

УДК 599.735.31:591.151(470.22)

ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*RANGIFER TARANDUS FENNICUS* LONNB.) В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ ПОЛИМОРФИЗМА мтДНК

А. С. Кузнецова*, Д. В. Панченко

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *kuznecova_nastya@inbox.ru

В течение последних десятилетий популяции дикого северного оленя в европейской части России подвергаются значительному антропогенному прессу, что приводит к сокращению и фрагментации его ареала. Для понимания механизмов адаптации и устойчивости этого краснокнижного вида в сложившейся ситуации и разработки научно обоснованной стратегии сохранения дикого северного оленя необходимы знания о генетической структуре и разнообразии его населения в разных частях ареала. Изучение филогеографической структуры и генетического разнообразия лесного подвида северного оленя в Республике Карелия выполнено на основе данных полиморфизма мтДНК. Выявленные генетические особенности популяции лесного северного оленя обусловлены процессами исторического расселения и влияния домашнего оленеводства соседних регионов. Описано 25 гаплотипов фрагмента контрольного региона мтДНК, из которых 12 не были зарегистрированы в других исследованиях, а 13 встречались ранее у диких и домашних северных оленей России, Финляндии и Норвегии. Для населения подвида в Республике Карелия получены высокие значения генетического разнообразия как для всей выборки в целом, так и для большинства территориальных группировок в отдельности. Оценка генетической дистанции между территориальными выборками северных оленей республики показала отсутствие дифференциации между топозерской, поньгомо-куземской, кухмо-каменноозерской и нюкозерской группировками. Филогенетическая реконструкция, выполненная с учетом данных из международной базы GenBank, показала, что полученные нами гаплотипы относятся к двум ранее описанным гаплогруппам северного оленя. Большая часть гаплотипов ($N = 16$; 65 %) отнесены к широко распространенной предковой гаплогруппе III, остальные – к I западно-евразийской. Структура медианной сети демонстрирует отсутствие дифференциации этих двух линий гаплотипов по территориальному признаку.

Ключевые слова: *Rangifer tarandus*; северный олень; генетическое разнообразие; полиморфизм; контрольный регион; мтДНК; гаплотип

Для цитирования: Кузнецова А. С., Панченко Д. В. Филогеографическая структура населения лесного северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus* Lonnб.) в Республике Карелия на основе данных полиморфизма мтДНК // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 7. С. 5–16. doi: 10.17076/bg2127

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-24-00420, <https://rscf.ru/project/24-24-00420/>.

A. S. Kuznetsova*, D. V. Panchenko. PHYLOGEOGRAPHIC STRUCTURE OF THE FOREST REINDEER POPULATION (*RANGIFER TARANDUS FENNICUS* LONNB.) IN THE REPUBLIC OF KARELIA INFERRED FROM mtDNA POLYMORPHISM

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia),

**kuznecova_nastya@inbox.ru*

Over recent decades, wild reindeer (*Rangifer tarandus*) populations in European Russia have been exposed to significant anthropogenic pressure, resulting in range reduction and fragmentation. To understand the adaptive mechanisms and sustainability of this red-listed species under these circumstances and to work out effective conservation strategies, knowledge of the genetic structure and diversity of its population in different parts of its range is necessary. The phylogeographic structure and genetic diversity of the wild forest reindeer subspecies in the Republic of Karelia were studied based on polymorphism of mitochondrial DNA (mtDNA). The studies showed that the genetic patterns in the wild forest reindeer population were determined by historical dispersal processes and the impact of reindeer husbandry in adjacent regions. In total, 25 haplotypes of the mtDNA control region have been described, 12 of which had not been reported before and 13 have been previously obtained for wild and domestic reindeer in Russia, Finland, and Norway. The population of the subspecies in Russian Karelia is characterized by high genetic diversity both for the entire sample and for most individual subpopulation groups. The genetic distances between territorial groups of wild forest reindeer in the republic do not indicate differentiation between the Topozerskaya, Pongoma-Kuzemskaya, Kuhmo-Kamennoozerskaya, and Nyukozerskaya groups. Phylogenetic reconstruction with reference to GenBank data showed that the haplotypes we obtained belong to two previously described reindeer haplogroups. Most haplotypes ($H = 16$; 65 %) fall in the widespread ancestral haplogroup III, and the rest in the West Eurasian haplogroup I. The structure of the median-joining network demonstrates a lack of differentiation between these two haplotype clades territory-wise.

Keywords: *Rangifer tarandus*; reindeer; genetic diversity; polymorphism; control region; mtDNA; haplotype

For citation: Kuznetsova A. S., Panchenko D. V. Phylogeographic structure of the forest reindeer population (*Rangifer tarandus fennicus* Lonnб.) in the Republic of Karelia inferred from mtDNA polymorphism. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 7. P. 5–16. doi: 10.17076/bg2127

Funding. The study was supported by a Russian Science Foundation grant #24-24-00420, <https://rscf.ru/project/24-24-00420/>.

Введение

Проблема сохранения биоразнообразия во всем мире приобретает все большую значимость в связи с возрастающим антропогенным воздействием на природные экосистемы [Baden et al., 2019; Andermann et al., 2020]. Утрата и фрагментация местообитаний приводят к сокращению ареалов и численности видов, а также к изменению структурных и функциональных связей в популяциях [Fahrig, 2003; Хански, 2010]. Изоляция между

ранее взаимосвязанными популяциями может иметь серьезные последствия для выживания видов, поскольку она снижает генетическое разнообразие, ограничивает поток генов [Garner et al., 2005; Leberg et al., 2010] и усиливает проявления инбридинговой депрессии [Charlesworth, Charlesworth, 1987; Hemmings et al., 2012].

В условиях возрастающего влияния антропогенных факторов изучение популяционной структуры и исторических процессов, обусловивших ее формирование, приобретает

особую актуальность. Одним из основных подходов в данных исследованиях является использование молекулярно-генетических методов, позволяющих определить филогенетические связи, изучить филогеографическую структуру и оценить генетическое разнообразие изучаемых популяций [Vila et al., 1999; Liukkonen-Anttila et al., 2004; Тирронен и др., 2023; de Jong et al., 2023]. Для северного оленя были получены данные о филогеографической структуре на всем протяжении его циркумполярного ареала [Flagstad, Roed, 2003; Roed et al., 2008], а также определены параметры генетического разнообразия популяций в различных регионах России [Холодова и др., 2011; Баранова и др., 2016; Korolev et al., 2017].

Дикий северный олень – аборигенный представитель фауны и неотъемлемый компонент биоценозов Севера, занимающий одно из ключевых мест в цепях взаимодействий природных объектов. Однако в последние десятилетия вид подвергается значительному антропогенному прессу. Среди основных факторов негативного влияния следует выделить как прямое преследование (истребление), так и косвенное воздействие – трансформацию и фрагментацию его местообитаний, строительство инфраструктурных объектов, рекреационную нагрузку и загрязнение окружающей среды. Эти процессы обусловили сокращение численности дикого северного оленя в европейской части России и необходимость его включения в Красную книгу Российской Федерации [2021]. В Республике Карелия обитает лесная форма северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.), численность которой в настоящее время оценивается приблизительно в 2000 особей. Ранее были выполнены исследования, касающиеся различных сторон экологии этого зверя, обитающего в республике [Блюдник и др., 1989; Данилов, 2005; Данилов и др., 2020], но вопросы генетических особенностей его популяции остались почти не затронуты [Panchenko et al., 2014]. Однако для понимания механизмов адаптации и устойчивости вида и разработки научно обоснованной стратегии его сохранения необходимы знания не только о распространении и численности, но и о генетической структуре популяции в разных частях ареала вида.

Целью настоящего исследования было изучение филогеографической структуры и генетического разнообразия населения лесного северного оленя в Республике Карелия на основе данных полиморфизма контрольного региона митохондриальной ДНК.

Материалы и методы

Изучение генетической структуры населения лесного северного оленя в Республике Карелия выполнено с использованием гипервариабельного фрагмента (левый домен) контрольного региона митохондриальной ДНК (мтДНК) длиной 460 пар нуклеотидов (п. н.). Сбор биоматериала произведен в 2015–2024 гг. в местах обитания тикшеозерской, тодозерской, поньгомо-куземской, калевальской, нюкозерской и кухмо-каменноозерской территориальных группировок (стад) лесного северного оленя (рис. 1). Образцы ($n = 25$) собраны в ходе полевых исследований (экскременты, рога, линная шерсть) и от нелегально добытых или погибших от естественных причин особей (мышечная ткань и шкура), найденных инспекторами Министерства природных ресурсов и экологии Республики Карелия. Образцы экскрементов до экстракции ДНК сохранялись в пробирках в морозильной камере при $-21\text{ }^{\circ}\text{C}$, образцы мышечной ткани дополнительно фиксировались 96% этанолом. Шерсть хранилась в бумажных конвертах в прохладном и темном месте, а рога – при комнатной температуре.

Выделение ДНК из мышечной ткани, шкур и шерсти выполняли с помощью набора «D-Tissues» («Биолабмикс», Россия), из рогов – «М-Сорб-Кость» («Синтол», Россия), из экскрементов – «MagPure Stool DNA LQ Kit» (Magen, Китай). Амплификация контрольного региона мтДНК проведена с праймерами L15394 и H15947 [Flagstad, Roed, 2003]. ПЦР выполнена в объеме 25 $\mu\text{л}$, содержащем 18,3 $\mu\text{л}$ H_2O , 5 $\mu\text{л}$ ScreenMix (Evrogen, Россия), 0,1 $\mu\text{л}$ каждого праймера («Синтол», 2 OE) и 1,5 $\mu\text{л}$ матричной ДНК. Протокол ПЦР: первоначальная денатурация при $95\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 3 минут, 35 циклов – 20 с при $95\text{ }^{\circ}\text{C}$, 20 с при $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ и 20 с при $72\text{ }^{\circ}\text{C}$, финальная элонгация в течение 5 мин при $72\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Определение нуклеотидной последовательности амплифицированного участка мтДНК проведено по методу Сэнгера в двух направлениях с применением наборов для секвенирования ДНК BigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems, США) и генетического анализатора Seqstudio (Applied Biosystems). Полученные последовательности были отредактированы вручную и выравнены в программе MEGA11 [Tamura et al., 2021] при помощи алгоритма ClustalW.

Для анализа филогенетической структуры изучаемого вида были дополнительно включены полученные нами ранее 54 гомологичные нуклеотидные последовательности контрольного региона мтДНК северного оленя Республики Карелия [Баранова и др., в печати], зарегистриро-

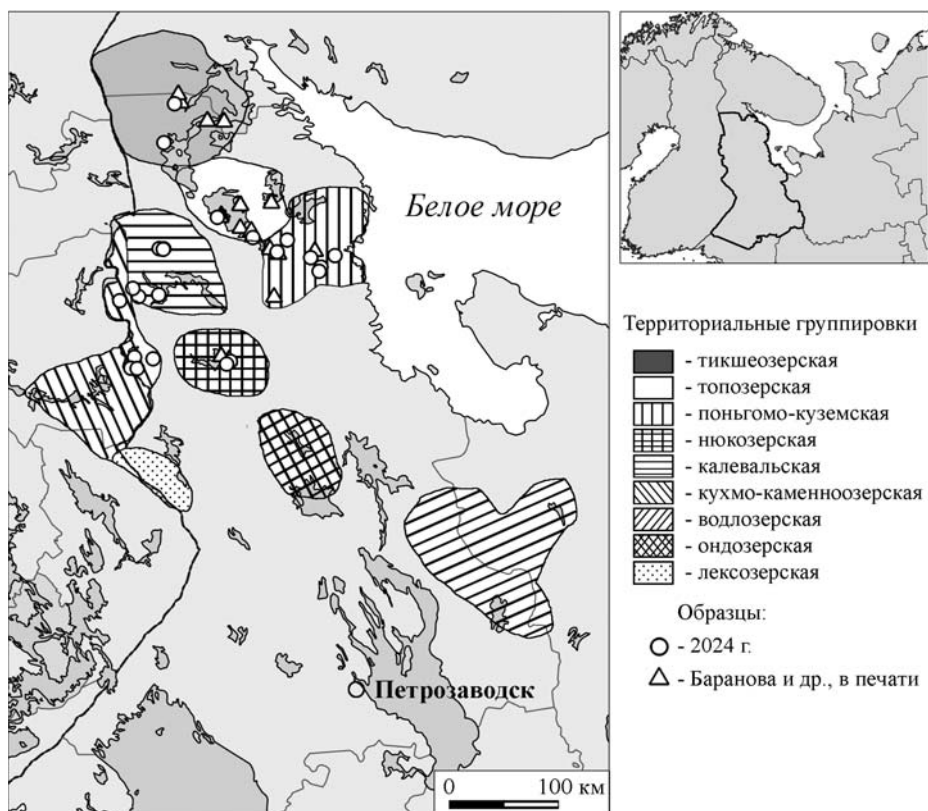


Рис. 1. Карта сбора образцов биоматериала и территориальная структура населения лесного северного оленя в Республике Карелия [по: Данилов и др., 2020 с дополнениями]

Fig. 1. Map of biomaterials sampling sites and spatial structure of the forest reindeer population in the Republic of Karelia [after: Danilov et al., 2020 with additions]

ванные в международной базе данных GenBank под номерами PV530442–PV530465.

Гаплотипическое (Hd) и нуклеотидное (Pi) разнообразие оценивалось в программе DnaSP 5.0 [Librado, Rozas, 2009]. Расчет генетических дистанций Fst выполнен в программе Arlequin v. 3.5 [Excoffier, Lischer, 2010]. Медианная сеть гаплотипов построена в программе Network 4.6.1.3 [Bandelt et al., 1999]. Филогенетическая реконструкция проведена с использованием 63 гомологичных нуклеотидных последовательностей северного оленя из GenBank [Flagstad, Roed, 2003] в программе MEGA11 методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) при бутстрэп-поддержке 500. Подбор оптимальной эволюционной модели осуществлен в программе Paup version 4.0b10 [Swofford, 2002] на основании информационного критерия Акаике (AIC) [Akaike, 1974]. Филогенетическое древо укоренено, в качестве внешней группы использован фрагмент контрольного региона мтДНК лося (*Alces alces*, номер из GenBank AF412230).

Результаты и обсуждение

На основании анализа 79 нуклеотидных последовательностей фрагмента контрольного региона мтДНК (460 п. н.) лесного северного оленя Республики Карелия выявлено 25 гаплотипов, из них 12 встречено более чем у одной особи, остальные 13 оказались уникальными (табл. 1). Гаплотипам были присвоены обозначения А–У. Наиболее распространенными в изучаемой выборке были V, Т, А, при этом гаплотип V встречен в образцах из каждой изучаемой территориальной группировки. Гаплотипы, описанные в 2024 г. (n = 13), депонированы в GenBank под номерами доступа PV786063–PV786075.

При сравнении полученных нами данных с данными международной базы GenBank установлено, что 12 гаплотипов ранее не были зарегистрированы в других исследованиях, а остальные 13 встречались как у домашних, так и у диких северных оленей России, Финляндии и Норвегии, при этом самый распространенный

Таблица 1. Встречаемость гаплотипов мтДНК в территориальных группировках лесного северного оленя в Республике Карелия

Table 1. Distribution of mtDNA haplotypes in populations of wild forest reindeer in the Republic of Karelia

ID	Территориальные группировки лесного северного оленя Республики Карелия Populations of wild forest reindeer of the Republic of Karelia						Всего Total (n=79)
	Тикшеозерская Tiksheozerskaya (n=19)	Топозерская Torozerskaya (n=23)	Поньгомо- куземская Pongoma- kuzemskaya (n=18)	Калевальская Kalevalskaya (n=4)	Нюкозерская Nyukozerskaya (n=7)	Кухмо-каменно- озерская Kuhmo-kamenn- ozerskaya (n=8)	
A	5	3					8
B		1					1
C	4	1					5
D*			1				1
E*			1				1
F*	3		2			2	7
G					2		2
H	1		1				2
I	2		2				4
J		2	1				3
K*		1					1
L		1	2				3
M*		1					1
N*			1				1
O*					1		1
P		5			1		6
Q*			1				1
R*			1				1
S		1	2		1		4
T	3	2	2	2		1	10
U*		1					1
V	1	3	1	2	2	3	12
W		1					1
X*						1	1
Y*						1	1

Примечание. * Ранее не описанные для северного оленя гаплотипы.

Note. * Previously unidentified reindeer haplotypes.

в Карелии гаплотип V встречен только у диких северных оленей Финляндии [Roed et al., 2008; Bjornstad, Roed, 2011; Kvie et al., 2016, 2019; Баранова и др., 2016; Korolev et al., 2017]. Наиболее распространены среди домашних оленей Фенноскандии и России гаплотипы A, B, C, J и L. Присутствие в популяционных группировках «домашних» гаплотипов может быть следствием перемещений и гибридизации животных. В соседней с Карелией Финляндии существует развитое оленеводство [Turunen et al., 2020], и, несмотря на оленеводческий забор на границе двух стран, наблюдаются заходы одомашненных оленей на территорию России. Кроме того, ранее в Карелии содержались одомашненные олени с Кольского полуострова, большая часть которых имела коми-ижемское происхождение

[Головин, Друри, 1927; Сегаль, 1962]. С прекращением оленеводства в Карелии в конце 1960-х годов часть оленей одичали и пополнили стада диких. Вероятно, следы таких процессов смешения и отражаются на результатах анализа генетического разнообразия дикого лесного северного оленя изучаемого региона.

Для населения лесного северного оленя Республики Карелия на основании данных полиморфизма мтДНК получены высокие значения генетического разнообразия как для всей выборки в целом, так и для большинства выделяемых территориальных группировок в отдельности (табл. 2). Низкие значения получены только для калевальского стада, что, вероятно, обусловлено малым количеством образцов, использованных в анализе.

Таблица 2. Показатели генетического разнообразия группировок лесного северного оленя в Республике Карелия на основании полиморфизма контрольного региона мтДНК

Table 2. Genetic variability of wild forest reindeer herds in the Republic of Karelia based on polymorphism mtDNA control region

Территориальная группировка Herd	n	H	S	Hd	Pi
Тикшеозерская Tiksheozerskaya	19	7	16	0,865 ± 0,042	0,012 ± 0,002
Топозерская Topozerskaya	23	13	24	0,929 ± 0,033	0,017 ± 0,001
Поньгомо-куземская Pongoma-kuzemskaya	18	13	22	0,967 ± 0,026	0,0155 ± 0,001
Калевальская Kalevalskaya	4	2	3	0,667 ± 0,204	0,004 ± 0,001
Нюкозерская Nyukozerskaya	7	5	19	0,905 ± 0,103	0,0176 ± 0,003
Кухмо-каменноозерская Kuhmo-kamennoozerskaya	8	5	13	0,857 ± 0,108	0,0131 ± 0,002
Всего Total	79	25	32	0,933 ± 0,012	0,0161 ± 0,001

Примечание. n – размер выборки; H – число гаплотипов; S – число полиморфных сайтов; Hd – гаплотипическое разнообразие (±SD); Pi – нуклеотидное разнообразие (±SD).

Note. n – sample size; H – number of haplotypes; S – number of polymorphic sites; Hd – haplotype diversity (±SD); Pi – nucleotide diversity (±SD).

Уровень генетического разнообразия населения лесного северного оленя Карелии оказался сопоставим с таковым для популяций дикого северного оленя Республики Коми [Korolev et al., 2017], Таймыра [Холодова и др., 2011], Республики Якутия [Баранова и др., 2012] и некоторых группировок Норвегии [Roed et al., 2008]. Напротив, среди населения дикого северного оленя, обитающего на граничащих с Республикой Карелия территориях, получено низкое генетическое разнообразие мтДНК. Так, для восточной популяции дикого северного оленя Мурманской области описано 12 гаплотипов (n = 53), при Hd = 0,581; Pi = 0,009 [Баранова и др., 2016]; среди лесных северных оленей Финляндии распространены всего 2 гаплотипа (n = 25), Hd = 0,220; Pi = 0,006 [Roed et al., 2008].

Оценка генетической дистанции между территориальными выборками северных оленей республики показала отсутствие дифференциации между тодозерской, поньгомо-куземской, кухмо-каменноозерской и нюкозерской группировками: значение Fst варьировало от 0,000 до 0,035. Высокие значения генетической дистанции наблюдались между тикшеозерской и остальными группировками (Fst = 0,147–0,433), что, вероятно, можно объяснить ее крайним положением на северо-западе республики и ограниченностью контактов с другими группировками. Кроме того, эта субпопуляция соседствует с дикими северными оленями Мурманской области. Умеренный уровень генетической

дифференциации калевальской группировки (0,064–0,433) может быть обусловлен низким числом используемых образцов, как и в случае с оценкой генетического разнообразия.

Филогенетическая реконструкция гаплотипов лесного северного оленя Республики Карелия проведена с использованием 25 гаплотипов, полученных в работе, и 63 гомологичных нуклеотидных последовательностей северного оленя из GenBank [Flagstad, Roed, 2003]. Таким образом, в анализе использованы 88 нуклеотидных последовательностей фрагмента контрольного региона мтДНК, которые сформировали 78 гаплотипов. Анализ выполнен при помощи метода ML и эволюционной модели HKY+I+G. В результате на древе при среднем уровне бутстрэп-поддержки (> 50) выделяются два кластера (рис. 2). Первый соответствует I западно-евразийской гаплогруппе, описанной ранее Flagstad и Roed [2003], распространенной среди диких и домашних северных оленей Фенноскандии [Roed et al., 2008]. Среди полученных нами 25 гаплотипов лесного северного оленя Республики Карелия девять (A–H и X) вошли в состав данной клады. Второй обособленный кластер формирует II гаплогруппу, встречающуюся только у северных оленей Северной Америки, и, следовательно, не включает гаплотипы оленей изучаемого региона. Остальные последовательности на древе по классификации Flagstad и Roed [2003] относятся к III широко распространенной предковой гаплогруппе

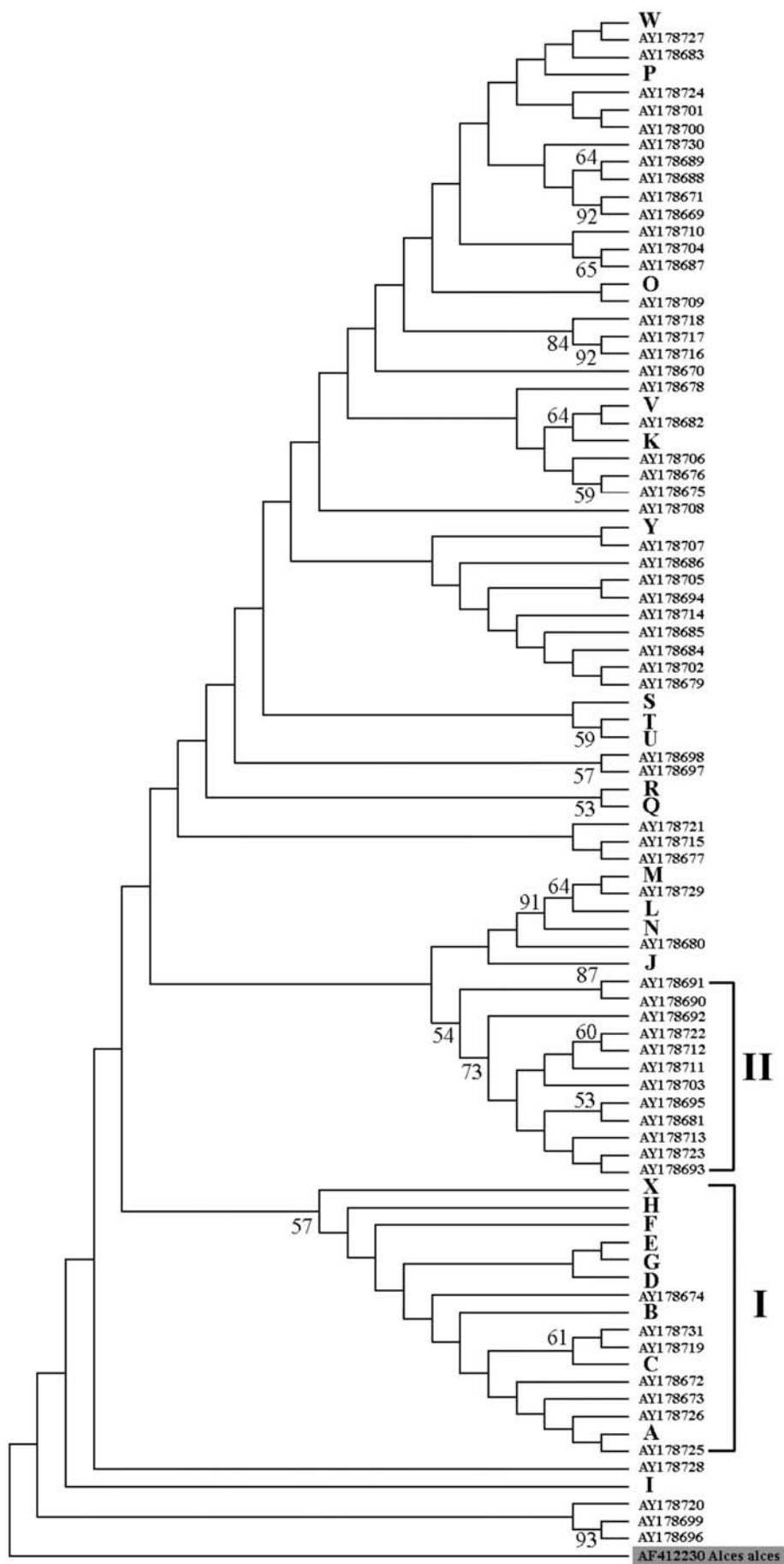


Рис. 2. Филогенетическое древо гаплотипов мтДНК северного оленя, построенное методом максимального правдоподобия (ML) и эволюционной модели HKY+I+G (500 бутстрэп-репликаций) с использованием полученных в этой работе данных (A–Y) и данных из [Flagstad, Roed, 2003]. В узлах указаны значения > 50. В качестве внешней группы использован фрагмент контрольного региона мтДНК лося (*Alces alces*, номер из генбанка AF412230). На древе обозначены гаплогруппы I и II, остальные ветви принадлежат к III гаплогруппе

Fig. 2. Phylogenetic tree of reindeer mtDNA haplotypes constructed by the maximum likelihood (ML) and HKY+I+G model (500 bootstrap replications) using the data obtained in this study (A–Y) and from [Flagstad, Roed, 2003]. Values > 50 are indicated at nodes. Moose fragment mtDNA control region (*Alces alces*, Genbank accession number AF412230) was used as an outgroup. Haplogroups I and II are designated on the tree; the remaining branches belong to haplogroup III

северного оленя, и большая часть полученных нами гаплотипов ($N = 16$; 65 %) соотнесены с этой линией.

Медианная сеть построена с использованием 79 нуклеотидных последовательностей контрольного региона мтДНК северного оленя Республики Карелия. Структура сети имеет две протяженные ветви, которые делят 25 гаплотипов на два кластера (рис. 3). Ранее выполненная филогенетическая реконструкция соотносит эти кластеры с I и III гаплогруппой по данным Flagstad и Roed [2003]. Среди I клады наиболее распространены в исследуемых образцах гаплотипы A и F, среди III – V и T. Наблюдается некоторая закономерность в гаплотипическом распределении среди территориальных группировок лесного северного

оленя республики (табл. 2, рис. 3): тикшеозерские образцы в основном имеют гаплотипы, принадлежащие к I гаплогруппе, а тодозерские и нюкозерские – к III. Калевальские образцы имели гаплотипы только III гаплогруппы. Олени поньгомо-куземского и кухмо-каменноозерского стада примерно в равном соотношении имели гаплотипы как I, так и III клады. Таким образом, структура медианной сети указывает на отсутствие дифференциации двух линий гаплотипов северного оленя Республики Карелия по территориальному признаку: большая часть изучаемых группировок в составе своего генофонда имеет гаплотипы, принадлежащие к гаплогруппам I и III. Это вполне согласуется с вероятными путями расселения и появления в республике лесного северного оленя после

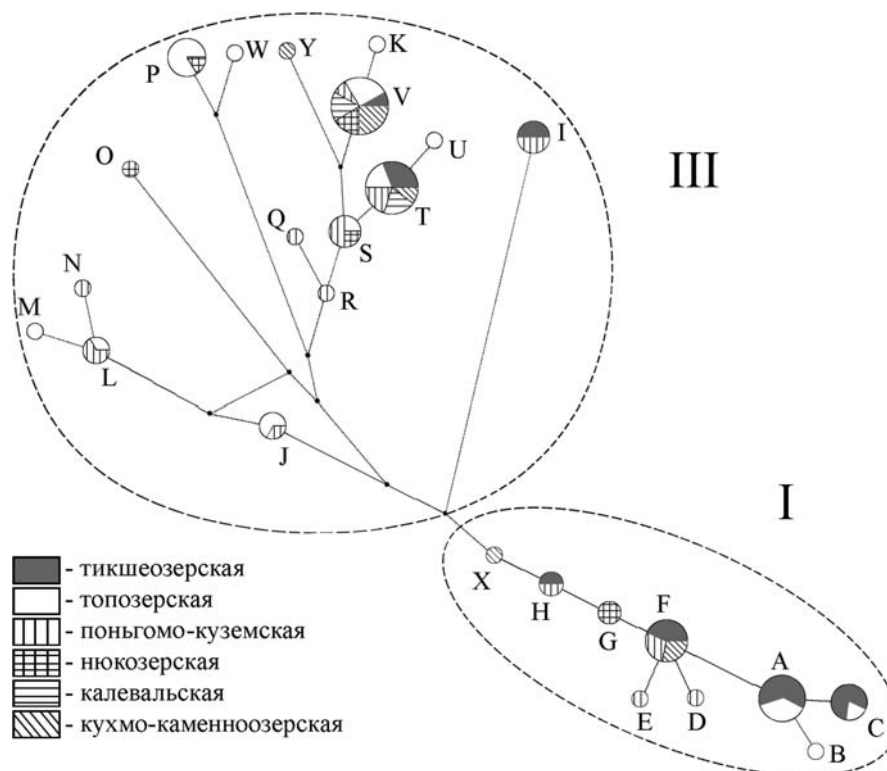


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов мтДНК лесного северного оленя в Республике Карелия, построенная на основании фрагмента контрольного региона (460 п. н.). Диаметр кружков пропорционален числу особей, входящих в гаплотип, внутренняя заливка кружков соответствует доле образцов из разных группировок, которые имеют данный гаплотип. Длина ветвей пропорциональна числу замен, разделяющих гаплотипы. Названия гаплотипов соответствуют обозначению из табл. 1. I и III – обозначение гаплогрупп

Fig. 3. Median-joining network of mtDNA haplotypes (460 bp) in wild forest reindeer in the Republic of Karelia. The diameter of the circles is proportional to the number of individuals included in the haplotype, the inner filling of the circles corresponds to the proportion of samples from different populations that have this haplotype. The length of the branches is proportional to the number of substitutions between the haplotypes. The names of the haplotypes correspond to Table 1. I and III are the names of haplogroups

схода последнего оледенения из рефугиума в Сибири [Banfield, 1961; Rankama, Ukkonen, 2001; Данилов и др., 2020] и, соответственно, распространением предковой гаплогруппы III. Первая гаплогруппа могла проникнуть на изучаемую территорию вместе с европейскими северными оленями с запада, расселение которых на север Финляндии и Северо-Запад Кольского полуострова происходило по мере отступления ледника вдоль прибрежной зоны Норвежского моря [Rankama, Ukkonen, 2001]. Дальнейшая встреча и вероятная гибридизация северных оленей из Сибири и Европы на Кольском полуострове [Данилов и др., 2020] обусловила постепенное распространение западной гаплогруппы I среди северных оленей Республики Карелия. Примечательно, что последствия такой гибридизации отразились на промежуточном по краниологическим и экстерьерным признакам положении северного оленя, обитающего в Мурманской области в Лапландском заповеднике и на границе с Республикой Карелия [Макарова, 1989; Данилов и др., 2020].

Заключение

Изучение современной генетической структуры населения лесного северного оленя в Карелии на основании полиморфизма мтДНК отражает результаты событий, происходивших как в далеком прошлом (расселение после отступления ледника), так и в относительно недавнее время (гибридизация с домашними северными оленями Финляндии и Мурманской области). Примечательно, что хотя взаимосвязь между дифференциацией на гаплогруппы и территориальной структурой четко не прослеживается, в самом северо-западном стаде, обитающем на границе с домашними оленями Финляндии и дикими Мурманской области, выявлено преобладание гаплотипов первой (западно-евразийской) группы. Отмечен высокий уровень генетического разнообразия как общий, так и для большинства стад в отдельности. Генетическая дистанция между группировками в основном низкая, что свидетельствует об отсутствии выраженной дифференциации между ними.

В заключение следует отметить, что анализ полиморфизма мтДНК отражает главным образом исторические особенности формирования популяции, и для полной характеристики статуса населения северного оленя применение только этого типа генетического маркера недостаточно. Для изучения его современной популяционной структуры и решения вопросов

антропогенного влияния на изменение взаимосвязи территориальных группировок необходимо также использовать маркеры полиморфизма ядерной ДНК – микросателлиты.

Литература

- Баранова А. И., Панченко Д. В., Холодова М. В., Тирронен К. Ф., Данилов П. И. Генетическое разнообразие дикого северного оленя восточной части Кольского полуострова: полиморфизм контрольного региона мтДНК // Известия РАН. Сер. биол. 2016. № 6. С. 651–657. doi: 10.7868/S0002332916060023
- Баранова А. И., Холодова М. В., Охлопков И. М., Сафронов В. М., Кириллин Е. В., Николаев Е. А., Сипко Т. П. Сравнительный анализ генетического разнообразия двух популяций дикого северного оленя Якутии (полиморфизм контрольного региона мтДНК) // Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы: Мат-лы междунар. конф. Томск: НИИ ТГУ, 2012. С. 21.
- Баранова А. И., Холодова М. В., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф., Данилов П. И. Генетическое разнообразие дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) европейской части России: Полиморфизм контрольного региона мтДНК и микросателлитных локусов // Известия РАН. Сер. биол. (в печати).
- Блюдник Л. В., Данилов П. И., Марковский В. А., Хейкура К., Анненков В. Г. О суточных и сезонных перемещениях лесного северного оленя в Карельской АССР (1986–1988 гг.) // Лесной северный олень Фенноскандии: Мат-лы I советско-финлянд. симп. (Петрозаводск, 30 мая – 3 июня 1988 г.). Петрозаводск, 1989. С. 47–54.
- Головин А. Д., Друри И. В. Начало стационарного изучения оленя и оленеводства в Мурманском округе (Оленеводство в Ловозерском районе). Отдельный оттиск из «Докладов и сообщений» Общества изучения Мурманского края. 1927. Вып. II. С. 53–80.
- Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 340 с.
- Данилов П. И., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф. Северный олень Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2020. 187 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2-е изд. / Ред. Д. С. Павлов. М.: ВНИИ Экология, 2021. 1128 с.
- Макарова О. А. К систематическому положению дикого северного оленя Кольского полуострова // Лесной северный олень Фенноскандии: Мат-лы I советско-финлянд. симп. (Петрозаводск, 30 мая – 3 июня 1988 г.). Петрозаводск, 1989. С. 19–25.
- Сегаль А. Н. Опыт перевода и акклиматизации в Карелии тундровых оленей из Мурманской области // Северный олень в Карельской АССР / Ред. М. П. Виноградов, Я. И. Поляничко. Л.: АН СССР. 1962. С. 58–80.
- Тирронен К. Ф., Кузнецова А. С., Панченко Д. В. Популяционно-генетическая структура волка (*Canis*

- lupus* L.) Восточной Фенноскандии в условиях интенсивного пресса охоты на основе анализа мтДНК // Известия РАН. Сер. биол. 2023. № 5. С. 581–594. doi: 10.31857/S1026347022600960
- Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 340 с.
- Холодова М. В., Колпащиков Л. А., Кузнецова М. В., Баранова А. И. Генетическое разнообразие диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) Таймыра: анализ полиморфизма контрольного региона митохондриальной ДНК // Известия РАН. Сер. биол. 2011. № 1. С. 52–60. doi: 10.7868/S0002332916060023
- Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE Trans Autom Control. 1974. Vol. 19, no. 6. P. 716–723. doi: 10.1109/TAC.1974.1100705
- Andermann T., Faurby S., Turvey S.T., Antonelli A., Silvestro D. The past and future human impact on mammalian diversity // Sci. Adv. 2020. Vol. 6, no. 36. eabb2313. doi: 10.1126/sciadv.abb2313
- Baden A. L., Mancini A. N., Federman S., Holmes S. M., Johnson S. E., Kamilar J., Louis E. E. Jr., Bradley B. J. Anthropogenic pressures drive population genetic structuring across a Critically Endangered lemur species range // Sci. Rep. 2019. Vol. 9. Art. 16276. doi: 10.1038/s41598-019-52689-2
- Bandelt H. J., Forster P., Rohl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16, no 1. P. 37–48. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036
- Banfield A. W. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer* // Nat. Mus. Canada Bull. 1961. Vol. 177. P. 1–137.
- Bjornstad G., Roed K. H. Museum specimens reveal changes in the population structure of northern Fennoscandian domestic reindeer in the past one hundred years // Anim. Genet. 2011. Vol. 41. P. 281–285. doi: 10.1111/j.1365-2052.2009.01999.x 281-5
- Charlesworth D., Charlesworth B. Inbreeding Depression and its evolutionary consequences // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 1987. Vol. 18. P. 237–268. doi: 10.1146/annurev.es.18.110187.001321
- de Jong M. J., Niamir A., Wolf M., Kitchener A. C., Lecomte N., Seryodkin I. V., Fain S. R., Hagen S. B., Saarma U., Janke A. Range-wide whole-genome resequencing of the brown bear reveals drivers of intra-species divergence // Commun. Biol. 2023. Vol. 6(1). Art. 153. doi: 10.1038/s42003-023-04514-w
- 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. Res. 2010. Vol. 10, no. 3. P. 564–567. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2003. Vol. 34. P. 487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Flagstad O., Roed K. H. Refugial origins of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. 2003. Vol. 57. P. 658–670. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb01557.x
- Garner A., Rachlow J. L., Hicks J. F. Patterns of genetic diversity and its loss in mammalian populations // Conserv. Biol. 2005. Vol. 19, no. 4. P. 1215–1221. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00105.x
- Hemmings N. L., Slate J., Birkhead T. R. Inbreeding causes early death in a passerine bird // Nat. Commun. 2012. Vol. 3. Art. 863. doi: 10.1038/ncomms1870
- Keller L. F., Waller D. M. Inbreeding effects in wild populations // Trends Ecol. Evol. 2002. Vol. 17. P. 230–241. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02489-8
- Korolev A. N., Mamontov V. N., Kholodova M. V., Baranova A. I., Shadrin D. M., Poroshin E. A., Efimov V. A., Kochanov S. K. Polymorphism of mtDNA control region of wild reindeer of the mainland part of European northeast of Russia // Biol. Bull. 2017. Vol. 44, no. 8. P. 882–893. doi: 10.1134/S1062359017080106
- Kvie K. S., Heggenes J., Anderson D. G., Kholodova M. V., Sipko T., Mizin I., Røed K. H. Colonizing the High Arctic: mitochondrial DNA reveals common origin of Eurasian Archipelagic reindeer (*Rangifer tarandus*) // PLoS ONE. 2016. Vol. 11, no. 11. e0165237. doi: 10.1371/journal.pone.0165237
- Kvie K. S., Heggenes J., Bardsen B.-J., Roed K. H. Recent large-scale landscape changes, genetic drift and reintroductions characterize the genetic structure of Norwegian wild reindeer // Conserv. Genet. 2019. Vol. 20. P. 1405–1419. doi: 10.1007/s10592-019-01225-w
- Leberg P. L., Athrey G. N. R., Barr K. R., Lindsay D. L., Lance R. F. Implications of landscape alteration for the conservation of genetic diversity of endangered species // Molecular Approaches in Natural Resource Conservation and Management / Eds J. A. DeWoody, J. W. Bickham, C. H. Michler, K. M. Nichols, O. E. Rhodes, K. E. Woeste. New York: Cambridge Univ. Press, 2010. P. 212–238. doi: 10.1525/bio.2011.61.4.19
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25, no. 11. P. 1451–1452. doi: 10.1093/bioinformatics/btp187
- Liukkonen-Anttila T., Rätti O., Kvist L., Helle P., Orell M. Lack of genetic structuring and subspecies differentiation in the capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Finland // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 41. P. 619–633.
- Panchenko D., Baranova A., Holodova M., Tirronen K., Danilov P. Population of forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) in Republic of Karelia: preliminary results of control MtDNA analysis // 9th Baltic theriological conference: Book of abstracts (Daugavpils, 16–18 October, 2014). Daugavpils, 2014. P. 14.
- Rankama T., Ukkonen P. On the early history of the wild reindeer (*Rangifer tarandus*) in Finland // Boreas. 2001. Vol. 30, no. 2. P. 131–147. doi: 10.1111/j.1502-3885.2001.tb01218.x
- Roed K. H., Flagstad O., Nieminen M., Holand O., Dwyer M. J., Rov N., Vila C. Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer // Proc. R. Soc. B. 2008. Vol. 275. P. 1849–1855. doi: 10.1098/rspb.2008.0332
- Swofford D. L. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), Version 4.0 Beta 10. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. doi: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00191.x
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11 // Mol.

Biol. Evol. 2021. Vol. 38, no. 7. P. 3022–3027. doi: 10.1093/molbev/msab120

Turunen M. T., Rasmus S., Jarvenpaa J., Kivinen S. Relations between forestry and reindeer husbandry in northern Finland – Perspectives of science and practice // For. Ecol. Manag. 2020. Vol. 457. P. 1–22. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117677

Vila C., Amorim I. R., Leonard J. A., Posada D., Castroviejo J., Petrucci-Fonseca F., Crandall K. A., Ellegren H., Wayne R. K. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the gray wolf *Canis lupus* // Mol. Ecol. 1999. Vol. 8. P. 2089–2103. doi: 10.1046/j.1365-294x.1999.00825.x

References

Akaike H. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Autom Control*. 1974;19(6):716–723. doi: 10.1109/TAC.1974.1100705

Andermann T., Faurby S., Turvey S.T., Antonelli A., Silvestro D. The past and future human impact on mammalian diversity. *Sci. Adv.* 2020;6(36):eabb2313. doi: 10.1126/sciadv.abb2313

Baden A. L., Mancini A. N., Federman S., Holmes S. M., Johnson S. E., Kamilar J., Louis E. E. Jr., Bradley B. J. Anthropogenic pressures drive population genetic structuring across a Critically Endangered lemur species range. *Sci. Rep.* 2019;9:16276. doi: 10.1038/s41598-019-52689-2

Bandelt H.-J., Forster P., Rohl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 1999;16:37–48. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036

Barfield A. W. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer*. *Nat. Mus. Canada Bull.* 1961;177:1–137.

Baranova A. I., Kholodova M. V., Panchenko D. V., Tirronen K. F., Danilov P. I. Genetic diversity of wild reindeer (*Rangifer tarandus* L.) in Northwestern European Russia: polymorphism of the mtDNA control region and microsatellite loci. *Izvestiya RAN. Ser. biol. = Biology Bulletin* (in press). (In Russ.)

Baranova A. I., Kholodova M. V., Okhlopkov I. M., Safronov V. M., Kirillin E. V., Nikolaev E. A., Sipko T. P. Comparative analysis of genetic diversity in two populations of wild reindeer in Yakutia (polymorphism of mtDNA control region). *Genetika zhivotnykh i rastenii – fundamental'nye problemy i sovremennye eksperimental'nye podkhody: Mater. mezhdunar. konf. = Genetics of plants and animals: fundamental problems and modern experimental approaches: Proceed. int. conf.* Tomsk: NII TGU; 2012. P. 21. (In Russ.)

Baranova A. I., Panchenko D. V., Kholodova M. V., Tirronen K. F., Danilov P. I. Genetic diversity of wild reindeer *Rangifer tarandus* L. from the eastern part of the Kola Peninsula: polymorphism of the mtDNA control region. *Biology Bulletin*. 2016;43:567–572. (In Russ.). doi: 10.1134/S1062359016060029

Blyudnik L. V., Danilov P. I., Markovskii V. A., Heikura K., Annenkov V. G. On daily and seasonal movements of forest reindeer in the Karelian ASSR (1986–1988). *Lesnoi severnyi olen' Fennoskandii: Mat-ly I sov.-fin. simp. (Petrozavodsk, 30 maya – 3 iyunya 1988 g.) = Forest reindeer of Fennoscandia: Proceed. of the*

1st Soviet-Finnish symp. (Petrozavodsk, May 30 – June 3, 1988). Petrozavodsk; 1989. P. 47–54. (In Russ.)

Bjornstad G., Roed K. H. Museum specimens reveal changes in the population structure of northern Fennoscandian domestic reindeer in the past one hundred years. *Anim. Genet.* 2011;41:281–285. doi: 10.1111/j.1365-2052.2009.01999.x 281-5

Charlesworth D., Charlesworth B. Inbreeding Depression and its evolutionary consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 1987;18:237–268. doi: 10.1146/annurev.es.18.110187.001321

Danilov P. I. Game animals of Karelia: ecology, resources, management, and protection. Moscow: Nauka; 2005. 340 p. (In Russ.)

Danilov P. I., Panchenko D. V., Tirronen K. F. The reindeer of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2020. 187 p. (In Russ.)

de Jong M. J., Niamir A., Wolf M., Kitchener A. C., Lecomte N., Seryodkin I. V., Fain S. R., Hagen S. B., Saarma U., Janke A. Range-wide whole-genome resequencing of the brown bear reveals drivers of intraspecies divergence. *Commun. Biol.* 2023;6(1):153. doi: 10.1038/s42003-023-04514-w

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. Res.* 2010;10(3):564–567. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2003;34:487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419

Flagstad O., Roed K. H. Refugial origins of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Evolution*. 2003;57:658–670. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb01557.x

Garner A., Rachlow J. L., Hicks J. F. Patterns of genetic diversity and its loss in mammalian populations. *Conserv. Biol.* 2005;19(4):1215–1221. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00105.x

Golovin A. D., Drury I. V. Beginning of the stationary study of reindeer and reindeer husbandry in the Murmansk District (Reindeer husbandry in the Lovozero Region). Separate reprint from the *Reports and Communications* of the Society for the Study of the Murmansk Region. 1927. Iss. II. P. 53–80. (In Russ.)

Hanski I. The shrinking world: ecological consequences of habitat loss. Moscow: KMK; 2010. 340 p. (In Russ.)

Hemmings N. L., Slate J., Birkhead T. R. Inbreeding causes early death in a passerine bird. *Nat. Commun.* 2012;3:863. doi: 10.1038/ncomms1870

Keller L. F., Waller D. M. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 2002;17:230–241. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02489-8

Kholodova M. V., Kolpashchikov L. A., Kuznetsova M. V., Baranova A. I. Genetic diversity of wild reindeer (*Rangifer tarandus*) of Taimyr: analysis of polymorphism of the control region of mitochondrial DNA. *Biol. Bull.* 2011;38(1):42–49. doi: 10.1134/S1062359011010067

Korolev A. N., Mamontov V. N., Kholodova M. V., Baranova A. I., Shadrin D. M., Poroshin E. A., Efimov V. A., Kochanov S. K. Polymorphism of mtDNA control region of wild reindeer of the mainland part

of European northeast of Russia. *Biology Bulletin*. 2017;44(8):882–893. doi: 10.1134/S1062359017080106
 Kvie K. S., Heggenes J., Anderson D. G., Kholodova M. V., Sipko T., Mizin I., Røed K. H. Colonizing the High Arctic: mitochondrial DNA reveals common origin of Eurasian Archipelagic reindeer (*Rangifer tarandus*). *PLoS ONE*. 2016;11(11):e0165237. doi: 10.1371/journal.pone.0165237

Kvie K. S., Heggenes J., Bardsen B.-J., Røed K. H. Recent large-scale landscape changes, genetic drift and reintroductions characterize the genetic structure of Norwegian wild reindeer. *Conserv. Genet.* 2019;20:1405–1419. doi: 10.1007/s10592-019-01225-w

Leberg P. L., Athrey G. N. R., Barr K. R., Lindsay D. L., Lance R. F. Implications of landscape alteration for the conservation of genetic diversity of endangered species. *Molecular Approaches in Natural Resource Conservation and Management*. New York: Cambridge Univ. Press; 2010. P. 212–238. doi: 10.1525/bio.2011.61.4.19

Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*. 2009;25(11):1451–1452. doi: 10.1093/bioinformatics/btp187

Liukkonen-Anttila T., Rätti O., Kvist L., Helle P., Orell M. Lack of genetic structuring and subspecies differentiation in the capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Finland. *Ann. Zool. Fennici*. 2004;41:619–633.

Makarova O. A. On the systematic position of the wild reindeer of the Kola Peninsula. *Lesnoi severnyi olen' Fennoskandii: Mat-ly I sovetsko-finlyand. simp. (Petrozavodsk, 30 maya – 3 iyunya 1988 g.) = Forest reindeer of Fennoscandia: Proceed. of the 1st Soviet-Finnish symp. (Petrozavodsk, May 30 – June 3, 1988)*. Petrozavodsk; 1989. P. 47–54. (In Russ.)

Panchenko D., Baranova A., Holodova M., Tirronen K., Danilov P. Population of forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönbn.) in the Republic of Karelia: preliminary results of control MtDNA analysis. *9th Baltic theriological conference: Book of abstracts (Daugavpils, 16–18 October, 2014)*. Daugavpils; 2014. P. 14.

Pavlov D. S. (ed.). The Red Data Book of the Russian Federation. Vol. Animals, 2nd ed. Moscow: VNI Ekologiya; 2021. 1128 p. (In Russ.)

Rankama T., Ukkonen P. On the early history of the wild reindeer (*Rangifer tarandus*) in Finland. *Boreas*. 2001;30(2):131–147. doi: 10.1111/j.1502-3885.2001.tb01218.x

Røed K. H., Flagstad O., Nieminen M., Holand O., Dwyer M. J., Rov N., Vila C. Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer. *Proc. R. Soc. B*. 2008;275:1849–1855. doi: 10.1098/rspb.2008.0332

Segal' A. N. Experience of transfer and acclimatization of tundra reindeer from the Murmansk Region to Karelia. *Severnyi olen' v Karel'skoi ASSR = Reindeer in the Karelian ASSR*. Leningrad: AN SSSR; 1962. P. 58–80.

Swofford D. L. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), Version 4.0 Beta 10. Sunderland: Sinauer Associates; 2002. doi: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00191.x

Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Mol. Biol. Evol.* 2021;38(7):3022–3027. doi: 10.1093/molbev/msab120

Tirronen K. F., Kuznetsova A. S., Panchenko D. V. Population genetic structure of the wolf (*Canis lupus* L.) in Eastern Fennoscandia under conditions of intensive hunting pressure based on mtDNA Analysis. *Biology Bulletin*. 2023;50(5):1051–1063. doi: 10.1134/S1062359023602240

Turunen M. T., Rasmus S., Jarvenpaa J., Kivinen S. Relations between forestry and reindeer husbandry in northern Finland - Perspectives of science and practice. *For. Ecol. Manag.* 2020;457:1–22. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117677

Vila C., Amorim I. R., Leonard J. A., Posada D., Castroviejo J., Petrucci-Fonseca F., Crandall K. A., Ellegren H., Wayne R. K. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the gray wolf *Canis lupus*. *Mol. Ecol.* 1999;8:2089–2103. doi: 10.1046/j.1365-294x.1999.00825.x

Поступила в редакцию / received: 25.06.2025; принята к публикации / accepted: 02.09.2025.
 Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кузнецова Анастасия Сергеевна

младший научный сотрудник

e-mail: kuznecova_nastya@inbox.ru

Панченко Данила Владимирович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: danja@inbox.ru

CONTRIBUTORS:

Kuznetsova, Anastasiia

Junior Researcher

Panchenko, Danila

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher