

## АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ НЕНЕЦКОЙ АБОРИГЕННОЙ ПОРОДЫ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ НА ОСНОВЕ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ

© 2022 г. М. Т. Семина<sup>1</sup>, \*, С. Н. Каштанов<sup>1</sup>, О. В. Бабаян<sup>2</sup>, К. А. Лайшев<sup>3</sup>, А. А. Южаков<sup>3</sup>, В. Н. Воронкова<sup>1</sup>, Э. А. Николаева<sup>1</sup>, Г. Р. Свищёва<sup>1,4</sup>

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

<sup>2</sup>ООО “ГОРДИЗ”, Москва, 121205 Россия

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербург, 196608 Россия

<sup>4</sup>Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия

\*e-mail: [magdalena.semina@gmail.com](mailto:magdalena.semina@gmail.com)

Поступила в редакцию 01.03.2022 г.

После доработки 15.03.2022 г.

Принята к публикации 22.03.2022 г.

Северное оленеводство – основа культурно-хозяйственного комплекса коренных малочисленных народов и этнических групп севера России. Исследование пород и внутривидовых типов домашних северных оленей и их генетической структуры в значительной степени помогает решить проблему поддержки традиционного уклада жизни этой части населения нашей страны. Для изучения генетической дифференциации и филогении популяций ненецкой породы северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) была использована тест-система, основанная на мультиплексном ПЦР-анализе 16 высокополиморфных STR-маркеров: Rf6, BMS1788, Rf30, Rf1, Rf9, FCB193, Rf7, BMS745, C143, Rf24, OheQ, C217, C32, NVHRT16, T40 и C276. С помощью разработанной тест-системы на базе Лаборатории сравнительной генетики животных Института общей генетики были исследованы 228 животных из четырех выборок одной породы из разных хозяйств РФ. Для 16 микросателлитных локусов идентифицировано 132 аллеля, от двух аллелей (локус C217) до 16 аллелей (локус OheQ). Среднее число аллелей на локус по всем выборкам составило 8.25. Для комбинаций “выборка–локус” значимых отклонений от равновесия Харди–Вайнберга ( $p$ -значение  $< 7.8 \times 10^{-4}$  с поправкой Бонферрони) не наблюдалось. Для четырех популяций ненецкой породы северных оленей 85 аллелей по микросателлитным локусам являются общими. Всего обнаружено 16 уникальных аллелей: ХМАО–Югра, Белоярский р-н, дер. Нунто (Nen.HMAO) – 7; ЯНАО, Салехард и Приуральский район (Nen.YamSHOS) – 4; ЯНАО, верховье р. Ханмей (Nen.YaNAO) – 3; НАО, западная часть Большеземельной тундры (Nen.NAO) – 2. Анализ микросателлитной изменчивости позволил выявить уровни мультилокусной гетерозиготности и аллельного разнообразия, а также степени инбридинга. По показателю аллельного разнообразия ( $A_r$ ) выделяются олени из Ямальской опытной станции со значением 6.25, в то же время у животных из СПК ЕРВ значение составило 5.85. В целом, несмотря на наличие инбредных животных в выборках, можно говорить о низком уровне инбредной депрессии в изучаемых популяциях северных оленей ненецкой породы.

**Ключевые слова:** *Rangifer tarandus* L., ненецкая порода северного оленя, генетическое разнообразие, пространственно-генетическая структура популяций, филогения, STR-маркеры, микросателлиты, биоразнообразие.

**DOI:** 10.31857/S0016675822080069

Россия обладает самым большим стадом домашних северных оленей, которое составляет 2/3 мирового одомашнированного поголовья этого вида. Северное оленеводство – уникальная отрасль отечественного животноводства, основа существования и традиционного уклада жизни коренных малочисленных народов Севера, Сибири

и Дальнего Востока [1, 2]. Ненецкая аборигенная порода северных оленей – самая большая в мире по численности, ареалу и используемой пастбищной территории.

Вследствие многочисленных экономических и идеологических реформ в сельском хозяйстве, интенсивного промышленного освоения терри-

тории Крайнего Севера многие коренные народы Севера резко сократили поголовье оленьих стад [3]. Согласно статистическим и историческим данным только ненцы смогли сохранить оленеводство в полном объеме. Ненцы ведут свое происхождение от самодийских племен, оленеводство которым было знакомо еще до нашей эры [4].

Процессы пороодообразования в северном оленеводстве имеют много общего с происхождением пород других видов животных. В основе их породной спецификации лежит народная, традиционно сложившаяся система селекции и отсутствие коммерческой основы, свойственной выведению заводских пород. В то же время в становлении пород северного оленя имеются свои особенности [5].

Генетические исследования северного оленя (молекулярно-генетические маркеры митохондриальной и ядерной ДНК) затрагивают фундаментальные вопросы эволюции и филогенеза, процессов domestikации [6–17].

Историю оленеводства можно условно разделить на три периода [18].

1. Период мелкостадного охотничье-оленеводческого хозяйства с преобладанием охоты на дикого оленя: конец первого тысячелетия н.э.—до начала XVIII в.

С конца первого тысячелетия нашей эры до начала XVIII в. предки ненцев со стадами оленей мигрировали в тундровую зону Западной Сибири и Европейского Севера, где завершилось их формирование как этнической единицы — в таежной зоне между реками Обь и Таз. Об использовании оленей ненцами до начала XVIII в. известно немного. Большинство источников, содержащих какие-либо сведения о ненцах и их хозяйстве, относятся к летописям и путевым заметкам людей далеких от науки. Сверяя эти заметки с данными археологических открытий и фольклорных источников, современные исследователи высказали предположение, что оленеводство у самодийцев длительное время было не основным видом хозяйственной деятельности [19–21]. Освоение самодийцами упряжного использования оленей произошло в период заселения тундры, хотя выючно-верховое у лесных ненцев, как полагают, сохранялось вплоть до конца XIX в. [22]. Более мелкие размеры тундровых оленей способствовали переходу на упряжной тип ездового оленеводства.

2. Период крупнотадного оленеводческо-промыслового хозяйства с зимней добычей песца и летним промыслом рыбы: начало XVII—середина XX в.

Одной из причин роста стад домашних оленей стало сокращение добычи диких оленей. Важной стадией явилось и развитие торговых связей, повышение спроса на продукты оленеводства, которые поставлялись на рынки Нижнего Новгорода, Москвы и даже за границу.

Большинство исследователей оленеводства Северной Европы отмечают особую роль народов коми, а точнее коми-ижемской субэтнической группы, в рыночной реализации продуктов этой отрасли. Данный период можно охарактеризовать как вытеснение и замену промыслово-оленеводческого хозяйственного комплекса оленеводческим с включением охотничьего и рыболовного. При этом оленеводство помогало сохранять значительную степень автономности кочующего хозяйства от иноэтнических факторов. В целом конкуренция российской экономики и ненецкой оленеводческой системы в тундре начала XX в. выглядела уравновешенно [23].

3. Новейший период вытеснения этно-оленеводства коммерческим и государственно-коммерческим оленеводством или их совмещения: середина XX—начало XXI в.

Современное развитие оленеводства ненцев следует рассматривать в контексте социально-политических процессов, происходивших на Крайнем Севере в XX в. Их основой служила концепция “некапиталистического пути развития ранее отсталых народов”. Принудительная коллективизация и “социалистическая реконструкция” положили начало цепи разрушительных для традиционного уклада жизни реформ. Оленеводство кочевников тундры и тайги было охарактеризовано как “экстенсивное”, “отсталое”, “малопродуктивное”, “неустойчивое”. Финансово-экономическая система поддерживала исключительно государственную форму собственности на оленей в виде совхозов и производную от нее колхозно-кооперативную. Коллективизация стала началом разделения государственного и частного оленеводства и началом сосуществования этих форм оленеводства на Крайнем Севере. В 1985 г. ненецкая порода в числе других пород северных оленей была занесена в Государственный реестр пород сельскохозяйственных животных СССР. Только ненецкая порода оленей выпасается сразу в двух частях света — в Европе и в Азии.

Сегодня по данным Министерства сельского хозяйства большая часть поголовья домашних оленей сосредоточена в Ямало-Ненецком, Ненецком и Чукотском автономных округах, Якутии и Красноярском крае [24]. В сумме на эти регионы приходится около 83.3% поголовья. В 2020 г. численность животных составила около 1.6 млн [24].

От животных ненецкой породы получают оленину — высокоценное диетическое мясо, являющееся источником незаменимых аминокислот, витаминов и других биологически активных веществ для жителей Арктики. Традиционное транспортное использование северных оленей ненцами является самым древним и технологически самым совершенным среди других форм оленеводства [18]. Одежда и обувь, изготовленные из оленьих

**Таблица 1.** Исследованные популяционные выборки ненецкой породы северного оленя (*Rangifer tarandus*)

Выборка	Число образцов	Координаты/расположение	Природные условия	Форма хозяйствования
Nen. YaNAO	51	67.62, 65.70/ЯНАО, предгорья и долины рек Полярного Урала	Субарктическая горная тундра. Летние кочевки по р. Кара до побережья Байдарацкой губы	Частное хозяйство, кочевой образ жизни
Nen. NAO	47	67.83, 53.59/НАО, западная часть Большеземельной тундры	Субарктическая тундра, снежный покров от 230 до 260 дней в году	Кооперативная, сочетание семейно-родовых и производственных методов, кочевой образ жизни
Nen. HMAO	30	63.51, 71.35/ХМАО–Югра, Белоярский р-н, дер. Нумто	Северо-таежная зона, географически изолированный регион	Частное хозяйство, полукочевой образ жизни
Nen. YamSHOS	100	66.52, 66.66/ЯНАО, Салехард и Приуральский район	Лесотундра, пойма рек Обь и Большой Ханмей	Опытное стадо северных оленей для проведения научной работы, кочевой образ жизни

шкур, остаются непревзойденными по теплоизоляционным качествам для коренного и старожильческого населения Крайнего Севера [25]. Ежегодно в депрессивные оленеводческие регионы из Ямало-Ненецкого АО перегоняются и перевозятся авиатранспортом до тысячи оленей ненецкой породы, что позволяет местному коренному населению снижать уровень безработицы и сохранять аутентичное оленеводство.

У дикой формы вида *Rangifer tarandus* L. географическая изменчивость генофонда носит адаптивный характер. Географическая изменчивость также 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 подвидовой статус. Однако дифференциация между тундровой и таежной материковыми формами не обеспечила этим формам подвидовой статус [26].

При этом генетические маркеры в полной мере отражают популяционную структуру вида, и географические дистанции пропорционально коррелируют с географическими.

Домашняя форма вида *R. tarandus* является результатом domestikации и целенаправленного искусственного отбора животных на фоне постоянного корректирующего влияния отбора естественного, который элиминировал генотипы, неспособные адаптироваться к жестким условиям круглогодичного пастбищного содержания.

В начале 90-х гг. прошлого века на основе углубленного изучения фенотипических и биохимических

данных было установлено наличие в ненецкой породе пяти экогеографических типов: печорский, ямальский, уральский, казымский и гыдано-таймырский [27].

Цель настоящего исследования – с помощью новой панели микросателлитных маркеров провести сравнительное исследование генетического разнообразия четырех популяций ненецкой породы северного оленя (*Rangifer tarandus tarandus*), изучить генетическую структуру, определить эффективную численность популяций, коэффициент инбридинга, степень генетической дифференциации между популяциями и оценить уровень интрогрессии генов диких сородичей.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Описание выборок и сбор биологического материала

Сбор биологического материала проводился с 2016 по 2021 г. Выборки Nen.YaNAO и Nen.YamSHOS собраны на территории запада Ямало-Ненецкого автономного округа. Ненецкий автономный округ представлен выборкой Nen.NAO, биологический материал собран в северной части НАО. Ханты-Мансийский автономный округ представлен выборкой Nen.YamSHOS. (табл. 1, рис. 1).

Ямальская СХОС (Nen.YamSHOS) была организована в 1957 г. как опытная станция НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера ВАСХНИЛ для исследований по северному оленеводству, охотпромыслу и полярному земледелию. Находится в Ямало-Ненецком автономном округе, в городе Салехард. Опытная станция занимается

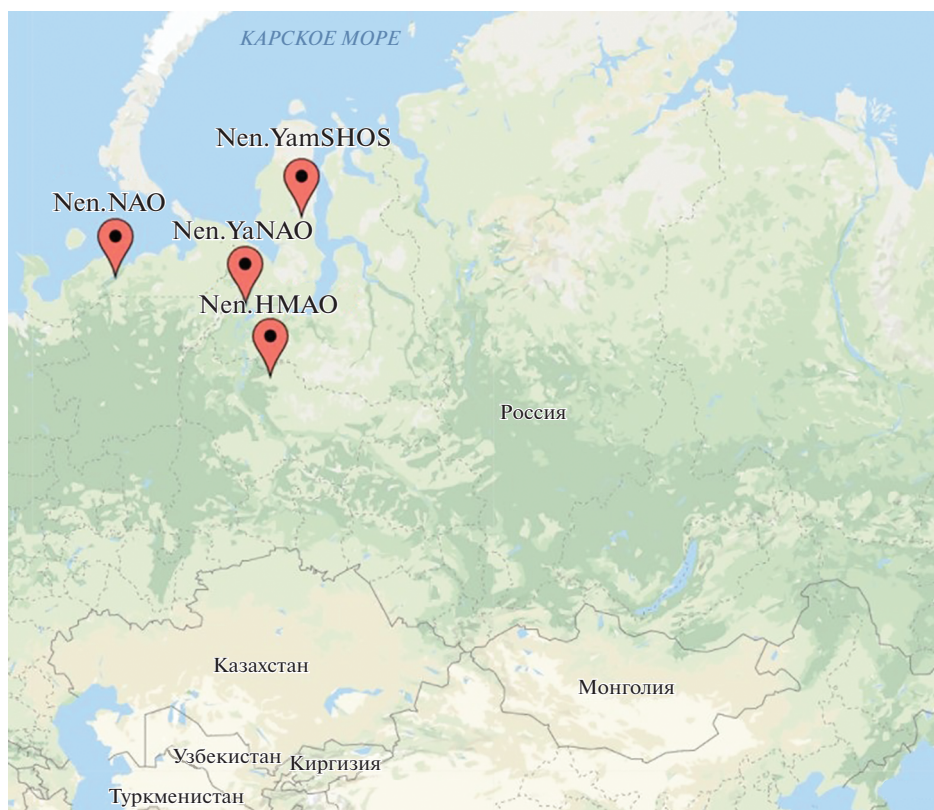


Рис. 1. Локализация выборок оленя.

поисками методов борьбы с болезнями северных оленей, изучением и сохранением генофонда ненецкой породы, исследованием пастбищ северных оленей и внедрением эффективных экономических моделей производства. На станции были изучены морфо-биологические и экстерьерные особенности ненецкой породы оленей. Ямальская СХОС имеет собственное опытное стадо северных оленей – несколькими поколениями ученых здесь собраны многолетние данные о происхождении и фенотипе животных, что особенно важно для генетической работы.

Выборка Nen.HMAO находится в Ханта-Мансийском автономном округе, оленеводством занимается «Союз оленеводов ХМАО–Югра», благодаря которому удалось снизить падение численности оленей в регионе: с 2014 г. поголовье выросло с 7208 до 8170 животных. Ханты и манси на территории округа занимаются оленеводством с XIII–XV вв., их олени отнесены к северотаежному (казыскому) экологическому типу ненецкой породы.

Nen.NAO – олени принадлежат кооперативному семейно-родовому хозяйству «ЕРВ», что переводится с ненецкого как «хозяин». Популяция была сформирована в 1991 г. из 730 животных, выданных 83 оленеводам, которые подали заявления об изъятии своих паев из колхоза «Харп» и после объединились в союз оленеводов. Форма

хозяйствования в этой популяции интересна: она сочетает в себе традиционные семейно-родовые методы хозяйствования с новыми формами организации. Выпас осуществляют шесть оленеводческих бригад, сформировавшихся по принципу традиционного соседства семей и родовых связей. Образ жизни оленеводов кочевой. При этом хозяин по желанию может выйти из кооператива и забрать своих животных. Из числа собственников избираются бригадиры, которые организуют постоянное передвижение стад оленей по семейным угодьям. К 2021 г. поголовье оленей составило 12.2 тыс. животных. Хозяйство находится на территории площадью 846 тыс. га, в числе которой пастбища площадью 721 тыс. га, находящиеся в Большеземельной тундре, к востоку от р. Печора. В хозяйстве разработан перспективный план по племенной работе, который предусматривает проведение генетической экспертизы для оценки племенной ценности животных. В 2008 г. «ЕРВ» первым в Ненецком автономном округе получил статус племенного репродуктора по разведению северных оленей ненецкой породы. Олени отнесены к печорскому экологическому типу ненецкой породы.

Nen.YaNAO – выборка из частного оленеводческого хозяйства Полярного Урала, расположенного в верховье рек Большой Ханмей и Кара. В стаде на-

считывается около тысячи голов оленей, относящихся к уральскому экологическому типу ненецкой породы.

#### *Выделение ДНК и фрагментный анализ*

Выделение ДНК из пантов, мышц, кожи и ушных выщипов проводили с помощью набора DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen, Германия) в соответствии с протоколом производителя.

Для генотипирования образцов ДНК использовали набор COrDIS Reindeer для мультиплексного анализа 16 микросателлитных маркеров северного оленя (ООО “ГОРДИЗ”), с последующей детекцией флуоресцентно меченных фрагментов методом капиллярного электрофореза.

ПЦР проводили на амплификаторах Applied Biosystems в условиях, рекомендуемых производителем. Разделение продуктов ПЦР выполняли методом капиллярного электрофореза с использованием автоматического генетического анализатора ABI 3130 (Applied Biosystems). Для анализа полученных данных и определения аллельных вариантов образцов по каждому маркеру использовалась программа GeneMapper ID-X 1.4 (Applied Biosystems). Качество генотипирования контролировали используя стандартный образец, поставляемый в составе набора (табл. 2).

#### *Статистический анализ*

С помощью R-пакета adegenet были вычислены основные популяционно-генетические характеристики, включающие наблюдаемое количество аллелей, количество аллелей на локус и количество аллелей на выборку [28]. Распределение аллелей по локусам и выборкам было рассчитано с использованием R-пакета diveRsity [29]. Тестирование распределения генотипов на равновесие Харди–Вайнберга для каждой комбинации “локус–выборка” было выполнено с использованием R-пакета PopGenReport [30, 31]. Используя тот же пакет, были вычислены индексы генетической изменчивости, такие как аллельное разнообразие, частота аллелей и число уникальных аллелей. Используя формулу, предложенную Ботшейном и соавт. [32], оценивали значения информационного полиморфизма для каждой комбинации “локус–выборка” на основе количества и частоты аллелей в локусе с помощью R-пакета POLYSAT [33]. 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 v2.3.4 при следующих параметрах: длина

периода отжига 100000, число МСМС-повторов после отжига 1000000, применение смешанной модели, использование информации о локализации выборки, аллельные частоты независимы, 50 итераций [34]. Оптимальное количество кластеров было определено с использованием метода, предложенного в [35], и программы StructureHapvestNen.NAO.0.6.94 [36]. Филогенетическое дерево, основанное на генетических расстояниях Нея [37], было построено с помощью R-пакета poppr [38]. Графическое представление распределения аллелей среди выборок с помощью кругов Эйлера–Венна выполнено с помощью R-пакета gplots 2.7.4 [39]. 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) [40].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для 16 локусов было обнаружено 132 аллеля: от двух аллелей (в локусе C217) до 16 аллелей (в локусе OheQ) на локус. Среднее число аллелей на локус по всем выборкам составило 8.25.

#### *Популяционно-генетический анализ*

Исследованы следующие показатели генетической изменчивости: число аллелей ( $A$ ), аллельное разнообразие ( $A_r$ ), наблюдаемая ( $H_o$ ) и ожидаемая ( $H_e$ ) гетерозиготность и  $p$ -значения для хи-квадрат теста на отклонение от равновесия Харди–Вайнберга (HWE) (табл. 3). Наиболее информативным оказался маркер OheQ, по которому наблюдается наибольшее число аллелей для всех четырех выборок – от 9 до 13 аллелей; аллельное богатство, нивелирующее различие в объеме выборок, также выше по этому маркеру. Также высокой полиморфностью отличаются маркеры BMS1788 и Rt6. Наименее полиморфен локус C217, по которому выявлено всего два аллеля.

Наибольший процент общих аллелей был обнаружен у выборки Nen.YamSHOS – 92.34%, она же характеризуется наибольшим индексом аллельного богатства ( $A_r$ ) по всем локусам, который у животных Ямальской опытной станции составил 6.35, в то время как у остальных популяций индекс аллельного богатства варьировал в пределах от 5.85 до 6.17. Наименьшее количество аллелей ( $A$ ) наблюдалось в выборке Югры (ХМАО) и Коопхоза ЕВР (Ненецкий АО) – по 103 аллеля, а наибольшее – у животных Ямальской опытной станции – 119 (табл. 3).

Далее с помощью кругов Эйлера визуализировали распределение аллелей микросателлитов в исследованных выборках (рис. 2).

**Таблица 2.** Характеристика STR-маркеров

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

**Таблица 3.** Популяционно-генетические параметры популяций

Выборка	<i>N</i>	<i>A</i>	%	<i>A<sub>r</sub></i>	<i>H<sub>o</sub></i>	<i>H<sub>e</sub></i>	HWE
Nen. YaNAO	51	112	86.25	6.17	0.65	0.66	0.9527
Nen. NAO	47	103	79.66	5.85	0.62	0.63	0.1217
Nen. HMAO	30	103	79.87	5.89	0.67	0.66	1e-04
Nen. YamSHOS	100	119	92.34	6.35	0.64	0.65	0.5601

Примечание. *N* – среднее число животных, генотипированных по локусу; *A* – количество аллелей на выборку; % – средний процент от общего числа аллелей, наблюдаемых в локусе; *A<sub>r</sub>* – аллельное богатство, усредненное по всем локусам; *H<sub>o</sub>* и *H<sub>e</sub>* – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность соответственно; HWE – *p*-значение для теста хи-квадрат, проверяющего равновесие Харди–Вайнберга.

На рис. 2 видно, что 85 аллелей в ненецкой породе северных оленей являются общими для всех выборок; наибольшее число уникальных аллелей выявлено в выборке ХМАО–Югра, Белоярский р-н, дер. Нунто (Nen. HMAO) – 7; в выборке ЯНАО (Nen. YamSHOS) – 4; ЯНАО, верховье р. Ханмей (Nen. YaNAO) – 3; НАО, западная часть Большеземельной тундры (Nen. NAO) – 2 (табл. 4).

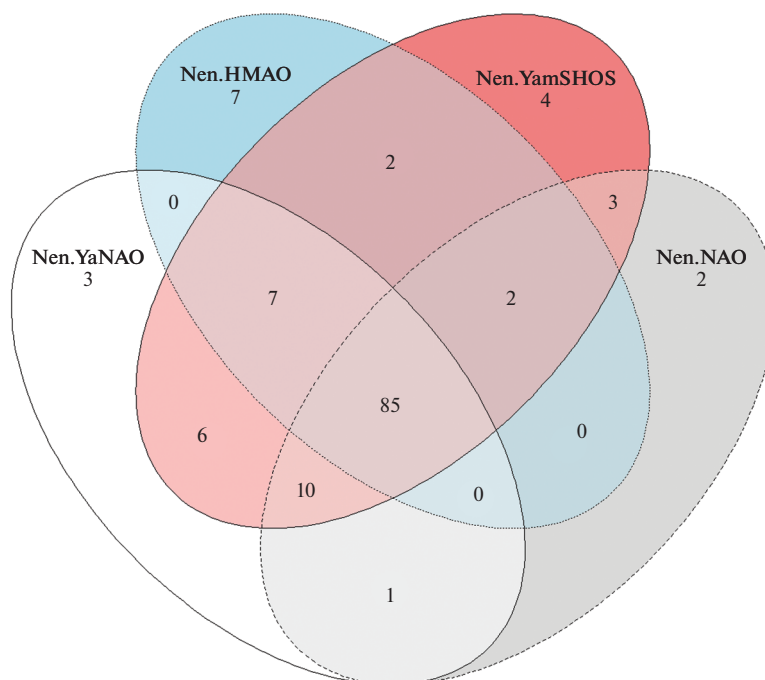
Для комбинаций “выборка–локус” значимых отклонений от равновесия Харди–Вайнберга (*p*-значение < 7.8 × 10<sup>-4</sup> с поправкой Бонферрони) не наблюдалось (табл. 5).

При сравнении дендрограмм и географии выборок видно, что наиболее генетически близки выборки Nen. NAO и Nen. YaNAO. Наиболее дифференцирована от остальных выборка Nen. YamSHOS.

### Генетическая дифференциация

Анализ уровня генетической дифференциации выполняли по парным значениям *F<sub>st</sub>*, являющимся мерой генетических расстояний между выборками; и соответствующие *p*-значения, объясняющие их статистическую значимость, были рассчитаны для оценки сходства популяций по каждому микросателлитному локусу (табл. 6). В данной работе не выявлены значимые дифференциации между Nen. YamSHOS и Nen. YaNAO, а также между Nen. YamSHOS и Nen. NAO (*p* > 0.01).

Филогенетический анализ по методу невзвешенных парно-групповых средних значений (UPGMA) определил наибольшую вероятность существования двух близких кластеров. Выборки YamSHOS и Nen. HMAO наиболее удалены друг



**Рис. 2.** Графическое представление распределения аллелей среди выборок с помощью эллипсов Эйлера–Венна выполнено с помощью R-пакета gplots 2.7.4 [39]. Числа на пересечении фигур соответствуют общему для выборок числу аллелей.

от друга. Это соответствует их географическому ареалу.

Анализируя данные, представленные на рис. 3 (проверка чистоты популяции), можно сделать вывод, что северные олени ненецкой породы из четырех выборок имеют достаточно схожую генетическую структуру. Каждый столбик на рис. 4 представляет одно животное. Практически в каждой группе есть животные с похожим генофондом, как и во всех четырех группах. Большой вклад в породу вносят выборка Nen.YaNAO, выделенная красным цветом на рисунке, которая присутствует практически в каждой выборке, и Nen.YamSHOS – фиолетовый цвет. Nen.NAO и Nen.HMAO дифференцируются от остальных – зеленый и голубой цвет, выделяется породная принадлежность к ненецкой породе северных оленей. Хорошо видно, что с одной стороны существуют различия между оленями из ХМАО (бирюзовый цвет) и Ненецкого АО (зеленый цвет), с другой – общая структура для оленей Ямало-Ненецкого округа (фиолетовые и красные цвета).

#### Инбридинг

Для каждой выборки было построено распределение коэффициентов инбридинга  $f$ , вычисленных для каждой особи в отдельности (рис. 4) с помощью метода максимума функции правдопо-

добия как вероятностей того, что животное наследует два одинаковых аллеля от одного родителя. Поскольку высокие значения инбридинга  $f$  указывают на снижение гетерозиготности отдельных геномов в выборках, можно предположить

**Таблица 4.** Выявленные приват-аллели в четырех исследуемых выборках

Лocus	Выборка	Число аллелей
BMS1788	Nen.YaNAO	148
BMS1788	Nen.YamSHOS	150
BMS1788	Nen.HMAO	153
OheQ	Nen.HMAO	295
OheQ	Nen.HMAO	298
OheQ	Nen.YamSHOS	299
OheQ	Nen.YaNAO	214
FCB193	Nen.HMAO	130
FCB193	Nen.HMAO	134
FCB193	Nen.NAO	150
Rt24	Nen.YaNAO	234
Rt24	Nen.NAO	254
C32	Nen.YamSHOS	310
C32	Nen.HMAO	326
BMS745	Nen.YamSHOS	142
NVHRT16	Nen.HMAO	218



**Таблица 5.** *p*-Значения для хи-квадрат теста HWE для каждой комбинации “выборка—локус”

Локус	Nen.YaNAO	Nen.NAO	Nen.HMAO	Nen.YamSHOS
BMS1788	0.367	0.759	0.395	0.203
Rt30	0.162	0.312	0.301	0.880
Rt1	0.296	0.087	0.022	0.308
Rt9	0.914	0.675	0.468	0.607
C143	0.428	0.416	0.013	0.446
Rt7	0.402	0.365	0.335	0.841
OheQ	0.781	0.482	0.000	0.902
FCB193	0.150	0.164	0.064	0.316
Rt6	0.134	0.146	0.449	0.195
C217	1.000	1.000	1.000	1.000
Rt24	0.235	0.119	0.241	0.038
C32	0.851	0.652	0.711	0.190
BMS745	0.551	0.441	0.205	0.485
NVHRT16	0.606	0.675	0.187	0.775
T40	0.841	0.869	0.008	0.138
C276	0.240	0.939	0.360	0.037

**Таблица 6.** Парные значения  $Nei'$   $F_{st}$  между выборками северного оленя

Выборки	Nen.YaNAO	Nen.NAO	Nen.HMAO	Nen.YamSHOS
Nen.YaNAO	—	0.0010	0.0010	0.9041
Nen.NAO	0.0118	—	0.0010	0.0519
Nen.HMAO	0.0119	0.0217	—	0.0300
Nen.YamSHOS	0.0029	0.0080	0.0088	—

Примечание. Верхний треугольник показывает *p*-значения, а нижний — попарные значения  $F_{st}$ . Расчеты проводились с использованием функции pairwise.fst из R-пакета hierfstатc 1000 повторами для вычисления *p*-значений.

**Таблица 7.** Параметры распределения инбридинга (*f*) в выборках оленей ненецкой породы из разных хозяйств

Выборка	Среднее значение инбридинга	Стандартное отклонение инбридинга
Nen.YaNAO	0.1606836	0.008179241
Nen.NAO	0.1711926	0.008646584
Nen.HMAO	0.1502064	0.010807895
Nen.YamSHOS	0.1645331	0.006804070

наличие инбридинга во всех выборках. Общий коэффициент инбридинга *f* по отношению к каждой выборке популяции представлен в табл. 7.

В целом, несмотря на наличие инбредных животных в выборках, можно говорить о слабой инбредной депрессии в популяциях. На рис. 5 для каждой выборки отображена плотность распределения с зеркальным вертикальным отражением и определены медиана (белая точка внутри “скрипки”), диапазон данных без “выбросов” (тонкая черная линия внутри “скрипки”) и диа-

пазон данных между нижней и верхней квартилями (толстая черная линия внутри “скрипки”).

#### Сеть миграционных путей

Для оценки характера миграции и потока генов была создана сеть направленных миграционных путей с помощью критерия  $N_m$  (рис. 6). Эта сеть показывает направления потоков генов между выборками и вероятности этих событий,  $P_m$ . В модели наблюдается высокая миграция между



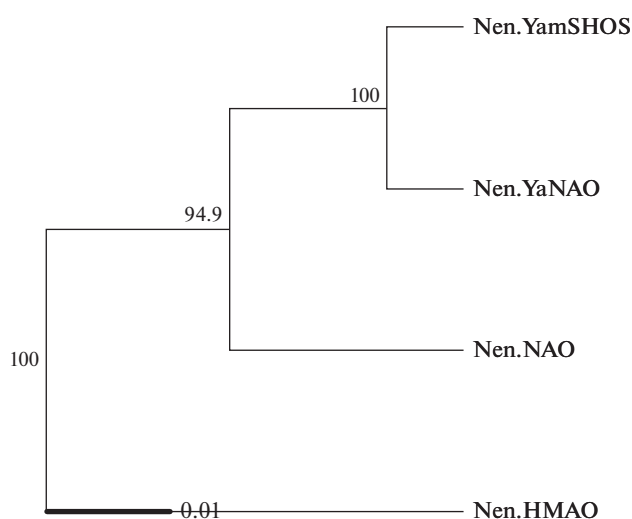


Рис. 3. Филогенетический анализ методом UPGMA с бутстреп-поддержкой 1000.

двумя выборками ненецкой породы ( $P_m \geq 0.97$ ): первая выборка (1) – Nen. YaNAO и четвертая (4) – Nen. YamSHOS.

Миграционная сеть (рис. 6) показывает направления потоков генов между выборками северного оленя и вероятности этих событий. Здесь ярко выделяется обмен животными между выборками Nen. YaNAO и Nen. YamSHOS, что позволяет нам говорить об обмене генами между этими двумя выборками.

Был также исследован показатель информативного полиморфизма (PIC), который интерпретируется как мера объема 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 относительно низким –  $0.613 \pm 0.049$ . Самые высокие уровни полиморфизма были получены для трех локусов: Rt9 (PIC = 0.906), OheQ (PIC = 0.913) и Rt1 (PIC = 0.920) (рис. 7). Надо отметить, что все изучаемые выборки оказались схожи по значениям PIC, вычисленным по каждому локусу.

## ОБСУЖДЕНИЕ

С помощью тест-системы, основанной 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, нами был выполнен анализ генетической структуры популяционных выборок вида *Rangifer tarandus* L. Исследованы четыре популяции ненецкой породы (табл. 1). Для 16 микросателлитных локусов обнаружено 132 аллеля, от двух аллелей (в локусе C217) до 16 аллелей (в локусе OheQ) на локус. Среднее число аллелей на локус по всем выборкам составило 8.25. Наименьшее количество аллелей на выборку (А) наблюдалось в выборке северных оленей из Югры и Коопхоз ЕВР – по 103 аллеля, а наибольшее – у северных оленей из Ямальской опытной станции (119).

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 гоним составляет 130–135 кг, а самок – 90–95 кг [41].

Важно отметить, что ареал животных ненецкой породы разнообразен по экологическим условиям. Он включает в себя арктические, типичные и южные тундры, Кольский полуостров, п-ов Ямал, лесотундру, горные пастбища полярного и приполярного Урала, а также таежные районы Приуралья и Западной Сибири. Анализ уровня генетической дифференциации ненецкой породы (табл. 6) не выявил значимых дифференциаций между Nen. YamSHOS и Nen. YaNAO, а также между Nen. YamSHOS и Nen. NAO ( $p > 0.01$ ). Следовательно, несмотря на огромный ареал, ненецкая порода консолидирована и между географическими группами этой породы существуют устойчивые миграционные связи.

В табл. 7 представлен общий коэффициент инбридинга  $f$  по отношению к каждой выборке популяции. Высокие значения  $f$  указывают на снижение гетерозиготности отдельных геномов в выборках вследствие инбридинга, можно предположить наличие инбридинга во всех выборках. Это может

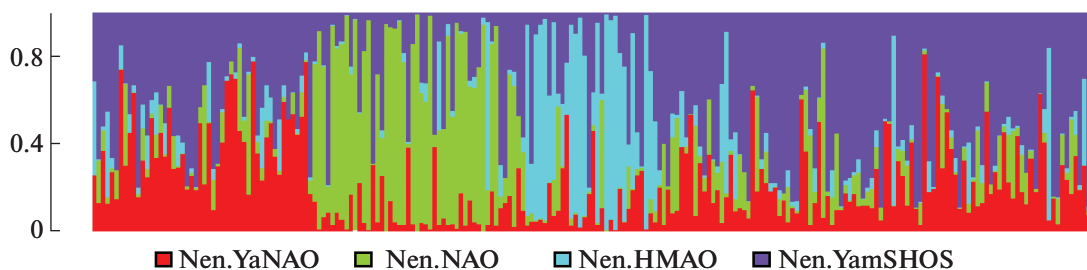
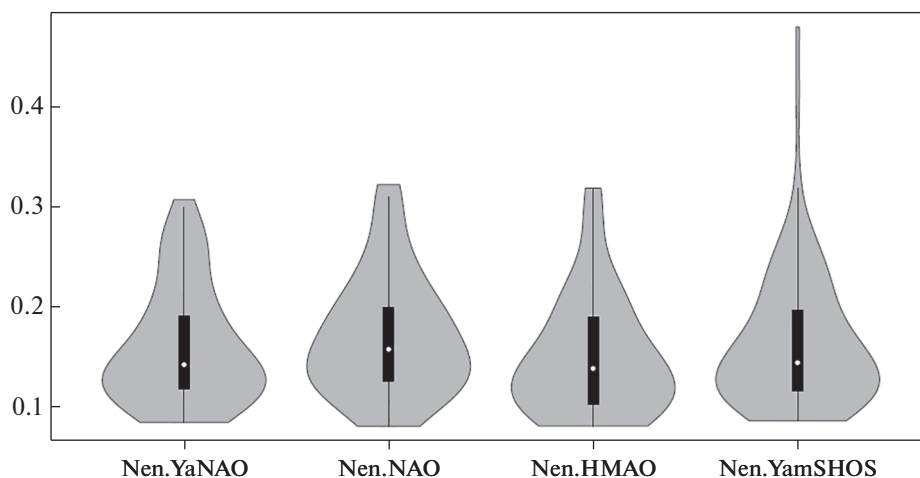
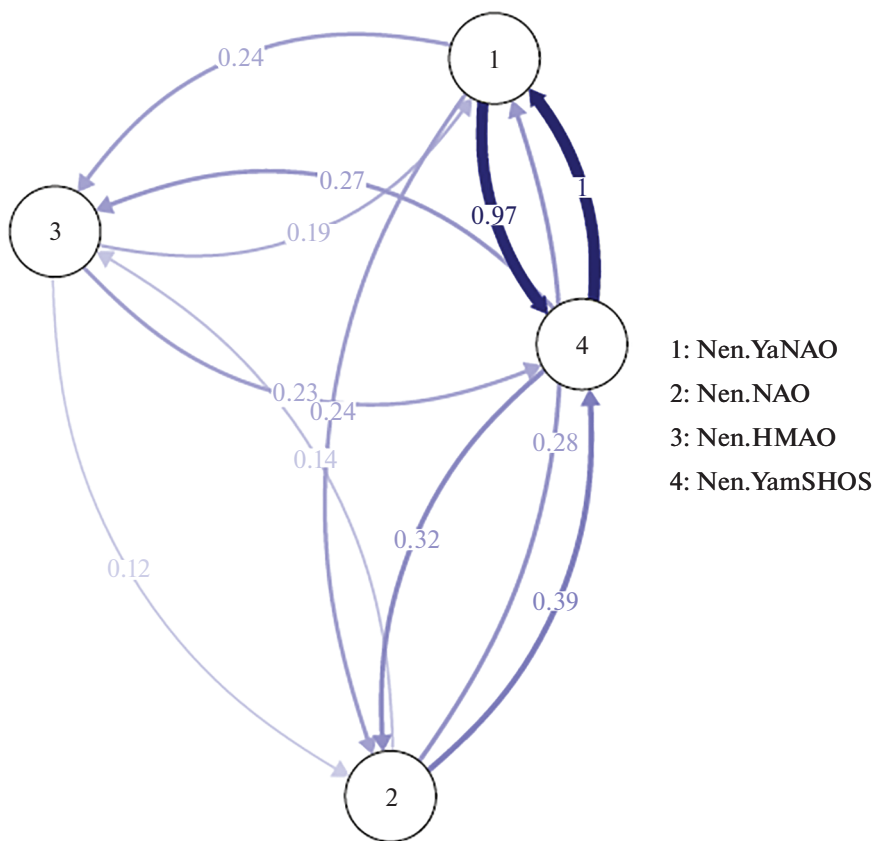


Рис. 4. Принадлежность каждого животного в выборке.



**Рис. 5.** Визуализация распределений индивидуальных коэффициентов инбридинга  $f$  для четырех популяционных выборок северного оленя с помощью диаграмм вида “скрипка”.

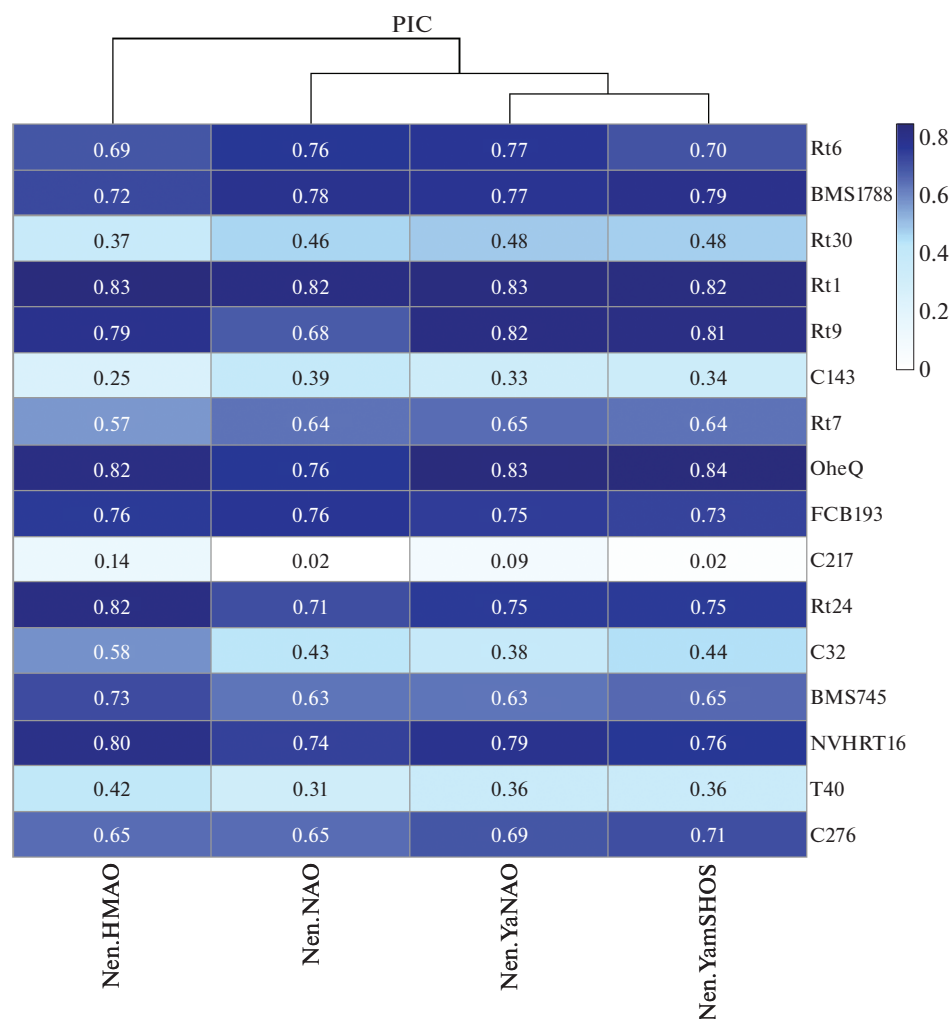


**Рис. 6.** Сеть направленных миграционных путей с бутстреп-реализацией 1000 ( $N_m$ ).

быть объяснено как географической изолированностью, так и проводимой племенной работой.

Межпопуляционный обмен генов возникает при скрещивании особей, принадлежащих разным популяциям. В процессе обмена генами можно выделить популяцию, из которой происходят ми-

гранты, и популяцию (аборигены), в которой эти мигранты находят партнера для скрещивания. В миграционной сети (рис. 6) ярко выделяется обмен животными между выборками Nen.YaNAO (частное хозяйство из Ямало-ненецкого округа) и Nen.YamSHOS (опытное стадо Ямальной опыт-



**Рис. 7.** Кластеризация четырех выборок северного оленя методом  $k$ -средних по уровню информационного полиморфизма, вычисленных для 16 микросателлитов.

ной станции), что позволяет нам говорить об обмене генами между этими двумя популяциями.

Показатели информационного полиморфизма (PIC) для каждой пары “локус–выборка” были оценены на основе количества и частоты аллелей в локусе. Среднее значение PIC оказалось относительно низким –  $0.613 \pm 0.049$ . Самые высокие уровни полиморфизма были получены для трех локусов: Rt9 (PIC = 0.906), OheQ (PIC = 0.913) и Rt1 (PIC = 0.920) (рис. 7). Надо отметить, что все изучаемые выборки оказались схожи по значениям PIC, вычисленным по каждому локусу.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 22-16-00062.

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. Север и северяне. Современное положение коренных малочисленных народов Севера, Сибири и Дальнего Востока России / Под ред. Новиковой Н.И., Функа Д.А. М.: ИЭА РАН, 2012. 204 с.
2. Василевич Г.М., Левин М.Г. Типы оленеводства и их происхождение // Сов. этнография. 1951. № 1. С. 63–87.
3. Головнёв А.В., Гарин Н.П., Куканов Д.А. Оленеводы Ямала (материалы к Атласу кочевых технологий). Екатеринбург: УрО РАН, 2016. 152 с.
4. Вайнштейн С.И. Проблема происхождения оленеводства в Евразии. Саянский очаг одомашнивания оленя // Сов. этнография. 1970. № 6. С. 3–14.
5. Крупник И.И. Становление крупнотабунного оленеводства у тундровых ненцев // Сов. этнография. 1976. № 2. С. 57–69.
6. Столтовский 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. 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>
  8. 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>
  9. 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>
  10. 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.
  11. Баранова А.И., Холодова М.В., Сипко Т.П. и др. Степень влияния домашнего северного оленя (*Rangifer tarandus*) на генетическое разнообразие дикого: анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК // Материалы Межд. совещ. “Териофауна России и сопредельных территорий”. М., 2016. С. 33.
  12. Холодова М.В., Баранова А.И., Мизин И.А. и др. Свообразие генетической структуры новоземельского северного оленя (*Rangifer tarandus*): анализ полиморфизма маркеров ядерной и митохондриальной ДНК // Материалы Межд. совещ. “Териофауна России и сопредельных территорий”. М., 2016. С. 445.
  13. 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.
  14. 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>
  15. Anderson D.G., Kvie K.S., Davydov V.N., Røed 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. Evol. 2017. V. 7. № 17. P. 6790–6802.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.3230>
  16. 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>
  17. Røed 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>
  18. Южаков А.А., Мухачев А.Д. Этническое оленеводство Западной Сибири: ненецкий тип. Новосибирск, 2001. 112 с.
  19. Хлобыстин Л.П., Грачёва Г.Н. Исследования в центральной части Таймыра // Археологические открытия 1969 года. М., 1970. 456 с.
  20. Крупник И.И. Арктическая этноэкология. Северная Евразия. М.: Наука, 1989. 272 с.
  21. Головнев А.В. Говорящие культуры: традиции самодийцев и угров. Екатеринбург: УрО РАН, 1995. 607 с.
  22. Вербов Г.Д. Лесные ненцы // СЭ. 1935. № 2. С. 57–70.
  23. Головнев А.В. Кочевники тундры: ненцы и их фольклор. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 344 с.
  24. <https://rosstat.gov.ru/statistic>
  25. Друри И.В. Оленеводство. М.: Сельхозгиз, 1963. 244 с.
  26. Интеграция археологических и этнографических исследований: Сборник науч. трудов. Т. 1. Иркутск: Иркутский нац. исследов. техн. ун-т, 2013. 334 с.
  27. Южаков А.А., Мухачев А.А., Шубин П.Н. Хозяйственное использование и экотипы северных оленей ненецкой породы // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1994. № 1–2. С. 53–58.
  28. Jombart T. Adegenet: 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>
  29. 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>
  30. 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>
  31. 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>
  32. 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.
  33. 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>
  34. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. P. 945–959.

35. *Evanno G., Regnaut S., Goudet J.* Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
36. *Earl D.A., Vonholdt B.M.* STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // *ConsNen.NAO. Genet. Resour.* 2012. V. 4. P. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
37. *Nei M.* *Molecular Evolutionary Genetics.* N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 512 p.
38. *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. (publ. online). <https://doi.org/10.7717/peerj.281>
39. *Warnes G.R., Bolker B., Bonebakker L.* Gplots: various R programming tools for plotting data, 2014. <http://CRAN.R-project.org/package=gplots>
40. *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>
41. *Мухачев А.Д.* Породы северных оленей и дальнейшая работа с ними // *Совершенствование технологии и повышение экономической эффективности северного оленеводства.* Новосибирск, 1989. С. 35–45.

## Analysis of the Genetic Diversity and Population Structure of the Nenets Native Breed of Reindeer Based on Microsatellite Markers

M. T. Semina<sup>a,\*</sup>, S. N. Kashtanov<sup>a</sup>, O. V. Babayan<sup>b</sup>, K. A. Layshev<sup>c</sup>, A. A. Yuzhakov<sup>c</sup>,  
V. N. Voronkova<sup>a</sup>, E. A. Nikolaeva<sup>a</sup>, and G. R. Svishcheva<sup>a,d</sup>

<sup>a</sup>*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

<sup>b</sup>*LTD “GORDIZ”, Moscow, 121205 Russia*

<sup>c</sup>*St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 196608 Russia*

<sup>d</sup>*Federal Research Center, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

\*e-mail: [magdalena.semina@gmail.com](mailto:magdalena.semina@gmail.com)

Northern reindeer breeding is the basis of the cultural and economic complex of the indigenous peoples and ethnic groups of the north of Russia. The study of breeds and intrabreed types of domestic reindeer and their genetic structure to a large extent helps to solve the problem of supporting the traditional way of life of this part of the population of our country. To study the genetic differentiation and phylogeny of populations of the Nenets breed of reindeer (*Rangifer tarandus* L.), we used a test system based on multiplex PCR analysis of 16 highly polymorphic STR markers: Rt6, BMS1788, Rt30, Rt1, Rt9, FCB193, Rt7, BMS745, C143, Rt24, OheQ, C217, C32, NVHRT16, T40 and C276. Using the developed test system based on the Laboratory of Comparative Animal Genetics of the Institute of General Genetics, 228 animals from 4 samples of the same breed from different farms of the Russian Federation were examined. 132 alleles were identified for 16 microsatellite loci, ranging from 2 alleles (locus C217) to 16 alleles (locus OheQ). The average number of alleles per locus for all samples was 8.25. No significant deviations from the Hardy–Weinberg equilibrium ( $p$ -value  $< 7.8 \times 10^{-4}$  with Bonferroni correction) were observed for the “sample–locus” combinations. For 4 populations of the Nenets breed of reindeer, 85 alleles for microsatellite loci are common. In total, 16 unique alleles were found: KhMAO–Yugra, Beloyarsk district, village. Nunto (Nen.HMAO) – 7, YaNAO, Salekhard and Priuralsky district (Nen.YamSHOS) – 4, YaNAO. The upper reaches of the Hanmei River (Nen.YaNAO) – 3, NAO, the Western part of the Bolshezemel'naya Tundra (Nen.NAO) – 2. The analysis of microsatellite variability revealed the levels of multilocus heterozygosity and allelic diversity, as well as the degree of inbreeding. According to the indicator of allelic diversity ( $A_r$ ), deer from the Yamal experimental station stand out with a value of 6.25, while in animals from the SPK ERV, the value was 5.85. In general, despite the presence of inbred animals in the samples, we can talk about a low level of inbreeding depression in the studied populations of Nenets reindeer.

**Keywords:** *Rangifer tarandus* L., nenets reindeer breed, genetic diversity, spatial and genetic structure of populations, phylogeny, STR markers, microsatellites, biodiversity.