

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen76145>

Научная статья



Сравнительный анализ генетического разнообразия естественных популяций лося (*Alces alces* L.) из Европейской России и популяции Сумароковской лосефермы

В.М. Макеева¹, А.В. Смулов¹, А.П. Каледин², А.М. Остапчук², И.Д. Алазнели¹, Э.А. Снегин³¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия;² Российский государственный аграрный университет — МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия;³ Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, Россия

Цель — сравнение генетического разнообразия двух природных популяций лося из охотхозяйств пограничных областей — Костромской и Ярославской, с искусственно созданной популяцией лосефермы.

Материалы и методы. Генетическое разнообразие изучалось с помощью ДНК-маркеров, представленных девятью микросателлитными локусами, обследовано 169 особей.

Результаты. Выявлено достоверно большее генетическое разнообразие естественных популяций по сравнению с популяцией лосефермы: среднее число аллелей на локус (N_d) в них составляет 9,0 и 8,6, в популяции лосефермы — 5,9. Все популяции не отличаются по уровню средней гетерозиготности. Тест на гетерогенность аллельных частот показал, что все популяции достоверно различаются по 6 локусам и по сумме 9 локусов, природные популяции достоверно отличаются по 5 локусам, популяция лосефермы от каждой природной — по 3 одинаковым локусам. Коэффициент инбридинга значительно выше ярославской популяции (0,167), по сравнению с костромской (0,053), в популяции лосефермы — 0,165. При выявленном потоке генов ($N_m = 16,7$) сохраняется генетическое своеобразие двух природных популяций, что позволяет предположить, что они не являются генетически единой популяцией.

Выводы. Выявленное резкое уменьшение генетического разнообразия популяции лосефермы указывает на необходимость обогащения ее генофонда, а обнаружение инбридинга в природных популяциях — на контроль состояния генофонда.

Ключевые слова: лось; популяция; генофонд; генетическое разнообразие.

Как цитировать:

Макеева В.М., Смулов А.В., Каледин А.П., Остапчук А.М., Алазнели И.Д., Снегин Э.А. Сравнительный анализ генетического разнообразия естественных популяций лося (*Alces alces* L.) из Европейской России и популяции Сумароковской лосефермы // Экологическая генетика. 2021. Т. 19. № 4. С. 303–312. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen76145>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen76145>

Research article

A comparative analysis of genetic diversity of natural elk (*Alces alces* L.) populations from European Russia and Sumarokov elk farm population

Vera M. Makeeva¹, Andrey V. Smurov¹, Anatoliy P. Kaledin², Artem M. Ostapchuk², Ivan D. Alazneli¹, Eduard A. Snegin³

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia;

² Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy Institution of Zootechnics and Biology, Moscow, Russia;

³ Belgorod State University, Belgorod, Russia

AIM: The aim of the study is to compare the genetic diversity of two natural elk populations from the hunting farms in adjacent regions (Kostromskaya and Yaroslavskaya oblasts) with that of the man-made population of an elk farm.

MATERIALS AND METHODS: The genetic diversity analysis was carried out using DNA-markers represented by nine microsatellite loci (169 samples).

RESULTS: The genetic diversity level in the wild populations is reliably higher than in the elk farm population: the average allele-per-locus numbers (N_A) for the natural populations are 9.0 and 8.6 respectively, for the elk farm population – 5.9. All the populations studied do not differ in average heterozygosity level. The allele frequency heterogeneity test shows that all the populations differ in 6 loci and a sum of 9 loci, the natural populations differ in 5 loci, and the elk farm population differs from both the natural ones in the same 3 loci. The inbreeding coefficient for the Yaroslavskaya population (0.167) is way higher than for the Kostromskaya population (0.053), it is 0.165 for the elk farm population. With the identified gene flow ($N_m = 16.7$), the genetic divergence of the wild populations persists, so they do not stem from a single population.

CONCLUSIONS: The slump found in the genetic diversity of natural elk population points to the necessity of gene pool enrichment, and the high inbreeding in wild populations implies that control over gene pool is needed.

Keywords: elk; population; gene pool; genetic diversity.

To cite this article:

Makeeva VM, Smurov AV, Kaledin AP, Ostapchuk AM, Alazneli ID, Snegin EA. A comparative analysis of genetic diversity of natural elk (*Alces alces* L.) populations from European Russia and Sumarokov elk farm population. *Ecological genetics*. 2021;19(4):303–312. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen76145>

Received: 20.07.2021

Accepted: 01.11.2021

Published: 29.12.2021

АКТУАЛЬНОСТЬ

Задача сохранения высокой продуктивности охотничьих угодий в настоящее время решается исключительно с помощью контроля численности популяций охотничьих видов животных [1–3]. Но экономический эффект эксплуатации популяций охотничьих видов зависит также от состояния их генофонда, связанного с практически важными свойствами, такими как плодовитость, скорость роста и, в конечном итоге, жизнеспособность популяций [4].

Решить задачу поддержания жизнеспособности популяций на урбанизированных и любых антропогенно измененных территориях позволяет новое научно-практическое направление — геноурбанонология, созданное и развиваемое авторами [5]. Методологической основой поддержания жизнеспособности охраняемых и эксплуатируемых видов животных и растений является контроль состояния генофонда и управление качеством генофонда, то есть поддержание его разнообразия в соответствии с природной нормой, характерной для природных (эталонных) популяций, адаптированных к экологическим условиям конкретных региональных экосистем.

Необходимо отметить, что на Европейской территории России состояние генофонда популяций многих охотничьих видов изучено слабо, в том числе и популяций лося, самого крупного представителя копытных. Лось (*Alces alces* L.) — один из основных охотничьих ресурсов на территории охотничьих хозяйств Костромской и Ярославской областей, однако до настоящего времени не решен практически важный вопрос: являются ли обитающие в этих двух областях лоси единой популяцией или это две популяции со своими миграционными путями? Ответ на этот вопрос важен для решения практических задач по расчету и планированию экономического эффекта эксплуатации популяций лося в охотничьих хозяйствах этих двух граничащих между собой областей [2, 3].

Цель работы — сравнение генетического разнообразия естественных популяций лося из Костромской и Ярославской областей. Кроме того, поставлена задача сравнительной оценки генофонда этих двух естественных популяций с генофондом выборки из искусственно созданной человеком популяции в Государственном заказнике «Сумароковский» с целью одомашнивания лося и создания лосефермы.

Хотелось бы отметить, что в опубликованном ранее кратком сообщении дается тезисная информация (без оценки статистической значимости результатов) по изученным нами трем популяциям лося [6]. В настоящей статье приводятся расширенные данные и результаты расчетов, позволившие авторам сделать выводы более аргументированными.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Всего исследовано 169 особей из трех популяций лося, двух естественных и одной искусственной, созданной человеком для целей одомашнивания лося. Материалом для исследования послужили 149 образцов мышечной ткани лосей, добытых в охотничьих хозяйствах Костромской (66 образцов) и Ярославской областей (83 образца) Европейской части России. Кроме того, были исследованы 20 образцов волосяных луковиц шерсти лосей из лосефермы Государственного заказника «Сумароковский» Костромской области. Материал собран в охотхозяйствах 12 районов Костромской и 10 районов Ярославской областей. В Костромской области для сбора образцов обследованы следующие районы: Буйский, Галичский, Костромской, Кологривский, Макарьевский, Мантуровский, Межевской, Нейский, Октябрьский, Сусанинский, Чухломский, Шарьинский. Обследованные районы Ярославской области: Гаврилоямский, Даниловский, Любимский, Мышкинский, Некоузский, Первомайский, Ростовский, Рыбинский, Тутаевский, Ярославский.

Образцы мышц (3–5 г) помещались в пробирки и хранились в холодильнике при 18 °С. Волосяные луковицы фиксировались в 70 % спирте. Образцы были собраны в период с 15 октября 2017 г. по 15 января 2018 г. ДНК выделяли с помощью набора DNA-Extran-2 (ООО «Синтол», Россия) согласно приложенному протоколу.

В качестве ДНК-маркеров были использованы 9 микросателлитных локусов, скомпонованных в одну оригинальную мультиплексную панель: BL42, BM1225, BM4513, BM848 [7]; Mar2C (BOVTAU) [7, 8]; NVHRT21 [9]; RT24, RT30, RT9 [10, 11]. Праймеры для полимеразной цепной реакции (ПЦР) были подобраны с учетом проведения амплификации всех 9 локусов в одной пробирке. Размер всех амплифицируемых ПЦР-продуктов с учетом всех известных аллелей составил <400 пар нуклеотидов.

ПЦР-реакцию проводили на амплификаторе Verity (Applied Biosystems, США) в 20 мкл смеси, содержащей 20 нг геномной ДНК, ПЦР-буфер [10 ммоль трис-HCl (pH 8,3), 50 ммоль KCl, 2 ммоль MgCl₂], 0,25 ммоль dNTP, 0,5 мкмоль праймера, 1 ед. Taq-ДНК-полимеразы (ингибированной для горячего старта). Параметры ПЦР: 94 °С — 3 мин; 98 °С — 30 с; 59 °С — 120 с, 72 °С — 90 с, 4 цикла; 94 °С — 30 с, 59 °С — 120 с, 72 °С — 90 с, 6 циклов; 90 °С — 30 с, 59 °С — 120 с, 72 °С — 75 с, 20 циклов; 68 °С — 30 мин.

Фрагментный анализ ПЦР-продуктов был проведен на автоматическом капиллярном ДНК-секвенаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems, США). Праймеры были мечены четырьмя флуоресцентными красителями, детектируемыми в каналах Blue (FAM), Green (R6G). Стандарт длины СД 450 (ООО «Синтол», Россия) был мечен третьим флуоресцентным красителем и детектировался в отдельном канале Orange одновременно с продуктами ПЦР. После амплификации к 1 мкл ПЦР-продукта было

добавлено 9 мкл формамида Ni-Di™ и 0,5 мкл раствора размерного стандарта СД 450. Подготовленные таким способом образцы анализировали на ДНК-секвенаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems, США), размеры фрагментов — с помощью программного обеспечения GeneMapper R Software Version 4.1 (Applied Biosystems).

На основании полученных частот генотипов рассчитывали частоты аллелей в популяциях, а также показатели внутривидовой дифференциации и межпопуляционной дифференциации в программах PopGen 1.32 и GenAEx V6.502 [12–14].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Частоты аллелей 9 микросателлитных локусов в 3 популяциях лосей из Костромской и Ярославской областей представлены в табл. 1.

Необходимо отметить, что ряд аллелей одного и того же локуса встречается только в популяции

из Костромской области, другие аллели выявлены только в популяции из Ярославской. Например, по локусу BL42 только в Костромской области обнаружены аллели 262, 264, 270. Только в популяции из Ярославской области были отмечены аллели 266 и 272. Аналогичные различия выявлены по другим локусам.

В популяции лосефермы отсутствуют 45 аллелей из 94, обнаруженных в природных популяциях. Число уникальных (частых) аллелей для одной популяции составляет для Костромской популяции 0,58, для Ярославской популяции — 0, для популяции лосефермы — 0,294.

Показатели генетической изменчивости изученных выборок по девяти микросателлитным локусам представлены в табл. 2.

Разнообразие аллелей (N_A) достоверно больше (в 1,5 раза) в природных популяциях по сравнению с искусственной популяцией из Сумароковской лосефермы. В природных популяциях из Костромской и Ярославской областей и популяции лосефермы оно составило

Таблица 1. Частоты аллелей 9 микросателлитных локусов в 3 популяциях лосей из Костромской и Ярославской областей

BL42				BM1225				BM4513				BM848				Map2C			
Аллель	К	ЛФ	Я	Аллель	К	ЛФ	Я	Аллель	К	ЛФ	Я	Аллель	К	ЛФ	Я	Аллель	К	ЛФ	Я
250	0,813	0,500	0,765	230	0,157	0,450	0,136	117	0,000	0,000	0,008	247	0,000	0,000	0,008	101	0,030	0,075	0,068
252	0,060	0,150	0,061	232	0,000	0,000	0,023	119	0,000	0,000	0,015	341	0,084	0,075	0,061	103	0,042	0,125	0,045
254	0,006	0,000	0,000	236	0,006	0,000	0,000	121	0,024	0,000	0,144	345	0,127	0,175	0,136	105	0,181	0,200	0,280
256	0,060	0,350	0,121	238	0,000	0,000	0,015	123	0,114	0,250	0,106	347	0,524	0,475	0,500	107	0,078	0,025	0,053
258	0,012	0,000	0,023	240	0,084	0,150	0,076	125	0,428	0,475	0,333	349	0,024	0,100	0,106	109	0,434	0,375	0,394
260	0,006	0,000	0,008	242	0,169	0,050	0,121	127	0,084	0,050	0,098	351	0,090	0,125	0,076	111	0,235	0,200	0,159
262	0,018	0,000	0,000	246	0,120	0,075	0,091	129	0,120	0,050	0,076	353	0,018	0,000	0,015				
264	0,006	0,000	0,000	248	0,464	0,275	0,530	131	0,175	0,175	0,189	355	0,133	0,050	0,098				
266	0,000	0,000	0,008	250	0,000	0,000	0,008	133	0,012	0,000	0,015								
270	0,018	0,000	0,000					135	0,042	0,000	0,015								
272	0,000	0,000	0,015																

NVHRT21				RT24				RT30				RT9							
Аллель	К	ЛФ	Я	Аллель	К	ЛФ	Я	Аллель	К	ЛФ	Я	Аллель	К	ЛФ	Я	Аллель	К	ЛФ	Я
151	0,223	0,200	0,144	224	0,036	0,000	0,046	254	0,000	0,000	0,023	186	0,000	0,000	0,015	110	0,000	0,000	0,008
153	0,036	0,025	0,030	228	0,024	0,050	0,000	256	0,006	0,000	0,000	188	0,349	0,475	0,455	118	0,114	0,050	0,076
155	0,012	0,000	0,015	230	0,006	0,000	0,000	258	0,066	0,000	0,046	190	0,048	0,050	0,023	122	0,012	0,000	0,000
157	0,036	0,100	0,053	236	0,060	0,050	0,454	260	0,229	0,125	0,054	192	0,054	0,000	0,000	124	0,271	0,375	0,273
159	0,108	0,250	0,121	238	0,018	0,025	0,000					194	0,084	0,025	0,083	126	0,253	0,275	0,136
161	0,355	0,250	0,235	240	0,006	0,000	0,038					196	0,012	0,000	0,015	128	0,247	0,300	0,273
163	0,012	0,025	0,008	242	0,012	0,025	0,000					198	0,072	0,050	0,045	130	0,030	0,000	0,068
165	0,127	0,100	0,068	244	0,084	0,050	0,069					200	0,217	0,175	0,152	132	0,018	0,000	0,000
167	0,090	0,050	0,280	246	0,205	0,425	0,108					202	0,120	0,225	0,212	134	0,000	0,000	0,008
169	0,000	0,000	0,045	248	0,157	0,025	0,031					204	0,018	0,000	0,000	136	0,030	0,000	0,136
				250	0,060	0,150	0,062					210	0,012	0,000	0,000	138	0,018	0,000	0,023
				252	0,030	0,075	0,069					214	0,012	0,000	0,000	140	0,006	0,000	0,000

Примечание. К — костромская природная популяция, ЛФ — костромская лосеферма, Я — ярославская природная популяция.

Таблица 2. Показатели внутривидовой изменчивости 3 изученных популяций лосося из Костромской и Ярославской областей по 9 микросателлитным локусам

Выборка	N	N_A	N_E	H_o	H_E	F
Костромская природная	83	9,000 (0,943)	4,099 (0,512)	0,691 (0,066)	0,712 (0,051)	0,053 (0,056)
Костромская лосеферма	20	5,889 (0,696)	3,605 (0,275)	0,606 (0,080)	0,711 (0,020)	0,165 (0,100)
Ярославская природная	66	8,556 (0,530)	3,909 (0,408)	0,605 (0,061)	0,711 (0,043)	0,167 (0,060)
В целом	169	7,815 (0,492)	3,871 (0,492)	0,634 (0,039)	0,711 (0,022)	0,128 (0,043)

Примечание. N — размер выборки; N_A — среднее число аллелей на локус; N_E — эффективное число аллелей, H_o — значение наблюдаемой гетерозиготности, H_E — значение ожидаемой гетерозиготности; F — коэффициент инбридинга. В скобках приведены ошибки по показателям SE.

Таблица 3. Тест на гетерогенность аллельных частот между исследованными выборками популяций лосося из Костромской и Ярославской областей

Локус	Все выборки		Костромская природная – ярославская природная		Костромская природная – костромская лосеферма		Костромская лосеферма – ярославская природная	
	χ^2 (d.f.)	p	χ^2 (d.f.)	p	χ^2 (d.f.)	p	χ^2 (d.f.)	p
BL42	45,571 (20)	0,001***	14,008 (10)	0,173	33,427 (8)	0,000***	17,415 (6)	0,008**
BM1225	39,073 (16)	0,001***	10,991 (8)	0,202	21,066 (5)	0,001***	23,89 (7)	0,001**
BM4513	38,339 (18)	0,004**	22,741 (9)	0,007**	9,493 (7)	0,219	15,272 (9)	0,084
BM848	15,109 (14)	0,371	11,084 (7)	0,135	8,53 (6)	0,202	3,054 (7)	0,880
Map2C	14,747 (10)	0,142	8,61 (5)	0,126	7,317 (5)	0,198	4,666 (5)	0,458
NVHRT21	47,543 (18)	0,000***	32,071 (9)	0,000***	10,401 (8)	0,238	15,919 (9)	0,069
RT24	139,131 (30)	0,000***	98,284 (15)	0,000***	23,816 (14)	0,048*	55,27 (13)	0,000***
RT30	33,025 (22)	0,062	25,018 (11)	0,009**	10,266 (10)	0,417	3,668 (7)	0,817
RT9	39,444 (22)	0,013*	26,677 (11)	0,005**	7,5 (9)	0,585	14,653 (8)	0,066
В целом	411,983 (170)	0,000***	249,483 (85)	0,000***	131,815 (72)	0,000***	153,808 (71)	0,000***

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ — уровни значимости различий. *Примечание.* В скобках даны значения степеней свободы.

9,0, 8,6, 5,9 соответственно. При этом показатели средней наблюдаемой гетерозиготности (H_o) в природных и искусственной популяциях оказались сходны и составили: 0,691, 0,605 и 0,606 соответственно. Показатели числа эффективных аллелей на локус (N_E) так же достоверно не различаются ($p \leq 0,05$) в трех популяциях.

Показатели числа информативных аллелей, встречающихся с частотой более 5 %, для костромской, ярославской и популяции лосефермы составили: $4,889 \pm 0,389$, $5,222 \pm 0,364$, $5,111 \pm 0,389$ соответственно. Достоверных различий по ним так же не получено ($p \leq 0,05$). Показатели числа эффективных аллелей на локус и числа аллелей с частотой более 5 % низки, так как велика доля встречаемости аллелей на низких частотах.

Из табл. 2 следует, что коэффициент инбридинга в популяции из Костромской области близок к 0 ($F = 0,053$). В популяции лосефермы он составляет 0,165 и близок к показателям ярославской популяции ($F = 0,167$), что указывает на более низкий уровень генетического

разнообразия популяций из Ярославской области по сравнению с костромской популяцией.

F -статистики Райта показали, что доля межпопуляционной изменчивости F_{st} составляет 3,2 %. Остальные 96,8 % приходятся на долю внутривидовой изменчивости. При этом уровень потока генов (N_m) оказался равным 16,7 особей на одно поколение.

Тест на гетерогенность аллельных частот (табл. 3) показал, что все три обследованные популяции достоверно различаются по 6 локусам из 9, причем по 4 локусам при $p < 0,001$ (BL42, BM1225, NVHRT21, RT24), по одному (BM4513) — при $p < 0,01$ и одному (RT9) — при $p < 0,05$. Природные популяции из Костромской и Ярославской областей достоверно различаются по 5 локусам из 9, из них 2 — при $p < 0,001$ (NVHRT21, RT24) и 3 — при $p < 0,01$ (BM4513, RT30, RT9).

Искусственная популяция Сумароковской лосефермы Костромской области отличается от костромской природной по 3 локусам, из которых 2 (BL42, BM1225) при $p < 0,001$, 1 (RT24) — при $p < 0,05$.

По этим же 3 локусам популяция Сумароковской лосефермы отличается от природной популяции из Ярославской области: BL42, BM1225 — при $p < 0,01$, RT24 — при $p < 0,001$. Причем, в природных популяциях из Костромской и Ярославской областей по первым двум локусам отличия отсутствуют. Генофонд исследованной выборки (20 особей) из искусственно созданной в 1963 г. популяции лосефермы занимает промежуточное положение и показывает сходство с обеими природными популяциями, однако возникло оно исключительно под воздействием человека, случайно, и не соответствует имеющимся отличиям двух природных популяций из Костромской и Ярославской областей. В формировании генофонда искусственно созданной популяции лосефермы главная роль принадлежит случайному подбору материала, а также эффекту основателя (то есть внесенным исходным аллелям генов).

Таким образом, тест на гетерогенность аллельных частот, проведенный по 9 микросателлитным локусам, позволяет предположить, что природные популяции из Костромской и Ярославской областей не являются генетически единой популяцией. Вместе с тем уровень N_m между популяциями за поколение оказался значительно больше единицы, что свидетельствует о явном обмене генетической информацией между исследуемыми популяциями. Теоретически известно, что для поддержания оптимальной панмиксии достаточно 1–2 размножающихся мигрантов [15]. Тем не менее при выявленном потоке генов сохраняется генетическое своеобразие двух изученных природных популяций.

Хи-квадрат-тест (табл. 4) показал достоверное отклонение от равновесия Харди – Вайнберга по большинству локусов: 6 — в костромской популяции, 8 — в ярославской, 3 — в популяции лосефермы.

Таблица 4. Полокусные показатели внутривидовой изменчивости и значимость отклонения коэффициента инбридинга от нуля в изученных популяциях лоса из Костромской и Ярославской областей

Выборка	Локус	N	N_A	H_0	H_E	F	$\chi^2 (df. = 1)$	p
Костромская природная	BL42	83	9,000	0,181	0,330	0,453	17,040	0,000037**
	BM1225	83	6,000	0,783	0,710	-0,103	0,876	
	BM4513	83	8,000	0,675	0,749	0,100	0,823	
	BM848	83	7,000	0,723	0,676	-0,070	0,407	
	Map2C	83	6,000	0,759	0,715	-0,061	0,312	
	NVHRT21	83	9,000	0,807	0,785	-0,028	0,066	
	RT24	83	15,000	0,807	0,859	0,060	0,301	
	RT30	83	11,000	0,699	0,798	0,124	1,283	
	RT9	83	10,000	0,783	0,786	0,003	0,001	
Костромская лосеферма	BL42	20	3,000	0,100	0,605	0,835	13,935	0,000189**
	BM1225	20	5,000	0,450	0,691	0,349	2,436	
	BM4513	20	5,000	0,550	0,676	0,187	0,697	
	BM848	20	6,000	0,700	0,710	0,014	0,004	
	Map2C	20	6,000	0,600	0,758	0,208	0,865	
	NVHRT21	20	8,000	0,900	0,811	-0,109	0,239	
	RT24	20	10,000	0,850	0,766	-0,109	0,239	
	RT30	20	6,000	0,750	0,688	-0,091	0,165	
	RT9	20	4,000	0,550	0,691	0,204	0,835	
Ярославская природная	BL42	66	7,000	0,197	0,395	0,502	16,615	0,000046**
	BM1225	66	8,000	0,470	0,671	0,300	5,927	0,014911*
	BM4513	66	10,000	0,803	0,805	0,002	0,000	
	BM848	66	8,000	0,712	0,701	-0,016	0,017	
	Map2C	66	6,000	0,682	0,731	0,068	0,303	
	NVHRT21	66	10,000	0,667	0,820	0,187	2,311	
	RT24	65	11,000	0,538	0,759	0,291	5,486	0,019169*
	RT30	66	8,000	0,742	0,715	-0,038	0,094	
	RT9	66	9,000	0,636	0,803	0,208	2,843	

* $p < 0,05$; ** $p < 0,001$ — уровни значимости различий. *Примечание.* В скобках даны значения степеней свободы. N — размер выборки; N_A — среднее число аллелей на локус; H_0 — значение наблюдаемой гетерозиготности; H_E — значение ожидаемой гетерозиготности; F — коэффициент инбридинга. Выделение значения критерия χ^2 полужирным шрифтом обозначает статистически значимое отклонение полокусного коэффициента инбридинга от нуля.

Нарушение связано с незначительным недостатком гетерозигот в 4 локусах костромской популяции (6,1–10,3 %), в 2 локусах ярославской (1,6–3,8 %) и в 3 локусах популяции лосефермы (9,1–10,9 %), а также с избытком гетерозигот в 5 локусах костромской (0,3–45,3 %), 6 локусах ярославской (0,2–50,2 %) и 6 локусах популяции лосефермы (1,4–83,5 %).

Однако были выявлены лишь единичные значимые случаи отклонения полокусного коэффициента инбридинга от нуля (5 случаев из 27). Из них 3 случая относятся к одному локусу (BL42), в котором выявлены максимальный коэффициент инбридинга (17,040, 16,615 — в костромской и ярославской популяции, 13,935 — в популяции лосефермы), значительное отклонение коэффициента инбридинга по этому локусу выявлено в каждой из обследованных популяций: 45,3 и 50,2 % — в природных, 83,5 % — в популяции лосефермы. Анализ показал, что нарушение равновесия по этому локусу связано с наличием неамплифицируемых аллелей (0-аллелей). Значимое отклонение коэффициента инбридинга было выявлено также в 2 локусах ярославской популяции (BM 1225 и RT24), при $p < 0,05$. В целом, по средним показателям внутрипопуляционной изменчивости и по совокупности всех локусов отклонения коэффициента инбридинга незначимы.

Расчет генетических расстояний по Неи [16] показал, что наименьшее расстояние (0,082) выявлено между выборками из природных популяций лося Костромской и Ярославской областей. Между выборками из искусственной популяции лосефермы и природной популяцией Костромской области оно составляет 0,120, наибольшее расстояние (0,172) — для пары выборок из популяции лосефермы и природной ярославской популяции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты исследований согласуются с работами Д.В. Панченко и соавт. [17], изучавшими генетическое разнообразие популяций лося в Карелии по 4 микросателлитным локусам ($H_0 = 0,59$, $H_E = 0,66$), а также с данными, полученными Н.С. Марзановым и соавт. [18] ($H_0 = 0,664$, $H_E = 0,628$, $N_A = 1,83–4,29$ по разным локусам), проводившими исследование популяции Сумароковской лосефермы по 6 микросателлитным локусам. По локусу BM1225 значение полученного авторами коэффициента инбридинга, выявившего избыток гетерозигот (41,1 %), близко к значению, полученному в нашем исследовании (34,9 %).

Показатели генетического разнообразия популяций лося в Костромской и Ярославской областях [6] сравнимы также с данными, полученными при изучении восстановленной популяции лося по 15 микросателлитным локусам в штате Кентукки (США) ($H_0 = 0,652–0,673$) [19]. У другого охотничьего вида семейства Cervidae — красного оленя (*Cervus elaphus* L.) — были выявлены сходные

показатели изменчивости ($H_E = 0,696–0,820$) по итогам исследования 21 популяции в Андалусии (Испания) [20]. Отметим также, что исследование, выполненное на другом классе маркеров (6 гаплотипах участка мтДНК) 131 особи из 17 областей Европейской части России, проведенное М.В. Холодовой и соавт. [21], выявило низкую гаплотипическую и нуклеотидную изменчивость (в том числе изучено 2 лося из Костромской области и 17 — из Ярославской).

Таким образом, сравнительный анализ полученных результатов и работ других авторов показал, что популяции Костромской и Ярославской областей характеризуются довольно высоким уровнем генетического разнообразия, сходным с природной популяцией Севера Европейской части России (Карелия) [17], генетическое разнообразие которой стабильно на территории всех районов Карелии и обусловлено отсутствием значительных изоляционных барьеров.

Результаты проведенных исследований позволяют предположить, что природные популяции лося Костромской и Ярославской областей не являются генетически единой популяцией, хотя ограниченный обмен генетической информацией между ними происходит. Вероятно, эти две популяции исторически имели различные миграционные пути, которые сохранились до настоящего времени. Можно также предположить, что изоляция этих популяций усилилась в связи с таким антропогенным воздействием, как многолетний интенсивный отстрел кочующих лосей, происходящий на границе областей. Полученные результаты позволяют более эффективно организовать практическую эксплуатацию популяций лося в охотхозяйствах Костромской и Ярославской областей (включая оценку и планирование численности и экономического эффекта).

Все усиливающийся антропогенный пресс, включающий не только добычу лося, но и активную фрагментацию ландшафта (создание водохранилищ, шоссе и железных дорог, вырубку леса и т. п.), приводят к изменению генетических параметров устойчивости популяций, определяющих их жизнеспособность: снижению аллельного разнообразия, увеличению коэффициента инбридинга, нарушению равновесного соотношения генотипов по Харди – Вайнбергу.

Очевидно, что эксплуатация популяций лося в охотхозяйствах Костромской и Ярославской областей, в которых численность и плотность населения животных регулируется без учета состояния их генофонда, должна включать мероприятия по контролю и восстановлению разнообразия генофонда, для чего может быть использована технология, разработанная авторами [22].

Несомненно также, что искусственно созданная популяция Сумароковской лосефермы, характеризующаяся значительным снижением разнообразия аллелей (в 1,5 раза), нуждается в обогащении (оздоровлении) генофонда путем внесения генетического материала из природных популяций.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Вклад авторов. Все авторы подтверждают соответствие своего авторства международным критериям ICMJE (все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией).

Благодарность. Авторы выражают благодарность канд. биол. наук, старшему научному сотруднику М.М. Белоконь и научному сотруднику Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН Ю.С. Белоконь за обсуждение полученных данных и ценные замечания.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Источник финансирования. Настоящее исследование проведено в рамках темы государственного задания, регистрационный № АААА-А16-116042010089-2 «Экология», «Биосферные функции природных экосистем и рациональное природопользование».

Этический комитет. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Kaledin A.P., Yuldashbaev Yu.A., Kubatbekov T.S., et al. Economic and mathematical model for size and structure optimisation of predator and prey populations // International journal of recent technology and engineering (IJRTE-BEIESP). 2019. Vol. 8. No. 4. P. 9081–9090. DOI: 10.35940/ijrte.D4540
- Каледин А.П., Остапчук А.М., Макеева В.М., и др. Динамика численности популяций охотничьих зверей и птиц и их стоимостная оценка в Костромском регионе // VIII Международная научно-практическая конференция «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России»; Февраль 21–22, 2019; Москва. Февраль 21–22, 2019; Иваново. ПК ПресСто; 2019. С. 132–135.
- Каледин А.П., Николаев А.А., Филатов А.И., и др. Региональный аспект прогнозирования динамики численности лося в Ярославской области на основе модельных экспериментов // Международный научный журнал. 2017. № 3. С. 43–47.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях: учебное пособие. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ Академкнига, 2003. 431 с.
- Макеева В.М., Белоконь М.М., Смуров А.В. Геноурбано-логия как основа устойчивого сохранения биоразнообразия и экосистем в условиях глобальной урбанизации // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133, № 1. С. 19–34. DOI: 10.1134/S207908641304004X
- Makeeva V.M., Smurov A.V., Kaledin A.P., et al. On the necessity of monitoring the gene pool of Elk populations (*Alces alces* L.) in elk farms // Con Dai & Vet Sci. 2020. Vol. 3. No. 5. P. 356–358. DOI: 10.32474/CDVS.2020.03.000175
- Bishop M.D., Kappes S.M., Keele J.W., et al. A genetic linkage map for cattle // Genetics. 1994. No. 136. P. 619–639. DOI: 10.1093/genetics/136.2.619
- Moore S.S., Barendse W., Berger K.T., et al. Bovine and ovine DNA microsatellites from the EMBL and GENBANK databases // Animal Genetics. 1992. No. 23. P. 463–467. DOI: 10.1111/j.1365-2052.1992.tb02168.x
- Røed K.H., Midthjell L. Microsatellites in reindeer, Rangifer tarandus, and their use in other cervids // Mol Ecol. 1998. No. 7. P. 1773–1776. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1998.00514.x
- Wilson G.A., Strobeck C., Wu L., Coffin J.W. Characterization of microsatellite loci in caribou Rangifer tarandus, and their use in other Artiodactyls // Mol Ecol. 1997. No. 6. P. 697–699. DOI: 10.1046/j.1365-294X.1997.00237.x
- Glynis NR Price. Phylogeography and structuring of Moose (*Alces alces*) populations in Ontario, Canada: dissertation. Canada, Ontario: Trent University Peterborough, 2016. 136 p.
- Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE (version 1.32): Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. Univ. Alberta, Center Int. Forest. Res.: Edmonton, 1999.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol Ecol Notes. 2006. Vol. 6. No. 1. P. 288–295. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // Bioinformatics. 2012. No. 28. P. 2537–2539. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts460
- Wright S. Random drift and shifting balance theory and evolution. In: Mathematical topics in population genetics. Berlin: Springer-Verlag, 1970. P. 1–31. DOI: 10.1007/978-3-642-46244-3_1
- Nei M. Genetic distance between populations // The American Naturalist. 1972. No. 106. P. 283–292. DOI: 10.1086/282771
- Панченко Д.В., Топчиева Л.В., Рендаков Н.Л., и др. Генетическое разнообразие популяции лося в Карелии: микросателлитный анализ // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7, № 2. С. 280–283. DOI: 10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2018.1.75–82
- Марзанов Н.С., Девришов Д.А., Марзанова С.Н., и др. Популяционно-генетическая характеристика лося по локусам микросателлитов // Проблемы биологии продуктивных животных. 2018. № 1. С. 75–82. DOI: 10.25687/1996-6733.prodanimbiol
- Youngmann J.L., Deyoung R.W., Demaralis S., et al. Genetic characteristics of restored elk populations in Kentucky // The Journal of wildlife management. 2020. Vol. 84. No. 3. P. 515–523. DOI: 10.1002/jwmg.21817
- Galarza J.A., Sanchez-Fernandez B., Fandos P., Soriguer R. Intensive management and natural genetic variation in Red deer (*Cervus elaphus*) // Journal of Heredity. 2017. Vol. 108. No. 5. P. 496–504. DOI: 10.1093/jhered/esx052
- Холодова М.В., Давыдов А.В., Мещерский И.Г., и др. Изучение молекулярно-генетического разнообразия лося (*Alces alces* L.) Центральной и Северо-Западной части России: анализ мтДНК // Вестник охотоведения. 2005. Т. 2, № 1. С. 26–33.
- Патент РФ на изобретение № 2620079/ 21.05.17. Бюл. № 15. Макеева В.М., Смуров А.В. Способ поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях.

REFERENCES

1. Kaledin AP, Yuldashbaev YuA., Kubatbekov TS, et al. Economic and mathematical model for size and structure optimisation of predator and prey populations. *International journal of recent technology and engineering (IJRTE-BEIESP)*. 2019;8(4):9081–9090. DOI: 10.35940/ijrte.D4540
2. Kaledin AP, Ostapchuk AM, Makeeva VM, et al. Dinamika chislennosti populyatsii okhotnich'ikh zveri i ptits i ikh stoimostnaya otsenka v Kostromskom regione. Proceedings of the 8 International science conference "Sokhranenie raznoobraziya zhyvotnykh i okhotnich'e khozyaistvo Rossii"; 2019 Feb 21–22; Moscow; 2019 Feb 21–22; Ivanovo: PK PreSSto, 2019. P. 132–135. (In Russ.)
3. Kaledin AP, Nikolaev AA, Filatov AI, et al. Regional forecasts of population dynamics of elk in the Yaroslavl Region on the basis of model experiments. *International scientific journal*. 2017;(3):43–47. (In Russ.)
4. Altukhov YuP. Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh: uchebnoe posobie. 3-e izd., pererab. i dop. Moscow: IKTS Akademkniga, 2003. 431 p. (In Russ.)
5. Makeeva VM, Belokon MM, Smurov AV. Genourbanology as the basis for stable biodiversity and ecosystem conservation under global urbanization. *Uspekhi sovremennoi biologii*. 2013;133(1):19–34. (In Russ.) DOI: 10.1134/S207908641304004X
6. Makeeva VM, Smurov AV, Kaledin AP, et al. On the necessity of monitoring the gene pool of Elk populations (*Alces alces* L.) in elk farms. *Con Dai & Vet Sci*. 2020;3(5):356–358. DOI: 10.32474/CDVS.2020.03.000175
7. Bishop MD, Kappes SM, Keele JW, et al. A genetic linkage map for cattle. *Genetics*. 1994;(136):619–639. DOI: 10.1093/genetics/136.2.619
8. Moore SS, Barendse W, Berger KT, et al. Bovine and ovine DNA microsatellites from the EMBL and GENBANK databases. *Animal Genetics*. 1992;(23):463–467. DOI: 10.1111/j.1365–2052.1992.tb02168.x
9. Røed KH, Midtthjell L. Microsatellites in reindeer, Rangifer tarandus, and their use in other cervids. *Mol Ecol*. 1998;(7):1773–1776. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1998.00514.x
10. Wilson GA, Strobeck C, Wu L, Coffin JW. Characterization of microsatellite loci in caribou Rangifer tarandus, and their use in other Artiodactyls. *Mol Ecol*. 1997;(6):697–699. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1997.00237.x
11. Glynis NR Price. Phylogeography and structuring of Moose (*Alces alces*) populations in Ontario, Canada [dissertation]. Canada, Ontario: Trent University Peterborough, 2016. 136 p.
12. Yeh FC, Yang R, Boyle T. POPGENE (version 1.32): Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. Univ Alberta, Center Int Forest Res: Edmonton, 1999.
13. Peakall R, Smouse PE. GenAEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes*. 2006;6(1):288–295. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
14. Peakall R, Smouse PE. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*. 2012;(28):2537–2539. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts460
15. Wright S. Random drift and shifting balance theory and evolution. In: *Mathematical topics in population genetics*. Berlin: Springer-Verlag; 1970. P. 1–31. DOI: 10.1007/978-3-642-46244-3_1
16. Nei M. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*. 1972;(106):283–292. DOI: 10.1086/282771
17. Panchenko DV, Topchieva LV, Rendakov NL, et al. Genetic diversity of Karelian moose population: microsatellite analysis. *Vestnik okhotovedeniya*. 2010;7(2):280–283. (In Russ.) DOI: 10.25687/1996–6733.prodanimbiol.2018.1.75–82
18. Marzanov NS, Devrshov DA, Marzanova SN, et al. Population-genetic characteristics of moose by microsatellite loci. *Problems of Productive Animal Biology*. 2018;(1):75–82. (In Russ.) DOI: 10.25687/1996-6733.prodanimbiol
19. Youngmann JL, Deyoung RW, Demaralis S, et al. Genetic characteristics of restored elk populations in Kentucky. *The Journal of wildlife management*. 2020;84(3):515–523. DOI: 10.1002/jwmg.21817
20. Galarza JA, Sanchez-Fernandez B, Fandos P, Soriguer R. Intensive management and natural genetic variation in Red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Heredity*. 2017;108(5):496–504. DOI: 10.1093/jhered/esx052
21. Kholodova MV, Davydov AV, Meshcherskii IG, et al. Izuchenie molekulyarno-geneticheskogo raznoobraziya losya (*Alces alces* L.) tsentral'noi i severo-zapadnoi chasti Rossii: analiz mtDNK. *Vestnik okhotovedeniya*. 2005;2(1):26–33. (In Russ.)
22. Patent RUS № 2620079/ 21.05.17. Byul. No. 15. Makeeva VM, Smurov AV. Sposob podderzhaniya zhiznesposobnosti populyatsii zhyvotnykh ili rastenii na urbanizirovannykh territoriyakh. (In Russ.)

ОБ АВТОРАХ

***Вера Михайловна Макеева**, д-р биол. наук;
адрес: Россия, 119991, Москва ГСП-1, Воробьевы горы, д. 1;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4360-5371>;
eLibrary SPIN: 8794-0400; Scopus: 7004026162 606318;
e-mail: vmmakeeva@yandex.ru

Андрей Валерьевич Смуров, д-р биол. наук, профессор;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5143-1634>;
eLibrary SPIN: 7123-2765; Scopus: 6603148853;
e-mail: smr@mes.msu.ru

Анатолий Петрович Каледин, д-р биол. наук, профессор;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1769-5043>;
eLibrary SPIN: 5333-1918; e-mail: curbsky@yandex.ru

* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author

AUTHORS' INFO

***Vera M. Makeeva**, Dr. Sci. (Biol.);
address: 1, Vorobiovy gory, Moscow, 119991, Russia;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4360-5371>;
eLibrary SPIN: 8794-0400; Scopus: 7004026162 606318;
e-mail: vmmakeeva@yandex.ru

Andrey V. Smurov, Dr. Sci. (Biol.), Professor;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5143-1634>;
eLibrary SPIN: 7123-2765; Scopus: 6603148853;
e-mail: smr@mes.msu.ru

Anatoliy P. Kaledin, Dr. Sci. (Biol.), Professor;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1769-5043>;
eLibrary SPIN: 5333-1918; e-mail: curbsky@yandex.ru

ОБ АВТОРАХ

Артём Михайлович Остапчук, канд. биол. наук;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9202-8611>;
eLibrary SPIN: 8483-2508; e-mail: artem.ostapchuk.1933@list.ru

Иван Давидович Алазтели, аспирант;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9305-8030>;
eLibrary SPIN: 2467-5562; e-mail: alazneli.i.d@yandex.ru

Эдуард Анатольевич Снегин, д-р биол. наук, профессор;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7574-6910>;
eLibrary SPIN: 5655-7828; e-mail: snegin@bsu.edu.ru

AUTHORS' INFO

Artem M. Ostapchuk, Cand. Sci. (Biol.);
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9202-8611>;
eLibrary SPIN: 8483-2508; e-mail: artem.ostapchuk.1933@list.ru

Ivan D. Alazneli, postgraduate student;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9305-8030>;
eLibrary SPIN: 2467-5562; e-mail: alazneli.i.d@yandex.ru

Eduard A. Snegin, Dr. Sci. (Biol.), Professor;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7574-6910>;
eLibrary SPIN: 5655-7828; e-mail: snegin@bsu.edu.ru