

ХОХЛОВ А.М. ✉, **БАРАНОВСКИЙ Д.И.**

Харьковская государственная зооветеринарная академия,

Украина, 62341, Харьковская обл., Дергачевский р-н, п/о Малая Даниловка, ул. Академическая, 1,

e-mail: zoovet@zoovet.kh.ua

✉ zoovet@zoovet.kh.ua, (067) 238-84-65

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕНОМОВ ПОПУЛЯЦИЙ СВИНЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО И АЗИАТСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

В ходе эволюции – постепенного изменения наследственной структуры вида – изменяются не только число генов, но и их свойства, частота и направление изменчивости [4, 5]. Изменения генных частот, происходящие за относительно небольшой период времени, относят к микроэволюции. Пороодообразовательный процесс в свиноводстве – это микроэволюционные процессы, происходящие от предковых форм *Sus scrofa scrofa* до современных специализированных пород свиней. Оценить генетическую структуру и процессы, происходящие в популяциях, позволяет генетический мониторинг генетических систем групп крови [6].

Актуальным является определение филогенетических путей преобразования дикого европейского кабана *Sus scrofa ferus* в процессе доместикации и селекции в популяции *Sus scrofa domestica*.

Материалы и методы

Основным методологическим подходом было обобщение литературы и результатов экспериментальных материалов.

Результаты и обсуждения

Микроэволюционный процесс преобразования диких предковых форм за последние 10–12 тысяч лет через переходные формы локальных аборигенных в заводские породы происходил при существенных генетических и фенотипических преобразованиях в популяциях животных. В связи с этим важно уточнить правильность понимания терминов «популяция» и «порода». Естественно, что всякая порода – это популяция, но не всякая популяция – порода, тем более что и порода, и популяция как таксономические термины имеют разное толкование. Прежде всего, среди популяций приходится различать дикие, в которых микроэволюция происходит только путем естественного отбора, и породные, в создании которых участвовал искусственный отбор как важный фактор микроэволюции. В зависимости от уровня методов и форм селекции приходится раз-

личать локальные аборигенные популяции (например, кахетинская, мангалицкая породы) и базовые заводские породы (крупная белая, беркшир, ландрас, дюрок и др.), создаваемые десятилетиями и столетиями. Понятие породы тесно связано также с численностью репродуктивной части поголовья и ареалом распространения. По данным ФАО, в 2006 году в мире насчитывалось около 730 пород и линий свиней, наибольшую часть из которых разводят в Китае и Европе, в частности 270 из них считаются редкостными. Одновременно 58 пород (25 региональных и 33 международных) зарегистрированы как распространенные, то есть встречаются больше чем в одной стране. В настоящее время широко распространенными являются пять международных пород: крупная белая (117 стран), дюрок (93 страны), ландрас (91 страна), гемпшир (54 страны) и пьетрен (35 стран) [7].

Свиней крупной белой породы в Украине начали разводить в последние годы XIX в. В тот период племенных свиней завозили, преимущественно, из Англии.

В XVII–XVIII вв. свиньи на территории Англии были потомками дикого европейского кабана. Эти крупные вислоухие животные крепкой конституции, грубого сложения, темной, белой и рыжей мастей, хорошо приспособлены к местным условиям пастбищного содержания, отличались медленным ростом, низкой физиологической и хозяйственной скороспелостью. Возрос спрос на более скороспелых свиней с хорошо развитыми мясными формами. Возникла потребность их улучшения сначала путем отбора, подбора, создания надлежащих условий кормления и содержания. Больших успехов в этом достиг известный заводчик Р. Беквелл (Bacswell, 1726–1795), который вывел у Дитлес (графство Лейстерское) улучшенных свиней, названных лейстерскими. Они стали основой для создания крупной белой породы свиней. Последователи Р. Беквелла использовали скрещивание лейстерских свиней из неаполитанскими и португальскими, а в дальнейшем

использовали для скрещивания китайских свиней, что привело к созданию местной йоркширской свињи, схожей по типу на крупную белую. В научной литературе роль китайских свиней в создании крупной белой породы преувеличены. Китайские свињи, которые завозились в Европу, были мелкими, флегматичными, малопродуктивными, практически не приспособленными к пастбищному содержанию, но они внесли в породу ген ожирения или скороспелости.

Свињи крупной белой породы впервые были представлены на выставке у Виндзори в 1851 году. Животные этой группы отличались крупным размером и хорошими мясными качествами. Генетическая пластичность этой породы дает возможность не только изменять направление селекции – от сального до мясного, а также приспособлять животных породы к самым различным природно-климатическим регионам.

За более чем 160-летнюю историю создания и размножения крупной белой породы из Великобритании животные этой породы экспортировались в США, Канаду, Японию, Россию, Украину, Италию, Германию, Швейцарию, Грецию, Испанию, Югославию, Францию, Чехию, Словакию, Венгрию, Норвегию, Данию, Таиланд, Корею, Нигерию и многие другие страны.

Свиней крупной белой породы использовали как для создания новых современных пород, так и для промышленного скрещивания и гибридизации. Пороодообразовательный процесс следует рассматривать как особую форму микроэволюции с учетом преобразования местных аборигенных популяций с использованием современных методов оценки, отбора, подбора, методов селекции и биотехнологии. При этом мутации, доместикация и гибридизация создавали первичную основу для широкого пороодообразовательного процесса.

В отечественной и зарубежной литературе до последнего времени практически отсутствуют работы, в которых пороодообразование рассматривается как филогенетический процесс преобразования *Sus scrofa ferus* в *Sus scrofa domestica*. Установлено, что селекционные процессы, которые происходят в популяциях домашних животных, находят свое отображение и на уровне молекулярных структур организма, которыми являются эритроцитарные антигены, белки, ферменты крови, синтез которых контролируется структурными генами. Первый популяционно-генетический параметр, который используется для характеристики генетической структуры популяции, – это частота гена, которая позволяет количе-

ственно оценить изменения генетической структуры популяции в филогенезе. Генофонд каждой конкретной популяции можно описать частотами аллелей. Для изучения антигенного состава эритроцитов A, D, E, G, I, L, F систем (локусов) и полиморфизма сывороточных белков (амилаза (Am), трансферрина (Tf) и церулоплазмина (Cp)) в условиях учебно-научного центра Харьковской государственной зооветеринарной академии были созданы группы подопытных свиней таких пород: крупная белая, ландрас, уэльс, эстонская беконная, пьетрен, миргородская, крупная черная, дюрок и группа животных дикого европейского кабана (*Sus scrofa ferus*). Пробы крови исследовали в условиях иммуногенетической лаборатории института животноводства УААН по общепринятым методикам.

По результатам исследований использовали два новых понятия «аллель дикого типа» и «аллель доместикации». В широкомасштабных исследованиях по выявлению аллелей доместикации были проанализированы результаты собственных исследований и, с согласия В.Н. Тихонова и В.П. Коваленко, была использована иммунно-генетическая характеристика некоторых аборигенных и заводских пород Европы и Азии. Первоначально была изучена частота генов шести подвидов дикого кабана по трем диаллельным генетическим системам групп крови F, D и G.

При изучении антигенного состава крови домашних и диких свиней установлено наличие аллелей дикого типа и аллелей доместикации (табл. 1).

В происхождении домашних свиней возникал вопрос, имеет ли этот вид монофилитическое или полифелетическое происхождение. Современная наука располагает достаточно точными методами исследований, чтобы дать ответы на поставленные вопросы. Использование генетического полиморфизма групп крови и белков для анализа генетических процессов, протекающих в популяциях диких и домашних свиней, позволяет приблизить нас к пониманию как некоторых проблем доместикации, так и эволюции свињи в целом. Комплексные исследования по филогении рода *Sus* однозначно дали ответ, что в происхождении домашних свиней участвовал дикий предок *Sus scrofa scrofa*, который в настоящее время, как и в древности, имеет широкий ареал и обитает от Атлантики до Тихого океана, обладая высокой экологической пластичностью.

По данным отечественных исследований, вид *Sus scrofa scrofa* появился в нижнем олигоцене Европы, откуда распространился в Азию и Африку [1].

Частота генов у *Sus scrofa scrofa*

| Популяции кабана | F | | G | | D | |
|------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | F _a | F _b | G _a | G _b | D _a | D _b |
| Центрально-европейский | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Восточно-европейский | 0 | 1 | 0,9765 | 0,0235 | 0,0134 | 0,9866 |
| Среднеазиатский | 0 | 1 | 0,3012 | 0,6988 | 0,2000 | 0,8000 |
| Северокавказский | 0 | 1 | 0,4024 | 0,5976 | 0,0427 | 0,9573 |
| Закавказский | 0 | 1 | 0,3929 | 0,6071 | 0 | 1 |
| Уссурийский | 0,0667 | 0,9333 | 0,1167 | 0,8833 | 0,3864 | 0,6136 |

Возник вопрос, в какой мере географические подтипы дикого кабана – центрально-европейский, восточно-европейский, среднеазиатский, северокавказский и уссурийский – имеют генетическое сходство и различие. Для анализа были использованы следующие группы крови кабана F, G, D (табл. 1). Установлено, что генетическая система F у рода *Sus* является самой древней и у дикого кабана имеет аллель F_b, концентрация которой у пяти подтипов равна 1, за исключением уссурийского кабана F_b=0,9333, и в генотипе этих животных появляется мутационная аллель F_a=0,0667. Подобная закономерность указывает на то, что все вышеперечисленные подтипы дикого кабана имеют общность происхождения, т.е. единый генетический корень.

Для более глубокого понимания филогенеза вида проанализируем диаллельную генетическую систему групп крови G, которая представлена аллелями G_a и G_b. Установлено, что у центрально-европейского кабана в генотипе одна аллель G_a=1. Мономорфность аллелей у центрально-европейского кабана указывает на его более древнее происхождение по сравнению с восточно-европейским G_a=0,9765 и G_b=0,0235.

По вопросу возникновения полиморфизма сформулированы два представления: одно – классическое и являющееся составной частью синтетической теории эволюции, указывающее на то, что наследственный полиморфизм является свидетельством непрерывно текущего эволюционного процесса. Второе – в том, что сходство вида охраняется семейством мономорфных генов, координирующих важные функции организма, изменения которых сопутствуют видообразованию, а полиморфные гены, обеспечивающие высокий уровень изменчивости признаков, определяют лишь второстепенные адаптивные свойства.

Анализ аллельности генетической системы групп крови D показывает, что у центрально-европейского и закавказского кабана имеется один

мономорфный ген D_b=1, а у восточно-европейского кабана появляется полиморфизм D_b=0,9866 и D_a=0,0134, концентрация которого более существенно изменяется у среднеазиатского кабана D_b=0,8000 и D_a=0,2000.

На основании вышеизложенного можно сделать заключение, что исходной формой в происхождении восточно-европейского, среднеазиатского, закавказского, северокавказского и уссурийского кабана является центрально-европейский дикий кабан (*Sus scrofa ferus*), давший начало широкому пороодообразовательному процессу свиней Европы и Азии.

Последующим этапом было сравнительное изучение групп крови и сыворотных белков по 16 породам свиней европейского и азиатского происхождения с установлением аллельной изменчивости и определением концентрации аллелей доместикационного типа (табл. 2).

Как известно, аллель F_b является одной из древних в генотипе европейского и азиатского кабана и ее частота равняется 1. Аллель F_a возникла у переходных и заводских пород как доместикационная. В генотипе крупной белой породы F_a=0,0210; украинской степной белой – 0,0168; пьетрен – 0,020; ландрас – 0,0697; дюрок – 0,0810; мангалицкая – 0,1298; украинская степная рябая – 0,4580; крупная черная – 0,5528; польско-китайская – 0,9020 и др. Аллель G_b – доместикационная, а ее концентрация в генотипе может быть показателем генеалогической и генетической близости отдельных пород свиней как в процессе селекции, так и филогенеза. В период доместикации и пороодообразования генетическое разнообразие в популяциях, в основном, возникает не в результате новых мутаций, а через новые комбинации генов.

Распространение определенных аллелей в природных популяциях связывают с адаптивностью генотипов к определенным факторам среды. Однако распространение той или иной ал-

Частота аллелей в популяциях домашних и диких свиней

| Популяция | F | | G | |
|--------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | F _a | F _b | G _a | G _b |
| Азиатский кабан | 0 | 1 | 0,3012 | 0,6988 |
| Кахетинская свинья | 0 | 1 | 0,9774 | 0,0226 |
| Пьетрен | 0,0020 | 0,9980 | 0,6260 | 0,3740 |
| Украинская степная белая | 0,0168 | 0,9832 | 0,3640 | 0,6360 |
| Крупная белая | 0,0210 | 0,9790 | 0,3517 | 0,6483 |
| Ландрас | 0,0697 | 0,9303 | 0,4990 | 0,5010 |
| Дюрок | 0,0810 | 0,9190 | 0,4600 | 0,5400 |
| Мангалицкая | 0,1298 | 0,8702 | 0,9531 | 0,0487 |
| Эстонская беконная | 0,1628 | 0,8372 | 0,3594 | 0,6406 |
| Северокавказская | 0,2149 | 0,7851 | 0,4621 | 0,5379 |
| Миргородская | 0,2202 | 0,7794 | 0,5031 | 0,4669 |
| Кемеровская | 0,3215 | 0,6785 | 0,7619 | 0,2381 |
| Украинская степная белая | 0,4580 | 0,5420 | 0,6092 | 0,3908 |
| Крупная черная | 0,5528 | 0,4472 | 0,7000 | 0,3000 |
| Вьетнамская | 0,7857 | 0,2143 | 0,1735 | 0,8065 |
| Беркширская | 0,7926 | 0,2074 | 0,4860 | 0,5140 |
| Польско-китайская | 0,9020 | 0,0971 | 0,6675 | 0,3325 |

лели в условиях породообразования или племенного свиноводства может возникать очень быстро или случайно при наличии данного гена в одного из родоначальников породы. В этом случае в популяции выявляют так называемый «эффект родоначальника», который связывают с дрейфом генов. Выявление частот генов у некоторых древних локальных и современных заводских пород позволяет подтвердить их генеалогические связи на генетической основе. Например, генеалогические связи между диким европейским кабаном, крупной белой породой, украинской степной белой, ландрас, эстонской, украинской степной рябой, миргородской и беркширской породами можно четко проследить на антигенном уровне.

Анализируя данные о генетических дистанциях между отдельными популяциями дикого кабана, обитающими как в Европе, так и в Азии, мы должны представить, как протекала эволюция этого вида, приведшая к возникновению генетических различий между ними. Главным фактором эволюции фенотипов и, в частности, главным фактором филогенеза является естественный отбор, обуславливающий адаптацию к различ-

ным условиям окружающей среды. Чтобы отбор, приводящий к возникновению генетических различий по системам групп крови, закреплялся в определенных крупных популяциях, необходима была значительная репродуктивная изоляция субпопуляций. Известно, что в период мезолита Гималайские и Алтайские горы с расположенными на них ледниками разделили Евразийский континент на три области, создавая тем самым условия для временной раздельной эволюции европейского, азиатского и дальневосточного кабана. Однако в послеледниковый период стали возможны различные формы миграции и гибридизации между ними. Нет сомнения в том, что все дикие популяции кабана, обитающие в Европе, Азии и Африке, принадлежат к одному и тому же виду *Sus scrofa*, так как при спаривании между собой дают плодовитое потомство.

Следующим этапом наших исследований было установление четких наследственных различий между породами свиней по группам крови с последующим определением генетической дистанции между ними (табл. 3). Как известно, в эволюции пород можно выделить два кор-

Генетическая дистанция между крупной белой породой и другими породами свиней

| Система групп крови | Кр. бел. – укр. ст. | Кр. бел. – эст. бек. | Кр. бел. – миргородская | Кр. бел. – северокавказская | Кр. бел. – пьетрен | Кр. бел. – крупная черная | Кр. бел. – беркшир | Кр. бел. – лакоб | Кр. бел. – ландрас |
|---------------------|---------------------|----------------------|-------------------------|-----------------------------|--------------------|---------------------------|--------------------|------------------|--------------------|
| F | 0,0127 | 0,1588 | 0,2166 | 0,1564 | 0,0040 | 0,5488 | 0,8880 | 0,1700 | 0,0657 |
| G | 0,2617 | 0,2044 | 0,3481 | 0,3071 | 0,4783 | 0,3450 | 0,2572 | 0,0984 | 0,1269 |
| K | 0,2235 | 0,2218 | 0,1231 | 0,1179 | 0,1694 | 0,2037 | 0,0980 | 0,1493 | 0,2226 |
| E | 0,1394 | 0,0370 | 0,0418 | 0,1514 | 0,1539 | 0,1500 | 0,1716 | 0,2797 | 0,1524 |

Примечания: кр. бел. – крупная белая; укр. ст. – украинская степная; эст. бек. – эстонская беконная.

происхождения современных заводских пород – крупная белая английская и бекшир, которые в своем генотипе соединили генетический потенциал европейского и азиатского дикого кабана. При анализе генетических дистанций между породами (табл. 3) использовали две диаллельные системы групп крови (F и G) и две полималлельные системы K и E.

Различия в коэффициентах генетических дистанций между породами, вероятно, связаны с особенностями давления отбора на отдельные генетические системы как по высокополиморфным локусам, «быстро эволюционирующим», так и по менее полиморфным локусам, или «медленно эволюционирующим». Нельзя не согласиться с утверждением ряда исследователей (В.Н. Тихонов и др. [8]) в том, что генетическое разнообразие по системам групп крови (G, K, H, J, L) тесно связано с искусственным отбором, направленным на совершенствование пород, линий и других групп животных, а ряд генетических систем групп крови (B, F и др.) были связаны с естественным отбором.

Нами установлено, что по F системе групп крови генетическая дистанция крупной белой породы с украинской степной белой – 0,0127, пьетрен – 0,0040, ландрас – 0,0657, северокавказской – 0,1564, эстонской беконной – 0,1588, лакоб – 0,1723, миргородской – 0,2166. Это соответствует данным, полученным при анализе морфологии и истории создания этих пород, т.е. генетические расстояния отражают реальные взаимоотношения, сложившиеся между породами. Как известно, крупная черная порода свиней выведена в Англии во второй половине XIX в. скрещиванием местных длинноухих свиней с неаполитанскими и китайскими, их генетическая дистанция с крупной белой породой – 0,5488, хотя самые высокие генетические различия характерны были для породы беркшир – 0,8880. К сожалению, методы расчета генетических дистанций,

несмотря на большое их количество, разработаны недостаточно, так как на их величину влияет несколько факторов. Это время расхождения между исследованными породами: чем раньше они разошлись, тем, можно ожидать, больше будет генетическое расстояние между ними. Это характерно для крупной белой, крупной черной и породы беркшир. Далее на генетическую дистанцию, по-видимому, могут влиять особенности генетической структуры сравниваемых пород (численность породы, система скрещиваний, давление отбора и т.д.). И, наконец, главный источник возможных колебаний значений генетических дистанций – это количество и качество биохимических и иммунологических маркеров, используемых для их расчета. Вместе с тем основное достоинство генетических дистанций заключается в том, что они могут быть рассчитаны по одним и тем же признакам, у разных групп особей, в отличие от других способов сравнения, и, таким образом, являются более достоверными показателями взаимоотношений генофондов, чем другие методы анализа.

Выводы

1. На основании селекционно-генетического анализа популяции домашних и диких свиней сформирована парадигма генетико-популяционных процессов, происходящих при одомашнивании свиней. Для вида *Sus scrofa* суть доместикизации состояла в изменении количественных и качественных взаимоотношений в росте и развитии, которые в сочетании с последующим направленным отбором способствовали формированию современных пород свиней.

2. Анализ генетической структуры популяции дикого кабана по полиморфным локусам систем групп крови и сывороточных белков показал, что процесс филогенеза сопровождается появлением дикого европейского кабана (*Sus scrofa ferus*) со сбалансированным мономорфным аллелофондом, от которого впоследствии произош-

ли азиатские дикие свиньи, отличающиеся полиморфизмом по большинству маркерных генов (F, Tf, Cp, Am и др.).

3. На основе иммуногенетического анализа установлено, что доместикационными аллелями у свиней являются Fa, Gb, Asp, Hp, Amc, Tfa, CpB и др. Генетическое сходство по отдельным маркерам (F, Tf, Cp и др.) в популяции дикого европейского кабана указывает на общность его происхождения, а более позднее проявление полиморфизма по отдельным локусам у азиатского кабана подтверждает выдвинутую гипотезу о более позднем его происхождении.

4. Анализ генетической дистанции между породами по аллелям групп крови и типам полиморфных белков показал, что по величине генетического расстояния крупная белая порода ближе к европейскому и кавказскому кабану, а крупная черная – к среднеазиатскому. Это подтверждает влияние восточной популяции домашних свиней (кианской группы) на ее формирование. На величину генетических дистанций оказывает влияние время расхождения между сравниваемыми породами: чем раньше они разошлись, тем выше показатель генетического расстояния между ними.

ЛИТЕРАТУРА

1. Банников А.Г., Флинт В.Е. Отряд парнокопытные // Жизнь животных. – М.: Просвещение, 1989. – 7. – С. 426–434.
2. Берг Р.Л. Генетика и эволюция. – Новосибирск: Наука, 1993. – 283 с.
3. Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. – 1995. – 31, № 16. – С. 1333–1357.
4. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
5. Берг Р.Л. Генетика и эволюция // Избр. труды. – Новосибирск: Наука, 1993. – 234 с.
6. Тихонов В.Н. Микроэволюционная теория и практика породообразования свиней. – Новосибирск: Наука, 2008. – 395 с.
7. Гришина Л.П. Рівень фенотипової консолідації свиней великої білої породи // Розведення і генетика тварин. – 2005. – Вип. 39. – С. 88–91.
8. Тихонов В.Н., Горелов И.Г., Бобович В.Е. Иммуногенетические особенности некоторых форм диких свиней Европы, Азии и Америки // Морфология и генетика кабана. – М.: Наука, 1985. – С. 3–17.

KHOHLV A.M., BARANOVSKIY D.I.

Kharkov State Zooveterinary Academy,

Ukraine, 62341, Kharkov region, Dergachi district, v. Malaya Danilovka, Academichna str., 1,

e-mail: zoovet.kharkov@gmail.com

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF ASIAN AND EUROPEAN ORIGIN SWINE POPULATION GENOME

Aim. In evolution process – gradual changes in heritable structures of species – changes not only of the number of genes, but and their properties, frequency and direction of variation. Changes of gene frequency that are going-on for the small time period are attributed to microevolution. Breed forming processes in swine-breeding are microevolutional processes that are take place from ancestral forms *Sus scrofa scrofa* to current special swine breeds. **Methods.** For a study and transformation used the method of immunogenetics analysis of antigens of red corpuscles, based on determination of molecular-genetic markers of representatives of modern breeds, initial breeds and distant paternal forms. **Results.** In this work are submitted results of investigations of genetic blood group systems in populations *Sus scrofa ferna* and *Sus scrofa asiana*, aboriginal local breeds (mangalic, kahetin, Vietnam), base breeds (big white, berkshir) and current special breeds (landrace, duroc, pietrain, etc.). By frequency dynamic of european and asian animal origin alleles, are reviewed genesis and microevolution of big white and other highly productive breeds by forming global gene pool of current swine-breeding different countries. **Conclusions.** On the basis of plant-breeding-genetic analysis of population of domestic and wild pigs the paradigm of genetics-population processes what be going on at domesticating of pigs is formed. It is set the method of immuno-genetics analysis, domestication alleles that pigs have Fa, Gb, Af, Hb, Amc, Tfa, CpB et al. Genetic likeness on separate markers (F, Tf, Cp of and other) in the population of the wild European wild boar specifies on community of their origin, and further the late display of polymorphism on separate locus for the Asian wild boar confirms hypothesis suggested a by us about later his origins.

Keywords: population, breed, polymorphism, domestication, phylogenesis, frequency of alleles.