. Полужирным шрифтом выделены наиболее распространенные аллели в данной выборке. Звездочкой отмечены аллели микросателлитных локусов, для которых $AF \geq 0.05$.

лей (A), аллельного богатства (Ar), наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготностей, выборочного коэффициента инбридинга (F_{is}) и p -значения для теста хи-квадрат на отклонение от равновесия Харди–Вайнберга (HWE) (табл. 3). Параметр Ar варьировался от 3.9 (тофаларские олени) до 6.38 (дикие олени из Туры) со средним значением 5.38. Мы также исследовали взаимосвязь между аллельным богатством и ожидаемой гетерозиготностью – выявили значительную корреляцию (0.973 , $p = 4.837 \times 10^{-7}$).

Наблюдаемые и ожидаемые значения гетерозиготности сравнивали с помощью теста Бартлетта. Полученные результаты показали, что существует разница между H_o и H_e , а объединенная выборка (включающая все исследованные выборки) отклоняется от равновесия Харди–Вайнберга ($p = 0.733$). Высокие значения H_o (>0.7) были получены для всех выборок диких северных оленей и выборки эвенской породы из Якутии, в то время как более низкие значения H_o (<0.6) были выявлены у тофаларских оленей.

Инбридинг

Для каждой особи в отдельности с помощью метода максимума функции правдоподобия были вычислены коэффициенты инбридинга f как вероятности того, что особь унаследует два одинаковых аллеля от одного предка [25]. С целью визуализации плотностей распределения индивидуальных коэффициентов f для каждой выборки использовали диаграммы вида “скрипка”, которые объединяют диаграммы размаха с графиком плотности (рис. 3). Поскольку высокие значения f указывают на снижение гетерозиготности отдельных геномов в выборках вследствие инбридинга, мы можем говорить о наличии инбредных животных в выборках тофаларских оленей и эвенской породы из Якутии. Общий коэффициент инбридинга f по отношению к объединенной популяции составил 0.176 ± 0.004 . Однако другой показатель инбридинга – индекс фиксации Райта F_{is} [38] был незначительным – 0.0006 ± 0.007 (табл. 3). В целом, несмотря на наличие инбредных животных в выборках, можно говорить о слабой инбредной депрессии в изучаемых популяциях.

Анализ уровня генетической дифференциации

Анализ уровня генетической дифференциации выполняли по парным значениям F_{st} , которые являются мерой генетических расстояний Нея между выборками. p -Значения, объясняющие значимость F_{st} , были рассчитаны для оценки уровня сходства между популяциями по каждому микросателлитному локусу (табл. 5). Выявлены значимые дифференциации между всеми анализируемыми выборками,

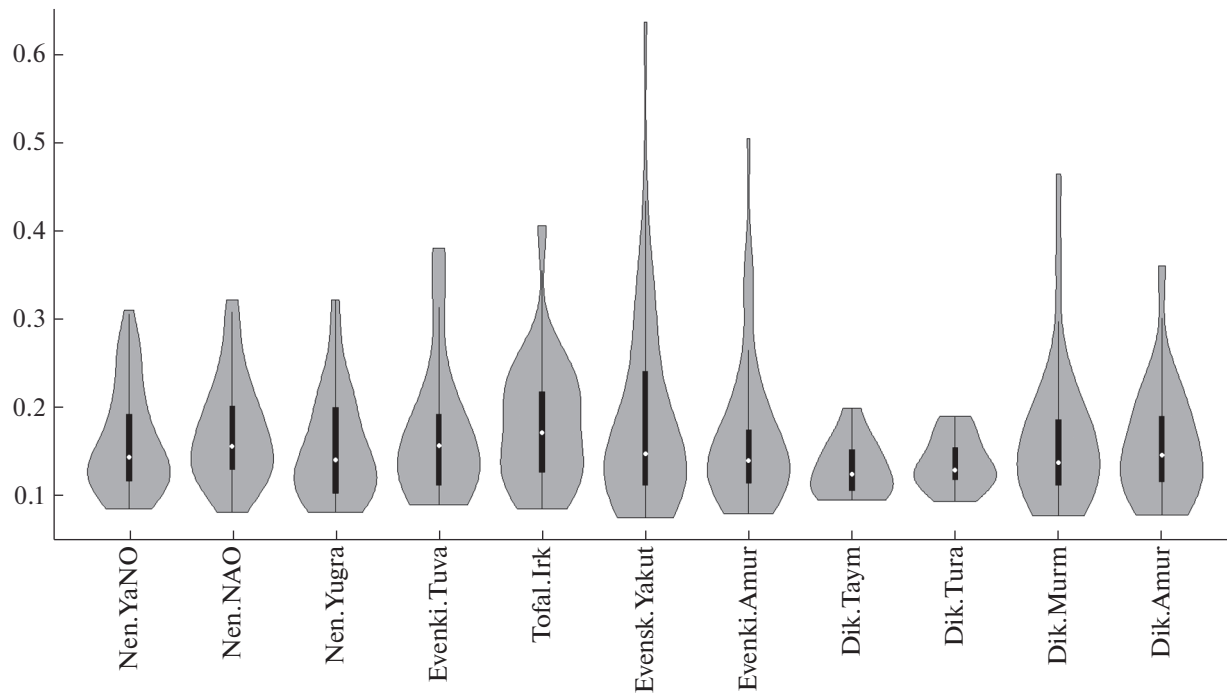


Рис. 3. Визуализация распределений индивидуальных коэффициентов инбридинга f для 11 популяционных выборок северного оленя с помощью диаграмм вида “скрипка”. Для каждой выборки животных построена плотность распределения с зеркальным вертикальным отражением и определены медиана (белая точка внутри “скрипки”), диапазон данных без “выбросов” (тонкая черная линия внутри “скрипки”) и диапазон данных между нижней и верхней квартилями (толстая черная линия внутри “скрипки”).

за исключением трех пар выборок. Показано, что популяция эвенской породы из Якутии генетически схожа с выборкой эвенкийской породы из Амурской обл. ($F_{st} = 0.024, p = 0.15$). Значимую генетическую схожесть также наблюдали между всеми популяциями ненецкой породы, кроме “Nen.Yugra”

Таблица 5. Парные значения F_{st} между выборками северного оленя

	Nen.YaNO	Nen.NAO	Evenki.Tuva	Dik.Taym	Dik.Tura	Nen.Yugra	Evensk.Yakut	Tofal.Irk	Dik.Murm	Evenki.Amur	Dik.Amur
Nen.YaNO		0.039	0.001	0.001	0.001	0.057	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Nen.NAO	0.012		0.001	0.001	0.001	0.004	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Evenki.Tuva	0.078	0.087		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Dik.Taym	0.034	0.041	0.049		0.005	0.001	0.001	0.001	0.004	0.002	0.001
Dik.Tura	0.032	0.041	0.041	0.024		0.001	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001
Nen.Yugra	0.012	0.022	0.085	0.051	0.045		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Evensk.Yakut	0.03	0.037	0.064	0.026	0.028	0.032		0.001	0.001	0.015	0.001
Tofal.Irk	0.091	0.098	0.051	0.046	0.05	0.103	0.077		0.001	0.001	0.001
Dik.Murm	0.051	0.057	0.072	0.024	0.028	0.063	0.042	0.074		0.001	0.001
Evenki.Amur	0.038	0.047	0.072	0.034	0.03	0.035	0.024	0.091	0.055		0.001
Dik.Amur	0.061	0.07	0.066	0.041	0.042	0.075	0.046	0.087	0.047	0.054	

Примечание. Над диагональю – p -значения, под диагональю – попарные значения F_{st} . Расчеты проводились с использованием функции pairwise.fst из R-пакета hierfstatc с 1000 повторами для вычисления p -значений.

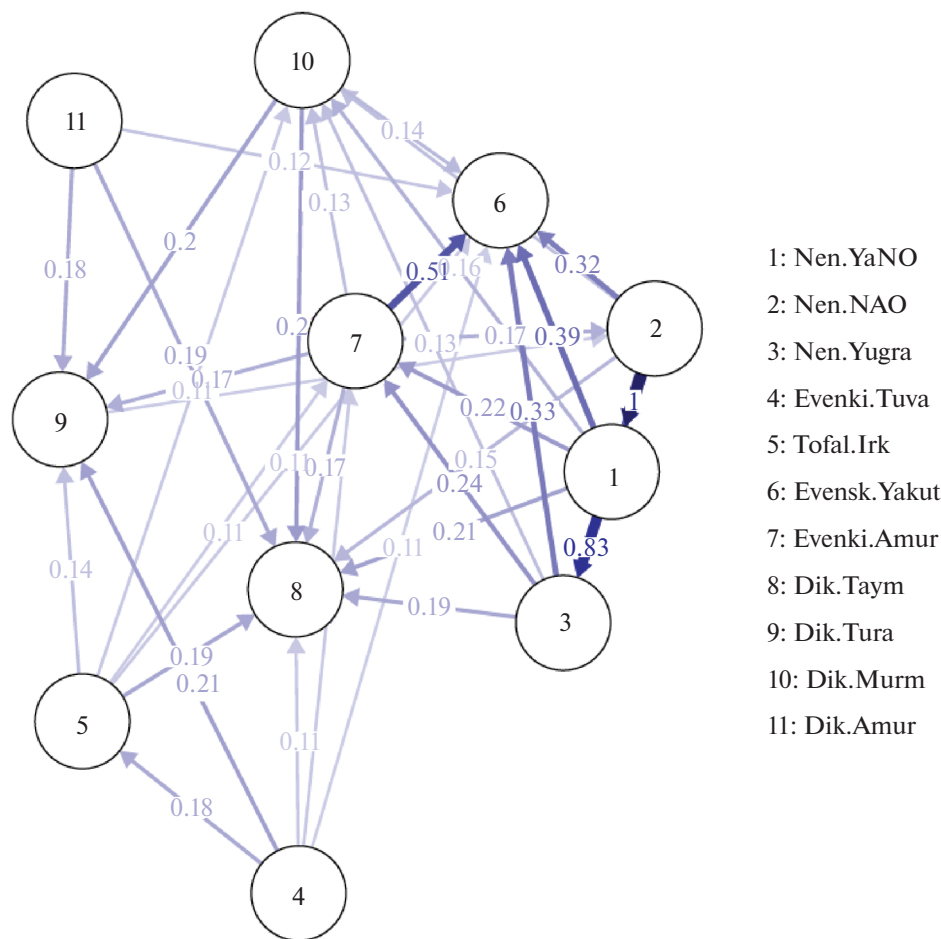


Рис. 4. Сеть направленных миграционных путей, показывающая направления потоков генов между выборками северного оленя и вероятности этих событий при числе бутстреп-реализаций 5000.

и “Nen.NAO” (среднее значение для пар выборок $F_{st} = 0.012$, $p > 0.01$).

КЛАСТЕРИЗАЦИЯ МЕТОДОМ БАЙЕСА

Для оценки популяционной структуры выборок использовали байесовский кластерный подход, основанный на симуляциях Марковской цепи методом Монте-Карло. Этот метод, использующий в качестве входных данных генотипы по микросателлитным локусам, определяет для каждой особи ее генетическое происхождение, вычисляя доли принадлежности анализируемой особи данному числу кластеров (K). Мы выполнили 50 прогонов для каждого K от 1 до 6, поскольку дальнейшее увеличение K не приводило к прогрессу. Мы выбрали смешанную модель с коррелированными частотами аллелей, которая предполагает, что животное может иметь смешанное происхождение, то есть части его генома могут быть унаследованы от разных K -кластеров. Используя метод, предложенный в работе [32], который основан на статистике ΔK , мы определили оптимальное число

кластеров: $K = 4$ (рис. 4). В первый кластер вошли все выборки ненецкой породы, во второй — все выборки дикой формы северных оленей, в третий — выборки тоджинских и тофаларских оленей, а в четвертый кластер вошли эвенская порода из Якутии и эвенкийская порода из Амурской обл. На рис. 5 с помощью кругов Эйлера–Венна представлено распределение аллелей по выявленным четырем кластерам. Как видно, больше всего собственных аллелей ($>70\%$) приходится на дикие популяции северных оленей. Важно заметить, что кластеризация Байесовским методом по генотипам схожа с кластеризацией выборок по значениям PI_C (рис. 2). Исключение составляет только выборка диких оленей из Амурской обл., которая кластеризуется по-разному в разных методах.

Филогенетический анализ

Филогенетический анализ, выполненный с помощью метода невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA), выявил четыре кластера с высокими значениями бутстреп-поддержки (рис. 6).

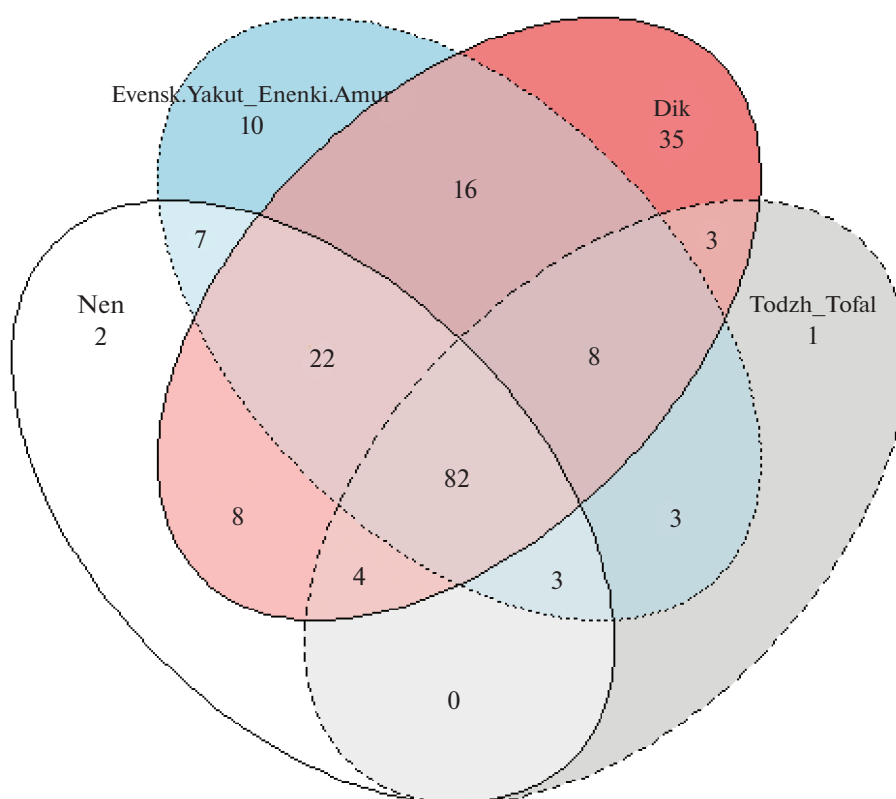


Рис. 5. Графическое представление распределения аллелей среди четырех кластеров северных оленей с помощью кругов Эйлера–Венна. Кластер “Dik” включает всех диких северных оленей, кластер “Nen” — всех животных ненецкой породы, кластер “Todzh_Tofal” — тоджинских и тофаларских оленей, кластер “Evensk_Yakut_Enenki_Amur” — эвенкскую и эвенкийскую породы.

Первый кластер сформирован из выборки диких оленей Кольского п-ва (“Dik.Murm”), двух центральносибирских выборок Таймыра и Туры (“Dik.Taum” и “Dik.Tura”) с высокими значениями бутстреп-поддержки (77.01–90.71%) и географически удаленной от них выборки из Амурской обл. с более низким значением бутстреп-поддержки (56.31%). Второй кластер представлен двумя группами выборок домашних оленей. В первую группу вошли восточные выборки Якутии и Амурской (“Evensk.Yakut” и “Evenki.Amur”) с бутстреп-поддержкой 87.80%, а во вторую — три выборки из западной части ареала с бутстреп-поддержкой 76.54–99.83%. В третий кластер вошли две изолированные от основного ареала вида популяции Восточных Саян (“Evenki.Tuva” и “Tofal.Irk”) с бутстреп-поддержкой 96.8%.

Миграционная сеть

Для оценки характера миграции и потока генов северного оленя была создана сеть направленных миграционных путей с помощью критерия Nm (рис. 7). Эта сеть показывает направления потоков генов между выборками и вероятности

этих событий (Pm). В модели наблюдается высокая миграция между тремя выборками ненецкой породы ($Pm \geq 0.48$), а также между выборками эвенкийской породы из Амурской обл. и эвенкской породы из Якутии ($Pm \geq 0.51$). Выборки, представляющие дику форму северного оленя, а также тоджинские и тофаларские олени имеют низкую миграционную активность, как между собой, так и со всеми остальными ($Pm < 0.22$), что свидетельствует об относительно обособленном образе жизни и процессе одомашнивания среди этих выборок.

ОБСУЖДЕНИЕ

С помощью разработанной тест-системы нами выполнен анализ генетической структуры популяционных выборок вида *Rangifer tarandus* L. из евразийской части циркумполярного ареала. Исследовано 11 популяционных выборок, семь из которых включают domesticiрованных в разной степени животных, а четыре выборки представляют северного оленя дикой формы из разных географических регионов. Три выборки из исследуемых от-

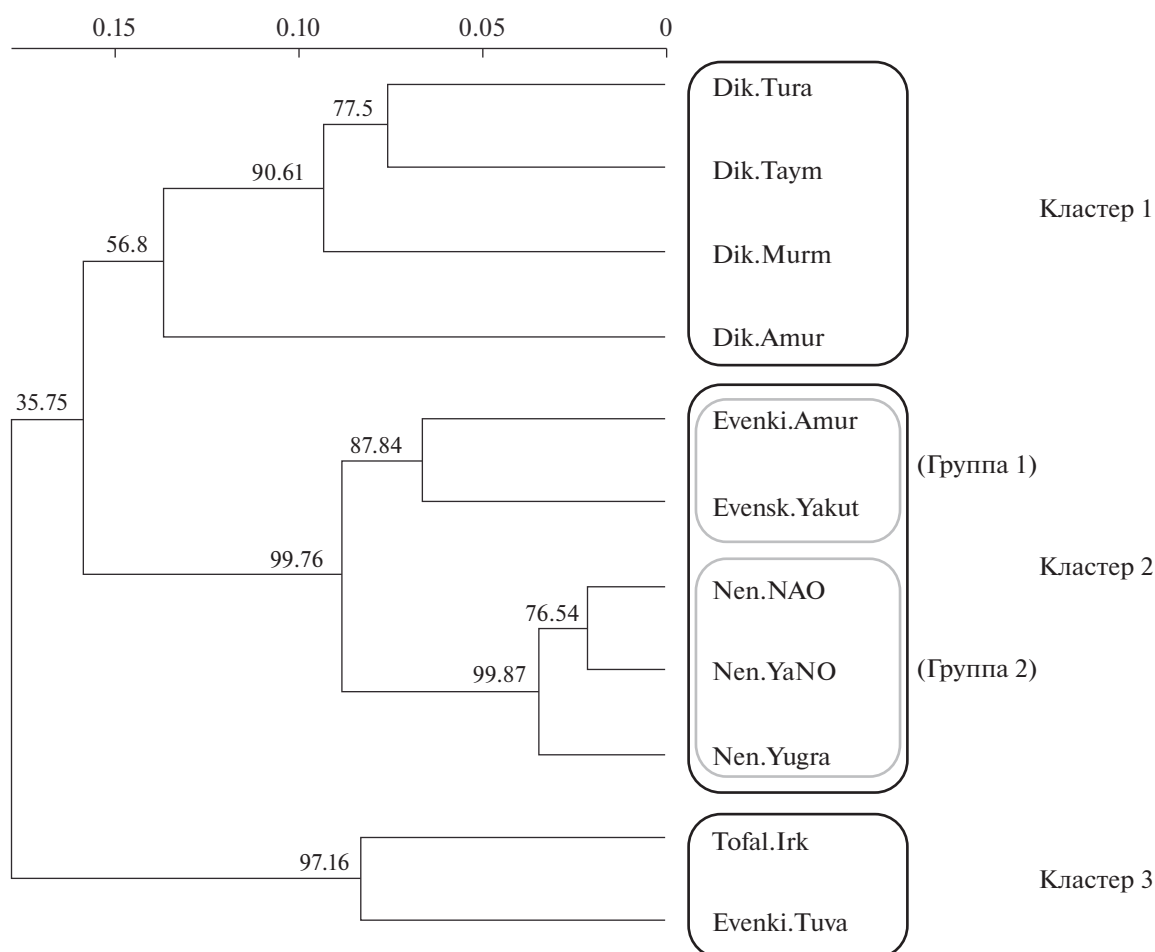


Рис. 6. Филогенетическое дерево, построенное методом UPGMA на основе генетических расстояний Нея с числом бутстреп-реализаций 5000.

носятся к подвидам: олени западной части ареала, а именно с Кольского п-ва (*R. t. tarandus* L.), олени центральной части ареала (*R. t. sibiricus*) и олени восточной части ареала (*R. t. valentinae* Flerow).

Ненецкая порода северного оленя, заселяющая западную часть евразийского ареала, заметно отличается по экстерьерным и конституционным признакам от других пород. Эта порода является самой мелкой; живая масса самцов перед гоном составляет 130–135 кг, а самок – 90–95 кг [39]. Ненецкая порода представлена тремя выборками: две из европейской части ареала и одна из Западной Сибири с правобережья р. Обь (рис. 1). Важно отметить, что ареал животных ненецкой породы разнообразен по экологическим условиям. Он покрывает арктические, типичные и южные тундры, Кольский п-ов, п-ов Ямал, лесотундру, горные пастбища Полярного и Приполярного Урала, а также таежные районы Приуралья и Западной Сибири. Анализ уровня генетической дифферен-

циации ненецкой породы (табл. 5) показал, что парные значения F_{st} для западной группы оленей ненецкой породы (“Nen.YaNO”, “Nen.NAO” и “Nen.Yugra”) находятся в пределах 0.012–0.022, а парные значения F_{st} для выборки “Nen.Yugra” с двумя другими из группы незначимы ($p = 0.039–0.057$). Следовательно, несмотря на огромный ареал, ненецкая порода консолидирована, и между географическими группами этой породы существуют устойчивые миграционные связи.

К выборкам северного оленя из восточной части ареала относятся выборки эвенкийской и эвенской пород. Эвенкийскую породу разводят в таежной зоне Сибири и Дальнего Востока, от р. Енисей до побережья Охотского моря, в то время как ареал эвенской породы включает в себя горно-таежные районы Якутии, Магаданскую и Камчатскую обл. По экстерьерному типу олени эвенской породы занимают промежуточное положение меж-

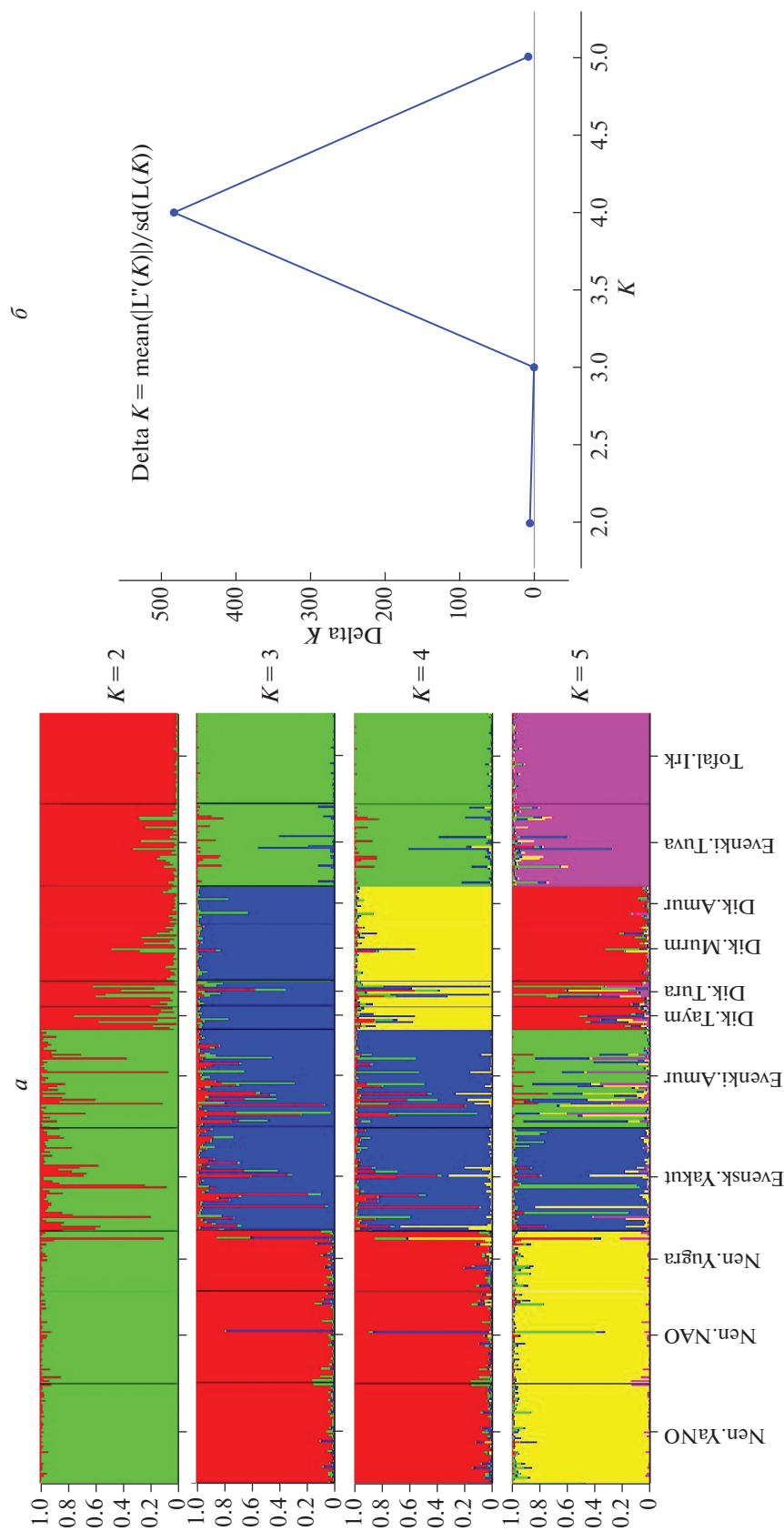


Рис. 7. Кластерный анализ популяций северного оленя с использованием программы STRUCTURE 2.3.4 на основе микросателлитных данных. *a* — диаграмма, показывающая долю принадлежащую каждого животного к предполагаемому K кластеру ($K = 2-5$); *b* — график значений статистики ΔK для $K = 1-7$.

ду чукотской и эвенкийской породами. В данной работе была проанализирована материковая выборка оленей эвенской породы, разводимой в окрестностях Станового хребта. Олени как эвенкийской, так и эвенской породы достаточно много мигрируют. Выпас проходит не только в тундровых и лесотундровых, но и в таежных участках. Уровень дифференциации между выборками этих пород (“Evensk.Yakut” и “Evenki.Amur”) так же как в предыдущих группах был невысоким ($F_{st} = 0.024$; $p = 0.015$). Низкий уровень дифференциации между этими породами был также обнаружен при анализе выборок из других частей ареала [40]. Анализ парных значений F_{st} между выборками западной (ненецкая порода) и восточной (эвенкийская и эвенская породы) частями ареала показал генетическую обособленность этих пород ($F_{st} = 0.03–0.47$; $p = 0.001$).

Домашние северные олени Восточных Саян — это одна из наиболее южных популяций вида. К ним относятся тоджинские и тофаларские экотипы, которые являются самыми крупными среди исследуемых пород. Оленеводы разводят небольшие по численности стада оленей в тайге и в альпийской тундре. Эти животные в основном используются как выючные, но иногда и как верховые, например, во время охоты; а также для получения молочных продуктов. Среди домашних северных оленей восточно-саянская группа животных наиболее domestikizirovannaya. Сезонные миграции ограничены горной системой Восточных Саян, а в летний период олени поднимаются в горы к кромке снежного покрова. В изолированной от основного ареала группе восточно-саянских домашних оленей (“Evenki.Tuva” и “Tofal.Irk”) парные значения F_{st} в два раза выше, чем в географических группах других домашних оленей ($F_{st} = 0.051$; $p = 0.001$). Максимальные значения дифференциации среди популяций домашних оленей зафиксированы между изолированной восточно-саянской группой — оленями дальневосточной ($F_{st} = 0.103$; $p = 0.001$) и западной группой популяций ненецкой породы ($F_{st} = 0.077–0.098$; $p = 0.001$).

Таким образом, на евразийской части ареала вида существуют три географические группы генетически дифференцированных домашних северных оленей: олени западной части ареала (ненецкая порода), олени восточной части ареала (эвенкийская и эвенская породы) и олени южной части ареала, изолированной от основного ареала (тоджинские и тофаларские олени).

Существует мнение, что при установлении внутривидового статуса домашнего северного оленя в одних и тех же географических районах,

эта форма образует вместе с дикими оленями единый генофонд [41]. Настоящее исследование генетической дифференциации между выборками диких и домашних оленей из одного и того же географического района показало, что уровень дифференциации высок и значим (“Dik.Amur” и “Evenki.Amur”) ($F_{st} = 0.054$; $p = 0.001$). Следовательно, несмотря на обитание в одном регионе и возможность скрещивания между популяциями, процесс домостикации ведет к генетическим различиям между дикой и domestikizirovannoy формами из одного и того же географического региона. Этот вывод подтверждается при использовании различных методов кластеризации. Анализ с помощью метода невзвешенных парно-групповых средних (UPGMA) выявил существование четырех кластеров с высокими значениями бутстреп-поддержки (рис. 6). Один кластер сформирован только из популяций диких оленей, остальные три кластера составляют географические популяции домашних оленей: западная, восточно-саянская и восточная. Другой метод кластеризации, основанный на байесовском подходе, также показывает существование трех географических кластеров домашних оленей, а дикие популяции оленей из различных географических зон кластеризуются в единый кластер.

Ранее было выявлено существование контролируемой интрогрессии между дикими и domestikizirovannymi популяциями при исследовании популяций оленей Северо-Восточного Забайкалья. Анализ значений аллельного богатства (A_r) в популяциях диких и домашних оленей (табл. 3) показал, что максимальные средние значения количества аллелей на локус выявлены в популяциях диких оленей центральной части ареала: “Dik.Taym” ($A_r = 6.5$) и “Dik.Tura” ($A_r = 6.5$), а также в популяции якутских домашних оленей “Evensk.Yakut” ($A_r = 5.8$). Минимальное аллельное разнообразие, при сравнении с другими группами, зафиксировано среди изолированных популяций Восточных Саян ($A_r = 3.8–4.4$). Основной вклад в генетическую дифференциацию вносят аллели с высокой частотой, но не менее важную информацию предоставляют и редкие аллели, часть из которых маркирует конкретные популяции, это собственные аллели. В четырех выборках диких популяций северного оленя, в основном краевых, численностью всего 76 особей, было выявлено 24 собственных аллеля: в западной выборке “Dik.Murm” — 11, центральной выборке “Dik.Taym” — шесть, восточной выборке “Dik.Amur” — пять и “Dik.Tura” — два. В семи выборках домашних оленей общей численностью 295 особей выявлено всего десять собственных

аллелей, из которых восемь принадлежат популяции эвенской породы “Evensk.Yakut”. Таким образом, аллели, определяющие уникальность популяции (собственные аллели), отсутствуют в ненецкой породе, и более характерны для популяций, обитающих на краях ареала, как для диких, так и для домашних форм оленей. В целом около 70% уникального аллелофонда сосредоточено в диких популяциях оленей.

Кластерный анализ выявил, что домашние и дикие формы вида *Rangifer tarandus* L. кластеризуются отдельно. Кроме того, популяции одомашненных оленей Восточных Саян, изолированных от основного ареала вида, образуют собственный кластер. Вероятно, определяющим моментом формирования генетической структуры являются не географические межпопуляционные расстояния, а ограниченные миграционные возможности, обусловленные методом содержания животных — полувольное разведение, усиленное географической изоляцией от основного ареала вида.

Таким образом, статистический анализ генетических данных показал, что разработанная тест-система является эффективным инструментом для обнаружения дифференциации между одомашненными и дикими формами северного оленя, тестирования породной принадлежности животных и определения миграционных потоков вида на обширной территории их обитания.

Авторы выражают благодарность Елене Григорьевне Колесовой, председателю Родовой оленеводческо-промысловой общины “Юктэ”, председателю РОО АКМНС Амурской обл. за активное содействие в организации экспедиции.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-29-08003.

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ims R.A., Ehrlich D., Forbes B.C. et al. Terrestrial ecosystems // Arctic Biodiversity Assessment. Status and Trends in Arctic Biodiversity. Conservation of Arctic Flora and Fauna / Ed. Akureyri M.H., 2013. P. 385–440. ISBN 978-9935-431-22-6.
2. Столповский Ю.А. Популяционно-генетические основы сохранения ресурсов генофондов одомашнированных видов животных: Дис. ... докт. биол. наук. М.: ИОГен РАН, 2010. 339 с.
3. Røed K.H., Flagstad O., Nieminen M. et al. Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer // Proc. Biol. Sci. 2008. V. 275. № 1645. P. 1849–1855. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0332>
4. Равдоникас В.И. История первобытного общества. Л.: Изд. Ленингр. ун-та, 1947. 392 с.
5. Помишин С.Б. Происхождение оленеводства и домостикация северного оленя. М.: Наука, 1990. 144 с.
6. Нансен Ф. Через Сибирь. М.: Игра слов, 2012. 304 с.
7. Скалон В.Н. Оленные камни Монголии и проблема происхождения оленеводства // Советская археология. 1956. Вып. XXV. С. 87–105.
8. Максимов А.Н. Происхождение оленеводства // Учен. зап. РАНИОН. 1928. Т. 6. С. 27–28.
9. Василевич Г.М., Левин М.Г. Типы оленеводства и их происхождение // Советская этнография. 1951. № 1. С. 63–87.
10. 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. V. 97. № 5. P. 525–530. <https://doi.org/10.1093/jhered/esl012>
11. Bjørnstad G., Flagstad Ø., Hufthammer A.K., Røed K.H. Ancient DNA reveals a major genetic change during the transition from hunting economy to reindeer husbandry in northern Scandinavia // J. Archaeol. Sci. 2012. V. 39. P. 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.09.006>
12. Баранова А.И., Холодова М.В., Давыдов А.В., Рожков Ю.И. Полиморфизм контрольного региона мтДНК диких северных оленей европейской части России *Rangifer tarandus* (Mammalia: Artiodactyla) // Генетика. 2012. Т. 48. № 9. С. 1098–1104.
13. Баранова А.И., Холодова М.В., Сунко Т.П. и др. Степень влияния домашнего северного оленя (*Rangifer tarandus*) на генетическое разнообразие дикого: анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК // Матер. Междунар. совещ. “Териофауна России и сопредельных территорий”. М., 2016. С. 33.
14. Холодова М.В., Баранова А.И., Мизин И.А. и др. Своеобразие генетической структуры новоземельского северного оленя (*Rangifer tarandus pearsoni*): анализ полиморфизма маркеров ядерной и митохондриальной ДНК // Матер. Междунар. совещ. “Териофауна России и сопредельных территорий”. М., 2016. С. 445.
15. Королёв А.Н., Мамонтов В.Н., Холодова М.В. и др. Полиморфизм контрольного региона мтДНК северных оленей (*Rangifer tarandus*) материковой части Северо-Востока России // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 1. С. 106–118.
16. Zhai J.-C., Liu W.-S., Yin Y.-J. et al. Analysis on genetic diversity of reindeer (*Rangifer tarandus*) in the Greater Khingan Mountains using microsatellite markers // Zool. Studies. 2017. V. 56. P. 11. <https://doi.org/10.6620/ZS.2017.56-11>

17. Anderson D.G., Kvie K.S., Davydov V.N., Roed K.H. Maintaining genetic integrity of coexisting wild and domestic populations: Genetic differentiation between wild and domestic Rangifer with long traditions of intentional interbreeding // *Ecol. and Evol.* 2017. V. 7. № 17. P. 6790–6802.
<https://doi.org/10.1002/ece3.3230>
18. Ju Y., Liu H., Rong M. et al. Genetic diversity and population genetic structure of the only population of Aoluguya Reindeer (*Rangifer tarandus*) in China // *Mitochondrial DNA Part A*. 2019. V. 30. № 1. P. 24–29.
<https://doi.org/10.1080/24701394.2018.1448081>
19. Roed K.H., Bjørklund I., Olsen B.J. From wild to domestic reindeer – Genetic evidence of a non-native origin of reindeer pastoralism in northern Fennoscandia // *J. Archaeol. Sci.: Reports*. 2018. V. 19. № 8. P. 279–286.
<https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.02.048>
20. Лайшев К.А., Мухачев А.Д., Колпацников Л.А. и др. Северные олени Таймыра. Новосибирск: НИИ сел. хоз-ва Крайнего Севера, 2002. 340 с.
21. Клоков К.Б. Географические взаимосвязи между типами оленеводства, породами домашнего и под-видами дикого северного оленя // *Интеграция археологических и этнографических исследований. Сборник научных трудов. Иркутск: Иркутский НИТУ, 2013. Т. 1. С. 295–298.*
22. Jones K.C., Levine K.F., Banks J.D. Characterization of 11 polymorphic tetranucleotide microsatellites for forensic applications in California elk (*Cervus elaphus canadensis*) // *Mol. Ecol. Notes*. 2002. V. 2. № 4. P. 425–427.
<https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00264.x>
23. Meredith E.P., Rodzen J.A., Levine K.F., Banks J.D. Characterization of an additional 14 microsatellite loci in California Elk (*Cervus elaphus*) for use in forensic and population applications // *Conservation Genetics*. 2005. V. 6. № 1. P. 151–153.
<https://doi.org/10.1007/s10592-004-7735-8>
24. Yannic G., Pellissier L., Ortego J. et al. Genetic diversity in caribou linked to past and future climate change // *Nat. Clim. Change*. 2014. V. 4. P. 132–137.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2074>
25. Jombart T. Adegnet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers // *Bioinformatics*. 2008. V. 24. № 11. P. 1403–1405.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
26. Keenan K., McGinnity P., Cross T.F. et al. Diversity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors // *Methods Ecol. Evol.* 2013. V. 4. P. 782–788.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
27. Adamack A.T., Gruber B. PopGenReport: Simplifying basic population genetic analyses in R // *Methods Ecol. Evol.* 2014. V. 5. P. 384–387.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12158>
28. Gruber B., Adamack A.T. Landgenreport: A new r function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers // *Mol. Ecol. Resour.* 2015. V. 15. P. 1172–1178.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12381>
29. Botstein D., White R.L., Skolnick M., Davis R.W. Construction of a genetic-linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms // *Am. J. Hum. Genet.* 1980. V. 32. P. 314–331.
30. Clark L.V., Jasieniuk M. POLYSAT: An R package for polyploid microsatellite analysis // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. V. 11. P. 562–566.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.02985.x>
31. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. 2000. V. 155. P. 945–959.
32. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUC-TURE: A simulation study // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 2611–2620.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
33. Earl D.A., Vonholdt 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>
34. Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics*. N.Y.: Columbia University Press, 1987. 512 p.
35. Kamvar Z.N., Tabima J.F., Grunwald N.J. Poppr: An R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction // *Peer J*. 2014. V. 2. (published online).
<https://doi.org/10.7717/peerj.281>
36. Warnes G.R., Bolker B., Bonebakker L. Gplots: Various R programming tools for plotting data. <http://CRAN.R-project.org/package=gplots>.
37. Sundqvist L., Keenan K., Zackrisson M. et al. Directional genetic differentiation and relative migration // *Ecol. Evol.* 2016. V. 6. P. 3461–3475.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2096>
38. Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // *Evolution*. 1965. V. 19. P. 355–420.
39. Бороздин Э.К., Забродин В.А., Востряков П.Н. Северное оленеводство. М.: Колос, 1979. 286 с.
40. Харзинова В.Р., Гладырь Е.А., Федоров В.И. и др. Разработка мультиплексной панели микросателлитов для оценки достоверности происхождения и степени дифференциации популяций северного оленя *Rangifer tarandus* // *С. хоз. биол.* 2015. Т. 50. № 6. С. 756–765.
41. Семёнов-Тян-Шанский О.И. Северный олень. М.: Наука, 1977. 92 с.

Genetic Evaluation of Reindeer Breeds (*Rangifer tarandus*) and Their Wild Ancestor Using a New Panel of STR Markers

Yu. A. Stolpovsky^{a, *}, O. V. Babayan^b, S. N. Kashtanov^a, A. K. Piskunov^a, M. T. Semina^a,
M. V. Kholodova^c, K. A. Layshev^d, A. A. Yuzhakov^d, T. M. Romanenko^e,
M. G. Lisichkina^a, T. I. Dmitrieva^f, O. V. Etylina^g, A. V. Prokudin^h, and G. R. Svishcheva^{a, i, **}

^aVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^bLTD "GORDIZ", Moscow, 121205 Russia

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

^dCenter for Interdisciplinary Research of Food Security Problems, St. Petersburg, Pushkin, 196608 Russia

^eFederal Agency of Scientific Organizations Naryan-Mar Agricultural Experimental Station, Naryan-Mar, 166004 Russia

^fYakut State Agricultural Academy, Yakutsk, 677007 Russia

^gNational Union of Reindeer Herders, Moscow, 107078 Russia

^hScientific-Research Institute of Agriculture and Ecology of the Arctic—Division of Federal Research Center
"Krasnoyarsk Scientific Center of the Siberian Branch of the RAS", Norilsk, 663305 Russia

ⁱFederal Research Center Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, 630090 Russia

*e-mail: stolpovsly@mail.ru

**e-mail: gulsvi@mail.ru

To study the genetic differentiation and phylogeny of breeds and populations of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) we developed a multiplex PCR test system that included 16 highly polymorphic STR markers: Rt6, BMS1788, Rt30, Rt1, Rt9, FCB193, Rt7, BMS745, C143, Rt24, OheQ, C217, C32, NVHRT16, T40, and C276. Using the new test system, we studied 397 animals from 11 samples, four of which belong to the wild forms of reindeer, and the remaining samples represent the Nenets, Evens and Evenks breeds bred in different territories. For 16 microsatellite loci, 204 alleles were identified; some of them can be considered as breed-specific ones. We established that 70% of the unique allele pool is concentrated in wild reindeer populations. A statistical analysis of genetic data showed that the developed test system is an effective tool for identifying domesticated and wild forms of reindeer, as well as for identifying the breed and determining the migration flows of the species over their vast territory.

Keywords: *Rangifer tarandus* L., breeds and ecotype, genetic diversity, spatial and genetic structure of populations, phylogeny, STR markers.