

УДК 631.523.5

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДОМЕСТИЦИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*Rangifer tarandus*) СРЕДНЕСИБИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

© 2024 С. Н. Каштанов^{1,*}, Е. С. Захаров^{2,3}, М. Т. Семина¹, Н. В. Винокуров⁴,
А. В. Винокуров⁵, А. А. Онохов¹, П. А. Филимонов¹, Э.А. Николаева¹, А. А. Южаков⁶,
О. К. Сергеева⁵, М. М. Сомова¹, К. А. Лайшев^{1,6}, Ю. А. Столповский¹

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

²Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, Якутск, 677000 Россия

³Институт естественных наук, Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск, 677000 Россия

⁴Якутский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. М. Г. Сафронова, Якутск, 677001 Россия

⁵Оленёкский историко-этнографический музей народов Севера, Республика Саха, с. Оленёк, 678480 Россия

⁶Научно-исследовательский институт сельского хозяйства и экологии Арктики — филиал Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр» Сибирского отделения Российской академии наук, Норильск, 663302 Россия

⁶Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербург, 199178 Россия

*e-mail: snkashtanov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.05.2023 г.

После доработки 02.08.2023 г.

Принята к публикации 22.08.2023 г.

На основе 16 микросателлитных маркеров исследовалась генетическая структура domesticiрованного северного оленя двух пород — эвенкийской и эвенской, разводимых на территории Среднесибирского плоскогорья и прилегающих территорий. Анализировались генетические потоки между современными domesticiрованными популяциями северных оленей этих пород. Найдены значительные различия между эвенкийской таежной и эвенской породами домашних оленей. С помощью исторической выборки середины прошлого века выявлена высокая степень устойчивости во времени генофонда domesticiрованных популяций. Установлено, что генетические потоки между дикими и domesticiрованными формами на исследуемой территории незначительны. Показаны статистически значимые генетические различия между дикими и domesticiрованными популяциями северных оленей.

Ключевые слова: *Rangifer tarandus*, микросателлиты, STR-маркеры, пространственно-генетическая структура популяций.

DOI: 10.31857/S0016675824010076

Популяции дикого северного оленя *Rangifer tarandus* обитают в арктической и субарктической зонах Евразии и Северной Америки. Северный олень — мигрирующий вид, благодаря чему лишайниковый покров, являющийся основной пищей северных оленей в зимний период, не уничтожается полностью и успевает восстановиться. На большей части ареала домашние олени совместно обитают с дикими, известны многочисленные случаи миграций домашних оленей в стада диких как на Евразийской части ареала, так и в Северной Америке [1, 2]. Основная цель исследования — определение интенсивности генных потоков между популяциями диких и domesticiрованных северных оленей.

В процессе domestикации и последующего направленного отбора создано несколько пород северных оленей [3]. На севере Западной Сибири распространена ненецкая порода северных оленей; проведенные ранее исследования популяций обитающих на значительных графических расстояниях, показали низкий уровень генетической дифференциации популяций этой породы [4]. Далее на восток распространены эвенкийская и эвенская породы, определение генетического профиля этих пород и оценка уровня дифференциации между ними также была задачей настоящего исследования.

Для выявления современной генетической структуры domesticiрованных популяций

северного оленя исследуемого региона Сибири нами исследованы четыре выборки из центральной части Среднесибирского плоскогорья: “Суриндинский” (правобережье р. Лены), “Ючюгейское” (северная часть региона), “Анабар” и выборка Яна-Индибирской низменности “Таба-Яна” (рис. 1).

В Эвенкийском автономном округе находится единственный в стране племенной завод эвенкийской таежной породы северных оленей “Суридинский”, где разводят таежный экотип этой породы. Особенность среды обитания и хозяйственное использование оленей в разных районах округа привели к созданию своеобразной популяции домашних северных оленей, отличающихся от других не только крупным размером, особенностями роста и развития, но также выносливостью. Олени этой породы используются и как транспортное животное [5]. Кроме этого, особое место в эвенкийском оленеводстве занимают мясная, пантовая и молочная продуктивность.

Следующая порода — эвенская, которую разводят в горно-таежных районах Якутии. Популяции этой породы отличаются относительно короткими маршрутами сезонных миграций. Основное поголовье домашнего северного оленя этой породы сосредоточено в двух районах республики: Усть-Янском (31533 особей) — выборка “Таба-Яна”, и Анабарском (23305 особей) — выборка “Анабар”. Между оленеводческими хозяйствами северного оленя эвенской породы существует обмен производителями, сравнительно много домашних оленей отправлялось из Оймяконского р-на, хозяйство Ючюгейское (выборка “Ючюгейское”) в другие районы, в том числе и перечисленные выше. В качестве внешней группы для оценки уровня различий генетической структуры domesticированных популяций оленей, разделенных значительными географическими расстояниями, использовали выборку из дикой популяции п-ва Таймыр (выборка “Таймыр”). Кроме этого, для оценки изменений генетической структуры во времени в исследование включена историческая выборка из популяции середины прошлого века “Оленёк”. Биологический материал получен из музейного ожерелья — обрезанных частей ушей (рис. 2).

Общий объем собранного материала составил 229 образцов, собранных с 2009 по 2023 гг. (табл. 1). Аллельная изменчивость исследуе-

мых популяций оценивалась с помощью панели 16 микросателлитных локусов, разработанной нами ранее [6]. Обработка данных микросателлитного анализа выполнялась в программной среде R [7]. Основные популяционно-генетические показатели вычислены с помощью R-пакета Diversity [8]. Тест на соответствие равновесию Харди–Вайнберга (*HWE*) для каждой комбинации “выборка–локус” выполнен с использованием поправки Бонферрони, где номинальный уровень значимости $\alpha = (0.05/96) = 5.2 \times 10^{-4}$. Поиск собственных аллелей (*private allele*) осуществляли с помощью пакета PopGenReport [9]. Дифференциация исследуемых выборок оценивалась на основе попарных значений коэффициентов дифференциации *D* [10] и соответствующих им значений *p* (*p-values*), рассчитанных с помощью пакета DEMEtics [11].

При анализе аллельного разнообразия исследуемых популяций выявлено 179 аллелей, среднее число аллелей на локус составило 11.2. Выборка из популяции диких оленей “Таймыр” характеризуется максимальными значениями аллельного богатства (*Ar*) 7.28 аллеля, наблюдаемой гетерозиготности (0.77), доли общих аллелей (83.74%) и количества приват-аллелей (30 аллелей). При этом пять приват-аллелей обнаружено в выборке “Суридинский” и по одному аллелю в выборках “Анабар” и “Ючюгейское”. Наиболее низкими значениями показателей аллельного разнообразия отличаются выборки “Анабар” и “Ючюгейское” (табл. 1).

На втором этапе исследования рассматривалась парная генетическая дифференциация между четырьмя современными domesticированными популяциями оленей двух пород — эвенкийской и эвенской. Наименьшие среди исследованных выборок значение коэффициента дифференциации *D* (0.053) выявлено между выборками “Таба-Яна” и “Ючюгейское” — это две популяции эвенской породы, между ними практикуется обмен производителями. Максимальное значение (*D* = 0.098–0.145) между выборкой из популяции “Суридинский” эвенкийской породы и тремя выборками эвенской породы (табл. 2). Это указывает на существенные межпородные различия, сложившиеся в ходе domesticации, отбора и процесса адаптации к конкретным природно-климатическим условиям.

Далее рассматривали уровень дифференциации между современными domesticированными

Таблица 1. Популяционно-генетические характеристики выборок северного оленя

Выборки	<i>N</i>	<i>A</i>	%	<i>Ar</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>HWE</i>
“Ючюгейское”	40	102	60.17	5.42	0.7	0.69	0.753
“Таба-Яна”	22	104	63.87	5.64	0.7	0.69	0.515
“Анабар”	15	102	61.95	5.5	0.68	0.65	0.994
“Суриндинский”	99	130	76.57	5.95	0.69	0.68	0.895
“Оленёк”	31	105	64.08	5.54	0.68	0.68	<0.001
“Таймыр”	22	143	83.74	7.28	0.77	0.76	0.150

Примечание. *N* – число особей в выборке, *A* – количество аллелей на выборку, % – процент общих аллелей, *Ar* – аллельное богатство, усредненное по всем локусам; *Ho* и *He* – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности соответственно; *HWE* – уровень значимости для теста на отклонение от равновесия Харди–Вайнберга.

Таблица 2. Парные значения коэффициентов дифференциации *D* между domesticiрованными и дикими популяциями северного оленя

	“Ючюгейское”	“Таба-Яна”	“Анабар”	“Суриндинский”	“Оленёк”	Таймыр
“Ючюгейское”		0.001	0.001	0.001	0.001	0,001
“Таба-Яна”	0.053		0.001	0.001	0.001	0,001
“Анабар”	0.082	0.071		0.001	0.001	0,001
“Суриндинский”	0.145*	0.098*	0.139*		0.001	0,001
“Оленёк”	0.098	0.078	0.145	0.133		0,001
“Таймыр”	0.239	0.190	0.259	0.207	0.206	

Примечание. Под диагональю – значения коэффициента дифференциации *D*, над диагональю – соответствующие им значения *p* (*p*-value); звездочкой отмечены межпородные значения коэффициента дифференциации *D*.

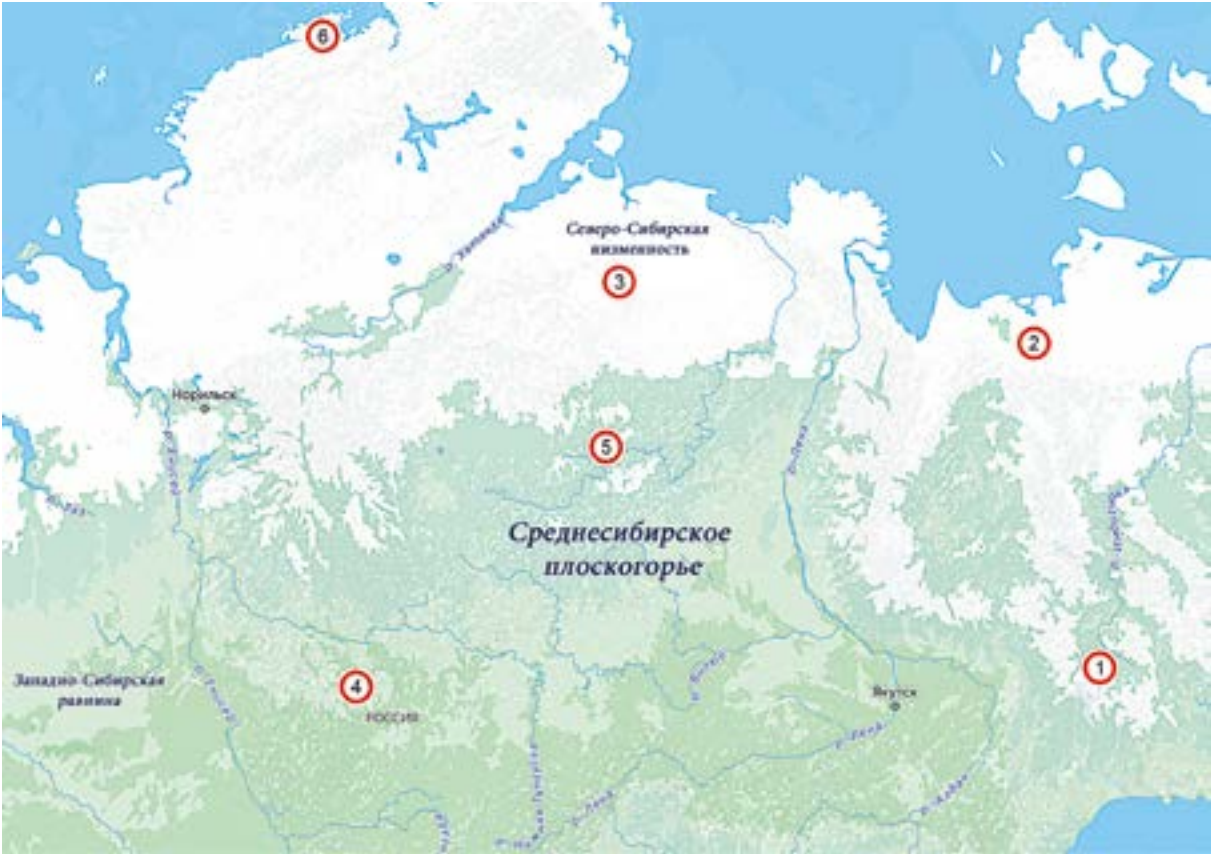


Рис. 1. Карта выборок из популяций domesticiрованных и диких оленей. 1 – “Ючюгейское”, 2 – “Таба-Яна”, 3 – “Анабар”, 4 – “Суриндинский”, 5 – “Оленёк”, 6 – “Таймыр”.

ми популяциями и двумя популяциями – дикой “Таймыр” и исторической “Оленёк”. Наиболее высокий уровень дифференциации установлен между выборкой “Таймыр” и выборками из domesticированных популяций. Максимальное значение D выявлено между выборками “Таймыр” и “Анабар” – 0.259 ($p = 0.001$), минимальное 0.190 ($p = 0.001$) с популяцией “Таба-Яна”. Необходимо отметить, что значения коэффициента D между дикой популяцией и domesticированными в несколько раз выше, чем между domesticированными популяциями из разных географических регионов.

При анализе дифференциации между выборкой “Оленёк” и современными domesticированными выборками наименьший уровень дифференциации обнаруживается с выборкой “Таба-Яна” (0.078). Это позволяет предположить, что историческая выборка “Оленёк” была собрана в северной части ареала северного оленя (см. рис. 1). Наиболее высокие значения (D) отмечены между исторической выборкой “Оленёк” и выборкой “Анабар” – 0.145 ($p = 0.001$).

Проведенное исследование позволило установить существование на исследуемой части ареала двух разных кластеров: диких и домашних оленей. Низкий уровень дифференциации популяции “Оленёк” с популяцией домашних оленей говорит о высокой устойчивости и сохранении генетической структуры domesticированной формы оленей во времени и пространстве, а высокое значение значения $D = 0.206$ (“Оленёк” – “Таймыр”) подтверждает сделанные ранее выводы об отчетливой генетической дифференциации domesticированного и дикого оленя, которая сохранилась во времени [12].

Объяснение существования двух генетических кластеров диких и домашних оленей приведено на примере эвенской породы. Несмотря на близкое к равному соотношению домашних и диких оленей в Якутии (1 : 1.1) и значительное совпадение их пастбищных угодий массового пополнения диких популяций домашними животными не наблюдалось, в диких стадах домашние олени занимали не более 1–3%. Большинство домашних оленей, попавших в стада диких, обычно гибнет. Успешная гибридизация, вероятно, также редка вследствие низкой конкурентоспособности домашних самцов во время гона, вследствие сдвинутого периода отела домашних важенок в более ранний неблагоприятный период [13].



Рис. 2. Связка меток северного оленя (обрезанные части ушей).

Особый интерес представляет обособленное положение популяции “Анабар”, для нее установлены максимальные значения коэффициента как при сравнении с популяцией диких оленей Таймырского по-ва, так и при сравнении с исторической domesticированной популяцией “Оленёк” (табл. 2). При этом географические расстояния между выборками “Анабар” и “Таймыр” минимальны и составляют всего 720 км (при удаленности остальных выборок друг от друга на расстояние около 1400 км). Такое положение популяции “Анабар” может объясняться резким снижением численности домашних оленей в регионе и последующим восстановлением на рубеже XX–XXI вв. Современное поголовье домашнего северного оленя в Якутии насчитывает 168.7 тыс. голов, что ниже, чем в 1980-х гг. (329.1–377.9 тыс. голов) в 2–2.2 раза. Часть оленеводческих предприятий прекратила свое существование, часть стад была восстановлена или пополнена путем приобретения домашних оленей в других хозяйствах; в период с 2006 по 2009 гг. в разные районы Якутии произведена поставка 6476 оленей. Выявленная дифференциация домашних оленей выборки “Анабар”, вероятно, объясняется сохранением поголовья “в чистоте” в этот период, следовательно и миграции для восстановления численности были не нужны [14].

В процессе исследования удалось установить, что большая часть генетического разнообразия вида исследуемой части ареала сосредоточена в дикой популяции северного оленя Таймырского по-ва. Это выявлено как по общему количеству аллелей из (179 аллелей 143 выявлено у диких оленей выборки “Таймыр”), так и по числу собственных аллелей (30).

Особенности пространственно-генетической структуры вида исследуемой части ареала: генные потоки между популяциями диких и домашних оленей незначительны, взаимной интрогрессии между ними не происходит, а domesticiрованная форма характеризуется устойчивостью во времени по микросателлитным маркерам. Выявлены существенные межпородные различия в современных популяциях северных оленей. В целом в domesticiрованных популяциях оленей наблюдается снижение общего уровня генетического разнообразия, возможно, это последствия снижения численности и увеличения уровня изоляции.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 22-16-00062, а также в рамках Государственных заданий Минобрнауки РФ “Генетические технологии в биологии, медицине и сельском хозяйстве” — 122022600162-0; “Изучение генофондов сельскохозяйственных животных” (16.11.2016) — АААА-А16-116111610182-7 и “Разработка фундаментальных, методологических и технологических основ увеличения производства сельскохозяйственной продукции на Северо-Западе и в арктической зоне РФ, обеспечивающих продовольственную и экологическую безопасности регионов” — 122041900025-6.

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

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баскин Л.М., Зайцев В.А. Барышева С.Л. Кадастр популяций диких и одичавших северных оленей (*Rangifer tarandus*) Сибири и Дальнего Востока. Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. 2005. С. 168–184.
2. Kevin E. Colson, Karen H. Mager, Kris J. Hundertmark Reindeer introgression and the population genetics of caribou in Southwestern Alaska // *J. Heredity*. 2014. V. 105(5). P. 585–596. <https://doi.org/10.1093/jhered/esu030>
3. Южаков А.А., Мухачев А.Д., Лайшев К.А. Породы и проблемы селекции северных оленей России М.: Наука, 2023. 165 с.
4. Семина М.Т., Каштанов С.Н., Бабаян О.В. и др. Анализ генетического разнообразия и популяционной структуры ненецкой аборигенной породы северных оленей на основе микросателлитных маркеров // *Генетика*. 2022. Т. 58. № 8. С. 954–966. <https://doi.org/10.31857/S0016675822080069>
5. Гончаров В.В., Сергеева О.К. План селекционно-племенной работы с эвенкийской породой домашних северных оленей на 2019–2023 гг. // Метод. пособие НИИСХ и ЭА ФКНЦ СО РАН. Норильск, 2018. 104 с.
6. Столповский Ю.А., Бабаян О.В., Каштанов С.Н. и др. Генетическая оценка пород северного оленя (*Rangifer tarandus*) и их дикого предка с помощью новой панели STR-маркеров // *Генетика*. 2020. Т. 56. №12. С. 1409–1425. <https://doi.org/10.31857/S0016675820120139>.
7. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Austria, Vienna: 2014.
8. Keenan K., McGinnity Ph., Tom F.C. et al. DiveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors // *Meth. Ecol. Evol.* 2013. V. 4. P. 782–788. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
9. Adamack A.T., Gruber B. PopGenReport: Simplifying basic population genetic analyses in R // *Meth. Ecol. Evol.* 2014. V. 5. P. 384–387. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12158>
10. Jost L. GST and its relatives do not measure differentiation // *Mol. Ecol.* 2008. V. 17. № 18. P. 4015–4026. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x>
11. Jueterbock A., Kraemer P., Gerlach G. et al. Package ‘DEMEtics’ // *Mol. Ecol.* 2012. P. 3845–3852.
12. Шубин П.Н., Ефимцев Э.А. Биохимическая и популяционная генетика северного оленя. Л.: Наука, 1988. 102 с.
13. Сафронов В.М., Решетников И.С., Ахременко А.К. Северный олень Якутии: экология, морфология, использование. Новосибирск: Наука, 1999. 224 с.
14. Борисов В.Д., Борисова Т.Д. Особенности управления оленеводством в Республике Саха (Якутия) // *Пробл. совр. экономики*. 2017. № 3(63). С. 170–174.

Genetic Structure of Domesticated Reindeer (*Rangifer tarandus*) Populations in the Central Siberian Plateau and Adjacent Areas

© 2024 S. N. Kashtanov^{a,*}, E. S. Zakharov^{b,c}, M. T. Semina^a, N. V. Vinokurov^d, A. V. Vinokurov^e,
A. A. Onokhov^a, P. A. Filimonov^a, E. A. Nikolaeva^a, A. A. Yuzhakov^g, O. K. Sergeeva^f,
M. M. Somova^a, K. A. Layshev^{a,g}, Yu. A. Stolpovsky^a

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

^bInstitute for Biological Problems of the Cryolithosphere, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia

^cInstitute of Natural Science, Ammosov North-East Federal University, Yakutsk, 677000 Russia

^dSaphronov Yakut Scientific Research Institute of Agriculture, Yakutsk, 677001 Russia

^eOlenek Historical and Ethnographic Museum of the Peoples of the North, Sukha Republik, Olenek, 678480 Russia

^fResearch Institute of Agriculture and Ecology of the Arctic Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center"
of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Norilsk, 663302 Russia

^gSt. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199178 Russia

*e-mail: snkashtanov@mail.ru

On the basis of 16 microsatellite markers, the genetic structure of the domesticated reindeer of two breeds, Evenk and Even, bred on the territory of the Central Siberian Plateau and adjacent territories, was studied. Genetic flows between modern domesticated reindeer populations of two breeds were analyzed. Significant differences were found between the Evenk taiga and Even breeds of domestic deer. Using a historical sample from the middle of the last century, a high degree of stability in time of the gene pool of domesticated populations was revealed. It has been established that genetic flows between wild and domesticated forms in the study area are insignificant. Statistically significant genetic differences between wild and domesticated reindeer populations are shown.

Keywords: *Rangifer tarandus*, microsatellites, STR markers, spatial genetic structure of populations.