

Генетическое разнообразие домашнего северного оленя по маркерам двух типов

В. С. Матюков[✉], Я. А. Жариков

¹ Институт агробиотехнологий им. А. В. Журавского Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»,

Сыктывкар, Россия

✉ E-mail: nipti38@mail.ru

Аннотация. Цель исследования – оценить и сопоставить генетическое разнообразие популяций домашних северных оленей по наследственному полиморфизму белков и *ISSR*-фрагментов ДНК. **Методология и методы.** Исследование полиморфизма белков и ферментов провели методом электрофореза в крахмальном и полиакриламидном гелях. Полиморфизм *ISSR*-фрагментов ДНК исследовали по стандартному методу фланкирования инвертированным повтором микросателлитных локусов участков ДНК. Обработку данных и построение графиков выполнили с помощью стандартных компьютерных программ Gclstats, Genepop, Excel. **Результаты.** По локусу трансферрина (*Tf*) у оленей Малоземельской и Большеземельской тундры было выявлено по девять аллелей. У островных колгуевских и материковых чукотских оленей – пять и семь аллелей соответственно. По аллельному разнообразию печеночной эстеразы (*Est-P₃*) и *ISSR*-фрагментов ДНК обследованные популяции не различались. Судя по значениям индексов Шеннона и эффективных элементов, уровень генетического разнообразия Чукотской материковой тундровой и Колгуевской островной популяций был ниже, чем Восточно-Европейских тундровых материковых популяций. Относительно северных оленей материковой тундры Восточной Европы Чукотская материковая и островная Колгуевская популяции по частотам 10 из 11 *ISSR*-фрагментов ДНК, аллелей *Est-P₃*, а также редких аллелей *Tf* дивергировали в противоположных направлениях. Ранжирование обследованных популяций по уровню генетического разнообразия, оцененного с помощью индексов Шеннона и эффективных групп по разным типам маркеров, дали неоднозначные результаты. **Научная новизна.** Во временном промежутке 40–50 лет по уровню генетического разнообразия выявили сходные тенденции в дивергенции материковой Чукотской и островной Колгуевской популяций относительно материковых популяций Мало- и Большеземельской тундры Восточной Европы.

Ключевые слова: аллели, частота, трансферрины, печеночная эстераза, *ISSR*-фрагменты, генетическое разнообразие, дифференциация.

Для цитирования: Матюков В. С., Жариков Я. А. Генетическое разнообразие домашнего северного оленя по маркерам двух типов // Аграрный вестник Урала. 2022. № 11 (226). С. 46–57. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-226-11-46-57.

Дата поступления статьи: 30.08.2022, **дата рецензирования:** 09.09.2022, **дата принятия:** 19.09.2022.

Постановка проблемы (Introduction)

Публикация М. Бренда в 1964 г. положила начало изучению генетико-популяционной структуры северного оленя с помощью генетических маркеров [1]. В нашей стране исследование полиморфизма белков и ферментов у северного оленя началось с публикации П. Н. Шубиным результатов исследования трансферринов у северного оленя и европейского лося [2]. В дальнейшем под руководством П. Н. Шубина был изучен полиморфизм более 20

белков и ферментов [3] у диких и домашних северных оленей [3; 4]. Геноеографический анализ распределения аллельных вариантов и генных частот *Tf* и печеночной эстеразы (*Est-P₃*) позволил подразделить массив домашних тундровых северных оленей, обитающих на территории Севера Евразии, на две большие группы популяций с условной границей по р. Лене [4; 5].

С 2000-х гг. в генетических исследованиях северного оленя начали широко использовать ДНК-

маркеры. Одним из первых отечественных исследований в данной области было изучение полиморфизма митохондриальной ДНК и *ISSR-PCR* маркеров в тувинской популяции северного оленя [6; 7]. Позднее с помощью высокополиморфных систем микросателлитов была показана возможность выявления особей северного оленя, принадлежащих к дикой, домашней или смешанным формам [8]. А. Н. Королев с соавторами провели исследование полиморфизма контрольного региона мтДНК диких и домашних северных оленей материковой части Европейского Северо-Востока России [9]. На основании анализа нуклеотидных последовательностей гиперварибельного участка контрольного региона мтДНК Ю. И. Рожков с коллегами уточнили внутривидовую генетическую структуру дикого северного оленя на территории Российской Федерации [10]. Ю. А. Столповский с соавторами показали высокую эффективность использования полиморфизма *STR*-маркеров ДНК для идентификации домашних и диких форм северного оленя, их принадлежности к экотипам и породам, а также определения миграционных потоков внутри вида [11]. Ряд работ был посвящен исследованию генетической изменчивости в локальных популяциях, обитающих на границах распространения вида [12–14]. Jian-Cheng Zhai et al. генотипировали по 11 микросателлитным локусам самую южную популяцию северного оленя (*Rangifer tarandus*), обитающую в горах Большого Хингана. По мнению исследователей, для сохранения локальных малочисленных популяций северного оленя необходимо создание природного заповедника и увеличение обмена оленями между различными популяциями [12]. Anderson D. G. et al. исследовали влияние на генетическую дифференциацию между популяциями традиции эвенков преднамеренно скрещивать домашнего и дикого северного оленя. В результате исследования сигнатур мтДНК и микросателлитов установили высокую дифференциацию между дикими и домашними популяциями. Предположили, что модель одомашнивания, при которой дикие самцы и домашние самки выборочно скрещиваются без тотальной гибридизации домашней популяции, поддерживается искусственно [13]. Большое количество исследований посвящено генетической характеристике популяций северного оленя по *ISSR*-фрагментам ДНК [15–18]. Анализу взаимосвязи полиморфизма *ISSR*-фрагментов с хозяйственноценными признаками посвящена работа Г. Я. Брызгалова и Л. С. Игнатович [19].

Значительное место в популяционно-генетических исследованиях северного оленя уделяется эколого-генетическим и эволюционным аспектам формирования генофондов. П. Н. Шубин обратил внимание на возникновение в популяции домашнего северного оленя географической клины по частотам генов *Tf* и *Est-P₃*. В результате моделирования про-

цесса воспроизводства репродуктивно изолированной популяции северных оленей острова Колгуев ему удалось показать, что вероятность случайного отклонения частот аллелей *Est-P₃* у островных оленей от генных частот в родительской материковой популяции не превышала пятипроцентный уровень значимости [3]. Интерес к эколого-генетической тематике не снижается и в настоящее время [20; 21].

Цель исследования – на основании сопоставления уровня генетического разнообразия, оцененного в одних и тех же популяциях домашнего северного оленя с помощью разных типов маркеров, получить новую информацию для понимания генетико-популяционных механизмов адаптации *Rangifer tarandus L., 1758* в меняющихся условиях среды.

Методология и методы исследования (Methods)

Генетическую характеристику популяций домашнего северного оленя получили в результате анализа опубликованных в литературе результатов исследования полиморфизма белков и *ISSR*-фрагментов ДНК [3; 5; 15–17]. Для анализа генетического разнообразия по наследственному полиморфизму белков в обработку включили результаты исследования полиморфизма трансферринов (*Tf*) и медленной печеночной эстеразы (*Est-P₃*) у северных оленей Восточно-Европейских тундровых материковых популяций: Малоземельской (колхозы Ненецкого автономного округа (НАО): «Путь к коммунизму», «Россия», им. Выгучейского), Большеземельской (совхозы Республики Коми (РК): «Городской», «Ижемский», «Фион», «Большая Инта»), репродуктивно изолированных от них и географически близкой к ним популяции острова Колгуев (совхоз «Колгуевский») и территориально удаленной материковой тундровой популяции северных оленей Чукотского полуострова (совхозы Чукотского автономного округа (ЧАО): «Пионер», им. 1 Ревкома Чукотки, «Канчаланский», им. XXII съезда КПСС, «Дружба», «Коммунист»). Методика электрофоретического исследования биохимического полиморфизма *Tf* (трансферрина) и *Est-P₃* (карбоксилэстераза печени) изложена в [3, с. 27–29, 50, 52, 86].

Для генетической характеристики популяций по *ISSR*-маркерам использовали опубликованные данные результатов исследования домашних северных оленей Малоземельской (Канино-Тиманской) популяции (СПК «Индиго», НАО) [15], островной Колгуевской популяции (сельскохозяйственный производственный кооператив – СПК «Колгуевский», НАО) [16], Чукотской автономный округ, сельскохозяйственные предприятия – СХП «Пионер», «Ваажский», «Возрождение», «Амгуэма», «Чаунское») [17] и Большеземельской популяции (СПК «Оленевод», РК, данные предоставлены хозяйством) [18]. Исследования полиморфизма *ISSR*-фрагментов ДНК выполнены по стандартному ме-

тоту фланкирования инвертированным повтором микросателлитных локусов участков ДНК (*ISSR-PCR*-маркеры), разработанному E. Zietkiewicz et al. [22]. Полученные данные обработали с помощью стандартных компьютерных программ Gclstats [15] и Генерор [17]. Отклонения частот аллелей *Tf*

и *ISSR*-фрагментов от средневзвешенных по двум материковым тундровым Восточноевропейским популяциям у оленей островной Колгуевской и материковой Чукотской тундровых популяций (Δp_i) нормировали к стандартной ошибке разницы ($s_{\Delta p_i}$). Стандартные ошибки частот встречаемости алле-

Таблица 1
Частота встречаемости *ISSR*-фрагментов у северных оленей островной Колгуевской, Чукотской и Восточно-Европейских материковых популяций

Фрагменты ДНК		Частота встречаемости <i>ISSR</i> -фрагментов в популяциях*			
№	Длина	Малоземельская (СПК Индига), $n = 718$) ²	Большеземельская (СПК «Оленевод», $n = 365$) ⁴	Колгуевская островная (СПК «Колгуевский», $n = 117$) ¹	Чукотская материковая тундровая (пять хозяйств, $n = 392$) ³
1	180...210	0,127 ± 0,0053	0,066 ± 0,0052	0,032 ± 0,0081	0,126 ± 0,0077
2	220...230	0,019 ± 0,0022	0,083 ± 0,0058	0,006 ± 0,0036	0,028 ± 0,0038
3	240...330	0,166 ± 0,0060	0,159 ± 0,0077	0,220 ± 0,0190	0,160 ± 0,0086
4	330...350	0,058 ± 0,0037	0,038 ± 0,0040	0,015 ± 0,0056	0,063 ± 0,0057
5	350...430	0,169 ± 0,0060	0,153 ± 0,0076	0,211 ± 0,0188	0,160 ± 0,0086
6	440...520	0,173 ± 0,0061	0,161 ± 0,0077	0,214 ± 0,0189	0,152 ± 0,0084
7	520...570	0,091 ± 0,0046	0,145 ± 0,0074	0,064 ± 0,0113	0,133 ± 0,0079
8	650...690	0,072 ± 0,0041	0,047 ± 0,0045	0,012 ± 0,0050	0,098 ± 0,0069
9	700...770	0,062 ± 0,0039	0,077 ± 0,0056	0,135 ± 0,0157	0,042 ± 0,0047
10	850...980	0,021 ± 0,0023	0,032 ± 0,0037	0,038 ± 0,0088	0,025 ± 0,0036
11	1100...1300	0,043 ± 0,0033	0,041 ± 0,0042	0,053 ± 0,0103	0,011 ± 0,0024
Рассчитано по частотам <i>ISSR</i>-фрагментов					
Индекс Шеннона (I_{Sh})		2,201	2,249	1,974	2,181
$D (Exp I_{Sh})$		9,03	9,48	7,20	8,86

Примечание. * Рассчитано нами по данным: ^{1,2} Романенко Т. М. [и др.] [15; 16], ³ Г. Я. Брызгалов [17], ⁴ данные предоставлены СПК «Оленевод», n – количество животных.

Table 1
Frequency of occurrence of *ISSR* fragments in reindeer of the Kolguev island, Eastern European and Chukchi mainland populations

DNA fragments		Frequency of occurrence of <i>ISSR</i> fragments in populations*			
No.	Length	Malozemel'skaya mainland tundra agricultural production cooperative "Indiga", $n = 718$) ²	Bol'shezemel'skaya tundra mainland (agricultural production cooperative "Olenevod", $n = 365$) ⁴	Kolguevskaya osrovnaya (agricultural production cooperative "Kolguevskiy", $n = 117$) ¹	Chukotskaya materikovaya tundrovaya (five farms, $n = 392$) ³
1	180...210	0.127 ± 0.0053	0.066 ± 0.0052	0.032 ± 0.0081	0.126 ± 0.0077
2	220...230	0.019 ± 0.0022	0.083 ± 0.0058	0.006 ± 0.0036	0.028 ± 0.0038
3	240...330	0.166 ± 0.0060	0.159 ± 0.0077	0.220 ± 0.0190	0.160 ± 0.0086
4	330...350	0.058 ± 0.0037	0.038 ± 0.0040	0.015 ± 0.0056	0.063 ± 0.0057
5	350...430	0.169 ± 0.0060	0.153 ± 0.0076	0.211 ± 0.0188	0.160 ± 0.0086
6	440...520	0.173 ± 0.0061	0.161 ± 0.0077	0.214 ± 0.0189	0.152 ± 0.0084
7	520...570	0.091 ± 0.0046	0.145 ± 0.0074	0.064 ± 0.0113	0.133 ± 0.0079
8	650...690	0.072 ± 0.0041	0.047 ± 0.0045	0.012 ± 0.0050	0.098 ± 0.0069
9	700...770	0.062 ± 0.0039	0.077 ± 0.0056	0.135 ± 0.0157	0.042 ± 0.0047
10	850...980	0.021 ± 0.0023	0.032 ± 0.0037	0.038 ± 0.0088	0.025 ± 0.0036
11	1100...1300	0.043 ± 0.0033	0.041 ± 0.0042	0.053 ± 0.0103	0.011 ± 0.0024
Shannon Index (I_{Sh})		2.201	2.249	1.974	2.181
$D (Exp I_{Sh})$		9.03	9.48	7.20	8.86

Note. * Here and further calculated by us according to: ^{1,2} Romanenko T. M. et al. [15; 16], ³ G. Ya. Bryzgalov [17], ⁴ data provided by the agricultural production cooperative "Olenevod", n is the number of animals.

лей и *ISSR*-фрагментов рассчитали по алгоритму для качественных признаков [23; 24].

По распределению частот аллелей и *ISSR*-фрагментов были рассчитаны индексы Шеннона (I_{sh}) [25]. Последние по сравнению с другими более специализированными мерами биоразнообразия имеют преимущество, поскольку с их помощью можно оценить любую гетерогенность независимо от ее биологической природы [26]. В отличие от индекса гетерозиготности, максимальное значение которого для любого числа аллелей равно 1, верхняя граница индекса Шеннона равна $\ln(M)$, где M – число аллелей (групп, морф, типов) в популяции. Экспоненциальная функция конвертирует значения индекса Шеннона в показатель разнообразия, выражаемый эффективным числом элементов ($D = \text{Exp}I_{sh}$) [26].

Статистическую обработку данных [3; 5; 15–17], расчеты индексов, построение диаграмм выполнили с помощью стандартного пакета Microsoft Office в программе Excel.

Результаты (Results)

Индивидуальное генотипирование и оценка генетической изменчивости с помощью *ISSR*-маркеров в популяциях северных оленей трех популяций Восточной Европы и Чукотской тундровой материковой популяции [15–17] выявило в каждой из проанализированных выборок по 11 *ISSR*-фрагментов ДНК (таблица 1). Концентрация трех из них, а именно: 3, 5, 6 во всех выборках превышала частоту 0,1. С низкими частотами встречались *ISSR*-фрагменты 10 и 11.

По частотам *ISSR*-фрагментов наблюдалась заметная дифференциация между соседними Восточно-Европейскими популяциями. Наиболее высокие значения индексов Шеннона (I_{sh}) и эффективных элементов (D_{sh}) характеризовали Большеземельскую популяцию, затем по убыванию Малоземельскую (Канино-Тиманскую), Чукотскую и Колгуевскую. Судя по значениям I_{sh} и D_{sh} , Чукотская материковая популяция по уровню генетического разнообразия была ближе к Малоземельской, чем к Большеземельской популяции, и превосходила островную Колгуевскую (таблица 1).

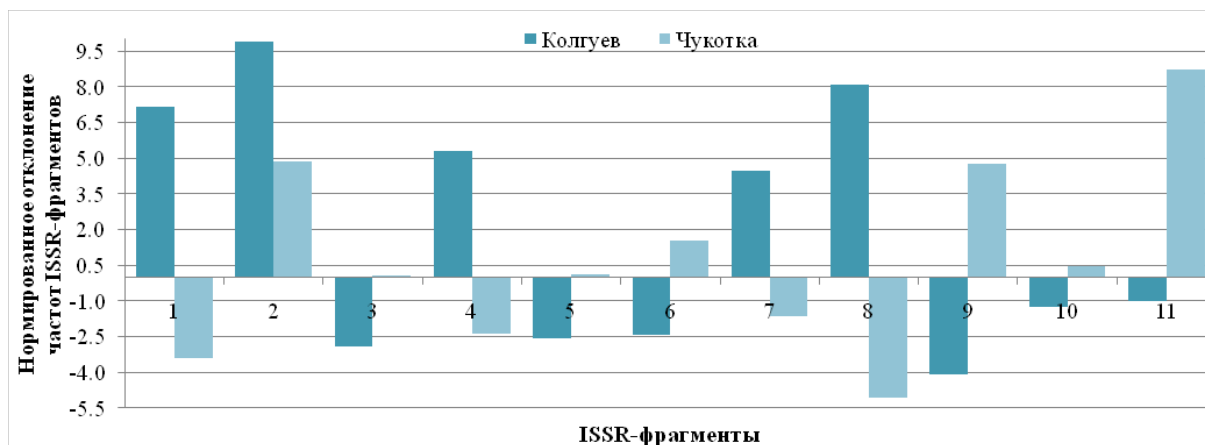


Рис. 1. Отклонения частот (Δ) *ISSR*-фрагментов в Колгуевской и Чукотской популяциях от средневзвешенной по тундровым материковым Восточно-Европейским популяциям, нормированные к ошибкам разницы (Δ/s_{Δ}) (рассчитано авторами по [15–17] и по данным, предоставленным СПК «Оленевод»)

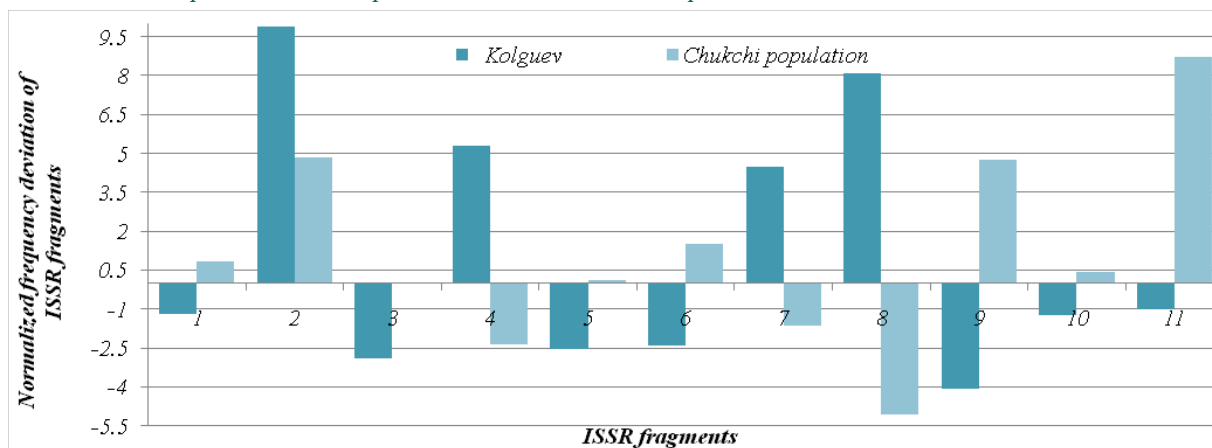


Fig. 1. Deviation of *ISSR* fragment frequencies (Δ) in the Kolguev and Chukchi populations from the average for tundra mainland Eastern European populations (Δ), Normalized to the difference error (Δ/s_{Δ}) (calculated by the authors from the data [15–17] and data provided by the agricultural production cooperative “Olenevod”)

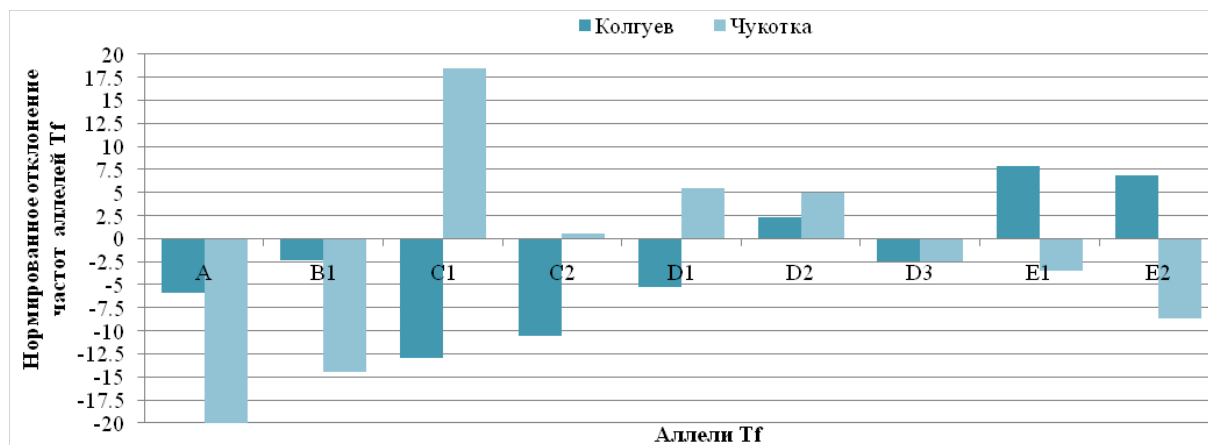


Рис. 2. Отклонения частот аллелей (Δ) Tf в Колгуевской и Чукотской популяциях от средних по тундровым материковым Восточноевропейским популяциям, нормированные к ошибкам разницы (Δ/s_{Δ}), рассчитано авторами по [3; 5]

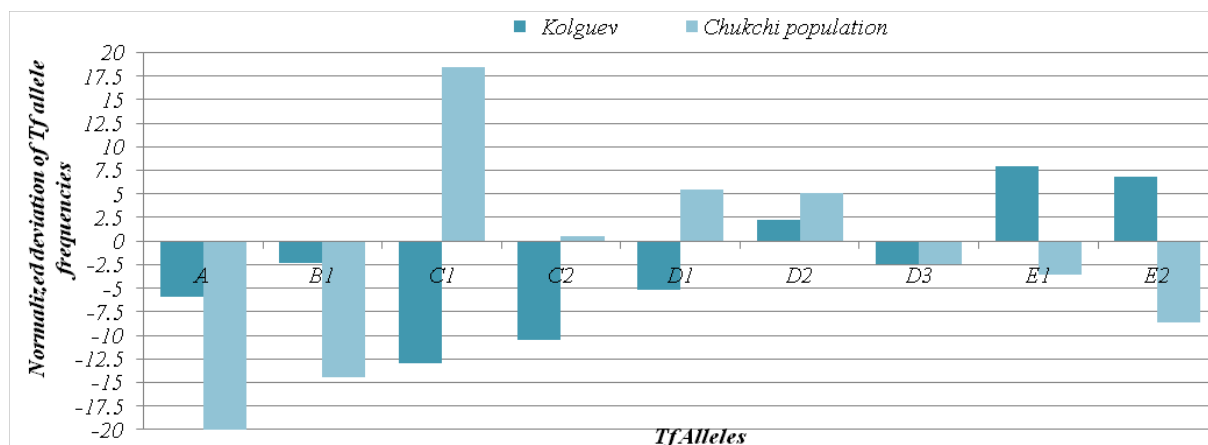


Fig. 2. Normalized to the deviation (Δ) of the Tf allele frequencies in the Kolguev and Chukotka populations from the average for the tundra mainland East European populations, normalized to the error of the difference (Δ/s_{Δ}), calculated by the authors from the data of [3; 5]

Дифференциация по частотам отдельных ISSR-фрагментов островной Колгуевской и Чукотской материковой популяций от средневзвешенных по Восточно-Европейским материковым популяциям показана на рис. 1.

Достоверные отклонения установлены по ISSR-фрагментам 1, 2, 4, 8, 9.

Вариация аллельной структуры и распределение частот генов Tf по отдельным популяциям представлены в таблице 2. По локусу трансферрина у оленей Малоземельской и Большеземельской популяций выявили по девять аллелей Tf. У островных колгуевских и материковых чукотских оленей обнаружили соответственно пять и семь аллелей.

У оленей Колгуевской популяции не были представлены редкие у Восточно-Европейских материковых оленей аллели Tf^c_1 , Tf^c_2 , Tf^d_1 и Tf^d_3 , у чукотских – Tf^d_3 и Tf^e_1 . У оленей всех популяций с высокими частотами встречались аллели Tf^d_2 и Tf^b_1 . В двух европейских материковых популяциях, кроме того, с высокой частотой встречался аллель Tf^a . Аллель Tf^c_1 у восточноевропейских материковых

оленей встречался с низкой частотой (0,063–0,064), у чукотских его частота возрастала до 0,331. У колгуевских оленей значительно повышались частоты редких аллелей в других популяциях Tf^e_1 и Tf^e_2 соответственно до 0,103 и 0,131.

По Tf^a , Tf^c_1 , Tf^c_2 , Tf^d_1 , Tf^e_1 , Tf^e_2 отклонения частот аллелей от средневзвешенных по двум материковым популяциям Восточной Европы в Колгуевской островной популяции составили 5 и более ошибок разницы. Чукотская популяция достоверно отличалась от средних по Восточно-Европейским тундровым популяциям по частотам Tf^a , Tf^c_1 , Tf^d_1 , Tf^d_2 , Tf^e_1 , Tf^e_2 (рис. 2).

У чукотских и колгуевских оленей отклонения от средневзвешенных частот по аллелям, которые встречались у Восточно-Европейских материковых популяций с высокими частотами, были однонаправленными по Tf^a и Tf^b_1 в сторону снижения, а по Tf^d_2 – в сторону повышения. По аллелям, встречавшимся с низкими частотами Tf^c_1 , Tf^e_1 , Tf^e_2 , отклонения были достоверны при $p < 0,001$ и разнонаправлены.

Таблица 2
Частота встречаемости аллелей *Tf* у северных оленей островной Колгуевской и материковых популяций*

Аллели	Восточно-Европейские популяции			Чукотская материковая тундровая популяция, (6 хозяйств, $n = 598$)
	Малоземельская (2 хозяйства, $n = 502$)	Большеземельская (3 хозяйства, $n = 728$)	Колгуевская (совхоз «Колгуевский», $n = 302$)	
A	0,173 ± 0,0119	0,141 ± 0,0091	0,079 ± 0,011	0,005 ± 0,002
B1	0,353 ± 0,0151	0,335 ± 0,0124	0,296 ± 0,019	0,143 ± 0,010
C1	0,064 ± 0,0077	0,063 ± 0,0064	0	0,331 ± 0,013
C2	0,043 ± 0,0064	0,043 ± 0,0053	0	0,047 ± 0,006
D1	0,012 ± 0,0034	0,01 ± 0,0026	0	0,046 ± 0,006
D2	0,320 ± 0,0147	0,361 ± 0,0126	0,391 ± 0,020	0,427 ± 0,014
D3	0,003 ± 0,0017	0,002 ± 0,0012	0	0
E1	0,003 ± 0,0017	0,007 ± 0,0022	0,103 ± 0,012	0
E2	0,029 ± 0,0053	0,038 ± 0,0050	0,131 ± 0,014	0,001 ± 0,001
Индекс Шеннона (I_{Sh})	1,538	1,537	1,428	1,326
D ($Exp I_{Sh}$)	4,65	4,65	4,17	3,77

Примечание. * Здесь и далее рассчитано авторами [3; 5].

Table 2
Frequency of occurrence of *Tf* alleles in reindeer of the island Kolguev and mainland populations*

Alleles	By Eastern European populations			Chukotskaya materikovaya tundrovaya (6 farms, $n = 598$)
	Malozemel'skaya (2 farms, $n = 502$)	Bol'shezemel'skaya (3 farms, $n = 728$)	Kolguevskaya (Kolguevskiy state farm, $n = 302$)	
A	0.173 ± 0.0119	0.141 ± 0.0091	0.079 ± 0.011	0.005 ± 0.002
B1	0.353 ± 0.0151	0.335 ± 0.0124	0.296 ± 0.019	0.143 ± 0.010
C1	0.064 ± 0.0077	0.063 ± 0.0064	0	0.331 ± 0.013
C2	0.043 ± 0.0064	0.043 ± 0.0053	0	0.047 ± 0.006
D1	0.012 ± 0.0034	0.01 ± 0.0026	0	0.046 ± 0.006
D2	0.320 ± 0.0147	0.361 ± 0.0126	0.391 ± 0.020	0.427 ± 0.014
D3	0.003 ± 0.0017	0.002 ± 0.0012	0	0
E1	0.003 ± 0.0017	0.007 ± 0.0022	0.103 ± 0.012	0
E2	0.029 ± 0.0053	0.038 ± 0.0050	0.131 ± 0.014	0.001 ± 0.001
Shannon Index (I_{Sh})	1.538	1.537	1.428	1.326
D ($Exp I_{Sh}$)	4.65	4.65	4.17	3.77

Note. * Here and further calculated by the authors according to [3; 5].

По локусу *Est-P₃* частота более редкого у восточно-европейских материковых оленей аллеля *Est-P₃^A* достоверно возрастала у оленей острова Колгуев ($p < 0,001$). У материковых чукотских оленей по сравнению с европейскими тундровыми популяциями, напротив, его частота достоверно снижалась ($p < 0,001$). Ранги популяций при оценке их генетического разнообразия с помощью индексов Шеннона и эффективных элементов по частотам *Tf* и *Est-P₃* совпадали (таблицы 2, 3).

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Оленеводство играет важнейшую роль в истории, культуре и экономике коренных народов Севера. Тем не менее вопрос о времени и месте его возникновения и распространения остается открытым [21]. Существует гипотеза, что в Западной Сибири,

а затем и на севере Русской равнины оленеводство появилось с приходом в этот регион из Саян и Алтая самодийских племен – предков современных ненцев [27]. Формирование Мало- и Большеземельской тундровых популяций, как и островной Колгуевской популяции домашнего северного оленя, бесспорно, связано с заселением ненцами Восточно-Европейской тундры [28; 29]. Происхождение Чукотской популяции сложнее. По одной из гипотез, оленеводство на Чукотке возникло конвергентно. Другая версия предполагает, что чукчи заимствовали оленеводство от тунгусов. Из истории известно, что на протяжении длительного периода времени чукотское оленеводство формировалось в тесном взаимодействии с более древними соседними эвенкийской (тунгусской), эвенской и коряжской

популяциями [30]. Учитывая сложный генезис Чукотской популяции, можно было предположить ее высокое генетическое разнообразие. Однако по значениям индексов Шеннона и эффективных элементов при равном числе *ISSR*-фрагментов Чукотская популяция незначительно уступила материковым тундровым популяциям Восточной Европы и превзошла только островную Колгуевскую. Уровень генетического разнообразия Чукотской популяции, оцененный с помощью полиморфизма *Tf* и *Est-P₃*, был значительно ниже, чем у Восточно-Европейских популяций, включая островную колгуевскую.

Анализ распределения частот *ISSR*-фрагментов в Колгуевской и Чукотской популяциях относительно средневзвешенных по двум Восточно-Европейским материковым тундровым популяциям выявил у чукотских и колгуевских оленей единственный однонаправленный сдвиг в сторону повышения частоты *ISSR*-фрагмента 2. По частотам остальных 10 *ISSR*-фрагментов между этими популяциями наблюдали различные по величине и достоверности разнонаправленные отклонения, т. е. дивергенция Колгуевской и Чукотской популяций по частотам *ISSR*-фрагментов от материковых популяций Восточной Европы происходила в противоположных направлениях. Сходная тенденция прослеживалась при сравнении Чукотской материковой и островной Колгуевской популяций по частотам аллелей локусов *Est-P₃* и редких аллелей *Tf* (рис. 2, таблица 3).

Несовпадение по направлению отклонений частот по аллелям *Tf*, *Est-P₃* и *ISSR*-фрагментов в Колгуевской и Чукотской популяциях от средневзвешенных по Восточно-Европейским популяциям можно интерпретировать по-разному. Однако если следовать гипотезе о едином саяно-алтайском центре одомашнивания северного оленя [27], то нельзя исключить, что наблюдаемая генетическая дифференциация популяций по генетическому разнообразию не случайна, а является следствием действия дизруптивных (не исключая селективные) сил [21]. В связи с этим заметим, что определяющими факторами формирования генетической структуры популяции в домашнем оленеводстве могут быть не географические межпопуляционные расстояния, а ограничения миграционных возможностей, обусловленные методом содержания животных [11], и искусственное (селекционное) поддержание модели одомашнивания при скрещивании домашней и дикой формы [13]. Климатические, кормовые и технологические условия в различных географических зонах ведения оленеводства существенно различаются. Поэтому даже при допущении маловероятной генетической однородности предковой популяции одомашненного северного оленя микроэволюционные факторы, включая естественный и искусственный отбор, не могут не привести к генетической дифференциации отдельных популяций, что наглядно демонстрирует дифференциация

Таблица 3
Частоты аллелей *Est-P₃* в популяциях домашнего северного оленя*

Аллели	Материковые тундровые популяции			Колгуевская островная (n = 109)
	Малоземельская (n = 459)	Большеземельская (n = 84)	Чукотская (n = 180)	
A	0,257 ± 0,0144	0,262 ± 0,0339	0,072 ± 0,0136	0,637 ± 0,0326
B	0,743 ± 0,0144	0,738 ± 0,0339	0,928 ± 0,0136	0,363 ± 0,0326
Индекс Шеннона (<i>I_{Sh}</i>)	0,570	0,575	0,259	0,655
D (<i>Exp I_{Sh}</i>)	1,77	1,78	1,30	1,93
Средние значения индексов по <i>Tf</i> и <i>Est-P₃</i>				
Индекс Шеннона (<i>I_{Sh}</i>)	1,054	1,056	0,793	1,042
D (<i>Exp I_{Sh}</i>)	3,21	3,21	2,54	3,05

Примечание. * Рассчитано авторами по [3].

Table 3
Frequencies of *Est-P₃* alleles in populations of domesticated reindeer*

Alleles	Mainland tundra populations			Kolguevskaya ostrovnaya (n = 109)
	Malozemel'skaya (n = 459)	Bol'shezemel'skaya (n = 84)	Chukotskaya (n = 180)	
A	0.257 ± 0.0144	0.262 ± 0.0339	0.072 ± 0.0136	0.637 ± 0.0326
B	0.743 ± 0.0144	0.738 ± 0.0339	0.928 ± 0.0136	0.363 ± 0.0326
Shannon Index (<i>I_{Sh}</i>)	0.570	0.575	0.259	0.655
D (<i>Exp I_{Sh}</i>)	1.77	1.78	1.30	1.93
Average values of indices by <i>Tf</i> and <i>EstP₃</i>				
Shannon Index (<i>I_{Sh}</i>)	1.054	1.056	0.793	1.042
D (<i>Exp I_{Sh}</i>)	3.21	3.21	2.54	3.05

Note. * Calculated by the authors from [3].

островной Колгуевской популяции с материнскими тундровыми Восточной Европы [3; 29]. Гораздо сложнее объяснить дрейф в противоположных направлениях относительно материковых тундровых популяций Восточной Европы Чукотской и Колгуевской популяций. Подтвердить или опровергнуть селективную детерминацию их дифференциации, по-видимому, можно было бы в ходе долгосрочных наблюдений за динамикой генетических характеристик популяций по выбывшим и выжившим особям [31–34], а также исследованием костных археологических артефактов [35]. Одновременное комплексное исследование морфологических и молекулярно-генетических маркеров может позволить получить новую информацию для отслеживания процесса одомашнивания северного оленя и, вполне возможно, выявить молекулярно-генетические

системы маркеров, связанные с эколого-генетической адаптацией вида *Rangifer tarandus L.*, 1758.

По частотам *ISSR*-фрагментов, аллелям *Est-P₃* и редким у материковых оленей Мало- и Большеземельской тундры аллелям *Tf* наблюдали сходные тенденции в дивергенции материковой Чукотской и островной Колгуевской популяций относительно материковых тундровых восточно-европейских. Ранжирование обследованных популяций по уровню генетического разнообразия, оцененного с помощью индексов Шеннона и эффективных групп по разным типам маркеров, дали неоднозначные результаты.

Благодарности

Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России FGMW-2019-0051, регистрационный номер НИОКТР 1021062411604-8-4.1.1.

Библиографический список

1. Braend M. Polymorphism in the serum proteins of the reindeer // *Nature*. 1964. Vol. 203. No. 4945. P. 674. DOI: 10.1038/203674a0.
2. Шубин П. Н. Генетика трансферринов северного оленя и европейского лося // *Генетика*. 1969. Т. 5. № 1. С. 37–41.
3. Шубин П. Н., Ефимцева Э. А. Биохимическая и популяционная генетика северного оленя. Ленинград: Наука, 1988. 103 с.
4. Шубин П. Н., Ионова Т. А. Идентификация 13 аллелей *Tf*-локуса у северного оленя (*Rangifer tarandus L.*) // *Цитология и генетика*. 1983. Т. 25. № 3. С. 60–62.
5. Шубин П. Н., Матюков В. С. Генетическая дифференциация популяция северных оленей // *Генетика*. 1982. Т. 18. № 12. С. 2030–2036.
6. Кол Н. В., Королев А. Л., Захаров И. А. Полиморфизм митохондриальной ДНК в тувинской популяции северного оленя (*Rangifer tarandus L.*) // *Генетика*. 2006. Т. 42. № 1. С. 110–112.
7. Кол Н. В., Лазебный О. Е. Полиморфизм *ISSR*-PCR маркеров в тувинской популяции северного оленя (*Rangifer tarandus L.*) // *Генетика*. 2006. Т. 42. № 12. С. 1731–1734.
8. Харзинова В. Р., Денискова Т. Е., Сермягин А. А., Доцев А. В., Соловьева А. Д., Зиновьева Н. А. Эволюция методов оценки биоразнообразия северного оленя (*Rangifer tarandus*) // *Сельскохозяйственная биология*. 2017. Т. 52. № 6. С. 1083–1093. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.6.1083rus.
9. Королев А. Н., Мамонтов В. Н., Холодова М. В., Баранова А. И. [и др.] Полиморфизм контрольного региона мтДНК северных оленей (*Rangifer tarandus*) материковой части Европейского Северо-Востока // *Зоологический журнал*. 2017. Т. 96. № 1. С. 106–118.
10. Рожков Ю. И., Давыдов А. В., Моргунов Н. А., Осипов К. И. [и др.] Генетическая дифференциация северного оленя *Rangifer tarandus L.* по пространству Евразии в связи с особенностями его деления на подвиды // *Кролиководство и звероводство*. 2020. № 2. С. 23–36. DOI: 10.24411/0023-4885-2020-10203.
11. Столповский Ю. А., Бабаян О. В., Каштанов С. Н., Пискунов А. К. [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. 1410–1416. DOI: 10.31857/S0016675820120139.
12. 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 [e-resource] // *Zoological Studies*. 2017. Vol. 56. DOI: 10.6620/ZS.2017.56-11. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6517736> (date of reference: 27.08.2022).
13. 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 [e-resource] // *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7. No. 17. Pp. 6790–6802. DOI: 10.1002/ece3.3230. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5587498> (date of reference: 27.08.2022).
14. 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. Vol. 30. No. 1. Pp. 24–29. DOI: 10.1080/24701394.2018.1448081.

15. Романенко Т. М., Калашникова Л. А., Филиппова Г. И., Лайшев К. А. Генетическая структура популяции северных оленей о. Колгуев Ненецкого автономного округа // Достижения науки и техники АПК. 2014. № 4. С. 68–70.
16. Романенко Т. М., Филиппова Г. И. Генетический полиморфизм в популяции домашнего северного оленя Канино-Тиманской тундры Ненецкого АО // Международный научный журнал «Символ науки». 2015. № 11. С. 44–52.
17. Брызгалов Г. Я. Генетическая характеристика популяций северных оленей различных географических районов Чукотского автономного округа // Теоретические и прикладные проблемы АПК. 2019. № 3. С. 43–49.
18. Брызгалов Г. Я. Генетическая структура популяции северных оленей Магаданской области // Дальневосточный аграрный вестник. 2018. № 3. С. 47–50.
19. Брызгалов Г. Я., Игнатович Л. С. Подход к оценке связи микросателлитных локусов геномной ДНК и продуктивных качеств северных оленей чукотской породы // Генетика и разведение животных. 2020. № 3. С. 12–19. DOI: 10.31043/2410-2733-2020-3-12-19.
20. 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 [e-resource] // Journal of Archaeological Science: Reports. 2018. Vol. 19. No. 8. Pp. 279–286. DOI: 10.1016/j.jasrep.2018.02.048. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2352409X2030482X> (date of reference: 27.08.2022).
21. Knut H. Røed, Kjersti S. Kvie and Bård-jørgen bårdsen. genetic structure and origin of semi-domesticated reindeer // In book: Reindeer Husbandry and Global Environmental Change: Pastoralism in Fennoscandia. Edited By Tim Horstkotte, Øystein Holand, Jouko Kumpula, Jon Moen. London & New York. Swedish University of Agricultural Sciences (SLU). 2022. Pp. 46–60. DOI: 10.4324/9781003118565-4.
22. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome Fingerprinting by Simple Sequence Repeat (SSR)-Anchored Polymerase Chain Reaction Amplification [e-resource] // Genomics. 1994. Vol. 20. No. 2. Pp. 176–183. DOI: 10.1006/geno.1994.1151.
23. Животовский Л. А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники: Общая генетика. 1983. № 6. С. 76–104.
24. Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Высшая школа, 1978. 416 с.
25. Розенберг Г. С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19. № 2. С. 4–25.
26. Кузнецов В. М. Информационно-энтропийный подход к анализу генетического разнообразия популяций (аналитический обзор) // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2022. Т. 23. № 2. С. 159–173. DOI: 10.30766/2072-9081.2022.23.2.159-173.
27. Помишин С. Б. Происхождение оленеводства и domestикация северного оленя. Москва: Наука, 1990. 141 с.
28. Ненецкое оленеводство: география, этнография, лингвистика / Под ред. Д. В. Араютова, М. Д. Люблинской. Санкт-Петербург: МАЭ РАН. (Серия «Кунсткамера – Архив». Т. VIII). 2018. 184 с.
29. Добротворский И. М. Зоотехническая характеристика оленеводства на острове Колгуев // Труды НИИ Полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство. 1938. Вып. 2. С. 163–221.
30. Сыроечковский Е. Е. Северный олень. Москва: Агропромиздат, 1986. 256 с.
31. Матюков В. С., Шубин П. Н., Ефимцева Э. А. [и др.] Эколого-генетические аспекты разведения северных оленей в России // Аграрная наука – сельскохозяйственному производству Севера: сборник научных трудов Архангельск, 2009. С. 100–106.
32. Strandén I., Kantanen J., Russo I. M., Orozco-terWengel P., Bruford M.W. Genomic selection strategies for breeding adaptation and production in dairy cattle under climate change. Clingen Consortium [e-resource] // Heredity (Edinb). 2019. Vol. 123. No. 3. Pp. 307–317. DOI: 10.1038/s41437-019-0207-1. URL: <https://www.nature.com/articles/s41437-019-0207-1> (date of reference: 07.04.2021).
33. Kantanen J., Løvendahl P., Strandberg E., Eythorsdottir E., Li M. H., Kettunen-Præbel A., Berg P., Meuwissen T. Utilization of farm animal genetic resources in a changing agro-ecological environment in the Nordic countries // Frontiers in Genetics. 2015. Vol. 6. No. 52. Pp. 1–9. DOI: 10.3389/fgene.2015.00052.
34. Amaral A. J., Pavão A. L., Gama L. T. Animals (Basel). 2020. Vol. 10. No. 6. Pp. 1089–1109. DOI: 10.3390/ani10061089.
35. Pelletier M., Kotiaho S., Salmi A.-K. Identifying early stages of reindeer domestication in the archaeological record: a 3D morphological investigation on forelimb bones of modern populations from Fennoscandia [e-resource] // Environmental Science Archaeological and Anthropological Sciences. 2020. Vol. 62. No. 6. Pp. 303–328. DOI: 10.1007/s12520-020-01123-0.

Об авторах:

Валерий Самуилович Матюков¹, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ORCID 0000-0002-3504-6864, AuthorID 856195; +7 908 697-36-38, nipti38@mail.ru

Яков Александрович Жариков¹, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, ORCID-0000-0002-8644-2322, AuthorID 32082; +7 904 201-94-85, zharikov.yakov@yandex.ru

¹ Институт агробиотехнологий им. А. В. Журавского Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», Сыктывкар, Россия

Genetic diversity of domestic reindeer by markers of two types

V. S. Matyukov¹✉, Ya. A. Zharikov¹

¹ A. V. Zhuravsky Institute of Agro-Biotechnologies of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

✉E-mail: nipti38@mail.ru

Abstract. The purpose of the study was to evaluate and compare the genetic diversity of populations of domestic reindeer by hereditary polymorphism of proteins and ISSR DNA fragments. **Methodology and methods.** The polymorphism of proteins and enzymes was studied by electrophoresis in starch and polyacrylamide gels. Polymorphism of ISSR DNA fragments was studied by the standard method of flanking by inverted repetition of microsatellite loci of DNA sites. Data processing and plotting were performed using standard computer programs Gclstats, Genepop, Excel. **Results.** According to the transferrin locus (*Tf*), nine alleles were identified in the deer of the Little-Earth and Big-Earth tundra. Island Kolguev and mainland Chukchi deer have five and seven alleles, respectively. According to the allelic diversity of hepatic esterase (*Est-P₃*) and ISSR DNA fragments, the examined populations did not differ. Judging by the values of the Shannon indices and effective elements, the level of genetic diversity of the Chukchi mainland tundra and Kolguev Island populations was lower than that of the Eastern European tundra mainland populations. Relative to the reindeer of the mainland tundra of Eastern Europe, the Chukchi mainland and Kolguev island populations diverged in opposite directions according to the frequencies of 10 out of 11 ISSR DNA fragments, *Est-P₃* alleles, as well as rare *Tf* alleles. Comparison of estimates of genetic diversity by different types of markers in the examined populations using Shannon indices and effective elements gave ambiguous results. **Scientific novelty.** According to the level of genetic diversity in the time interval of 40–50 years, similar trends in the divergence of the mainland Chukchi and island Kolguev populations relative to the mainland populations of the Little and Big-Earth tundra of Eastern Europe were revealed.

Keywords: alleles, frequency, transferrins, hepatic esterase, ISSR fragments, genetic diversity, differentiation.

For citation: Matyukov V. S., Zharikov Ya. A. Geneticheskoe raznoobrazie domashnego severnogo olenya po markeram dvukh tipov [Genetic diversity of domestic reindeer by markers of two types] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2022. No. 11 (226). Pp. 46–57. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-226-11-46-57. (In Russian.)

Date of paper submission: 30.08.2022, **date of review:** 09.09.2022, **date of acceptance:** 19.09.2022.

References

1. Braend M. Polymorphism in the serum proteins of the reindeer // Nature. 1964. Vol. 203. No. 4945. P. 674. DOI: 10.1038/203674a0.
2. Shubin P. N. Genetika transferrinov severnogo olenya i evropeyskogo losya [Genetics of transferrins of reindeer and European elk] // Genetika. 1969. Vol. 5. No. 1. Pp. 37–41. (In Russian.)
3. Shubin P. N., Efimtseva E. A. Biokhimicheskaya i populyatsionnaya genetika severnogo olenya [Biochemical and population genetics of reindeer]. Leningrad: Nauka, 1988. 103 p. (In Russian.)
4. Shubin P. N., Ionova T. A. Identifikatsiya 13 alleley Tf-lokusa u severnogo olenya (*Rangifer tarandus L.*) [Identification of 13 Tf-locus alleles in reindeer (*Rangifer tarandus L.*)] // Cytology and Genetics. 1983. Vol. 25. No. 3. Pp. 60–62. (In Russian.)
5. Shubin P. N., Matyukov V. S. Geneticheskaya differentsiatsiya populyatsiya severnykh oleney [Genetic differentiation of the reindeer population] // Genetiks. 1982. Vol. 18. No. 12. Pp. 2030–2036. (In Russian.)

6. Kol N. V., Korolev A. L., Zaxarov I. A. Polimorfizm mitoxondrial'noj DNK v tuvinskoj populyacii severnogo olenya (*Rangifer tarandus* L.) [Mitochondrial DNA polymorphism in the Tuvan population of reindeer (*Rangifer tarandus* L.)] // Genetika. 2006. T. 42. № 1. S. 110–112. (In Russian.)
7. Kol N. V., Lazebnyy O. E. Polimorfizm ISSR-PCR markerov v tuvinskoj populyatsii severnogo olenya (*Rangifer tarandus* L.) [Polymorphism of ISSR-PCR markers in the Tuvan population of reindeer (*Rangifer tarandus* L.)] // Genetika. 2006. Vol. 42. No. 12. Pp. 1731–1734. (In Russian.)
8. Kharzinova V. R., Deniskova T. E., Sermyagin A. A., Dotsev A. V., Solov'eva A. D., Zinov'eva N. A. Evolyutsiya metodov otsenki bioraznoobraziya severnogo olenya (*Rangifer tarandus*) [Evolution of methods for assessing the biodiversity of reindeer (*Rangifer tarandus*)] // Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. 2017. Vol. 52. No. 6. Pp. 1083–1093. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.6.1083rus. (In Russian.)
9. Korolev A. N., Mamontov V. N., Kholodova M. V., Baranova A. I. [i dr.] Polimorfizm kontrol'nogo regiona mtDNK severnykh oleney (*Rangifer tarandus*) materikovoy chasti Evropeyskogo Severo-Vostoka a [Polymorphism of the control region of mtDNA of reindeer (*Rangifer tarandus*) of the mainland of the European Northeast] // Zoologicheskij zhurnal. 2017. Vol. 96. No. 1. Pp. 106–118. (In Russian.)
10. Rozhkov Yu. I., Davydov A. V., Morgunov N. A., Osipov K. I. et al. Geneticheskaya differentsiatsiya severnogo olenya *Rangifer tarandus* L. po prostranstvu Evrazii v svyazi s osobennostyami ego deleniya na podvidy [Genetic differentiation of reindeer *Rangifer tarandus* L. across the Eurasian space in connection with the peculiarities of its division into subspecies] // Rabbit breeding and fur farming international interdisciplinary journal. 2020. No. 2. Pp. 23–36. DOI: 10.24411/0023-4885-2020-10203. (In Russian.)
11. Stolpovskiy Yu. A., Babayan O. V., Kashtanov S. N., Piskunov A. K. [i dr.] Geneticheskaya otsenka porod severnogo olenya (*Rangifer tarandus*) i ikh dikogo predka s pomoshch'yu novoy paneli STR-markerov [Genetic assessment of reindeer breeds (*Rangifer tarandus*) and their wild ancestor using a new panel of STR markers] // Genetika. 2020. Vol. 56. No. 12. Pp. 1410–1416. DOI: 10.31857/S0016675820120139. (In Russian.)
12. 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 [e-resource] // Zoological Studies. 2017. Vol. 56. DOI: 10.6620/ZS.2017.56-11. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6517736> (date of reference: 27.08.2022).
13. Anderson D. G., Kvě 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 [e-resource] // Ecology and Evolution. 2017. Vol. 7. No. 17. Pp. 6790–6802. DOI: 10.1002/ece3.3230. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5587498> (date of reference: 27.08.2022).
14. 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. Vol. 30. No. 1. Pp. 24–29. DOI: 10.1080/24701394.2018.1448081.
15. Romanenko T. M., Kalashnikova L. A., Filippova G. I., Layshev K. A. Geneticheskaya struktura populyatsii severnykh oleney o. Kolguev Nenetskogo avtonomnogo okruga [Genetic structure of the reindeer population of Kolguev Island of the Nenets Autonomous Okrug] // Achievements of science and technology of the AIC. 2014. No. 4. Pp. 68–70. (In Russian.)
16. Romanenko T. M., Filippova G. I. Geneticheskij polimorfizm v populyatsii domashnego severnogo olenya Kanino-Timanskoj tundry Nenetskogo AO [Genetic polymorphism in the population of domestic reindeer of the Kanino-Timan tundra of the Nenets Autonomous District] // Mezhdunarodnyy nauchnyy zhurnal "Simvol nauki". 2015. No. 11. Pp. 44–52. (In Russian.)
17. Bryzgalov G. Ya. Geneticheskaya kharakteristika populyatsiy severnykh oleney razlichnykh geograficheskikh rayonov Chukotskogo avtonomnogo okruga [Genetic characteristics of reindeer populations of various geographical areas of the Chukotka Autonomous Okrug] // Theoretical and Applied Problems of Agro-industry. 2019. No. 3. Pp. 43–49. (In Russian.)
18. Bryzgalov G. Ya. Geneticheskaya struktura populyatsii severnykh oleney Magadanskoy oblasti [Genetic structure of the reindeer population of the Magadan region] // Agricultural Journal in the Far East Federal District. 2018. No. 3. Pp. 47–50. (In Russian.)
19. Bryzgalov G. Ya., Ignatovich L. S. Podkhod k otsenke svyazi mikrosatellitnykh lokusov genomnoy DNK i produktivnykh kachestv severnykh oleney chukotskoj porody [The way of value of Correlation of genomic DNA microsatellite loci and live weight of Chukchi reindeer] // Genetics and breeding of animals. 2020. No. 3. Pp. 12–19. DOI: 10.31043/2410-2733-2020-3-12-19. (In Russian.)
20. 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 [e-resource] // Journal of Archaeological Science: Reports. 2018. Vol. 19. No. 8. Pp. 279–286. DOI: 10.1016/j.jasrep.2018.02.048. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2352409X2030482X> (date of reference: 27.08.2022).

21. Knut H. Røed, Kjersti S. Kvie and Bård-jørgen bårdsen. genetic structure and origin of semi-domesticated reindeer // In book: Reindeer Husbandry and Global Environmental Change: Pastoralism in Fennoscand. Edited By Tim Horstkotte, Øystein Holand, Jouko Kumpula, Jon Moen. London & New York. Swedish University of Agricultural Sciences (SLU). 2022. Pp. 46–60. DOI: 10.4324/9781003118565-4.
22. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome Fingerprinting by Simple Sequence Repeat (SSR)-Anchored Polymerase Chain Reaction Amplification [e-resource] // Genomics. 1994. Vol. 20. No. 2. Pp. 176–183. DOI: 10.1006/geno.1994.1151.
23. Zhivotovskiy L. A. Statisticheskie metody analiza chastot genov v prirodnykh populyatsiyakh [Statistical methods for analyzing gene frequencies in natural populations. Results of Science and Technology: General Genetics] // Itogi nauki i tekhniki: Obshchaya genetika. 1983. No. 6. Pp. 76–104. (In Russian.)
24. Rokitskiy P. F. Vvedenie v statisticheskuyu genetiku [Introduction to statistical genetics]. Minsk: Vysshaya shkola, 1978. 416 p. (In Russian.)
25. Rozenberg G. S. Informatsionnyy indeks i raznoobrazie: Bol'tsman, Kotel'nikov, Shennon, Uiver... [Information index and diversity: Boltzmann, Kotelnikov, Shannon, Weaver...] // Problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2010. Vol. 19. No. 2. Pp. 4–25. (In Russian.)
26. Kuznetsov V. M. Informatsionno-entropiynnyy podkhod k analizu geneticheskogo raznoobraziya populyatsiy (analiticheskiy obzor) [Information-entropy approach to the analysis of genetic diversity of populations (analytical review)] // Agricultural Science Euro-North-East. 2022. Vol. 23. No. 2. Pp. 159–173. DOI: 10.30766/2072-9081.2022.23.2.159-173. (In Russian.)
27. Pomishin S. B. Proiskhozhdienie olenevodstva i domestikatsiya severnogo olenya [The origin of reindeer husbandry and domestication of reindeer]. Moscow: Nauka, 1990. 141 p. (In Russian.)
28. Nenetskoe olenevodstvo: geografiya, etnografiya, lingvistika [Nenets reindeer herding: geography, ethnography, linguistics] / Under the editorship of D. V. Arayutov, M. D. Lyublinskaya. Saint Peterburg: MAE RAN (Seriya "Kunstkamera – Arkhiv". T. VIII). 2018. 184 p. (In Russian.)
29. Dobrotvorskiy I. M. Zootehnicheskaya kharakteristika olenevodstva na ostrove Kolguev [Zootechnical characteristics of reindeer husbandry on Kolguev Island] // Trudy NII Polyarnogo zemledeliya, zhivotnovodstva i promyslovogo khozyaystva. Ser. Olenevodstvo. 1938. Vol. 2. Pp. 163–221. (In Russian.)
30. Syroechkovskiy E. E. Severnyy olen' [Reindeer]. Moscow: Agropromizdat, 1986. 256 p. (In Russian.)
31. Matyukov V. S., Shubin P. N., Efimtseva E. A. et al. Ekologo-geneticheskie aspekty razvedeniya severnykh oleney v Rossii [Ecological and genetic aspects of reindeer breeding in Russia] // Agrarnaya nauka – sel'skokhozyaystvennomu proizvodstvu Severa: sbornik nauchnykh trudov. Arkhangel'sk, 2009. Pp. 100–106. (In Russian.)
32. Strandén I., Kantanen J., Russo I. M., Orozco-terWengel P., Bruford M.W. Genomic selection strategies for breeding adaptation and production in dairy cattle under climate change. Climgen Consortium [e-resource] // Heredity (Edinb). 2019. Vol. 123. No. 3. Pp. 307–317. DOI: 10.1038/s41437-019-0207-1. URL: <https://www.nature.com/articles/s41437-019-0207-1> (date of reference: 07.04.2021).
33. Kantanen J., Løvendahl P., Strandberg E., Eythorsdottir E., Li M. H., Kettunen-Præbel A., Berg P., Meuwissen T. Utilization of farm animal genetic resources in a changing agro-ecological environment in the Nordic countries // Frontiers in Genetics. 2015. Vol. 6. No. 52. Pp. 1–9. DOI: 10.3389/fgene.2015.00052.
34. Amaral A. J., Pavão A. L., Gama L. T. Animals (Basel). 2020. Vol. 10. No. 6. Pp. 1089–1109. DOI: 10.3390/ani10061089.
35. Pelletier M., Kotiaho S., Salmi A.-K. Identifying early stages of reindeer domestication in the archaeological record: a 3D morphological investigation on forelimb bones of modern populations from Fennoscandia [e-resource] // Environmental Science Archaeological and Anthropological Sciences. 2020. Vol. 62. No. 6. Pp. 303–328. DOI: 10.1007/s12520-020-01123-0.

Authors's information:

Valeriy S. Matyukov¹, candidate of biological sciences, leading researcher, ORCID 0000-0002-3504-6864, AuthorID 856195; +7 908 697-36-38, nipiti38@mail.ru

Yakov A. Zharikov¹, candidate of agricultural sciences, senior researcher, ORCID-0000-0002-8644-2322, AuthorID 32082; +7 904 201-94-85, zharikov.yakov@yandex.ru

¹ A. V. Zhuravsky Institute of Agro-Biotechnologies of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia