

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ОТБОРА НА РЯДЫ ГОМОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ

Закон Н.И.Вавилова о гомологических рядах в наследственной изменчивости, о том, что у близкородственных видов спектры наследственной изменчивости одного вида позволяют прогнозировать их наличие у другого [1], достаточно давно вошел в мировую литературу. В то же время «признаки доместикиации», описанные С.Н. Боголюбским [2] у животных и Патерсоном с соавторами [3] у растений, свидетельствуют, что интенсивный отбор, сходный по своему направлению, может приводить к появлению гомологических рядов в наследственной изменчивости у видов, принадлежащих различным семействам и даже отрядам. Параллельные изменения признаков в условиях доместикиации у видов, достаточно далеких по происхождению, свидетельствуют о наличии специфических генных комплексов, попадающих под давление искусственного отбора. В этой связи можно ожидать, что интенсивный отбор будет способствовать сближению удаленных генофондов.

Наличие гомологических рядов в наследственной изменчивости хорошо известно в молекулярной генетике, оно проявляется не только в высокой консервативности групп сцепления генов у близкородственных видов, но и в сходном полиморфизме одних и тех же генных систем [4]. В то же время накапливаются данные о целом ряде исключений из этого правила. На фенотипическом уровне еще в работах Н.И.Вавилова [1] обсуждались факты сходства признаков у таксономически удаленных видов, которые он называл «мимикриями». Широко известны и подробно описаны у разных видов наличие фенкопий; конвергенция в организации желудка у одного из видов обезьян, питающихся листьями, с четырехкамерной структурой желудка жвачных, которая сопровождалась и конвергентной эволюцией нуклеотидной последовательности гена лизоцима [5].

Следует отметить, что первые публикации закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И.Вавилова сопровождалась рядом комментариев в работах Ю.А. Филипченко [6, 7], в которых он подразделил наблюдаемый параллелизм в наследственной изменчивости на несколько отчетливо разных типов, обусловленных общностью происхождения, сходством ответа на одни и те же факторы отбора, а также эволюционно сформированными структурными ограничениями. Несмотря на то что со времен постановки вопроса о том, каково может быть соотношение между этими разными вариантами формирования генетически обусловленных гомологических рядов в изменчивости, прошло много лет, эта проблема до сих пор остается недостаточно исследованной. То есть и до настоящего времени накоплено недостаточно данных для оценки соотношений между генотипическим, экотипическим (по определению Ю.А.Филипченко) или структурно обусловленным параллелизмом у разных видов, а также по разным признакам. Особый интерес представляет выяснение этого вопроса у сельскохозяйственных видов животных, которые воспроизводятся в условиях действия факторов не только естественного, но и искусственного отбора.

В настоящей статье описано сопоставление генофондов пород крупного рогатого скота, домашней лошади, лошади Пржевальского, воспроизводящихся в разных эколого-географических условиях, с использованием оценок электрофоретических вариантов белков и ферментов плазмы крови.

Исследования выполнялись на следующих породах крупного рогатого скота: якутская, галловейская, серый украинский скот биосферного заповедника Черга (Алтайский край); симментальская, Лебединская, красная степная, красная польская — хозяйств Киевской, Сумской, Херсонской, Тернопольской областей. Якутская и галловеи представляют породы края ареала в отношении низких температур и высокогорья, а серая украинская — древний серый равнинный подолянский скот, переходную форму между предковым видом туром и всеми европейскими породами крупного рогатого скота (*Bos taurus*).

Генетические структуры пород крупного рогатого скота сравнивали по 18 генетико-биохимическим системам с использованием стандартных методов электрофоретического разделения белков в полиакриламиде и в крахмальных блоках [8], из них 7 оказались полиморфными у большинства пород (трансферрин — TF, посттрансферин-2 — PTF-2, рецептор к витамину Д — GC, гемоглобин — HB, церулоплазмин — CP, амилазы — AM-1, пурипнуклеозидфосфорилазы — PN) [8].

Исследования выполняли также на лошадях: животные арабской породы (п = 30), потомки 11 жеребцов, воспроизводящиеся на конезаводах России, лошади Пржевальского (п = 20), потомки 10 жеребцов (заповедник Аскания-Нова), лошади русской рысистой (п = 99) и орловской рысистой (п = 102) пород, содержащиеся в условиях киевского ипподрома и принадлежавшие различным конным заводам (большая часть Дубровскому конному заводу) Украины, якутские лошади (п = 25) из заповедника Черга (Алтайский край, Россия), гуцульские лошади (п = 23) прикарпатской опытной станции (Украина).

У лошадей электрофоретический анализ белков плазмы крови проводили в 11%-м разделяющем полиакриламидном геле (ПААГ). В качестве исходной использовали методику Juneja в модификации Ouragh, позволяющую типировать на одной пластине геля аллели локусов трансферрина (Tf), $\alpha 1$ - β -гликопротеина (A1B), эстеразы (Es), витамина Д, связывающего белка (GC), альбумина (Alb) [9, 10]. Белковые фракции окрашивали раствором Кумасси прочный голубой G-250. Эстеразную активность выявляли 1-нафтил-ацетатом и прочным синим (BB-соль) в 0,1 М трис-малеиновом буфере (pH 6,8) довели гидроокисью натрия.

Популяционно-генетический анализ аутохтонных и заводских пород крупного рогатого скота показал, что наибольший уровень средней гетерозиготности по 18 генетико-биохимическим системам наблюдался у галловеев (0,146), а наименьший у симменталов (0,125), затем у серой украинской породы и у голштинов — 0,128, далее у якутской—0,130. У красной степной породы уровень средней гетерозиготности составлял 0,137, красной польской — 0,133, Лебединской — 0,138. Установлено, что отсутствует какая-либо связь между принадлежностью животных к заводским породам с большой численностью и аборигенным породам, к аборигенным породам центра и края ареала, или к древней серой украинской породе. То есть у крупного рогатого скота не обнаруживается связей уровня генетического разнообразия с эффективной численностью популяций.

Распределение аллельных частот по полиморфным системам у исследованных пород крупного рогатого скота в большинстве случаев соответствовало равновесному состоянию Харди-Вайнберга. Для животных лебединской породы обнаружен статистически достоверный избыток гомозигот по локусам

АМ и РТФ, для симменталов преобладание гомозигот по локусам трансферрина ($P = 0,016$) и церулоплазмину ($P = 0,001$). Избыток гомозигот по локусу РТФ-2 наблюдался у представителей серой украинской ($P = 0,030$), галловейской ($P = 0,008$) и красной польской пород ($P = 0,016$). По наиболее полиморфному локусу среди исследованных по ТФ статистически достоверный избыток гомозигот ($P=0,030$) выявлен у животных якутской породы. Избыток гетерозигот по трансферрину и гомозигот по церулоплазмину оказался характерен для красной степной породы ($P=0,002$), а для голштинов — дефицит гетерозигот по локусам посттрансферрина и рецептора к витамину Д ($P = 0,003$). Наблюдаемый дефицит гетерозигот по исследованным локусам может указывать на высокую частоту близкородственных скрещиваний.

На основании индекса генетического сходства (М.Ней, 1978) между 8 породами крупного рогатого скота были рассчитаны генетические дистанции по 18 генетико-биохимическим системам (таблица).

Генетические взаимоотношения, оцененные на основании сравнения распределения аллельных частот между 8 породами крупного рогатого скота по 18 генетико-биохимическим системам (выше диагонали — генетические расстояния, ниже диагонали — индекс генетического сходства)

Породы	1	2	3	4	5	6	7	8
1	*****	.009	.015	.014	.011	.012	.011	.018
2	.991	*****	.006	.008	.012	.012	.014	.025
3	.985	.994	*****	.007	.009	.010	.009	.022
4	.986	.992	.993	*****	.007	.015	.011	.021
5	.989	.989	.991	.993	*****	.007	.006	.008
6	.988	.988	.990	.985	.993	*****	.010	.006
7	.989	.986	.991	.989	.994	.990	*****	.018
8	.982	.975	.979	.979	.992	.994	.982	*****

Примечание. Породы: 1 — лебединская; 2 — симментальская; 3 — серая украинская; 4 — якутская; 5 — галловейская; 6 — красная степная; 7 — красная польская; 8 — голштинская.

Судя по генетическим расстояниям между породами, наблюдается определенная связь между сходством генетических структур пород и их принадлежностью к разным направлениям продуктивности. Так, на дендрограмме (рис.1), построенной на основании генетических расстояний, рассчитанных по генетико-биохимическим системам, видно, что породы молочного направления продуктивности (голландская, красная степная) отличаются от всех остальных пород. То есть факторы искусственного отбора, по-видимому, влияют на полиморфизм генетико-биохимических систем, прямо не контролируемых в селекционном процессе.

В то же время необходимо отметить, что животные галловейской породы, адаптированные к низким температурам шотландских горных районов, по генетической структуре оказались сходны с такими породами, как якутская и серая украинская. Для серой украинской и группы галловейского скота характерно присутствие уникального варианта ТФ F, типичного для предкового скота подольского происхождения. Генетическая близость галловейской и якутской пород (генетическое расстояние $DN = 0,007$) позволяет предполагать существенное влияние на формирование их генетических структур экстремальных факторов условий их разведения, т. е. факторов естественного отбора. Судя по генетическим расстояниям, галловейская и якутская породы,



Рис. 1. Дендрограмма генетических взаимоотношений между породами крупного рогатого скота, построенная на основании значений генетических расстояний по 18 генетико-биохимическим системам

воспроизводящиеся в экстремальных эколого-географических условиях, по генетической структуре оказываются близки древней, предковой серой украинской породе.

Полиморфизм белков плазмы крови у различных представителей Equidae изучается достаточно давно. Известно, что по локусу Alb для пород домашней лошади типичны наиболее часто встречающиеся аллельные варианты AlbF (A) и AlbS (B). Описан также редкий аллельный вариант, обозначенный как AlbI. Для лошади Пржевальского характерно присутствие тех же аллелей — AlbF и AlbS [11-14]. Как правило, почти у всех исследованных пород лошадей аллель AlbS встречается значительно чаще, чем AlbF. По рецептору к витамину Д (GC) у пород домашней лошади описано три аллельных варианта: GCD (наиболее быстро мигрирующая зона), GCF и GCS. По этому локусу у различных пород лошадей чаще всего преобладающим является аллельный вариант GCF [11]. У лошади Пржевальского выявлено два аллельных варианта — GCF и GCS, совпадающие по электрофоретической подвижности с типичными для лошадей вариантами.

Полиморфизм по локусу трансферрина (Tf) наблюдался у всех исследованных к настоящему времени пород домашней лошади и популяций лошади Пржевальского. У пород домашней лошади полиморфизм по локусу Tf контролируется шестью кодоминантными аллелями: TfD, TfF, TfH — быстро мигрирующие и TfM, TfЮ, TfR — медленно мигрирующие варианты. У лошади Пржевальского описано четыре основных аллельных варианта по локусу Tf: TfD (по электрофоретической подвижности близкий к соответствующему домашней лошади), TfE2 (уникальный для лошади Пржевальского), TfF (практически аналогичный таковому у пород домашней лошади) и TfI (по

электрофоретической подвижности близок к варианту TfH домашней лошади). У лошади Пржевальского не выявлены варианты, близкие к медленно мигрирующим аллелям пород домашней лошади [11]. По локусу Es у пород домашней лошади описано шесть основных аллельных вариантов, у лошади Пржевальского — три, близкие по подвижности к соответствующим вариантам домашней лошади [11-14]. Среди якутских лошадей одна особь обладала нулевой активностью по локусу Es. По локусу A1B эти два вида изучены намного хуже. В наших исследованиях обнаружено три аллельных варианта, обозначенные как A, B и C. Быстро мигрирующий вариант A встречался редко и выявлен только у орловских рысаков, у животных других групп отмечены два более медленно мигрирующих варианта — B и C.

При анализе распределения аллельных вариантов у исследованных групп животных для выяснения внутривидового полиморфизма рассматривали также данные о генетической структуре трех популяций лошади Пржевальского, разводимых в Англии и Америке [11-14]. По отдельным локусам наблюдались выраженные межвидовые различия. Так, полиморфизм по локусам GC и Alb существенно ниже у всех популяций лошади Пржевальского, чем у всех пород домашней лошади, в то время как по другим локусам (Tf и Es) межпопуляционные различия лошади Пржевальского сопоставимы с таковыми у разных пород домашней лошади.

Усредненная характеристика уровня гетерозиготности на локус у одной особи практически совпала у пород домашней лошади и отдельных популяций лошади Пржевальского. Пониженный уровень средней гетерозиготности у группы лошадей Пржевальского из заповедника Аскания-Нова, по-видимому, может объясняться тем, что обследовали животных, принадлежавших к потомству ограниченного числа производителей. Этим, возможно, обусловлен и недостаток гетерозигот по локусу Tf ($P < 0,001$). В большинстве случаев распределение генотипов находилось в равновесном состоянии (в соответствии с законом Харди-Вайнберга), за исключением избытка гетерозигот по локусу Es у орловских рысаков ($\chi^2 = 12,9$, $P = 0,005$), по локусу Tf у русской рысистой породы ($\chi^2 = 7$, $P = 0,005$) и по локусу Alb у гуцульских лошадей ($\chi^2 = 5,0$; $P = 0,025$). Относительно высокий уровень гетерозиготности популяций лошади Пржевальского, описанный в литературе [11-14], формировался, в основном, за счет локусов Tf и Es. У обследованных пород домашней лошади выраженное своеобразие наблюдалось фактически по всем изученным полиморфным системам.

При анализе генетических взаимоотношений между различными группами животных использовали методы расчета генетической идентичности и генетических расстояний. Варьирование показателей генетических расстояний между внутривидовыми популяциями лошади Пржевальского было сопоставимо с межпородными различиями. Все четыре популяции лошади Пржевальского находились примерно в одинаковых генетических взаимоотношениях друг с другом, наиболее удаленными оказались популяции из Аскании-Нова и США (1985) [11]. Наименьшее значение генетических расстояний при расчете по всем пяти полиморфным локусам выявлено между орловскими и русскими рысаками, что соответствует истории их происхождения [15,16]. Русские рысаки по генетическим расстояниям были удалены от якутской лошади и от обобщенного генофонда всех четырех популяций лошади Пржевальского. Тем не менее, кластерный анализ показал, что по четырем полиморфным системам групп крови все популяции лошади Пржевальского и породы домашней лошади образуют два автономных кластера на дендрограмме (рис. 2).

ее изучения. М.-Л., 1929, 202 с. — 8. Харченко П.Н., Глазко В.И. ДНК технологии в развитии агробиологии / Под ред. член-корр. Б.Ф.Ванюшина. М.: Воскресенье. 2006. — 9. Juneja R.K., Gahne B., Sandberg K. Genetic polymorphism of the vitamin D binding protein and another post-albumin protein in horse serum. Anim. Blood Grps. Biochem. Genet. 1978, 9: 29-36. — 10. Ouragh L., Juneja R.K., Bengtsson S. A new GC allele in horse. Hereditas. 1995, 122: 91-93. — 11. Bowling A.T., Ryder O.A. Genetic studies of blood markers in Przewalski's horses. The J. of Heredity. 1987, 78, 2: 75-80. — 12. Kaminski M. The biochemical evolution of the horse. Comp. Biochem. Physiol., 1979, 63B, 2: 175-178. — 13. Trommershausen - Smith A., Ryder O., Suzuki Y. Blood typing studies of 12 Przewalski horses. International Zoo Yearbook. 1979, 19: 224-228. — 14. Fisher R.A., Putt W., Scott A.M. et al. Gene markers in 40 Przewalski horses. International Zoo Yearbook. 1979, 19: 228-235. — 15. Bumm B.O. Из истории русского коннозаводства. М., 1952. — 16. Государственная племенная книга лошадей русской рысистой породы. М., 1952-1963: 6-12.

*В.И. Глазко, доктор с.-х. наук, профессор,
академик РАЕН, иностранный член РАСХН,
РГАУ — МСХА им. КЛ.Тимирязева*