

ИЗУЧЕНИЕ АЛЛЕЛОФОНДА И СТЕПЕНИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНТРОГРЕССИИ ДОМАШНЕЙ И ДИКОЙ ПОПУЛЯЦИЙ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*Rangifer tarandus* L., 1758) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МИКРОСАТЕЛЛИТОВ*

В.Р. ХАРЗИНОВА¹, А.В. ДОЦЕВ¹, А.С. КРАМАРЕНКО²,
К.А. ЛАЙШЕВ³, Т.М. РОМАНЕНКО⁴, А.Д. СОЛОВЬЕВА¹,
Т.Е. ДЕНИСКОВА¹, О.В. КОСТЮНИНА¹, Г. БРЕМ^{1, 5}, Н.А. ЗИНОВЬЕВА¹

Совместное существование домашней и дикой форм северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) — важная особенность вида. Обе формы обитают в условиях, которые остаются практически неизменными очень продолжительное время. Установлено, что между домашней и дикой популяциями происходит обмен генами, приводящий к смешению их генофонда. Наряду с эволюционными факторами (дрейф генов, мутации, естественный отбор) на изменение генофонда популяции влияет миграционный процесс. В настоящей работе на основе анализа микросателлитов дана характеристика биоразнообразия двух самых многочисленных популяций северного оленя: домашних оленей ненецкой породы и дикой популяции, обитающей на территории Ненецкого (НАО) и Таймырского (ТАО) автономных округов, а также оценена степень интрогрессии этих популяций. Материалом для исследований служили пробы ткани 178 северных оленей. Биоматериал от животных ненецкой породы домашних оленей (DOM, $n = 115$, 4 субпопуляции) был взят на сельхозпредприятиях НАО и в оленеводческих бригадах на территории ТАО. Материал от оленей дикой таймырской популяции (WLD, $n = 63$, 5 субпопуляций) собирали в разных регионах ТАО. Геномную ДНК выделяли с использованием колонок фирмы Nexttec («Nexttec Biotechnologie GmbH», Германия). Полиморфизм 9 STR-локусов (NVHRT21, NVHRT24, NVHRT76, RT1, RT6, RT7, RT9, RT27, RT30) определяли по ранее разработанной методике на ДНК-анализаторе ABI3130xl («Applied Biosystems», США). Для оценки аллелофонда каждой популяции рассчитывали среднее число аллелей (N_a) и эффективное число аллелей (N_e) на locus, аллельное разнообразие, вычисленное с применением процедуры рарификации (A_r), число приватных аллелей на locus (P_rA_r), наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготность, коэффициент инбридинга (F_{IS}). Степень генетической дифференциации популяций оценивали на основании попарных значений F_{ST} и генетических дистанций по М. Nei. На основе частот аллелей микросателлитов рассчитывали показатели миграции генов между популяциями. Распределение общей генетической изменчивости между популяциями и в их пределах изучали методом AMOVA (анализ молекулярной дисперсии). Олени дикой популяции характеризовались большим генетическим разнообразием по сравнению с домашними: среднее число аллелей на locus — $10,00 \pm 0,78$ против $8,44 \pm 0,80$, наблюдаемая гетерозиготность — $0,633 \pm 0,060$ против $0,589 \pm 0,049$. Показано формирование двух независимых кластеров, соответствующих дикой и домашней популяциям, с высокими значениями членства в собственных кластерах: $Q_{WLD} = 0,940 \pm 0,013$ и $Q_{DOM} = 0,938 \pm 0,010$. При этом были выявлены несколько особей (4,4-4,8 %), имеющих смешанное генетическое происхождение. Степень взаимной интрогрессии популяций составляла около 6 %. Кластерный анализ генетической структуры отдельных дикой и домашней популяций не выявил четкой кластеризации, что указывало на однородность генетической структуры внутри изучаемых популяций. Разложение общей генетической изменчивости с использованием AMOVA показало, что большая часть разнообразия приходилась на изменчивость внутри популяций (95,40 %, $p < 0,001$). Анализ главных компонент (PCA) выявил четкую дифференциацию домашней и дикой популяций по оси 1 при их незначительном перекрытии, при этом главная компонента 1 обуславливала 5,15 % изменчивости. Показана относительно более высокая степень генетической дифференциации субпопуляций внутри дикой популяции северного оленя по сравнению с домашней (максимальные значения F_{ST} и D_N составили соответственно 0,046 против 0,023 и 0,353 против 0,151). Полученные нами данные будут использоваться для разработки программ селекционно-племенной работы с ненецкой породой домашних северных оленей, а также организации мероприятий по охране и рациональному использованию биологических ресурсов диких северных оленей.

Ключевые слова: аллелофонд, интрогрессия, популяции, северный олень, микросателлиты.

Оленеводство — одна из древнейших отраслей животноводства, занимающая ведущее место в сельском и промысловом хозяйстве Крайнего Севера. Это единственная отрасль сельского хозяйства, с которой прямо

* Исследования выполнены при поддержке Российского научного фонда, проект № 16-16-10068.

или косвенно связаны представители 18 коренных малочисленных народов, насчитывающих свыше 130 тыс. человек, преимущественно сельских жителей (1). Благодаря северным оленям в тундровой и лесотундровой зонах продуктивно используются миллионы гектаров пастбищ, недоступные для других видов животных (2). По данным проекта Арктического Совета «Устойчивое оленеводство» (3), в России находится примерно $\frac{2}{3}$ мирового поголовья домашних северных оленей, которые пасутся в тундре, лесотундре, тайге и горных областях на территории более 3 млн км².

Северный олень (*Rangifer tarandus* L., 1758) — единственный представитель рода *Rangifer* С. Н. Smith, 1827. За исторически длительный период методами народной селекции была выведена многочисленная группа домашних северных оленей с четко выраженными морфо-биологическими и хозяйственно полезными признаками, устойчиво передающимися потомству. В 1985 году утверждены и занесены в государственный реестр четыре породы северного оленя: ненецкая, чукотская, эвенкийская и эвенская. Численность домашних оленей в России за последнее десятилетие сократилась в 2 раза и по состоянию на 1 января 2012 года оценивалась в 1583 тыс. голов, что составило лишь 70,0 % от соответствующего показателя в 1990 году (4).

Ненецкая аборигенная порода северных оленей — самая большая в России и мире по численности (950 тыс. голов) и используемой пастбищной территории (110 млн га) (5). Олени этой породы средней величины, с достаточно хорошо выраженными рабочими качествами (6). Они отлично приспособлены к местным природно-климатическим условиям (7). Олени ненецкой породы широко распространены на территории Ненецкого, Ямало-Ненецкого, Ханты-Мансийского и Таймырского АО, Мурманской и Архангельской областей и Республики Коми. По данным племенного учета на 1 января 2015 года, на территории Ненецкого автономного округа (НАО) в 23 хозяйствах содержится около 170 тыс. оленей (8). Несмотря на наличие нескольких эколого-географических типов, олени ненецкой аборигенной породы наиболее однотипны и консолидированы. Более крупные особи встречаются только на арктических островах (Колгуев, Вайгач и др.), что связывают с благоприятными условиями питания, а не с генетическими особенностями (9).

За указанный период снизилась численность и диких северных оленей (10-12). В настоящее время она составляет 1,4 млн гол., при этом более 70 % поголовья сосредоточено на севере Средней Сибири. Самая крупная популяция — таймырская, представляющая исключительную ценность как ключевой компонент биоразнообразия Таймыра. Дикий олень во многом определяет условия возобновления растительности, и именно через этот вид осуществляется воздействие на среду обитания млекопитающих и птиц региона (13-14). Таймырская популяция северных оленей — географический и экологический феномен, не имеющий аналогов по численности, длительности миграций (до 1500 км) и широте освоения зональных типов растительности (от северной тайги до полярных пустынь) (15).

Совместное существование домашней и дикой форм — важная особенность вида. Домашний северный олень не сильно отличается от своего дикого предка. Обе формы обитают в почти одинаковых условиях, которые остаются практически неизменными очень продолжительное время. В оленеводстве не используются искусственные корма, не разработаны зоотехнические приемы кормления и искусственного содержания. Домашние северные олени живут на полувольном выпасе, питаются теми же кормами, что и дикие сородичи, однако используют кормовые ресурсы более

полно, поскольку не совершают длительных миграций (3). Некоторые авторы, обсуждая внутривидовой статус домашнего северного оленя, считают, что в одних и тех же географических районах он образует единый генофонд с дикой формой (16).

Для оленеводческой отрасли сосуществование домашней и дикой форм северного оленя — серьезная проблема (11), среди причин которой отмечают увод домашних оленей дикими, стравливание пастбищ и взаимная пастбищная конкуренция, сохранение очагов инфекций, а также перенос болезней. Наиболее серьезны первые две, в результате действия которых полностью исчезло домашнее оленеводство в центральной части Таймырского полуострова, значительно сократилось поголовье домашних оленей на Восточном Таймыре и в ряде других районов (17). При этом Е.Е. Syroechkovskii (18) и L.M. Baskin (19) считают, что сокращение дикой популяции северного оленя вызвано интенсивным развитием домашнего оленеводства и его обширным вытеснением дикой популяции.

Установлено, что между домашней и дикой популяциями происходит обмен генами, приводящий к смешению их генофонда. Наряду с эволюционными факторами (дрейф генов, мутации, естественный отбор) на изменение генофонда популяции влияет миграционный процесс. Дивергенция между популяциями может быть спровоцирована генетическим дрейфом по причине полной или частичной изоляции, а также гетерогенной селекции среди субпопуляций. Миграции особей, как бы незначительны они ни были, препятствуют дивергенции, вызывая снижение генетического разнообразия между популяциями, но в то же время повышая этот показатель внутри субпопуляций (20).

Основные виды сельскохозяйственных животных (крупный рогатый скот, овцы, свиньи, козы, лошади, куры, собаки) были одомашнены несколько тысячелетий назад (21-22), их генетическая изменчивость сохраняется внутри и между породами, и они в значительной степени отличаются от своих диких предшественников (23-24). Несмотря на то, что северный олень был одомашнен 5-10 тыс. лет назад (25-26), между дикой и домашней популяцией наблюдается обмен генами (27).

Оценку генетического разнообразия и мониторинг эволюционных процессов можно адекватно осуществлять посредством молекулярно-генетических методов, обеспечивающих объективность суждения о генетической структуре популяций и позволяющих определять степень интрогрессии между ними (28). Один из методов, широко применяемых для оценки генетической структуры популяций северного оленя разных подвидов, — анализ микросателлитов, известных также под названием STR (short tandem repeats, короткие тандемные повторы) (29-33). Наиболее часто микросателлиты используются в популяционных и экологических исследованиях для изучения переноса генов, эффективного размера популяций, миграционных процессов, внутривидового распределения генетической изменчивости и степени дифференциации популяций (34-37).

В представленном исследовании на примере популяций, обитающих на севере Ненецкого и Таймырского автономных округов, впервые показана возможность выявления особей северного оленя, принадлежащих к дикой, домашней или смешанным формам, с использованием высокополиморфных ДНК-маркеров.

Целью настоящей работы было изучение аллелофонда домашней и дикой популяций северного оленя, обитающих на севере Ненецкого и Таймырского автономных округов, и оценка степени генетической интрогрессии между ними с использованием микросателлитов.

Методика. Исходным материалом для исследований служили пробы ткани 178 северных оленей (*Rangifer tarandus* L., 1758), включая домашних оленей ненецкой породы (DOM, $n = 115$) и животных дикой таймырской популяции (WLD, $n = 63$). Животные ненецкой породы были отобраны на двух предприятиях Ненецкого автономного округа (НАО) — СПО «Илебц» (ILB, $n = 17$) и СПК «Индига» (IND, $n = 64$), а также в двух оленеводческих бригадах, расположенных в Таймырском автономном округе (ТАО) — бригаде № 4 в районе р. Дудинки (DUD, $n = 26$) и № 11 в районе реки Пелятки (PEL, $n = 9$). Образцы от диких особей были собраны при экспедиционных исследованиях в различных географических регионах ТАО: о. Портнягино (POR, $n = 7$; 74°8'48.12"N, 107°9'54"E), д. Белогорка (BEL, $n = 13$; 72°9'33.13"N, 91°18'92"E), пос. Конгудояр (KON, $n = 19$; 72°7'62.05"N, 91°36'09"E), пос. Усть-Авам (UAV, $n = 20$; 71°11'40.71"N, 92°82'07"E) и пос. Волочанка (VOL, $n = 4$; 70°97'60.83"N, 94°54'13"E). Материал для исследований собирали в течение 2016 года. Построение карты мест отбора проб выполняли в пакете R-ggmap (38) с визуализацией в пакете ggplot2 (39).

Геномную ДНК выделяли с использованием колонок фирмы Nexttec («Nexttec Biotechnologie GmbH», Германия) согласно рекомендациям фирмы-изготовителя. Полиморфизм 9 STR-локусов (NVHRT21, NVHRT24, NVHRT76, RT1, RT6, RT7, RT9, RT27, RT30) определяли с помощью ранее разработанной методики (33) на ДНК-анализаторе ABI3130xl («Applied Biosystems», США). Размеры аллелей, определенные программой GeneMapper 4.0 («Applied Biosystems», США), были конвертированы в числовые выражения, на основании которых сформировали матрицу генотипов в формате MS Excel.

Для оценки аллелофонда каждой популяции определяли среднее число аллелей (N_a) и эффективное число аллелей (N_e) на локус (40), аллельное разнообразие, рассчитанное с применением процедуры рарификации (A_r), число приватных аллелей на локус (PrA_r) (41), наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготность, коэффициент инбридинга (F_{IS}) (42). Степень генетической дифференциации популяций оценивали на основании попарных значений F_{ST} (43) и генетических дистанций по М. Nei (44). Для вычислений использовали программное обеспечение GenAlEx 6.5.1 (45), HP-Rare 1.1 (46) и Genetix 4.05 (47).

Степень миграции генов между популяциями рассчитывали на основе частот аллелей микросателлитов, используя divMigrate модель графических сетей (48), реализованную в пакете R diveRcity (49). Эта модель позволяет сравнивать популяции на основе разных типов оценок генетической дифференциации: попарных значений F_{ST} (45), G_{ST} (50), D_N (46) и D_{Jost} (51). Анализ главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) выполняли с помощью R пакета adegenet (52) с визуализацией в R пакете ggplot2 (39).

Распределение общей генетической изменчивости между популяциями и в их пределах изучали методом анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) с использованием программного обеспечения Arlequin suite 3.5.2.2 (53). Генетическую структуру популяций оценивали кластеризацией в программе STRUCTURE 2.3.4 (54), с использованием смешанной модели (число предполагаемых кластеров, K — от 1 до 6; длина burn-in периода — 100 000; модель Марковских цепей Монте-Карло — 100 000). Для каждого значения K выполнялось по 10 итераций. Приложение STRUCTURE HARVESTER (55) использовали для определения оптимального числа кластеров (ΔK) для выборки, оцененного по методу G. Evanno с со-

авт. (56). Для каждой из выборок определяли среднее значение коэффициента членства Q в i -м кластере для общего числа кластеров K .

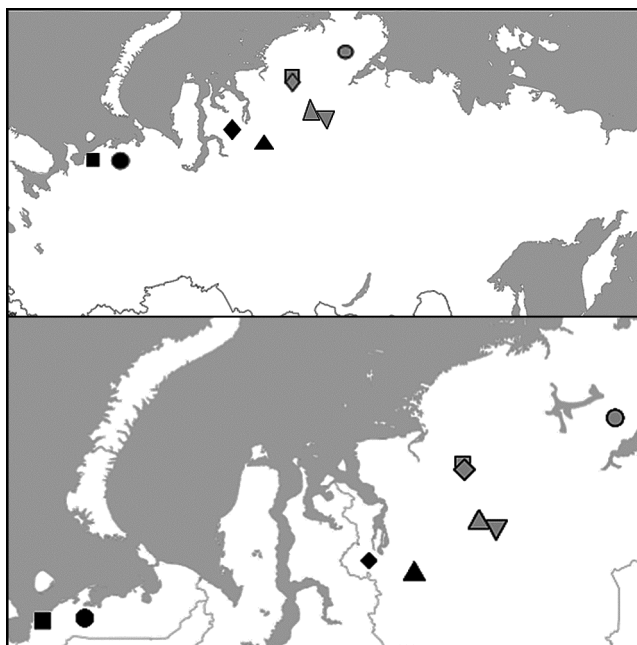


Рис. 1. Места отбора проб у животных из дикой и домашней популяций северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758): ● — ILB, ■ — IND, ◆ — PEL, ▲ — DUD, ● — POR, ■ — BEL, ◆ — KON, ▲ — UAV, ▼ — VOL. Описание субпопуляций см. в разделе «Методика».

роура Сьюард (западная Аляска): $A_g = 12,28-13,15$, $H_e = 0,86$ — в дикой популяции; $A_g = 10,06$, $H_e = 0,75$ — в домашней популяции.

1. Генетическое разнообразие исследованной дикой (WLD) и домашней (DOM) популяций северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) по локусам микросателлитов

Популяция, субпопуляция	n	Na	Ne	A_g	PrAg	H_o	H_e	F_{IS}
POR	7	6,00±0,62	4,47±0,61	4,59±0,39	0,32±0,14	0,730±0,065	0,738±0,036	0,011
BEL	13	7,44±0,56	5,29±0,52	4,76±0,24	0,36±0,11	0,633±0,072	0,790±0,029	0,199
KON	19	8,00±0,60	5,17±0,46	4,66±0,23	0,23±0,08	0,620±0,068	0,787±0,029	0,213
UAV	20	7,89±0,72	4,74±0,69	4,42±0,31	0,29±0,10	0,617±0,080	0,741±0,044	0,167
VOL	4	3,67±0,50	2,80±0,45	3,67±0,50	0,20±0,10	0,611±0,074	0,576±0,056	-0,060
WLD	63	10,00±0,78	5,44±0,63	4,60±0,26	2,29±0,29	0,633±0,060	0,786±0,035	0,195
ILB	16	5,56±0,65	3,39±0,50	3,60±0,35	0,10±0,03	0,563±0,052	0,643±0,056	0,125
IND	64	7,22±0,66	3,97±0,43	3,88±0,21	0,11±0,05	0,603±0,045	0,723±0,030	0,167
DUD	26	6,44±0,56	3,67±0,53	3,74±0,27	0,15±0,04	0,556±0,067	0,684±0,042	0,188
PEL	9	5,89±0,63	4,24±0,56	4,24±0,37	0,21±0,07	0,642±0,076	0,722±0,042	0,111
DOM	115	8,44±0,80	4,12±0,56	3,92±0,26	1,61±0,19	0,589±0,049	0,719±0,037	0,180

Примечание. Na — среднее число аллелей на локус, Ne — среднее эффективное число аллелей на локус, A_g — аллельное разнообразие, PrAg — число частных аллелей, H_o — наблюдаемая гетерозиготность, H_e — ожидаемая гетерозиготность, F_{IS} — коэффициент инбридинга. Описание субпопуляций см. в разделе «Методика».

Для проведения кластерного анализа было определено наиболее вероятное число кластеров (K), то есть объективно обособленных генетических групп в изучаемой выборке, согласно алгоритму, основанному на значениях величины ΔK (56). Оптимальным числом кластеров для выборки оказалось $K = 2$ ($\Delta K = 87,23$). Структурный анализ при $K = 2$ (рис. 2) показал высокую степень генетической обособленности как дикой, так и домашней популяций северного оленя, о чем свидетельствуют средние зна-

Результаты. Места отбора образцов для исследования показаны на рисунке 1.

Анализ показателей N_a , N_e , A_g , PrAg, H_o и H_e выявил тенденцию более высокого генетического разнообразия в дикой популяции по сравнению с домашней. Дефицит гетерозигот отмечался в обеих популяциях (табл. 1), однако в субпопуляции VOL был выявлен их незначительный избыток. Аналогичная закономерность описана К.Н. Mager (57) при изучении генетической структуры дикой популяции северного оленя карибу на Аляске и домашней популяции северного оленя полуострова Сьюард (западная Аляска): $A_g = 12,28-13,15$, $H_e = 0,86$ — в дикой популяции; $A_g = 10,06$, $H_e = 0,75$ — в домашней популяции.

чения коэффициента подобия Q в каждой популяции ($Q_{WLD} = 0,940 \pm 0,013$ и $Q_{DOM} = 0,938 \pm 0,010$). Вместе с тем в дикой популяции выявили три ($Q_{WLD} = 0,441$, $Q_{WLD} = 0,508$, $Q_{WLD} = 0,631$), а в домашней — пять особей ($Q_{DOM} = 0,310$, $Q_{DOM} = 0,505$, $Q_{DOM} = 0,621$, $Q_{DOM} = 0,368$, $Q_{DOM} = 0,684$) (соответственно 4,4 и 4,8 %), имеющих смешанное генетическое происхождение. Наличие таких смешанных (помесных) особей северного оленя, несущих в генотипе долю аллелей другой популяции, свидетельствует о периодическом обмене генами между ними. Кластерный анализ, проведенный отдельно по домашней популяции ($K = 1-5$), показал однородность генетической структуры всех выборок. Наши результаты подтверждают исследования, проведенные по основным морфо-биологическим показателям, показателям роста и развития и полиморфным белковым системам крови, которые дали основание считать породу единой по происхождению и генотипу (58).

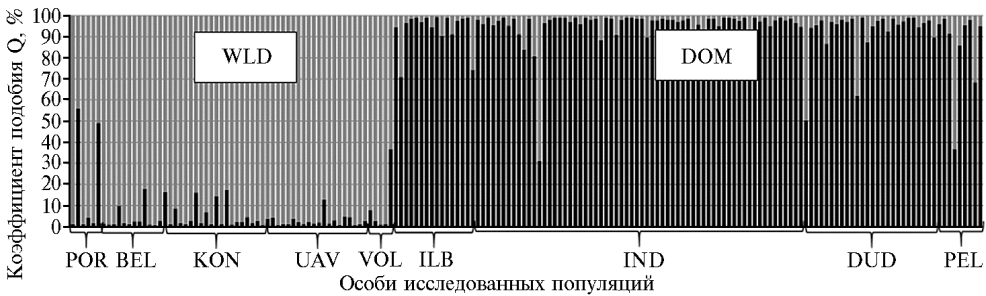


Рис. 2. Результаты кластерного анализа дикой (WLD) и домашней (DOM) популяций северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) на основе девяти STR-локусов с использованием программы STRUCTURE 2.3.4 (54) для числа кластеров $K = 2$. Q — величина вклада каждого из кластеров в генотип особи (вероятность того, что особь принадлежит к тому или иному кластеру). Домашняя популяция отмечена на рисунке черным, дикая популяция — серым цветом. Описание субпопуляций см. в разделе «Методика».

Несмотря на то, что дикая таймырская популяция северного оленя, представлена несколькими изолированными группировками (10), по мнению Н.В. Малыгиной (59), ее следует рассматривать как единую целую экологическую популяцию. Возможно, именно поэтому все выборки дикой таймырской популяции, изученные нами, характеризовались общей генетической структурой без четкой кластеризации между ними (анализ для дикой популяции был проведен при $K = 1-6$).

Оценка молекулярной вариации (AMOVA) показал, что 95,4 % генетической изменчивости северного оленя приходилось на изменчивость внутри выборок домашней и дикой популяций и 4,6 % — на изменчивость между популяциями ($p < 0,001$).

Генетическая изменчивость в природных популяциях, как правило, свидетельствует о структуре, возникающей вследствие различных процессов (географическая изоляция, эффект родоначальника, миграции и адмиксия). Один из методов, который широко используется для выявления такой структуры популяций, — PCA-анализ, определяющий две-три основные оси в изменчивости данных и проецирующий исследуемые объекты на эти оси (60). Такой анализ на основе частот аллелей исследованных популяций позволяет одновременно охарактеризовать размах вариабельности, выявить основные аллели, вносящие вклад в дифференциацию групп особей, проследить главные паттерны популяционно-генетической дифференциации и обнаружить их связь с экологическими и географическими факторами (61). Результаты проведенного нами PCA-анализа представлены на рисунке 3.

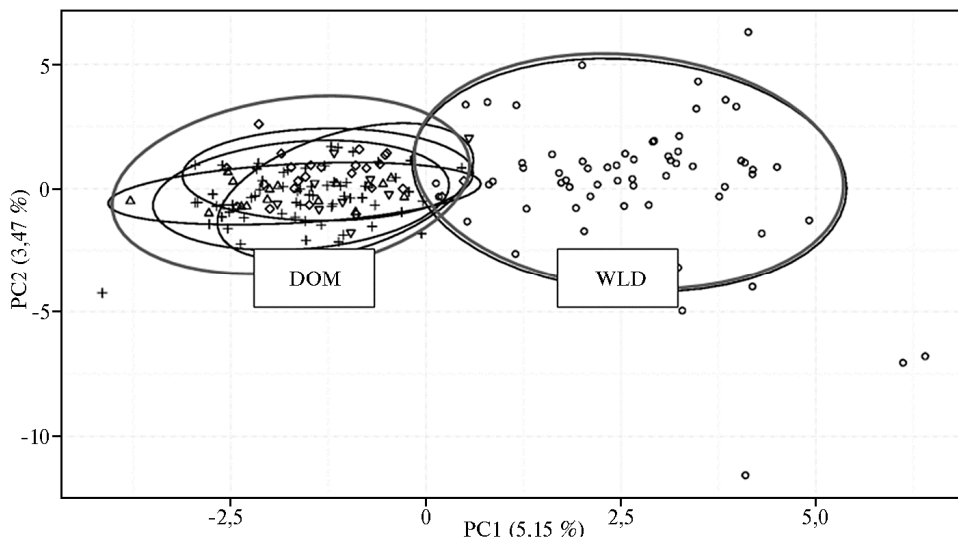


Рис. 3. Расположение особей северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) из дикой (WLD) и домашней (DOM) популяций в пространстве первых двух главных компонент: DOM — домашняя популяция, Δ — ILB, $+$ — IND, \diamond — DUD, ∇ — PEL. Описание субпопуляций см. в разделе «Методика».

Первая главная компонента отражала 5,15 % наблюдаемой изменчивости популяций и четко разделяла домашнюю и дикую популяции северного оленя. Наличие незначительного перекрытия массивов, соответствующих домашней и дикой популяциям, можно рассматривать как указание на наличие неконтролируемой миграции между ними. По мнению А.В. Давыдова (62), именно в период миграций стада диких северных оленей уводят часть домашних особей, а дикие самцы, зашедшие во время гона в домашние стада, спариваются с самками и оставляют свое потомство (до 3 % от числа новорожденных). Внутри популяций олени из разных субпопуляций демонстрировали сходство в отношении частоты общих аллелей, представляя собой общий генетический пул.

2. Генетические дистанции между изученными субпопуляциями дикой и домашней популяций северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758)

Субпопуляция	POR	BEL	KON	UAV	VOL	ILB	IND	DUD	PEL
POR		0,194	0,187	0,241	0,353	0,436	0,387	0,378	0,393
BEL	0,003		0,122	0,191	0,324	0,402	0,369	0,339	0,368
KON	0,004	0,003		0,119	0,230	0,397	0,349	0,328	0,320
UAV	0,024	0,021	0,009		0,118	0,450	0,425	0,326	0,348
VOL	0,046	0,040	0,025	0,002		0,562	0,521	0,400	0,387
ILB	0,097*	0,093*	0,096*	0,116*	0,150*		0,072	0,094	0,151
IND	0,072*	0,074*	0,075*	0,099*	0,120*	0,008*		0,077	0,101
DUD	0,076*	0,073*	0,075*	0,081*	0,097*	0,020*	0,015*		0,113
PEL	0,047*	0,047*	0,045*	0,060*	0,066*	0,023	0,018	0,010	

Примечание. Несмещенные дистанции по М. Nei (D_N) показаны над диагональю; значения F_{ST} при парном сравнении — под диагональю. Описание субпопуляций см. в разделе «Методика».

* Различия достоверны по F_{ST} ($p < 0,05$).

Расчеты значений F_{ST} при парном сравнении и генетических дистанций по М. Nei (D_N) (44) (табл. 2) в целом показали относительно более высокую степень генетической дифференциации субпопуляций внутри дикой популяции по сравнению с домашней: максимальные значения F_{ST} и D_N составили соответственно 0,046 против 0,023 и 0,353 против 0,151. Следует отметить, что внутри дикой популяции выделялись генетически более близкие субпопуляции, чем внутри домашней.

На рисунке 4 представлена оценка степени миграции генов между

популяциями северного оленя. Исследуемые выборки особей отображаются узлами в сетях. Каждый узел гипотетически соединен с каждым другим узлом с помощью двух линий, представляющих два взаимных компонента потока генов между любой из пар популяций. Длина и толщина каждой представленной линии изменяются в соответствии с интенсивностью генного потока. Такие характеристики достаточно информативны, поскольку отображают именно те популяции, между которыми обмен генами происходит с высокой интенсивностью локально, но с низкой интенсивностью вне популяций. Паттерны генетической структуры популяции оказываются представлены в виде единого кластера в сетевом пространстве (63).

Между домашней и дикой популяциями интрогрессия аллелей происходила в одностороннем порядке — от дикой к домашней (см. рис. 4). Максимальная степень миграции внутри домашней популяции была выявлена между субпопуляциями ILB-IND и DUD-IND, при этом IND выступала в качестве реципиента потока генов от ILB и DUD. Для диких оленей наибольшее сходство отмечалось между субпопуляциями BEL-KON-UAV, максимальная степень миграции — между UAV и BEL.

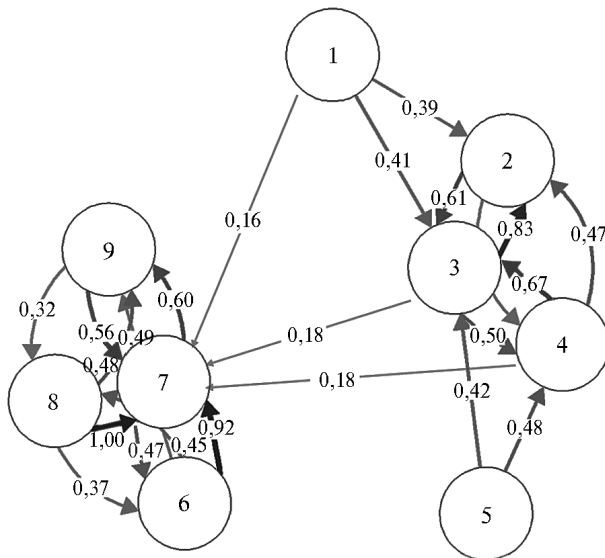


Рис. 4. Относительная направленная миграция генов между популяциями северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758), визуализированная с использованием модели divMigrate (48): слева — домашняя популяция (DOM), справа — дикая популяция (WLD); 1 — POR, 2 — BEL, 3 — KON, 4 — UAV, 5 — VOL, 6 — ILB, 7 — IND, 8 — DUD, 9 — PEL. Описание субпопуляции см. в разделе «Методика».

По мнению L. Sundqvist с соавт. (63), этот подход отображает графически интегрированные сетевые паттерны потока генов между популяциями и определяет достоверную разницу в направлении генного потока между парами исследуемых выборок.

Изучение генетического разнообразия и процессов интрогрессивной гибридизации в популяциях северного оленя с помощью генетических маркеров всегда вызывало повышенный интерес ученых. Вопрос о взаимоотношениях между диким и домашним видами северного оленя был затронут еще в 1989 году (64), а также в ранних исследовательских работах (65). В. Jepsen с соавт. (66)

определили интрогрессивную гибридизацию между популяциями диких карибу и домашней популяцией северного оленя, обитающих на территории города Нуук (Гренландия). М.А. Cronin с соавт. (67) выявили общие аллели по нескольким генам, присутствующие как в дикой, так и в домашней популяциях северного оленя на Аляске, предположив незначительную генетическую интрогрессию в обоих направлениях. Вероятно, гибридные животные менее приспособлены к жизни в дикой природе, а метизация в неволе сравнительно невелика (64, 68). При изучении генетического разнообразия мигрирующих популяций карибу на северном склоне Аляски и их потенциальной гибридизации с домашними оленями К.Н. Mager с соавт. (69) обнаружили несколько особей, имеющих сме-

шанное генетическое происхождение (8 % — в популяциях карibu и 14 % — среди домашних оленей).

Ожидается, что расширение набора STR-локусов и увеличение размера исследуемой выборки обеих популяций с включением особей из других точек ареала позволит точнее определить степень интрогрессии этих форм у рассматриваемого вида. Более целостное представление о взаимодействии дикой и домашней популяций на генетическом уровне может дать использование нового поколения молекулярных маркеров, основанных на анализе однонуклеотидных полиморфизмов (SNP, single nucleotide polymorphism) (70). Понимание генетической изменчивости в популяциях северного оленя в масштабах всего ареала раскроет закономерности эволюции этого вида. Кроме того, постоянный мониторинг генетического разнообразия и численности необходим для сохранения дикой популяции северного оленя.

Таким образом, нами на основе полиморфизма микросателлитов охарактеризован аллелофонд выборок двух самых многочисленных популяций северного оленя — домашних оленей ненецкой породы и дикой популяции северного оленя, обитающей на территории Ненецкого и Таймырского автономных округов. Несмотря на то, что кластерный анализ показал высокую степень генетической обособленности обеих форм, были обнаружены несколько особей, имеющих смешанное генетическое происхождение. При сравнении внутривидовых показателей выяснилось, что у диких оленей генетическое разнообразие выше, чем у домашних. Информация о генетическом разнообразии и популяционной структуре ненецкой породы необходима для организации мероприятий по охране и рациональному использованию ее биологических ресурсов.

*¹ФГБНУ Всероссийский НИИ животноводства
им. академика Л.К. Эрнста,*

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

²Николаевский национальный аграрный университет,

54020 Украина, г. Николаев, ул. Георгия Гонгадзе, 9,
e-mail: kssnail@mail.ru;

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

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

*⁴ФГБНУ Нарьян-Марская сельскохозяйственная
опытная станция,*

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

*⁵Institut für Tierzucht und Genetik,
University of Veterinary Medicine (VMU),*

Veterinärplatz, A-1210, Vienna, Austria,
e-mail: gottfried.brem@agrobiogen.de

*Поступила в редакцию
5 сентября 2016 года*

Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2016, V. 51, № 6, pp. 811-823

STUDY OF THE ALLELE POOL AND THE DEGREE
OF GENETIC INTROGRESSION OF SEMI-DOMESTICATED
AND WILD POPULATIONS OF REINDEER (*Rangifer tarandus* L., 1758)
USING MICROSATELLITES

*V.R. Kharzinova¹, A.V. Dotsev¹, A.S. Kramarenko², K.A. Layshev³, T.M. Romanenko⁴,
A.D. Solov'eva¹, T.E. Deniskova¹, O.V. Kostyunina¹, G. Brem^{1, 5}, N.A. Zinovieva¹*

¹L.K. Ernst All-Russian Research Institute of Animal Husbandry, Federal Agency of Scientific Organizations, 60, pos. Dubrovitsy, Podolsk District, Moscow Province, 142132 Russia, e-mail veronika0784@mail.ru, asnd@mail.ru, ana-

Abstract

The coexistence of domestic and wild reindeer populations (*Rangifer tarandus* L., 1758) — is an important feature of this species. Both forms inhabit in conditions, which remain substantially unchanged for a long time. Due to gene flow between domestic and wild populations we observe a relatively high amount of admixture in the gene pool. Biodiversity characteristics of two most numerous reindeer populations (semi-domesticated Nenets breed and wild population of reindeer inhabiting territories of Nenets Autonomous Okrug (NAO) and Taimyr Autonomous Okrug (TAO) based on the analysis of microsatellites are given and the degree of introgression in these populations is determined. Samples of Nenets breed of domestic rein deer were collected in several farms in NAO and TAO ($n = 115$, four subpopulations). Samples of wild Taimyr population were collected in the course of field research in different geographic regions of TAO ($n = 63$, five subpopulations). Genomic DNA was isolated using Nexttec columns («Nexttec Biotechnologie GmbH», Germany). Polymorphism of 9 STR-loci (NVHRT21, NVHRT24, NVHRT76, RT1, RT6, RT7, RT9, RT27, RT30) was determined according to the previously developed technique for DNA analyzer ABI3130xl («Applied Biosystems», US). To estimate the allele pool of each population average number of alleles (N_a), the effective number of alleles (N_e) based on the locus, rarified allelic richness (A_r), private allelic richness (PrA_r), observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosity and inbreeding coefficient (F_{IS}) were calculated. The degree of genetic differentiation of populations was assessed using pairwise F_{ST} values and Nei's genetic distances. We calculated the degree of migration of genes between populations based on microsatellite allele frequencies. Distribution of genetic variation between and within populations was studied by analysis of molecular variance (AMOVA). It was found that the wild population of reindeer is characterized by a higher level of genetic diversity: the average number of alleles per locus was 10.00 ± 0.78 vs. 8.44 ± 0.80 , the observed heterozygosity — 0.633 ± 0.060 vs. 0.589 ± 0.049 . STRUCTURE analysis revealed the formation of two independent clusters corresponding to the wild and domestic populations with high values of the membership coefficient in own clusters: $Q_{WLD} = 0.940 \pm 0.013$ and $Q_{DOM} = 0.938 \pm 0.010$. However, a few individuals (4.4–4.8 %) carrying a mixed genetic origin were found. The degree of introgression between the populations was around 6 %. Cluster analysis of genetic structure performed separately for wild and domestic populations at the level of subpopulations for the number of cluster k ranged from 2 to 5 did not reveal a clear clustering between subpopulation. It's confirmed the homogeneity of genetic structure within populations. Examination of overall genetic diversity with AMOVA procedure indicated that most of the variation was observed within populations (95.4 %, $p < 0.001$). Principal component analysis (PCA) revealed clear differentiation of the studied domestic and wild populations along the axis 1 with their slight overlapping; herewith the principal component 1 was responsible for 5.15 % of variability. Evaluation of differentiation degree between subpopulations of rein deer, performed by calculation of the pairwise values of F_{ST} and Nei's genetic distances (DN) showed relatively higher degree of genetic differentiation between subpopulations within wild population comparing to domestic population (maximal F_{ST} and DN values were 0.046 vs 0.023 and 0.353 vs 0.151, respectively). The obtained results of genetic diversity and population structure of reindeer will be used to develop the breeding program with Nenets breed of domestic rein deer and to organize the measures for protection and sustainable use of wild reindeer bioresources.

Keywords: allele pool, introgression, populations, reindeer, microsatellites.

REFERENCES

1. Mukhachev A.D. *Puteshestvie v mir olenevodov* [Journey to the reindeer herders' world]. Novosibirsk, 2001 (in Russ.).
2. Borozdin E.K., Zabrodin V.A., Vostryakov P.N. *Severnoe olenevodstvo /Pod redaktsiei V.A. Zabrodina* [Northern reindeer. V.A. Zabrodin (ed.)]. Moscow, 1979 (in Russ.).
3. Iernsletten I.-L., Klovov K. *Ilin*, 2005, 1(42). Available: <http://ilin-yakutsk.narod.ru/2005-1/18.htm>. No date (in Russ.).
4. Loginov V.G. *Agrarnyi vestnik Urala*, 2014, 11(129): 74–77 (in Russ.).

5. Yuzhakov A.A. *Nenetskaya aborigennaya poroda severnykh olenei. Avtoreferat doktorskoi dissertatsii* [Indigenous Nenets reindeer. DSci Thesis]. Novosibirsk, 2004 (in Russ.).
6. Yugai V.K. *Agrarnyi vestnik Urala*, 2009, 10(64): 48-51 (in Russ.).
7. Stammer F. *Reindeer nomads meet the market: culture, property and globalisation at the end of the land*. Lit-Verlag Muenster, 2005 (ISBN 3-8258-8046-x).
8. Romanenko T.M., Filippova G.I. *Simvol nauki*, 2015, 11: 44-52 (in Russ.).
9. Ernst L.K., Dmitriev N.G., Paronyan I.A. *Geneticheskie resursy sel'skokhozyaistvennykh zhivotnykh v Rossii i soprodel'nykh stranakh* [Genetic diversity of farm animals in Russia and neighboring countries]. St. Petersburg, 1994 (in Russ.).
10. Kolpashchikov L.A. *Taimyrskaya populyatsiya dikogo severnogo olenya (biologicheskie osnovy upravleniya i ustoichivogo ispol'zovaniya resursov). Avtoreferat doktorskoi dissertatsii* [Taimyr population of wild reindeer — biological aspects of control and sustainable use. DSci Thesis]. Noril'sk, 2000 (in Russ.).
11. Syroechkovskii E.E., Rogacheva E.V., Savchenko A.P., Sokolov G.A., Baranov A.A., Emel'yanov V.I. *Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraya. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhivotnykh* [Red Data Book of Krasnoyarsk region. Rare and endangered animal species]. Krasnoyarsk, 2000 (in Russ.).
12. Mukhachev A.D., Kolpashchikov L.A., Laishev K.A. *Myasnaya produktivnost' severnykh olenei* [Meat production in reindeer]. Novosibirsk, 2001 (in Russ.).
13. Tikhomirov B.A. *Vzaimosvyazi zhivotnogo mira i rastitel'nogo pokrova tundry* [Relationships of wildlife and vegetation of the tundra]. Moscow-Leningrad, 1959 (in Russ.).
14. Tishkov A.A. *Zhurnal obshchei biologii*, 1977, 38(1): 15-23 (in Russ.).
15. Kolpashchikov L.A., Mikhailov V.V. *Sovremennyye problemy prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva*, 2012, 1: 108-109 (in Russ.).
16. Semenov-Tyan-Shanskii O.I. *Severnyi olen'* [Reindeer]. Moscow, 1977 (in Russ.).
17. Klokov K.B. *Materialy III Mezhdunarodnoi shkoly po yuridicheskoi antropologii «Olen' vseгда prav»* [Proc. III Int. Workshop on anthropology of law «Reindeer is always right»]. St. Petersburg—Pushkin, 2003: 53-74 (in Russ.).
18. Syroechkovskii E.E. *Wild reindeer*. Amerind Publishing, New Delhi, India, 1995.
19. Baskin L.M. Number of wild and domestic reindeer in Russia in the late 20th century. *Rangifer*, 2005, 25(1): 51-57 (doi: 10.7557/2.25.1.337).
20. Papa R. Gene flow and introgression between domesticated crops and their wild relatives. *Proc. Int. Workshop «The role of biotechnology for the characterization and conservation of crop, forestry, animal and fishery genetic resources»*. Turin, Italy, 2005: 71-76.
21. MacHugh D.E., Bradley D.G. Livestock genetic origins: goats buck the trend. *PNAS USA*, 2001, 98: 5382-5384 (doi: 10.1073/pnas.111163198).
22. Bruford M.W., Bradley D.G., Luikart G. DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nat. Rev. Genet.*, 2003, 4: 900-910 (doi: 10.1038/nrg1203).
23. MacHugh D.E., Shriver M.D., Loftus R.T., Cunningham P., Bradley D.G. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics*, 1997, 146: 1071-1086.
24. Luikart G., Gielly L., Excoffier L., Vigne J.-D., Bouvet J., Taberlet P. Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats. *PNAS USA*, 2001, 98: 5927-5932 (doi: 10.1073/pnas.091591198).
25. Baskin L.M. *Reindeer husbandry in the Soviet Union. Wildlife production systems: economic utilization of wild ungulates*. R.J. Hudson, K.R. Drew, L.M. Baskin (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1989: 197-206.
26. Staaland H., Eikermann I.M.H. *Status of the reindeer industry in Fennoscandia. Wildlife production: conservation and sustainable development*. L.A. Renecker, R.J. Hudson (eds.). AFES Misc. University of Alaska, Fairbanks, 1991, 91(6): 77-88.
27. Davydov A.V., Kholodova M.V., Meshcherskii I.G., Gruzdev A.R., Sipko T.P., Kol N.V., Tsarev S.A., Zheleznov-Chukotskii N.K., Mirutenko V.S., Gubar' Yu.P., Lin'kov A.B., Rozhkov Yu.I. Differentiation of wild and domestic forms of caribou (*Rangifer tarandus* L.) on the results of mtDNA analysis. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2007, 6: 48-53. Available <http://agrobiology.ru/articles/6-2007davydov.pdf>. No date (in Russ.).
28. Khokhlov A.M. *Teoreticheskoe obosnovanie protsessa domestikatsii, selektsionno-geneticheskii i tekhnologicheskii monitoring v svinovodstve. Avtoreferat doktorskoi dissertatsii* [Theoretical aspects of domestication, genetic and technological monitoring in pig-breeding. DSci Thesis]. Khar'kov, 2006 (in Russ.).
29. Ball M.C., Finnegan L., Manseau M., Wilson P. Integrating multiple analytical approaches to spatially delineate and characterize genetic population structure: an application to boreal caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in central Canada. *Conserv. Genet.*, 2010, 11: 2131-2143 (doi: 10.1007/s10592-010-0099-3).
30. Zittlau K.A. *Population genetic analyses of North American caribou (Rangifer tarandus). PhD Thesis*. University of Alberta, Canada, 2004.

31. Cronin M.A., MacNeil M.D., Patton J.C. Variation in mitochondrial DNA and microsatellite DNA in caribou (*Rangifer tarandus*) in North America. *J. Mammal.*, 2005, 86: 495-505 (doi: 10.1644/1545-1542(2005)86[495:VIMDAM]2.0.CO;2).
32. Tyler S.K., McFarlane K.A., Pamela Groves P., Mooers A.Ø., Shapiro B. Modern and ancient DNA reveal recent partial replacement of caribou in the southwest Yukon. *Mol. Ecol.*, 2010, 19: 1312-1323 (doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04565.x).
33. Kharzinova V.R., Gladyr' E.A., Fedorov V.I., Romanenko T.M., Shimit L.D., Layshev K.A., Kalashnikova L.A., Zinovieva N.A. Development of multiplex microsatellite panel to assess the parentage verification in and differentiation degree of reindeer populations (*Rangifer tarandus*). *Agricultural Biology*, 2015, 50(6): 756-765 (doi: 10.15389/agrobiology.2015.6.756eng) (in Engl.).
34. Pfeiffer A., Olivieri A.M., Morgante M. Identification and characterization of microsatellites in Norway spruce (*Picea abies* K.). *Genome*, 1997, 40: 411-419.
35. Scotti I., Magni F., Paglia G.P., Morgante M. Trinucleotide microsatellite in Norway spruce (*Picea abies*): their features and the development of molecular markers. *Theor. Appl. Genet.*, 2002, 106: 40-50 (doi: 10.1007/s00122-002-0986-1).
36. Fluch S., Burg A., Kopecky D., Homolka A., Spiess N., Vendramin G.G. Characterization of variable EST SSR markers for Norway spruce (*Picea abies* L.). *BMC Res. Not.*, 2011, 4: 401-412 (doi: 10.1186/1756-0500-4-401).
37. Cremer E., Liepelt S., Sebastiani F., Buonamici A., Michalczyk I.M., Ziegenhagen B., Vendramin G.G. Identification and characterization of nuclear microsatellite loci in *Abies alba* Mill. *Mol. Ecol. Notes*, 2006, 6: 374-376 (doi: 10.1111/j.1471-8286.2005.01238.x).
38. Kahle D., Wickham H. ggmap: Spatial visualization with ggplot2. *The R Journal*, 2013, 5(1): 144-161.
39. Wickham H. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag, NY, 2009.
40. Brown A.H.D., Weir B.S. Measuring genetic variability in plant populations. In: *Isozymes in plant genetics and breeding, Part A*. S.D. Tanksley, T.J. Orton (eds.). Elsevier Science Publ., Amsterdam, 1983.
41. Kalinowski S.T. Counting alleles with rarefaction: Private alleles and hierarchical sampling designs. *Conserv. Genet.*, 2004, 5: 539-543 (doi: 10.1023/B:COGE.0000041021.91777.1a).
42. Hartl D.L., Clark A.G. *Principles of population genetics*. Sunderland, Massachusetts, 1997.
43. Weir B.S., Cockerham C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1984, 38: 1358-1370.
44. Nei M. Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, 1972, 106(949): 283-292 (doi: 10.1086/282771).
45. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research — an update. *Bioinformatics*, 2012, 28: 2537-2539 (doi: 10.1093/bioinformatics/bts460).
46. Kalinowski S.T. HP RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Mol. Ecol. Notes*, 2005, 5: 187-189 (doi: 10.1111/j.1471-8286.2004.00845.x).
47. Belkhir K., Borsa P., Chikhi L., Raufaste N., Bonhomme F. *GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier (France), 1996-2004.
48. Sundqvist L., Zackrisson M.Z., Kleinhans D. *Directional genetic differentiation and asymmetric migration*. Available <https://arxiv.org/abs/1304.0118> [q-bio.PE]. No date.
49. Keenan K., McGinnity P., Cross T.F., Crozier W.W., Prodohl P.A. diveRsiTy: An R package for the estimation of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013, 4: 782-788 (doi: 10.1111/2041-210X.12067).
50. Meirmans P.G., Hedrick P.W. Assessing population structure: FST and related measures. *Mol. Ecol. Resour.*, 2011, 11: 5-18 (doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02927.x).
51. Jost L. GST and its relatives do not measure differentiation. *Mol. Ecol.*, 2008, 17: 4015-4026 (doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x).
52. Jombart T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 2008, 24: 1403-1405 (doi: 10.1093/bioinformatics/btn129).
53. Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.*, 2010, 10: 564-567 (doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x).
54. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, 155: 945-959.
55. Earl D.A., von Holdt B.M. Structure Harvester: A website and program for visualizing Structure output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.*, 2012, 4: 359-361 (doi: 10.1007/s12686-011-9548-7).
56. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals

- using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol. Ecol.*, 2005, 14: 2611-2620 (doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x).
57. Mager K.H. *Population structure and hybridization of Alaskan caribou and reindeer: integrating genetics and local knowledge. Dissertation of the degree doctor of philosophy.* Fairbanks, Alaska, 2012.
 58. Yuzhakov A.A. *Nenetskaya aborigennaya poroda severnykh oleni. Avtoreferat doktorskoi dissertatsii* [Indigenous Nenets reindeer. DSci Thesis]. Novosibirsk, 2004 (in Russ.).
 59. Malygina N.V. *Dikii severnyi olen' (Rangifer tarandus L.) Vostochnogo Taimyra. Avtoreferat kandidatskoi dissertatsii* [Reindeer (*Rangifer tarandus* L.) of eastern Taimyr. PhD Thesis]. Moscow, 2000 (in Russ.).
 60. McVean G. A genealogical interpretation of principal components analysis. *PLoS Genet.*, 2009, 5(10): e1000686 (doi: 10.1371/journal.pgen.1000686).
 61. Yurchenko A.A. *Geneticheskaya struktura populyatsii sakhalskogo taimenya Parahucho perryi brevoort i voprosy prirodookhrannoi genetiki vida. Avtoreferat kandidatskoi dissertatsii* [Genetic structure of *Parahucho perryi brevoort* population and conservation genetics of the species. PhD Thesis]. Moscow, 2015 (in Russ.).
 62. Davydov A.V. *Morfologicheskaya i geneticheskaya differentsiatsiya populyatsii severnogo olenya Evrazii. Avtoreferat kandidatskoi dissertatsii* [Morphological and genetic differentiation of the Eurasian reindeer populations. PhD Thesis]. Moscow, 1997.
 63. Sundqvist L., Keenan K., Zackrisson M., Prodöhl P., Kleinhaus D. Directional genetic differentiation and asymmetric migration. *Ecol. Evol.*, 2016, 6(11): 3461-3475 (doi: 10.1002/ece3.2096).
 64. Burns J.J. *Report of the scientific workshop on caribou in the NPRA.* Barrow, Alaska, 1989.
 65. Klein D.R. Conflicts between domestic reindeer and their wild counterparts: A review of Eurasian and North American experience. *Arctic*, 1980, 33: 739-756.
 66. Jepsen B., Siegmund H., Fredholm M. Population genetics of the native caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) and the semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) in Southwestern Greenland: Evidence of introgression. *Conserv. Genet.*, 2002, 3: 401-409 (doi: 10.1023/A:1020523303815).
 67. Cronin M.A., Renecker L.A., Pierson B.J., Patton J.C. Genetic variation in domestic reindeer and wild caribou in Alaska. *Anim. Genet.*, 1995, 26: 427-434 (doi: 10.1111/j.1365-2052.1995.tb02695.x).
 68. Cronin M.A., Patton J.C., Balmysheva N., MacNeil M.D. Genetic variation in caribou and reindeer (*Rangifer tarandus*). *Anim. Genet.*, 2003, 34: 33-41 (doi: 10.1046/j.1365-2052.2003.00927.x).
 69. Mager K.H., Colson K.E., Hundertmark K.J. High genetic connectivity and introgression from domestic reindeer characterize northern Alaska caribou herds. *Conserv. Genet.*, 2013, 14: 1111-1123 (doi: 10.1007/s10592-013-0499-2).
 70. Kharzina V.R., Sermyagin A.A., Gladyshev E.A., Okhlopkov I.M., Brem G., Zinovieva N.A. A study of applicability of SNP chips developed for *Bovine* and *Ovine* species to whole-genome analysis of reindeer *Rangifer tarandus*. *J. Heredity*, 2015, 106(6): 758-761 (doi: 10.1093/jhered/esv081).

Научные собрания

RNA THERAPEUTICS

(22-23 February, 2017, London, United Kingdom)

SMi Group announces the return of its 8th annual RNA Therapeutics conference to London on the 22nd-23rd of February 2017. Technology in RNA interference, oligonucleotides and mRNA has revolutionised the way infectious disease, cancer and neurological disorders are treated. It is now possible to target previously 'un-druggable' sites, therefore expanding the range of therapeutics that selectively silence genes before the disease develops.

This exciting program for 2017 will showcase new developments through clinical and pre-clinical results in topics such as: messenger RNA-based therapeutics, anti-sense oligonucleotides and new sites for RNA silencing.

The main challenge in RNA therapeutics continues to be the delivery of RNA based drugs to target sites outside the liver. Join us in exploring the different delivery systems in use and in development such as transportation with nanoparticles and the ability to enhance drug stability.

We will be reviewing clinical trial updates in RNA-based therapeutics and discussing the current regulations involved in getting drug approval.

Contacts: <https://www.cambridgenetwork.co.uk/news/astrazeneca-and-moderna-therapeutics-announce-new-collaboration>

Information: <http://www.globaleventslist.elsevier.com/events/2016/04/the-application-of-molecular-and-functional-imaging-in-neurodegenerative-disease/>