

ВЛИЯНИЕ ИНТРОДУКЦИИ АЛЛЕЛЕЙ НА СОСТОЯНИЕ АЛЛЕЛОФОНДА ЛОКУСОВ СИСТЕМ ГРУПП КРОВИ В ПОПУЛЯЦИИ МИНИАТЮРНЫХ СВИНЕЙ ИЦиГ СО РАН

¹К. С. Шатохин, младший научный сотрудник, аспирант

²С. П. Князев, кандидат биологических наук, профессор,
действительный член РАЕН

¹Г. М. Гончаренко, доктор биологических наук

³С. В. Никитин, кандидат биологических наук

¹Сибирский научно-исследовательский

и проектно-технологический институт животноводства

²Новосибирский государственный аграрный университет

³Институт цитологии и генетики СО РАН

E-mail: true_genetic@mail.ru

Ключевые слова: интродукция аллелей, локус, системы групп крови, миниатюрные свиньи ИЦиГ СО РАН, «прилитие крови»

Реферат. Показана роль интродукции аллелей систем групп крови как фактора формирования аллелофонда иммуногенетических маркёров популяции миниатюрных свиней ИЦиГ СО РАН (далее МС). «Прилитие крови» хряков пород ландрас (1998 г.) и вьетнамская (2005, 2010 гг.) привело к появлению в генофонде МС таких аллелей, как E^{edf} , L^{adh1} и L^{agim} . Приведены аргументированные доказательства того, что решающий вклад в построение филогенетической карты современной популяции МС оказала интродукция аллелей от хряков пород ландрас и вьетнамская, а отнюдь не конвергенционные процессы. На основании наличия/отсутствия маркерных аллелей при помощи евклидовых дистанций построены карты в пространстве двух главных компонент, показывающие кластеризацию МС с породами и популяциями свиней, которые использовались при их выведении. В том случае, когда группировка производилась на основании данных 2013 г. о наличии либо отсутствии аллелей систем групп крови, современные МС находятся в одном кластере со светлогорскими мини-свиньями, минисибсами и вьетнамской породой. В случае же кластеризации на основании аллелей, обнаруженных у основателей популяции, МС находятся в одном кластере со светлогорскими хряками-родоначальниками. Кроме того, показан вклад каждой из исходных форм в генофонд современной популяции МС, а также вклад каждого из её основателей. Более половины «доли крови» приходится на светлогорских хряков-родоначальников, а вклад каждой из остальных предковых форм составляет около 0,1–0,2.

На формирование аллелофонда в малых популяциях факторы, не связанные с отбором, оказывают несравненно большее влияние, нежели на популяции, состоящие из большого числа особей. Интродукцию аллелей следует рассматривать как один из важнейших факторов изменения аллелофонда популяции. «Прилитие крови» особей из генетически отдалённых популяций может кардинальным образом изменить частоты аллелей изучаемых локусов, сформировавшихся под действием случайных и неслучайных факторов. В особенности интродукция влияет на встречаемость аллелей, не подверженных влиянию отбора. В противном случае частота интродуцированного аллеля будет стремиться к нулю, а вероятность его исчезновения из популяции как фактора, снижающего у его носителей продуктивность, жизнеспособность и т.п., с каждым новым

поколением будет возрастать [1]. Кроме того, интродуцированный аллель, присущий конкретному животному, может быть весьма редким в популяции-доноре, что непременно искажает картину филогенетических взаимоотношений. В таком случае при кластеризации вместе могут оказаться абсолютно не родственные между собой популяции, и наоборот, родственные между собой группы могут попасть в совершенно разные кластеры. В настоящей публикации приводятся аргументированные обоснования влияния интродукции аллелей от хряков пород ландрас и вьетнамская на филогенетическую карту современного стада миниатюрных свиней ИЦиГ СО РАН (МС) (рис. 1) по отношению к исходным формам. Данная популяция является хорошей моделью для изучения влияния интродукции аллелей систем групп крови на состояние аллелофонда, поскольку дважды



Рис. 1. Свиноматка МС № 214 с поросятами, фото К. С. Шатохина

(в 2005 и 2010 гг.) осуществлялось «прилитие крови» хряков вьетнамской породы, находящейся в весьма отдалённом родстве с основателями популяции МС.

Цель исследования – показать значение интродукции аллелей при построении филогенетических карт МС. В ходе работы были поставлены следующие задачи:

1. Оценка роли интродукции на формирование аллелофонда иммуногенетических маркёров популяции МС.
2. Построение карт в пространстве двух главных компонент на основании евклидовых дистанций.
3. Составление генеалогического профиля МС.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследований послужили образцы крови 120 особей МС, взятые в 2013 г.,

а также образцы крови основателей популяции МС ($n=10$), светлогорских хряков-родоначальников ($n=3$), свиноматок-родоначальниц крупной белой породы ($n=5$) и гибридов F_1 между ними ($n=5$), взятые в 1991–1992 гг. Анализ по иммуногенетическим маркерам образцов, взятых в 2013 г., проводили в лаборатории биотехнологии ГНУ СибНИИЖ Россельхозакадемии, а образцов, взятых в 1991–1992 гг. – в лаборатории генетики животных ИЦиГ СО РАН. Все анализы осуществлялись общепринятыми методами [2]. Данные об иммуногенетических маркёрах у светлогорских мини-свиней (рис. 2), а также пород ландрас (рис. 3) и вьетнамская (рис. 4, 5) были взяты из литературных источников [3, 4]. На основании результатов типирования методом евклидовых дистанций [5] была построена карта в пространстве двух главных компонент. Для построения карты были использованы девять аллелей локусов систем групп крови, по которым имели место различия между любыми из взятых в анализ выборок и популяций (таблица). Карта строилась в двух вариантах (рис. 6). В первом варианте для характеристики популяции МС использовали только аллели основателей, во втором – все обнаруженные в ней аллели, как унаследованные от родоначальников, так и интродуцированные позднее. Таким образом, первый вариант показывает сходство и различие исходной популяции МС с предковыми формами, обусловленное исключительно дивергенцией, а второй вариант – сходство и различие современной популяции МС с исходными формами, обусловленное влиянием интродукции аллелей хряков пород ландрас и вьетнамская.



Рис. 2. Свиноматка из светлогорской популяции мини-свиней, фото Н. В. Станковой и Г. Д. Капанадзе [6]

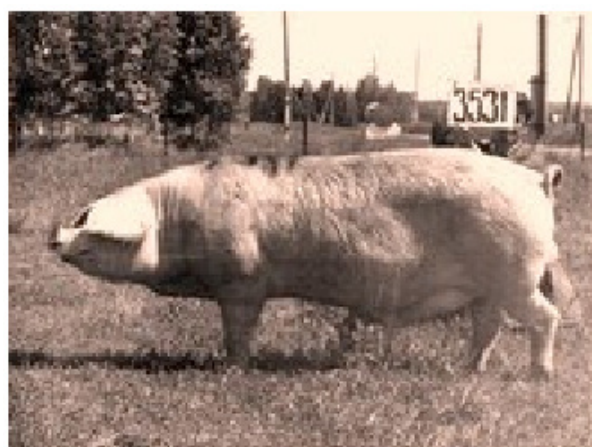


Рис. 3. Хряк породы ландрас № 3531, фото С. П. Князева

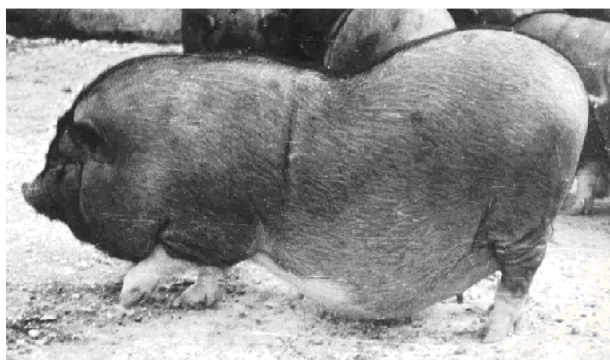


Рис. 4. Свиноматка вьетнамской породы «Й», которая использовалась при выведении минисибс, фото С. П. Князева



Рис. 5. Поросята-одномётники вьетнамской породы «Й», на переднем плане – карликовая особь с задержкой постнатального роста, фото С. П. Князева

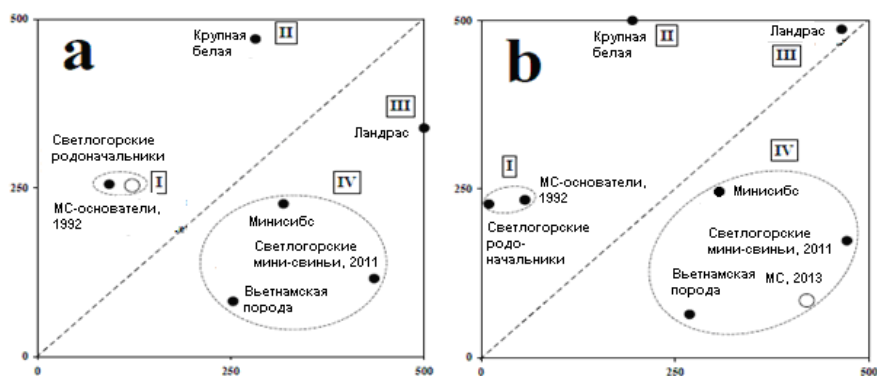


Рис. 6. Карта, построенная в пространстве двух главных компонент на основании присутствия в выборках восьми полиморфных аллелей систем групп крови: а – кластеризация выборок на основании аллелей, выявленных в 1992 г.; б – кластеризация выборок на основании аллелей, выявленных в 2013 г.

Кластеризация выборок осуществлялась на основании наличия либо отсутствия аллелей систем групп крови. Для решения поставленной задачи была использована методика двухзначной кодировки наличия или отсутствия конкретного аллеля в популяции: кодом «1» обозначено присутствие аллеля в выборке, кодом «0» – его отсутствие. Сведение значений встречаемости аллелей к альтернативам «0» или «1» приводит к обобщению результата, однако частоты аллелей, определённые в малых выборках, едва ли сделают его более объективным. В то же время при использовании двухзначной кодировки карта может показать только наиболее общие закономерности: группировку выборок по кластерам, взаимное расположение кла-

стеров и выборок и максимально возможное филогенетическое расстояние между ними.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Популяция МС появилась более 20 лет назад от скрещивания четырёх хрячков и шести свинок F_{2b} с кровностью $\frac{3}{4}$ светлогорских мини-свиней и $\frac{1}{4}$ крупной белой породы с последующим разведением «в себе». Кроме того, трижды осуществлялось «прилитие крови»: в 1998 г. И. Г. Гореловым было проведено скрещивание свиноматок МС с двумя хряками породы ландрас; в 2005 г. по инициативе А. В. Кушнера и в 2010 г. – В. Н. Тихонова «приливалась кровь» двух хряков вьетнамской породы [7].

Выявленные (+) и не выявленные (–) аллели систем групп крови в исследуемых выборках

Выборка	D^a	E^{bdf}	E^{edf}	F^a	L^{adhi}	L^{adhjk}	L^{agim}	L^{bcgi}
МС (2013 г.) *	+	–	+	+	+	+	+	+
МС (основатели, 1992 г.) *	+	–	–	+	+	–	–	+
F_1 крупная белая × светлогорские мини-свиньи (1992 г.) *	+	–	–	+	+	–	–	+
Крупная белая, родоначальницы (1991 г.) *	+	–	+	–	–	–	–	+
Светлогорские мини-свиньи, родоначальники (1991 г.) *	+	–	–	+	+	–	–	–
Светлогорские мини-свиньи (2011 г.) **	+	+	+	+	+	+	+	+
Минисибс (80-е г.) ***	+	–	+	+	+	+	–	+
Вьетнамская порода (80-е г.) ***	+	–	–	+	+	+	+	+
Ландрас (80-е г.) ***	–	+	+	+	–	+	–	+

Примечание. В рамку взяты случаи присутствия в 2013 г. аллелей у МС, отсутствовавших у основателей популяции в 1992 г.

* Собственные исследования; ** по данным Г. Д. Капанадзе [3]; *** по данным В. Н. Тихонова [4].

Типирование МС по системам групп крови показало, что популяция полиморфна по крайней мере по семи локусам. При этом три аллеля двух локусов систем групп крови (E^{edf} , L^{adhjl} и L^{agim}) отсутствовали в 1992 г. у родоначальников популяции – гибридов F_2 между светлогорскими мини-свиньями и крупной белой породой. Очевидно, эти аллели были интродуцированы в популяцию позднее, либо при скрещивании с породой ландрас, либо, что более вероятно, при скрещивании с вьетнамской породой (см. таблицу).

На основании результатов типирования выборок по группам крови (см. таблицу) при помощи евклидовых дистанций была проведена оценка их филогенетических взаимоотношений с исходными формами (см. рис. 6). Однако выборки родоначальников популяции имели весьма малые объёмы: основателей популяции, гибридов F_2 , было всего 10 особей, которые происходили от пяти гибридов F_1 , полученных скрещиванием пяти свиноматок крупной белой породы с тремя хряками светлогорских мини-свиней.

Оба варианта карты показали наличие четырёх кластеров. Кластер I составляют светлогорские хряки-родоначальники и их потомки F_1 и F_2 от свиноматок крупной белой породы. Кластер II – родоначальницы крупной белой породы. Кластер III – порода ландрас. Кластер IV – вьетнамская порода, минисибс и светлогорские мини-свиньи. Взаимное расположение кластеров и перечисленных выборок сохраняется в обоих вариантах карты (см. рис. 6). На картах, построенных в пространстве двух главных компонент, на основании двух разных идеологических установок, популяция МС занимает весьма интересные положения. В первом варианте карты, предусматривающем только дивергенции (см. рис. 6, а), она находится в кластере I вместе с светлогор-

скими хряками-родоначальниками, в одной точке с гибридами F_1 и F_2 . Хряки светлогорских мини-свиней, давшие начало популяции МС, обладали далеко не полным набором аллелей, свойственных данной популяции, вследствие чего они образовали отдельный кластер, куда попали также гибриды F_1 и F_2 , в свою очередь давшие начало исходной популяции МС (см. рис. 6, а).

Во втором варианте карты (см. рис. 6, б), где для построения был использован весь набор аллелей, присущий современной популяции МС, она находится в кластере IV, вместе с светлогорскими мини-свиньями 2011 г., минисибс и вьетнамской породой.

Данный вариант карты (см. рис. 6, б) ставит под сомнение конвергентность микроэволюционных процессов, протекающих в популяциях мини-свиней, на основании которой можно строить разнообразные гипотезы о параллельности процессов, диктуемых одинаковыми векторами отбора и о связи систем групп крови с локусами, контролирующими размеры домашних свиней. На самом же деле вьетнамская порода состоит в непосредственном родстве со всеми прочими популяциями мини-свиней, образующих IV кластер [4]. Следовательно, интродукцию аллелей со стороны вьетнамской породы в популяцию МС можно считать основным фактором объединения их в один кластер с минисибсами (рис. 7), светлогорскими мини-свиньями и вьетнамской породой.

Анализ родословных особей, составляющих стадо МС, показал, что вклад в аллелофонд современной популяции хряков-родоначальников светлогорских мини-свиней и свиноматок-родоначальниц крупной белой породы составляет более половины (рис. 8, 9). Кроме того, ни один из исходных аллелей за 20 лет существования популяции не был утрачен (см. таблицу).



Рис. 7. Хряк популяции минисибс по кличке Трисс № 1/10, фото С.П. Князева

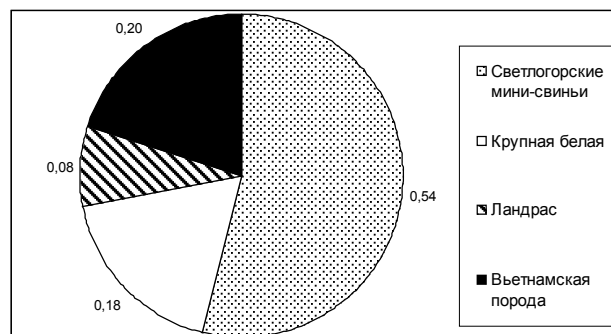


Рис. 8. «Доля крови» исходных пород и популяций, использованных при выведении МС

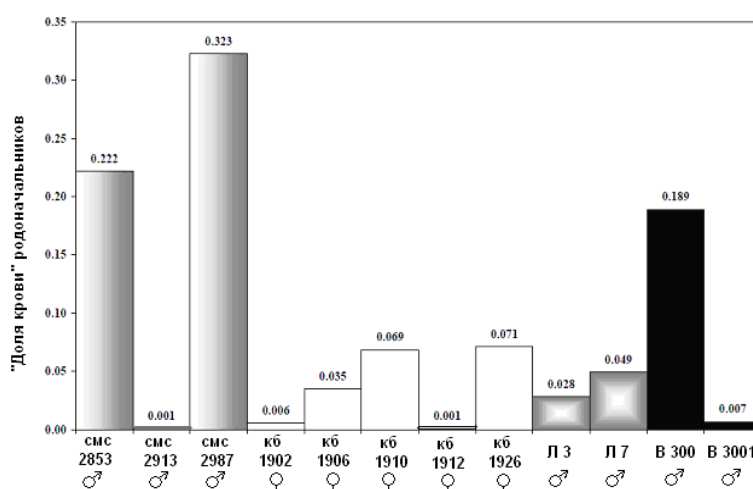


Рис. 9. Гистограмма «долей крови» родоначальников и родоначальниц современных МС: смс – светлогорские мини-свиньи; кб – крупная белая; Л – ландрас; В – вьетнамская порода

Таким образом, сравнение двух вариантов карты показывает, что несмотря на наше желание объявить нахождение МС в одном кластере с минисибс и светлогорскими мини-свиньями результатом конвергенции, обусловленной одинаковыми векторами искусственного отбора, в реальности это событие связано с недавним «прилитием крови» вьетнамской породы.

Использование двух вариантов карты, построенной в пространстве двух главных компонент, показало, что нельзя недооценивать роль случайных событий при определении генетического сходства внутривидовых форм (популяций, подвидов, пород). Случайная интродукция аллелей от другой формы может существенно исказить картину филогенетических взаимоотношений. Вероятно, этого можно избежать, используя при построении карт филогенетических взаимоотношений частоты аллелей, определённые в больших выборках, которые, в соответствии со

стандартными требованиями, должны иметь объём не менее 1000 особей [5]. Либо должно быть известно, что обмен аллелями между популяциями гарантированно отсутствовал. В противном случае, карты филогенетических взаимоотношений внутривидовых форм не могут иметь никакой доказательной силы. Приведённые в настоящей статье результаты наших исследований позволяют полагать, что описанные здесь особенности построения филогенетических карт на основании наличия или отсутствия изучаемых аллелей в популяциях предоставляют возможность наглядно реконструировать микроэволюционные процессы образования и развития популяций.

ВЫВОДЫ

1. Интродукция аллелей со стороны хряков пород ландрас и вьетнамская, а не предполагаемые конвергенционные процессы, внесла

- решающий вклад в картину кластеризации современных МС с исходными группами свиней.
2. Построение карт в пространстве двух главных компонент с учётом только аллелей родоначальников показывает, что исходная популяция МС находится в одном кластере со светлогорскими хряками родоначальниками. Интродукция же аллелей привела к тому, что современная популяция МС находится в совершенно другом кластере.
 3. Наибольший вклад в формирование генофонда популяции МС внесли светлогорские хряки-родоначальники (54%), а наименьший – хряки породы ландрас (8%). Наибольшее число потомков (32,3%) среди родоначальников и родоначальниц имеет светлогорский хряк № 2987, наименьше – светлогорский хряк № 2913 и свиноматка крупной белой породы № 1912 (по 0,01%).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Князев С. П., Никитин С. В. Стандартизирующий отбор и его последствия для генетической структуры популяции (на примере *Sus scrofa* L. // Генетика. – 2011. – № 1, Т. 47. – С. 103–114.
2. Сухова Н. О., Бурлак З. К., Дмитриева Г. Л. Использование иммуногенетического анализа в племенном свиноводстве / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. – Новосибирск, 1981. – 57 с.
3. Капаназе Г. Д. Биологические и зоотехнические особенности светлогорских мини-свиней, их совершенствование и рациональное использование: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2011. – 47 с.
4. Тихонов В. Н. Лабораторные мини-свиньи / Ин-т цитологии и генетики СО РАН. – Новосибирск, 2010. – 304 с.
5. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 272 с.
6. Станкова Н. В., Капаназе Г. Д. Оптимизация светлогорских мини-свиней для биомедицинских исследований // Биомедицина. – 2010. – № 5. – С. 33–49.
7. Генетические особенности миниатюрных свиней ИЦиГ СО РАН / К. С. Шатохин, В. С. Деева, Г. М. Гончаренко [и др.] // Вестн. НГАУ. – 2014. – № 1 (30). – С. 75–81.

THE EFFECT OF ALLELES INTRODUCTION ON THE STATUS OF ALLELE POOL OF BLOOD GROUP SYSTEMS LOCI IN THE POPULATION OF DIMINUTIVE PIGS IN SB RAS ICB

K. S. Shatokhin, S. P. Knyazev, G. M. Goncharenko, S. V. Nikitin

Key words: allele introduction, locus, blood group systems, SB RAS ICB diminutive pigs, «added blood»

Summary. *The paper shows the part played by the introduction of blood group systems alleles as the factor of formation of allele pool of immune genetic markers in SB RAS ICB diminutive pig population. (further DMP) The DMP blood added to the blood of Landrace (1998) and Vietnamese boars (2005, 2010) made the DMP herd have the alleles, such as E^{edf} , L^{adhj1} and L^{agim} . It was the introduction of the alleles from Landrace and Vietnamese boars rather than convergence processes that made the crucial contribution to the phylogenetic mapping of the modern DMP population, that being well-reasoned and testified to. Based on the allele presence/absence, two major components were spaciouly plotted in the map through Euclidean distances. The components show DMP clusterized with the pig breeds and populations which were used in their production. Given the grouping happened based on the 2013 data about the presence or absence of blood group systems alleles, the modern DMPs are found in the same cluster with Svetlogorsky mini-boars, minisibs and Vietnamese breed. Given the clusterization resting upon the alleles detected in the population founders, DMPs are found in the same cluster with Svetlogorsky founding boars. In addition, the paper shows the contribution of each of the initial forms to the gene pool of the modern DMP population as well as the contribution of each of its founders. Over a half of the blood portion belongs to the Svetlogorsky founding boars, but the contribution of each of the rest of the predecessors constitutes nearly 0.1–0.2.*