

ОБЗОРЫ/REVIEWS

<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.4.525-537>

УДК 636.01:599.735.33



Применение микросателлитов в популяционно-генетических исследованиях северного оленя (*Rangifer tarandus*) (обзор)

© 2024. В. Р. Харзинова✉, Н. А. Зиновьева

ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», п. Дубровицы, г. о. Подольск, Московская область, Российская Федерация

За последние несколько десятилетий теоретические, аналитические и методологические достижения в генетике произвели революцию в популяционно-генетических исследованиях, обеспечив лучшее понимание эволюционных процессов, истории популяций и видов. Методологически такой прогресс во многом обусловлен изобретением технологии полимеразной цепной реакции и внедрением маркеров микросателлитной ДНК. В настоящем обзоре обсуждаются тенденции в использовании микросателлитных маркеров как эффективных инструментов для решения широкого спектра задач в популяционной генетике, природоохранной и эволюционной биологии единственного вида рода *Rangifer* – северного оленя. На основании проведенного анализа экспериментальных и обзорных публикаций (78 источников) научных коллективов Российской Федерации, Канады, Соединенных Штатов Америки, Ирландии, Японии, Китая, Норвегии, обобщены первые работы успешной амплификации микросателлитов северных оленей, а также продемонстрирована значимость данных маркеров для изучения внутривидовой и межвидовой изменчивости, дифференциации, генетических взаимоотношений, воздействия антропогенных факторов на генетическое разнообразие и генетическую изоляцию популяций, а также для реконструкции эволюционной истории различных форм северного оленя.

Ключевые слова: ДНК-маркеры, STR, генетическое разнообразие, карибу, оленеводство

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста» (тема № FGGN-2024-0018, № 124051400016-6).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Харзинова В. Р., Зиновьева Н. А. Применение микросателлитов в популяционно-генетических исследованиях северного оленя (*Rangifer tarandus*) (обзор). *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2024;25(4):525–537. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.4.525-537>

Поступила: 17.05.2024

Принята к публикации: 03.07.2024

Опубликована онлайн: 28.08.2024

Application of microsatellites in population genetic studies of reindeer (*Rangifer tarandus*) (review)

© 2024. Veronika R. Kharzinova✉, Natalia A. Zinovieva

Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Dubrovitsy, Podolsk, Moscow region, Russian Federation

Over a few past decades, theoretical, analytical, and methodological advances in genetics have revolutionized population genetic research, providing a better understanding of evolutionary processes and the history of populations and species. Methodologically, this progress is largely due to the invention of polymerase chain reaction technology and the introduction of microsatellite DNA markers. This review discusses trends in the use of microsatellite markers as effective tools for solving a wide range of issues in population genetics, conservation and evolutionary biology of the only species of the genus *Rangifer* – reindeer. Based on the analysis of both experimental and review publications (78 sources) of the scientific teams of the Russian Federation, Canada, the United States of America, Ireland, Japan, China, Norway the first works on the successful amplification of reindeer microsatellites have been summarized. There has been demonstrated the significance of the data of markers for studying intra- and inter-population diversity, differentiation, genetic relationships, the impact of anthropogenic factors on genetic diversity and genetic isolation of populations, as well as for reconstructing the evolutionary history of the various reindeer forms.

Keywords: DNA markers, STR, genetic diversity, caribou, reindeer husbandry

Acknowledgements: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of the Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst (theme No. FGGN-2024-0018, No. 124051400016-6).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors stated that there was no conflict of interest.

For citation: Kharzinova V. R., Zinovieva N. A. Application of microsatellites in population genetic studies of reindeer (*Rangifer tarandus*) (review). *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2024;25(4):525–537. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.4.525-537>

Received: 17.05.2024

Accepted for publication: 03.07.2024

Published online: 28.08.2024

Прогресс в современной биологии в значительной степени базируется на развитии и использовании молекулярно-генетических подходов, в основе которых лежит анализ полиморфизма ДНК, выявляемый с помощью молекулярных маркеров [1]. Достижения в области молекулярной биотехнологии привели к открытию различных типов молекулярных маркеров, которые стали использоваться в качестве критериев селекционных процессов, что позволило более достоверно оценивать генетический потенциал пород, популяций и отдельно взятых особей, более точно контролировать селекционные процессы в стадах, корректировать их направленность [2]. Микросателлиты, представляющие собой tandemные повторы ДНК с размером мономерного звена от одного до десяти нуклеотидов, были впервые предложены в 1989 г. [3, 4, 5]. Они также известны под названиями «простые повторы последовательности ДНК» (simple sequence repeat, SSR) [4] и «короткие tandemные повторы ДНК» (short tandem repeat, STR) [6]. Э. Д. Джеффрис и др. (A. J. Jeffreys et al.) [7] и И. Л. Вебер и др. (J. L. Weber et al.) [5] предположили, что изменения длины tandemно расположенных повторяющихся ДНК в мини- и микросателлитах обычно происходят из-за увеличения или уменьшения числа копий повторяющихся единиц [8]. При этом естественными причинами разнообразия в количестве повторов единиц микросателлитов в геноме являются «проскальзывание» (slippage) полимеразы в ходе репликации ДНК, и/или несоответствующий кроссинговер, несовпадение/восстановление повреждений двойной нити ДНК, а также перемещения ретротранспозонов. Эти вариации приводят к полиморфизму по длине фрагментов, выявляемых при электрофорезе, и представляют собой основу для большинства методов профилирования ДНК, используемых сегодня [1, 8, 9]. Микросателлиты расположены по всему геному и присутствуют как в некодирующих, так и в кодирующих областях генома, а также в хлоропластном [10] и митохондриальном геномах [1, 11].

О преимуществах и недостатках микросателлитов сообщали многие авторы как в самых первых работах [12, 13, 14], так и в последующих. Их преимущества: требуется неболь-

шое количество матричной ДНК (10–100 нг); высокая степень полиморфизма [15, 16]; доминантный тип наследования [17]; высокая точность и воспроизводимость; возможность мультиплексирования различных микросателлитов в ПЦР и их автоматизация [18, 19]. К недостаткам микросателлитов относят: трудоемкость разработки тест-систем; наличие нулевых аллелей (существующих аллелей, которые не наблюдаются с помощью стандартных анализов); гомоплазия и слишком большое количество аллелей в определенных локусах, что требует увеличенного размера выборки для проведения исследований; микросателлитные маркеры действительно помогают выявить нейтральное биоразнообразие, но не предоставляют информацию о функциональных признаках биоразнообразия [8, 19, 20].

Несмотря на вышеперечисленные недостатки, возможность проведения мультиплексных ПЦР и частичная автоматизация генотипирования микросателлитов с помощью фрагментного анализа на капиллярных секвенаторах привели к тому, что данные маркеры стали одними из наиболее часто используемых в селекции сельскохозяйственных животных. Они служат значимым источником информации о состоянии генетических ресурсов, способствуя повышению эффективности процессов анализа генетического разнообразия и генетической чистоты, а также способны генерировать информацию для планирования скрещиваний и выбора генотипов в программах генетической селекции [21, 22]. Кроме того, микросателлиты являются ценными инструментами для анализа достоверности происхождения [23, 24, 25, 26], породной принадлежности [27, 28, 29] и установления степени инбридинга в определенных группах и стадах [30, 31].

Северный олень (карибу в Северной Америке) относится к отряду парнокопытных (*Artiodactyla*) семейству оленей (*Cervidae*) и это единственный представитель рода Северные олени (*Rangifer*). Ареал распространения вида занимает всю северную часть Арктического региона, включая арктические и субарктические регионы Азии, Европы и Северной Америки [32, 33]. Ареал обитания северного оленя в Российской Федерации включает тундру, лесотундру, тайгу, высокогорья Алтая,

Саяны, лесные зоны юга Сибири [34]. Вместе с тем, при анализе происхождения, одомашнивания и разведения северного оленя в Евразии Б. Гордон (B. Gordon) [35] сообщил, что процесс его одомашнивания длился тысячи лет и охватывал более широкий ареал и не только голарктический регион, где он обитает и сегодня. Различные древние человеческие культуры пасли стада оленей для получения продуктов питания и обеспечения себя транспортом. И по настоящее время северные олени не только представляют собой приоритетное звено арктических сообществ, но и служат важнейшей составляющей продовольственной безопасности населения северных территорий Сибири [36]. Вместе с тем, несмотря на экономическое значение отрасли оленеводства для коренных малочисленных народов и этнических групп Субарктики, для северных оленей проведено значительно меньше генетических исследований, в сравнении с другими видами животных. В целом, внедрение генетических технологий в оленеводство пока находится в начальной стадии развития. Это обусловлено несколькими факторами, основным из них является отличие селекционно-племенной работы с северными оленями, которая ведется традиционными методами и существенно отличается от других отраслей животноводства. В частности, в оленеводстве не применяют искусственное осеменение и трансплантацию эмбрионов. Эффективность мероприятий также уменьшается из-за сезонности размножения, низкой сохранности поголовья и делового выхода молодняка, вольной системы случки. Все это формирует ряд сложностей для проведения оценки производителей по качеству потомства, а непродолжительные сроки их использования делают ее малоэффективной [37].

Исследования генетических особенностей северного оленя вызывали повышенный интерес ученых всего мира. Согласно данным Р. Дж. Халл (R. J. Hall) [38], применение генетических маркеров у оленей следовало за развитием биохимии и молекулярной биологии, от первоначальных исследований, в которых использовали аллозимы, до исследований, включающих молекулярные маркеры как митохондриального, так и ядерного генома. Большинство исследований, в которых применяли молекулярные маркеры семейства *Cervidae*, были посвящены вопросам оценки уровня генетического разнообразия, проблемам сохранения и таксономии, присущим каждому виду [39, 40].

Эффективность микросателлитов, как инструментов для решения широкого спектра популяционно-генетических задач, нашла свое применение и в исследованиях северных оленей, в том числе в изучении генетического разнообразия и структуры популяций [41, 42, 43], в оценке степени дифференциации и интрогрессии домашних и диких форм [44, 45, 46], в прослеживании пространственных закономерностей генетического разнообразия и эффекта «бутылочного горлышка», реконструкции демографической истории региональных популяций [47, 48, 49, 50], в определении индивидуального уровня гетерозиготности и поиске ассоциаций между локусами микросателлитов и фенотипическими признаками [51, 52, 53], а также в оценке воздействия антропогенных факторов на генетическое разнообразие, генетическую изоляцию и эволюционные процессы [54, 55].

Следует отметить, что историю эволюции различных методов молекулярно-генетического анализа, единственного вида рода *Rangifer* – северного оленя, мы подробно представили ранее [36]. Однако, принимая во внимание факт того, что на сегодняшний день, из всех доступных маркерных систем, наиболее популярным и востребованным инструментом в популяционной генетике, природоохранной и эволюционной биологии северного оленя являются микросателлиты, то в данном обзоре мы сосредоточились именно на классе ДНК-маркеров.

Цель обзора. В настоящем обзоре принята попытка обобщить результаты применения микросателлитов в генетических исследованиях популяций северного оленя. Проведенный анализ различных научных работ, в том числе и собственных, позволил нам не только проследить историю открытия микросателлитов, но и продемонстрировать значимость данных маркеров в обнародовании ценной информации о внутривидовой и межвидовой популяционной изменчивости, гибридизации и генетических взаимоотношениях различных форм северного оленя, что способствовало разработке рекомендаций по сохранению и рациональному использованию генетических ресурсов этого вида животных.

Материал и методы. В качестве материалов для данного аналитического обзора были использованы научные публикации российских и зарубежных авторов в области молекулярно-генетических исследований популяций северного оленя с применением микросателлитных мар-

кером. Для обеспечения наиболее полного охвата актуальных и авторитетных материалов было использовано несколько подходов и инструментов: библиотечные ресурсы и базы данных PubMed (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>); Web of Science (<https://apps.webofknowledge.com/>); Scopus (<https://www.scopus.com/>); электронные библиотеки WILEY ONLINE LIBRARY (<https://onlinelibrary.wiley.com/>), eLIBRARY.RU (<http://elibrary.ru/defaultx.asp>), ResearchGate (<https://www.researchgate.net/>) и CyberLeninka (<https://cyberleninka.ru/>); онлайн-каталог Google Scholar (<https://scholar.google.ru/>); поисковые системы Google (<https://www.google.ru/>) и Yandex (<https://ya.ru/>). Поиск научных источников как на русском, так и английском языках был выполнен по следующим ключевым словам: microsatellite, STR, SSR, reindeer, Rangifer tarandus, genetic diversity, genomic distribution, ДНК-маркеры, микросателлиты, STR-локусы, северный олень, карибу, генетическое разнообразие, дифференциация, оленеводство. Дополнительный поиск источников выполняли по непосредственным спискам литературы, указанным в анализируемых научных материалах. Всего было рассмотрено не менее 150 опубликованных работ, из которых в список литературы включили 79. Исследуемый материал был представлен научными коллективами из Российской Федерации, Канады, Соединенных Штатов Америки, Ирландии, Японии, Китая, Норвегии. Для изучения поставленного вопроса были проанализированы источники без введения ограничений по временному периоду, так как были обсуждены самые первые работы по применению микросателлитов в генетических исследованиях северного оленя.

Основная часть. Обсуждение первых работ успешной амплификации микросателлитов северных оленей.

Несмотря на то, что анализ последовательностей микросателлитов, посредством полимеразной цепной реакции, является идеальным методологическим подходом для поиска ответов на многие вопросы популяционной генетики, разработка видоспецифичных праймеров для проведения ПЦР-амплификации аллелей может быть дорогостоящей и трудоемкой, поскольку включает в себя создание геномных библиотек, скрининг клонов с помощью микросателлитных последовательностей и саму разработку микросателлитных праймеров [8]. Однако еще в конце 80-х–начале 90-х годов появился целый ряд работ, указывающих на тот факт, что флан-

кирующие последовательности некоторых микросателлитных локусов консервативны среди родственных таксонов, следовательно, праймеры, разработанные для одного вида, могут быть использованы для амплификации гомологичных локусов у родственных видов. В последующем, с использованием такого подхода была исследована генетическая изменчивость и филогенетические взаимоотношения между двумя видами желтого сома [56], дана внутривидовая молекулярная характеристика шести таксонов семейства *Jatropha curcas* [57], проведены популяционно-генетические исследования корейского горала и других видов *Caprinae*, находящихся под угрозой исчезновения [58], предпринята попытка изучить возможность переноса олигонуклеотидов SSR эвкалипта на неродственные таксоны, принадлежащие к семейству *Casuarinaceae* [59], проведены экспериментальные исследования межтаксонных молекулярно-генетических различий видов животных внутри отряда Парнокопытные [60]. Согласно исследованиям П. М. Абдул-Мунир (P. M. Abdul-Muneer) [8], при использовании гетерологичных праймеров для проведения ПЦР стоимость разработки аналогичных маркеров у родственных видов значительно снижается.

Именно использование данного феномена перекрестной амплификации в 1996 и 1997 годах позволило научным коллективам Америки [61] и Канады [62] избежать масштабной предварительной работы, необходимой для разработки ПЦР-праймеров для отдельных локусов северного оленя и северного оленя, с использованием пар праймеров, разработанных для крупного и мелкого рогатого скота.

В 1998 году норвежские ученые К. Х. Рёед (K. H. Røed) и Л. Мидтхель (L. Midthjell) [63] публикуют результаты по разработке панели 17 новых микросателлитов северного оленя, большая часть из которых оказались высокополиморфными с числом аллелей на локус от 3 (NVHRT46) до 10 (NVHRT30). Данный спектр микросателлитов не только был апробирован на двух популяциях полудомашних оленей Норвегии, но и успешно протестирован на трех других видах семейства *Cervidae* (лось, благородный олень и косуля).

Таким образом, продемонстрированный успех в использовании гетерологичных ПЦР-праймеров для амплификации микросателлитных локусов у видов семейства *Cervidae* устранил необходимость разработки новых наборов праймеров для каждого вида и, следо-

вательно, облегчил и положил начало широкому использованию микросателлитов в качестве маркеров в популяционно-генетических исследованиях различных популяций северного оленя.

Обсуждение применения микросателлитов для изучения генетической изменчивости, гибридизации и степени дифференциации популяций северного оленя.

Согласно Дж. К. Чжай и др. (J. C. Zhai et al.) [33], генетическое разнообразие является важной основой для оценки генетических ресурсов, а высокое генетическое разнообразие свидетельствует о хорошей выживаемости и селекционном потенциале популяции. Обнарождение информации о состоянии генетического разнообразия северных оленей с использованием микросателлитных маркеров является одним из способов поддержки мероприятий, направленных на сохранение и рациональное использование генетических ресурсов этого вида животных. Значимость исследований генетической структуры, степени дифференциации и интрогрессии между домашними и дикими популяциями северного оленя обусловлено тем, что северный олень – это единственный вид животных, представленный как дикой, так и домашней формой, которые находятся в постоянном взаимодействии и обитают в условиях, которые остаются практически неизменными очень продолжительное время [45, 47]. Такое совместное существование популяций и, как следствие, их гибридизация, вызывает глобальное беспокойство, поскольку долгосрочные последствия такой гибридизации для популяций до конца не изучены [48].

Так, на основании аллельного разнообразия 18 микросателлитных локусов, М. А. Кронин и др. (M. A. Cronin et al.) [64] дали оценку генетической изменчивости полуодомашненных северных оленей Аляски, России и Скандинавии в сравнительном аспекте с дикими популяциями карibu. Авторы детектировали, что карibu превосходят домашних оленей по уровню аллельного разнообразия, при этом олени острова Шпицберген имели наименьший уровень генетической изменчивости. Кроме этого, авторы выявили, что уровень генетической изменчивости полуодомашненных северных оленей Аляски был сопоставим со значениями показателей выборки оленей России, и обе популяции характеризовались наличием общей части предковых компонентов, более чем через 100 лет после их интродукции.

На основе амплификации 19 полиморфных микросателлитных локусов, К. Х. Магер и др.

(K. H. Mager et al.) [65] исследовали потенциальную гибридизацию популяций крупных мигрирующих стад карibu (*Rangifer tarandus granti*) на Северном склоне Аляски с интродуцированными домашними северными оленями (*Rangifer tarandus tarandus*). Авторы выявили интрогрессию домашних оленей во всех стадах карibu северной части штата, где оленеводство было прекращено еще в 1940 году. Гибридные особи составили 8 % в стадах карibu. По мнению авторов, домашние олени, несмотря на отличия в сроках размножения и размерах тела, способны выживать и размножаться с карibu в дикой природе. При этом, учитывая стабильную и увеличивающуюся численность популяций карibu Северного склона Аляски, интрогрессия оленей не оказала очевидного вредного воздействия на демографию стад.

В другом своем исследовании, данный научный коллектив, на основании анализа изменчивости 21 микросателлита, изучал различные популяции карibu, обитающие на территории юго-запада Аляски [48]. Авторы также показали, что, по крайней мере, одно стадо района Аляски сохранило в себе генетические компоненты домашних северных оленей несмотря на то, что прошло около 70 лет с момента прекращения разведения домашних особей в регионе.

Вместе с тем, на основании генетической изменчивости пяти маркеров, датскими исследователями [66] была выявлена высокая степень генетической дифференциации между карibu и домашними северными оленями районов юго-запада Гренландии. В данном случае, вероятное объяснение выявленных отличий заключалось в географических особенностях этого района Гренландии, а именно в наличии естественных барьеров (ледники и широкие фьорды). При этом авторы обнаружили, что интродуцированные в 1952 году норвежские полуодомашненные северные олени были гибридизированы с гренландским карibu в двух районах.

Первая попытка систематического изучения генетической изменчивости единственной популяции северных оленей в Китае, с целью формирования эффективных подходов ее сохранения, была предпринята на основании анализа полиморфизма 11 микросателлитов [33]. Несмотря на то, что с 1949 года, с момента основания Китайской Народной Республики, Коммунистическая партия и народное правительство уделяют пристальное внимание охране и развитию оленьих ресурсов,

ситуация с численностью популяции северных оленей не является стабильной и оптимальной. Данным научным коллективом в исследованных выборках северных оленей были выявлены высокие значения коэффициента инбридинга, являющиеся следствием как снижения численности, так и фрагментации среды обитания популяций. Полученные результаты исследователей послужили научной теоретической основой и справочной информацией по состоянию генетического разнообразия и ресурсов для защиты популяций северных оленей в Китае и управления ими.

Первые генетические исследования российских пород и популяций северного оленя с помощью микросателлитов были проведены на основании анализа полиморфизма девяти локусов [67]. Авторы разработали универсальную мультиплексную STR панель, применимую как для оценки достоверности происхождения, так и для характеристики генетического разнообразия российских аборигенных популяций северного оленя. В последующем, элементы данной тест-системы позволили не только получить информацию о состоянии уровня генетической изменчивости домашних и диких северных оленей, обитающих на территории от Кольского полуострова до Чукотки [68], Северо-Восточной Сибири [69, 70], Севера Европейской части страны и за Уралом [51, 71, 72], районов севера Дальнего Востока [73], но и определить степень генетической интрогрессии домашней и дикой популяций, обитающих на территории Ненецкого и Таймырского автономных округов [45]. В данной работе авторы выявили тенденцию более высокого генетического разнообразия в дикой популяции по сравнению с домашней, а также высокую степень генетической обособленности обеих форм северного оленя. В выборке диких северных оленей выявили три, а в домашней – пять особей, имеющих смешанное генетическое происхождение. Степень взаимной интрогрессии популяций составила около 6 %. Выявление таких смешанных (помесных) особей северного оленя, несущих в генотипе долю аллелей другой популяции, авторы пояснили периодическим обменом генами между ними по причине документированных фактов неконтролируемой миграции стад диких северных оленей.

В последующем, модернизация данной тест-системы посредством увеличения количества локусов до 14 позволила впервые пред-

ставить данные молекулярно-генетических исследований 15 региональных популяций северных оленей ненецкой породы [42], всех официально утвержденных пород и популяций домашних северных оленей [74], определить индивидуальный уровень гетерозиготности [53] и выполнить поиск ассоциаций между локусами микросателлитов и фенотипическими признаками [52].

Для изучения генетической структуры и степени дифференциации популяций дикого северного оленя, обитающего на территории Российской Федерации, А. И. Баранова и др. [75] применили тест-систему, основанную на мультиплексном ПЦР-анализе 16 STR-маркеров. Авторы детектировали четкое разделение северных оленей материковой части евразийского ареала и арктических островов. Среди материковых оленей были выделены три основные группы: европейской части России; азиатской части; Камчатки. Северные олени азиатской и европейской частей России генетически были более близки друг к другу, чем к оленям Камчатки. Разделение северных оленей восточной части Евразии по отдельным районам обитания (Томская обл., Ханты-Мансийский АО, Таймыр, Якутия и Чукотка) проявлялось достаточно слабо. Выявленную закономерность авторы пояснили свидетельством об их тесном генетическом родстве.

Применение эквивалентного набора микросателлитных локусов позволило также описать генетическую характеристику диких северных оленей и одомашненного северного оленя европейской части России [76]. Авторы не только показали, что каждая из исследованных группировок обладает уникальностью и своеобразием аллельного состава, о чем свидетельствовало высокое число частных аллелей в каждой выборке, но и выявили обособленность генетической структуры каждой группы. Как и в предыдущих исследованиях, в популяциях дикого северного оленя была детектирована доля смешанных генотипов, имеющих в составе аллели, свойственные одомашненным, но их доля, в целом, была невысока.

Внедрение в генетические исследования северных оленей коммерческого набора COrDIS Reindeer (ООО «ГОРДИЗ», Россия) для мультиплексного анализа 16 микросателлитных маркеров позволило исследовать генетическую структуру домашних северных оленей чукотской породы, завезенных в Якутию из Чукотского АО [77], эвенской породы, разво-

димой в Арктической зоне Якутии [78], четырех популяций ненецкой породы [79], а также детектировать высокий и значимый уровень дифференциации между выборками диких и домашних оленей как из одного и того же географического района [80], так и обитающих в различных климатических зонах Российской Федерации [46].

Таким образом, исследования, проведенные с помощью высокополиморфных микросателлитов, позволили ученым разных стран получить важную информацию для лучшего понимания закономерностей генетического разнообразия, процессов интрогрессии и дифференциации различных форм северного оленя, что имеет первостепенное значение для политики сохранения данного вида животных.

Обсуждение применения микросателлитов для реконструкции эволюционной истории, а также в изучении воздействия антропогенных факторов на генетическое разнообразие и генетическую изоляцию популяций северного вида животных.

Применение микросателлитных маркеров способствовало не только описанию внутри- и межвидового разнообразия широко распространенного вида – северного оленя, но и эволюционного потенциала и процессов, которые сформировали это разнообразие. Так, анализ 14 локусов позволил научному коллективу авторов из Канады, Ирландии и США [50] реконструировать историю эволюции разных подвидов *Rangifer tarandus* запада Северной Америки. Исследования авторов предоставили новое понимание о разнообразии карibu, послужившие основой для реструктуризации существующей классификации, которая признает разделение на две основные клады в западной части Северной Америки и отличие северных горных лесных оленей от бореальных и южных форм.

На основании анализа изменчивости 10 микросателлитов, была реконструирована эволюционная история и дана оценка потенциальной роли интрогрессии в эволюции восточного мигрирующего экотипа карibu, обитающего на территории центральной Канады [49]. Обнародованные исследователями результаты трактовались описанием механизма деградации Лаврентийского ледяного щита и колонизацией прибрежных территорий Гудзонова залива после появления лесотундры примерно 7000 лет назад. Кроме этого, выводы авторов в данной работе, в противоположность предыдущей, дополнительно подтверждали суще-

ствующую классификацию подвидов северного оленя Канады.

В дополнении к эволюционным процессам, сигналы генетической дифференциации могут быть обусловлены и влиянием фрагментации среды обитания вида в результате активизации деятельности человека (лесозаготовки, градостроительство и нефтегазовая промышленность), что также может быть проанализировано посредством амплификации STR-маркеров. Так, с помощью девяти микросателлитов Л. М. Томпсон и др. (L. M. Thompson et al.) [54] исследовали пространственные различия в генетическом разнообразии и паттерны генетической дифференциации находящейся под угрозой исчезновения популяции бореального карibu по всему ареалу ее распространения в Канаде, обусловленные изменениями природных ландшафтов вследствие влияния антропогенных факторов.

Кроме того, недавние результаты исследований генетической структуры северных оленей архипелага Шпицберген с использованием подхода ландшафтной генетики и анализа 19 полиморфных микросателлитов выявили, что прошлые и нынешние антропогенные факторы динамики метапопуляций могут оказывать интерактивное воздействие на крупномасштабные экологические и эволюционные процессы [55]. В частности, продолжающаяся потеря морского льда, как коридора для расселения внутри островных систем и между ними, лишь усилит генетическую изоляцию популяций и таким образом поставит под угрозу эволюционный потенциал и выживание арктической дикой природы.

Закключение. Проведенный анализ литературных источников позволил обсудить тенденции применения микросателлитных маркеров для широкого спектра генетических исследований популяций северных оленей. Можно отметить, что преимущества коротких tandemных (простых) повторов позволили исследователям разных стран поставить и решить эквивалентные задачи – не только впервые описать уровень генетического разнообразия различных форм северного оленя, но и определить долю интрогрессии между популяциями, охарактеризовать их структуру, определить степень их дифференциации, детектировать прошлые события гибридизации и понять более детально эволюционную историю вида, что является важным аспектом для разработки стратегий сохранения и управления генетическими ресурсами этого циркумполярного копытного Нового

Света. Несмотря на то, что последние достижения в области высокопроизводительной технологии генотипирования открыли большие перспективы использования однонуклеотидных полиморфизмов для популяционных генетических исследований животных, в том числе и северных оленей, мы предполагаем, что микросателлиты, в связи с более простой процедурой их анализа и низкими экспериментальными затратами, по-прежнему, будут

оставаться востребованными маркерами для генетических исследований одного из самых значимых видов арктических животных. На данный момент микросателлиты изучены и описаны не полностью, что открывает новые возможности для обнаружения их новых свойств и особенностей, что, в свою очередь, приведет к развитию новых областей исследований и практическому применению данного типа маркеров.

References

1. Омашева М. Е., Аубакирова К. П., Рябушкина Н. А. Молекулярные маркеры. причины и последствия ошибок генотипирования. Биотехнология. Теория и практика. 2013;(4):20–28. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25612911> EDN: VOMRFP
2. Omasheva M. E., Aubakirova K. P., Ryabushkina N. A. Molecular markers. causes and consequences of genotyping errors. *Biotehnologiya. Teoriya i praktika*. 2013;(4):20–28. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25612911>
3. Кийко Е. И. Принципы маркерной селекции в молочном скотоводстве. Вестник Тамбовского университета. Серия: естественные и технические науки. 2010;15(1):134–135. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=14805077> EDN: MLZMAJ
4. Kiyko E. I. Principle of marker selection in dairy cattle breeding. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya: estestvennye i tekhnicheskie nauki* = Tambov University Reviews Series Natural and Technical Sciences. 2010;15(1):134–135. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=14805077>
5. Litt M. A., Luty J. A. Hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. *American Journal of Human Genetics*. 1989;44(3):397–401
6. Tautz D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Research*. 1989;17(16):6463–6471. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/17.16.6463>
7. Weber J. L., May P. E. Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction. *American Journal of Human Genetics*. 1989;44(3):388–396.
8. Edwards A., Civitello A., Hammond H. A., Caskey C. T. DNA typing and genetic mapping with trimeric and tetrameric tandem repeats. *The American Journal of Human Genetics*. 1991;49(4):746–775.
9. Jeffreys A. J., Royle N. J., Wilson V., Wong Z. Spontaneous mutation rates to new length alleles at tandem-repetitive hypervariable loci in human DNA. *Nature*. 1988;332(6161):278–281. DOI: <https://doi.org/10.1038/332278a0>
10. Abdul-Muneer P. M. Application of microsatellite markers in conservation genetics and fisheries management: recent advances in population structure analysis and conservation strategies. *Genetics Research International*. 2014;2014(1):691759. DOI: <https://doi.org/10.1155/2014/691759>
11. Hoffman J. I., Amos W. Microsatellite genotyping errors: detection approaches, common sources and consequences for paternal exclusion. *Molecular Ecology*. 2005;14(2):599–612. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02419.x>
12. Rajendrakumar P., Biswal A. K., Balachandran S. M., Srinivasarao K., Sundaram R. M. Simple sequence repeats in organellar genomes of rice: frequency and distribution in genic and intergenic regions. *Bioinformatics*. 2007;23(1):1–4. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl547>
13. Kalia R. K., Rai M. K., Kalia S., Singh R., Dhawan A. K. Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants. *Euphytica*. 2011;177:309–334. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0286-9>
14. Bishop M. D., Kappes S. M., Keele J. W., Stone R. T., Sunden S. L., Hawkins G. A., Toldo S. S., Fries R., Grosz M. D., Yoo J. A genetic linkage map for cattle. *Genetics*. 1994;136(2):619–639. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/136.2.619>
15. Bishop M. D., Hawkins G. A., Keeler C. L. Use of DNA markers in animal selection. *Theriogenology*. 1995;43(1):61–70. DOI: [https://doi.org/10.1016/0093-691X\(94\)00018-P](https://doi.org/10.1016/0093-691X(94)00018-P)
16. Peakall R., Gilmore S., Keys W., Morgante M., Rafaske A. Cross-species amplification of soybean (*Glycine max*) simple sequence repeat (SSRs) within the genus and other legume genera: implications for the transferability of SSRs in plants. *Molecular Biology and Evolution*. 1998;15(10):1275–1287. DOI: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025856>
17. Baron E. E., Mário L. M., Verneque R. S., Coutinho L. L. Parentage testing and effect of misidentification on the estimation of breeding value in Gir cattle. *Genetics and Molecular Biology*. 2002;25(4):389–394. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1415-47572002000400006>
18. Kuleung C., Baenziger P. S., Dweikat I. Transferability of SSR markers among wheat, rye and triticale. *Theoretical and Applied Genetics*. 2004;108:1147–1150. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1532-5>

17. Yang W., Kang X., Yang Q., Lin Y., Fang M. Review on the development of genotyping methods for assessing farm animal diversity. *Journal of Animal Science and Biotechnology*. 2013;(4):2.
DOI: <https://doi.org/10.1186/2049-1891-4-2>
18. Tabbasam N., Zafar Y., Mehboob-ur-Rahman. Pros and cons of using genomic SSRs and EST-SSRs for resolving phylogeny of the genus *Gossypium*. *Plant Systematics and Evolution*. 2014;300:559–575.
DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0891-x>
19. Hasan N., Choudhary S., Naaz N., Sharma N., Laskar R. A. Recent advancements in molecular marker-assisted selection and applications in plant breeding programmes. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*. 2021;19(1):128. DOI: <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00231-1>
20. Mohindra V., Mishra A., Palanichamy M., Ponniah A. G. Cross-species amplification of *Catla catla* microsatellite locus in *Labeo rohita*. *Indian Journal of Fisheries*. 2001;48(1):103–108.
URL: <https://epubs.icar.org.in/index.php/IJF/article/view/8492/3463>
21. Carneiro V. M. L., Santini L., Diniz A. L., de Freitas Munhoz C. Microsatellite markers: what they mean and why they are so useful. *Genetics and Molecular Biology*. 2016;39(3):312–328.
DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2016-0027>
22. Pei J., Bao P., Chu M., Liang C., Ding X., Wang H., Wu X., Guo X., Yan P. Evaluation of 17 microsatellite markers for parentage testing and individual identification of domestic yak (*Bos grunniens*). *PeerJ*. 2018;6:e5946. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.5946>
23. Гладырь Е. А., Горелов П. В., Маурчева В. Н., Шахин А. В., Чинаров Ю. И., Зиновьева Н. А. Оценка результативности тест-системы на основе микросателлитов в проведении ДНК-экспертизы крупного рогатого скота. *Достижения науки и техники АПК*. 2011;(8):51–54.
Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=16690837> EDN: OBGJWR
- Gladyr E. A., Gorelov P. V., Maurcheva V. N., Shakhin A. V., Chinarov Yu. I., Zinovieva N. A. Effectiveness evaluation of test-system based on microsatellites for dna expertise in cattle. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AICis*. 2011;(8):51–54. (In Russ.).
URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=16690837>
24. Zhao J., Zhu C., Xu Z., Jiang X., Yang S., Chen A. Microsatellite markers for animal identification and meat traceability of six beef cattle breeds in the Chinese market. *Food Control*. 2017;78:469–475.
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2017.03.017>
25. Kang S. W., Lee S. Y., Chio D. H., Kang H. J., Hu M. B., Yang Y. J. Statistical analysis of alleles in 4703 thoroughbred racing horses using fifteen microsatellite DNA markers. *Journal of Animal Science*. 2016;94:88.
DOI: <https://doi.org/10.2527/jas2016.94supplement488x>
26. Калинкова Л. В. Молекулярно-генетическая экспертиза достоверности происхождения племенных лошадей. *Эффективное животноводство*. 2018;(6(145)):70–72.
Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=35554714> EDN: XYLVHZ
- Kalinkova L. V. Molecular genetic examination of the authenticity of the pedigree horses. *Effektivnoe zhivotnovodstvo*. 2018;(6(145)):70–72. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=35554714>
27. Зиновьева Н. А., Харзинова В. Р., Логвинова Т. И., Гладырь Е. А., Сизарева Е. И., Чинаров Ю. И. Микросателлитные профили как критерии определения чистопородности и оценки степени гетерогенности подборов родительских пар в свиноводстве. *Сельскохозяйственная биология*. 2011;46(6):47–53.
Zinovieva N. A., Kharzinova V. R., Logvinova T. I., Gladyr' E. A., Sizareva E. I., Chinarov Yu. I. Microsatellite profiles as criteria for confirmation of breed purity and for evaluation of heterogeneity degree of parents' pairs in pig breeding. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2011;46(6):47–53. (In Russ.).
28. Radko A., Podbielska A. Microsatellite DNA Analysis of genetic diversity and parentage testing in the popular dog breeds in Poland. *Genes (Basel)*. 2021;12(4):485. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes12040485>
29. Koskinen M. T., Bredbacka P. Assessment of the population structure of five Finnish dog breeds with microsatellites. *Animal genetics*. 2000;31(5):310–317. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.2000.00669.x>
30. Денискова Т. Е., Селионова М. И., Гладырь Е. А., Доцев А. В., Бобрышова Г. Т., Костюнина О. В., Брем Г., Зиновьева Н. А. Изменчивость микросателлитов в породах овец, разводимых в России. *Сельскохозяйственная биология*. 2016;51(6):801–810. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=27639405> EDN: XGVQYJ
- Deniskova T. E., Selionova M. I., Gladyr' E. A., Dotsev A. V., Bobryshova G. T., Kostyunina O. V., Brem G., Zinovieva N. A. Variability of microsatellites in sheep breeds raced in Russia. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2016;51(6):801–810. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=27639405>
31. Weising K., Winter P., Huttel B., Kahl G. Microsatellite markers for molecular breeding. *Journal of Crop Production*. 1997;1(1):113–143. DOI: https://doi.org/10.1300/j144v01n01_06
32. Røed K. H., Ferguson K. H., Crête M. A. D., Bergerud T. A. Genetic variation in transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern Canada. *Rangifer*. 2010;11:65–74.
DOI: <https://doi.org/10.7557/2.11.2.979>
33. Zhai J. C., Liu W. S., Yin Y. J., Xia Y. L., Li H. P. Analysis on genetic diversity of reindeer (*Rangifer tarandus*) in the Greater Khingan Mountains using microsatellite markers. *Zoological Studies*. 2017;56:e11.
DOI: <https://doi.org/10.6620/ZS.2017.56-11>

34. Крутикова А. А., Пегливанян Г. К. Динамика убойной массы домашних северных оленей полуострова Ямал в зависимости от половой и возрастной принадлежности. Международный научно-исследовательский журнал. 2023;(12(138)). DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.138.28> EDN: VYCUDF
Krutikova A. A., Peglivanyan G. K. Dynamics of slaughter weight of domestic reindeer of Yamal peninsula depending on gender and age. International Research Journal. 2023;(12(138)). (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.138.28>
35. Gordon B. Rangifer and man: An ancient relationship. Rangifer. 2003;23(14):15–28.
DOI: <https://doi.org/10.7557/2.23.5.1651>
36. Харзинова В. Р., Денискова Т. Е., Сермягин А. А., Доцев А. В., Соловьева А. Д., Зиновьева Н. А. Эволюция методов оценки биоразнообразия северного оленя (*Rangifer tarandus*) (обзор). Сельскохозяйственная биология. 2017;52(6):1083–1093. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.6.1083rus> EDN: YLSUZR
Kharzinova V. R., Deniskova T. E., Sermyagin A. A., Dotsev A. V., Solovieva A. D., Zinovieva N. A. Evolution of the methods for estimation biodiversity in reindeer (*Rangifer tarandus*) (review). *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2017;52(6):1083–1093. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.6.1083rus>
37. Брызгалов Г. Я., Игнатович Л. С. Селекционно-племенная работа в северном оленеводстве (к смене парадигмы развития). Генетика и разведение животных. 2021;(4):29–36.
DOI: <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2021-4-29-36> EDN: OOKGFF
Brizgalov G., Ignatovich L. Selection and breeding work in northern reindeer husbandry (to change the development paradigm). *Genetika i razvedenie zhivotnykh* = Genetics and breeding of animals. 2021;(4):29–36. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2021-4-29-36>
38. Hall R. J. Deer. In: Cockett N. E., Kole C. (eds) Genome mapping and genomics in domestic animals. Genome mapping and genomics in animals. Springer, Berlin, Heidelberg, 2009. Vol. 3. Chapter 4.
DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-540-73835-0>
39. Polziehn R. O., Strobeck C. Phylogeny of wapiti, red deer, sika deer, and other North American cervids as determined from mitochondrial DNA. Molecular Phylogenetics and Evolution. 1998;10(2):249–258.
DOI: <https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0527>
40. Ludt C. J., Schroeder W., Rottmann O., Kuehn R. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). Molecular phylogenetics and evolution. 2004;31(3):1064–1083. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.10.003>
41. Cote S. D., Dallas J. F., Marshall F., Irvine R. J., Langvatn R., Albon S. D. Microsatellite DNA evidence for genetic drift and philopatry in Svalbard reindeer. Molecular Ecology. 2002;11(10):1923–1930.
DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01582.x>
42. Deniskova T. E., Kharzinova V. R., Dotsev A. V., Solovieva A. D., Romanenko T. M., Yuzhakov A. A., Layshev K. A., Brem G., Zinovieva N. A. Genetic characteristics of regional populations of Nenets reindeer breed (*Rangifer tarandus*). Agricultural Biology. 2018;53(6):1152–1161. (In Russ.).
DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.6.1152eng>
43. Ju Y., Liu H., Rong M., Zhang R., Dong Y., Zhou Y., Xing X. Genetic diversity and population genetic structure of the only population of Aoluguya Reindeer (*Rangifer tarandus*) in China. Mitochondrial DNA. Part A, DNA mapping, sequencing, and analysis. 2019;30(1):24–29. DOI: <https://doi.org/10.1080/24701394.2018.1448081>
44. Anderson D. G., Kvie K. S., Davydov V. N., Røed K. H. Maintaining genetic integrity of coexisting wild and domestic populations: Genetic differentiation between wild and domestic *Rangifer* with long traditions of intentional interbreeding. Ecology and Evolution. 2017;7(17):6790–6802. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.3230>
45. Kharzinova V. R., Dotsev A. V., Kramarenko A. S., Layshev K. A., Romanenko T. M., Solov'eva A. D., Deniskova T. E., Kostyunina O. V., Brem G., Zinovieva N. A. Study of the allele pool and the degree of genetic introgression of semidomesticated and wild populations of reindeer (*Rangifer tarandus* L., 1758) using microsatellites. Agricultural Biology. 2016;51:811–834. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.6.811eng>
46. Svishcheva G. R., Babayan O. V., Sipko T. P., Kashtanov S. N., Kholodova M. V., Stolpovsky Y. A. Genetic differentiation between coexisting wild and domestic reindeer (*Rangifer tarandus* L. 1758) in Northern Eurasia. Genetic Resources. 2022;3(6):1–14. URL: <https://www.genresj.org/index.php/grj/article/view/genresj.UYML5006>
47. Røed K. H., Flagstad O., Nieminen M., Holand O., Dwyer M. J., Røv N., Vilà C. Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer. Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. 2008;275(1645):1849–1855. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0332>
48. Colson K. E., Mager K. H., Hundertmark K. J. Reindeer introgression and the population genetics of caribou in southwestern Alaska. Journal of Heredity. 2014;105(5):585–596. DOI: <https://doi.org/10.1093/jhered/esu030>
49. Klütsch C. F., Manseau M., Trim V., Polfus J., Wilson P. J. The eastern migratory caribou: the role of genetic introgression in ecotype evolution. Royal Society Open Science. 2016;3(2):150469.
DOI: <https://doi.org/10.1098/rsos.150469>
50. Weckworth B. V., Musiani M., McDevitt A. D., Hebblewhite M., Mariani S. Reconstruction of caribou evolutionary history in Western North America and its implications for conservation. Molecular Ecology. 2012;21(14):3610–3624. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05621.x>

51. Доцев А. В., Романенко Т. М., Харзинова В. Р., Соловьева А. Д., Лайшев К. А., Брем Г., Зиновьева Н. А. Фенотипические и генотипические особенности популяций северного оленя ненецкой породы. Сельскохозяйственная биология. 2017;52(6):1175–1183. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.6.1175rus> EDN: YLSVDD
Dotsev A. V., Romanenko T. M., Kharzinova V. R., Solovieva A. D., Layshev K. A., Brem G., Zinovieva N. A. Study of phenotypic and genotypic features of reindeer populations of the nenets breed. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2017;52(6):1175–1183. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.6.1175rus>
52. Kharzinova V. R., Karpushkina T. V., Dotsev A. V., Solovieva A. D., Romanenko T. M., Brem G., Zinovieva N. A. 213 Association of microsatellite profile with phenotypic traits of semi-domesticated reindeer. *Journal of Animal Science*. 2017;95(Suppl. 4):105. DOI: <https://doi.org/10.2527/asasann.2017.213>
53. Dotsev A. V., Kharzinova V. R., Romanenko T. M., Brem G., Nikitkina E. V., Zinovieva N. A. PSVIII-22 Microsatellite-based heterozygosity fitness correlations in reindeer. *Journal of Animal Science*. 2019;97(Suppl. 3):266. DOI: <https://doi.org/10.1093/jas/skz258.541>
54. Thompson L. M., Klütsch C. F. C., Manseau M., Wilson P. J. Spatial differences in genetic diversity and northward migration suggest genetic erosion along the boreal caribou southern range limit and continued range retraction. *Ecology and Evolution*. 2019;9(12):7030–7046. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5269>
55. Peeters B., Le Moullec M., Raeymaekers J. A. M., Marquez J. F., Røed K. H., Pedersen Å. Ø., Veiberg V., Loe L. E., Hansen B. B. Sea ice loss increases genetic isolation in a high Arctic ungulate metapopulation. *Global change biology*. 2020;26(4):2028–2041. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14965>
56. Muneer P. M. A., Gopalakrishnan A., Shivanandan R., Basheer V. S., Ponniah A. G. Genetic variation and phylogenetic relationship between two species of yellow catfish, *Horabagrus brachysoma* and *H. nigricollaris* (Teleostei: Horabagridae) based on RAPD and microsatellite markers. *Molecular Biology Reports*. 2011;38(4):2225–2232. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0352-3>
57. Sudheer P. D. V. N., Mastan S. G., Rahman H., Ravi Prakash C., Singh S., Reddy M. P. Cross species amplification ability of novel microsatellites isolated from *Jatropha curcas* and genetic relationship with sister taxa: cross species amplification and genetic relationship of *Jatropha* using novel microsatellites. *Molecular Biology Reports*. 2011;38(2):1383–1388. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0241-9>
58. Kim K. S., Min M. S., An J. H., Lee H. Cross-species amplification of Bovidae microsatellites and low diversity of the endangered Korean goral. *Journal of Heredity*. 2004;95(6):521–525. DOI: <https://doi.org/10.1093/jhered/esh082>
59. Yasodha R., Ghosh M., Sumathi R., Gurumurthi K. Cross-species amplification of eucalyptus SSR markers in Casuarinaceae. *Acta Botanica Croatica*. 2005;64(1):115–120. URL: <https://hrcak.srce.hr/file/5717>
60. Котова С. А., Заблочкая Е. А., Спивак Е. А., Рыбакова В. И., Недзвецкая Д. Э., Цыбовский И. С. Перекрестная амплификация микросателлитных ДНК маркеров в исследовании полиморфизма видов отряда *Artiodactyla* (парнокопытные). Молекулярная и прикладная генетика. 2017;22:25–33. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29328279> EDN: YRUOHH
Kotova S. A., Zablotskaya E. A., Spivak E. A., Rybakova V. I., Nedzvetskaya D. E., Tsybovskiy I. S. Cross-amplification of microsatellite dna-markers in species polymorphism investigations of the order *Artiodactyla*. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika*. 2017;22:25–33. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29328279>
61. Engel S. R., Linn R. A., Taylor J. F., Davis S. K. Conservation of microsatellite loci across species of Artiodactyls: implications for population studies. *Journal of Mammalogy*. 1996;77(2):504–518. DOI: <https://doi.org/10.2307/1382825>
62. Wilson G. A., Strobeck C., Wu L., Coffin J. W. Characterization of microsatellite loci in caribou *Rangifer tarandus*, and their use in other artiodactyls. *Molecular ecology*. 1997;6(7):697–699. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1997.00237.x>
63. Røed K. H., Midtjell L. Microsatellites in reindeer, *Rangifer tarandus*, and their use in other Cervids. *Molecular ecology*. 1998;7(12):1773–1776. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00514.x>
64. Cronin M. A., MacNeil M. D., Patton J. C. Mitochondrial DNA and microsatellite DNA variation in domestic reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) and relationships with wild caribou (*Rangifer tarandus granti*, *Rangifer tarandus groenlandicus*, and *Rangifer tarandus caribou*). *Journal of Heredity*. 2006;97(5):525–530. DOI: <https://doi.org/10.1093/jhered/esl012>
65. Mager K. H., Colson K. E., Hundertmark K. J. High genetic connectivity and introgression from domestic reindeer characterize northern Alaska caribou herds. *Conservation Genetics*. 2013;14(6):1111–1123. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0499-2>
66. Jepsen B. I., Siegmund H. R., 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. *Conservation Genetics*. 2002;3:401–409. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020523303815>
67. 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: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.6.756eng>

68. Кошкина О. А., Соловьева А. Д., Денискова Т. Е., Харзинова В. Р., Зиновьева Н. А. Изучение генетического разнообразия домашних и диких популяций северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) с использованием маркеров ядерного и митохондриального геномов. Сельскохозяйственная биология. 2022;57(6):1101–1116. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.6.1101rus> EDN: KOSGBP

Koshkina O. A., Solovieva A. D., Deniskova T. E., Kharzinova V. R., Zinovieva N. A. Study of the genetic diversity of domestic and wild reindeer (*Rangifer tarandus* L., 1758) populations using nuclear and mitochondrial genomic markers. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2022;57(6):1101–1116. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.6.1101rus>

69. Kharzinova V. R., Dotsev A. V., Solovieva A. D., Fedorov V. I., Brem G., Zinovieva N. A. Estimation of biodiversity and population structure of Russian reindeer (*Rangifer tarandus*) breeds inhabiting Northeastern Siberia (Republic of Sakha – Yakutia) using microsatellite markers. *Acta Fytotechnica et Zootechnica*. 2016;19(3):87–92. DOI: <https://doi.org/10.15414/afz.2016.19.03.87-92>

70. Соловьева А. Д., Харзинова В. Р., Денискова Т. Е., Зиновьева Н. А. Исследование генетической структуры домашних и диких северных оленей Республики Саха (Якутия) с использованием STR-анализа. Генетика и разведение животных. 2022;(3):5–11. DOI: <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2022-3-5-11> EDN: DAWAMX

Solovieva A., Kharzinova V., Deniskova T., Zinovieva N. Study of the genetic structure of domestic and wild reindeer in the Republic of Sakha (Yakutia) using STR analysis. *Genetika i razvedenie zhivotnykh* = Genetics and breeding of animals. 2022;(3):5–11. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2022-3-5-11>

71. Романенко Т. М., Харзинова В. Р., Лайшев К. А. Сравнительная характеристика микропопуляций северных оленей ненецкой породы малоземельской тундры НАО. Генетика и разведение животных. 2020;(2):37–43. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=43162320> EDN: HFQSLZ

Romanenko T. M., Kharzinova V. R., Layshev K. A. Characteristics of micropopulation of the nenets reindeer of malozemelskaya tundra NAO. *Genetika i razvedenie zhivotnykh* = Genetics and breeding of animals. 2020;(2):37–43. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=43162320>

72. Николаев С. В., Матюков В. С., Филатов А. В. Изменения микросателлитного профиля в опытном стаде северных оленей ненецкой породы. Международный вестник ветеринарии. 2023;(3):275–283. DOI: <https://doi.org/10.52419/issn2072-2419.2023.3.275> EDN: AGZUPJ

Nikolaev S. V., Matyukov V. S., Filatov A. V. Changes in the microsatellite profile in an experimental herd of nenets reindeer. *Mezhdunarodnyy vestnik veterinarii* = International Bulletin of Veterinary Medicine. 2023;(3):275–283. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.52419/issn2072-2419.2023.3.275>

73. Харзинова В. Р., Кудрявцев А. В., Семерикова М. Н., Зиновьева Н. А. Изучение популяционной структуры и генетического разнообразия чукотской породы северного оленя на основе анализа микросателлитов. Достижения науки и техники АПК. 2023;37(9):87–92. DOI: https://doi.org/10.53859/02352451_2023_37_9_87 EDN: VBESRE

Kharzinova V. R., Kudryavtsev A. V., Semerikova M. N., Zinovieva N. A. Study of the population structure and genetic diversity of the chukotka reindeer breed based on the microsatellites analysis. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* = Achievements of Science and Technology of AICis. 2023;37(9):87–92. (In Russ.). DOI: https://doi.org/10.53859/02352451_2023_37_9_87

74. Kharzinova V. R., Dotsev A. V., Solovieva A. D., Fedorov V. I., Shimit L. D., Romanenko T. M., Senchik A. V., Sergeeva O. K., Goncharov V. V., Layshev K. A., Yuzhakov A. A., Brem G., Zinovieva N. A. PSIII-15 Genetic variability of Russian domestic reindeer populations (*Rangifer Tarandus*) by microsatellites. *Journal of Animal Science*. 2020;98(Suppl.4):237–238. DOI: <https://doi.org/10.1093/jas/skaa278.435>

75. Баранова А. И., Холодова М. В., Сипко Т. П. Генетическая структура дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) России на основании полиморфизма микросателлитных локусов. Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных: мат-лы Всероссийской научной конференции, посвященной 70-летию юбилею кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета и памяти профессора В. П. Денисова (1932–1997). Пенза: Пензенский государственный университет; 2016. С. 21. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?edn=xexeel&ysclid=lwaieypffc136387386> EDN: XEXEEL

Baranova A. I., Kholodova M. V., Sipko T. P. The genetic structure of the wild reindeer (*Rangifer tarandus*) Russia on the basis of polymorphism of microsatellite loci. Topical issues of modern zoology and ecology of animals: Proceedings of the All-Russian Scientific Conference dedicated to the 70th anniversary of the Department of Zoology and Ecology of Penza State University and the memory of Professor V. P. Denisov (1932–1997). Penza: Penzenskiy GU, 2016. pp. 21. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?edn=xexeel&ysclid=lwaieypffc136387386>

76. Холодова М. В., Баранова А. И. Изучение генетического разнообразия северного оленя европейской части России, значение результатов для теории и практики. Лесной северный олень - проблемы и перспективы сохранения на европейском севере России: сб. ст. Под общ. ред. Н. Шматкова. М.: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2021. С. 17–19. DOI: https://doi.org/10.47364/9785604736210_17 EDN: FJGEIX

Kholodova M. V., Baranova A. I. The study of the genetic diversity of reindeer in the European part of Russia, the significance of the results for theory and practice. Forest reindeer - problems and prospects of conservation in the European north of Russia: collection of articles. *Pod obshch. red. N. Shmatkova*. Moscow: *Vsemirnyy fond dikoy prirody (WWF)*, 2021. pp. 17–19. DOI: https://doi.org/10.47364/9785604736210_17

77. Додохов В. В., Павлова Н. И., Калашникова Л. А. Полиморфизм микросателлитных локусов ДНК у оленей чукотской породы. Аграрный научный журнал. 2020;(9):49–53.

DOI: <https://doi.org/10.28983/asj.y2020i9pp49-53> EDN: THWKGL

Dodokhov V. V., Pavlova N. I., Kalashnikova L. A. Polymorphism of DNA microsatellite among chukotka reindeer. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal* = The Agrarian Scientific Journal. 2020;(9):49–53. (In Russ.).

DOI: <https://doi.org/10.28983/asj.y2020i9pp49-53>

78. Филиппова Н. П., Корякина Л. П., Павлова А. И. Изучение аллелофонда эвенской породы северного оленя по локусам трансферрина и микросателлитов. Генетика и разведение животных. 2020;(1):44–49. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=42672645> EDN: FJVBWW

Filippova N. P., Koryakina L. P., Pavlova A. I. Assessment of genetic structure of reindeer of the even breed. *Genetika i razvedenie zhivotnykh* = Genetics and breeding of animals. 2020;(1):44–49. (In Russ.).

URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=42672645>

79. Семина М. Т., Каштанов С. Н., Бабаян О. В., Лайшев К. А., Южаков А. А., Воронкова В. Н., Николаева Э. А., Свищёва Г. Р. Анализ генетического разнообразия и популяционной структуры ненецкой аборигенной породы северных оленей на основе микросателлитных маркеров. Генетика. 2022;58(8):954–966.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0016675822080069> EDN: TLCNGQ

Semina M. T., Kashtanov S. N., Babayan O. V., Layshev K. A., Yuzha-kov A. A., Voronkova V. N., Nikolae-va E. A., Svishcheva G. R. Analysis of the genetic diversity and population structure of the nenets native breed of reindeer based on microsatellite markers. *Genetika* = Russian Journal of Genetics. 2022;58(8):954–966. (In Russ.).

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0016675822080069>

80. Столповский Ю. А., Бабаян О. В., Каштанов С. Н., Пискунов А. К., Сёмина М. Т., Холодова М. В., Лайшев К. А., Южаков А. А., Романенко Т. М., Лисичкина М. Г., Дмитриева Т. И., Етылина О. В., Прокудин А. В., Свищёва Г. Р. Генетическая оценка пород северного оленя (*Rangifer tarandus*) и их дикого предка с помощью новой панели STR-маркеров. Генетика. 2020;56(12):1410–1426.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0016675820120139> EDN: YCPKAN

Stolpovskiy Yu. A., Babayan O. V., Kashtanov S. N., Piskunov A. K., Semina M. T., Kholodova M. V., Layshev K. A., Yuzhakov A. A., Romanenko T. M., Lisichkina M. G., Dmitrieva T. I., Etylina O. V., Prokudin A. V., Svishcheva G. R. Genetic evaluation of the breeds of reindeer (*Rangifer tarandus*) and their wild ancestor using a new panel of str markers. *Genetika* = Russian Journal of Genetics. 2020;56(12):1410–1426. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31857/S0016675820120139>

Сведения об авторах

✉ **Харзинова Вероника Руслановна**, кандидат биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории ДНК-технологий в животноводстве, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», п. Дубровицы 60, г.о. Подольск, Московская область, 142132, e-mail: info@vij.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8067-0404>, e-mail: veronika0784@mail.ru

Зиновьева Наталия Анатольевна, академик РАН, профессор, доктор биол. наук, директор, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», п. Дубровицы 60, г.о. Подольск, Московская область, 142132, e-mail: info@vij.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4017-6863>

Information about the authors

✉ **Veronika R. Kharzinova**, PhD in Biological Science, leading researcher, the Laboratory of DNA technologies in animal husbandry, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Dubrovitsy 60, Podolsk, Moscow region, Russian Federation, 142132, e-mail: info@vij.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8067-0404>, e-mail: veronika0784@mail.ru

Natalia A. Zinovieva, academican of RAS, professor, DSc in Biological Science, Director, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Dubrovitsy 60, Podolsk, Moscow region, Russian Federation, 142132, e-mail: info@vij.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4017-6863>

✉ – Для контактов / Corresponding author