

УДК 575.174.015.3:599.6.75

## РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ДИКИХ И ДОМАШНИХ СВИНЕЙ ПО КОМПЛЕКСУ АЛЛОТИПОВ СЫВОРОТКИ КРОВИ

© 2006 г. С. В. Никитин<sup>1</sup>, С. П. Князев<sup>2</sup>, А. Г. Николаев<sup>3</sup>, А. М. Волох<sup>4</sup>, А. В. Кириченко<sup>1</sup>,  
М. А. Савина<sup>1</sup>, В. И. Ермолаев<sup>1</sup>, О. П. Юдина<sup>5</sup>, В. А. Бекенев<sup>6</sup>, Р. Б. Айтназаров<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск 630090;  
факс: (383) 333-28-40; e-mail: usv195@mail.ru

<sup>2</sup> Новосибирский государственный аграрный университет, кафедра разведения сельскохозяйственных  
животных и генетики, Новосибирск 630039; факс: (383) 267-33-36; e-mail: knyser@rambler.ru

<sup>3</sup> Воронежский государственный биосферный заповедник, Воронеж 394000

<sup>4</sup> Мелитопольская сельскохозяйственная академия, Мелитополь, Украина 72339

<sup>5</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела,  
Лесные поляны Московской области 141212

<sup>6</sup> Сибирский научно-исследовательский и проектно-технологический институт животноводства  
Сибирского отделения Российской академии сельскохозяйственных наук,  
Краснообск Новосибирской области 630501

Поступила в редакцию 28.03.2005 г.

Окончательный вариант получен 02.09.2005 г.

Проведен анализ изменчивости 29 популяций пород домашней свиньи и подвидов дикого кабана по генетическим маркерам крови – аллотипам сывороточных белков. Биоразнообразию и генетическую структуру популяций оценивали двумя методами: по встречаемости сочетаний аллотипов и с помощью карты, построенной в пространстве двух главных компонент. На основании полученных результатов выявлены особенности микроэволюции форм диких кабанов и пороодообразования домашних свиней.

Полиморфизм биохимических систем уже несколько десятилетий используют для изучения генетического разнообразия диких и домашних свиней, анализа дифференциации и филогенетических отношений популяций и внутривидовых форм, а также для выяснения особенностей формирования пород домашней свиньи *Sus scrofa domestica* [1–6]. Породы домашних свиней, разводимые на территории бывшего Советского Союза, условно можно разделить на четыре группы. Во-первых, это уже сложившиеся заводские породы, разводимые “в себе”, которые мы в дальнейшем будем обозначать как “чистые” (чистопородные). Во-вторых, – относительно более “молодые” породы, созданные на основе скрещиваний весьма разнородных по происхождению исходных форм (в частности при выведении семиреченской породы был использован дикий кабан среднеазиатского подвида *S. s. nigripes* [7]). Эта группа далее в статье будет именоваться “гибридные” породы. В-третьих, – российские мини-свиньи, созданные скрещиванием “чистых” пород с вьетнамскими свиньями и среднеазиатским кабаном [8]. В-четвертых, – аборигенные свиньи Кавказа, которые, как предполагается [9], появились в результате скрещивания европейских и, возможно, азиатских домашних свиней с местным подвидом дикого кабана *S. s. attila*.

Дикие кабаны, обитающие на территории СНГ, относятся к двум географическим расам вида *Sus scrofa*: западной (“*scrofa*”) и восточной (“*ussuricus*”) [10]. Западную расу представляют подвиды кавказский (*S. s. attila*), европейский (*S. s. scrofa*) и среднеазиатский (*S. s. nigripes*), а восточную – подвиды сибирский (*S. s. sibiricus*) и уссурийский (*S. s. ussuricus*).

В настоящей работе рассматривается изменчивость интегральных комплексных фенотипов, формируемых селективно не нейтральными [11–13] аллотипами белков сыворотки крови. Ни один из этих аллотипов не является редким, частоты некоторых из них в отдельных популяциях могут достигать единицы [2, 5, 14]. Цель работы – оценка внутри- и межгруппового фенотипического разнообразия популяций и анализ их филогенетических взаимоотношений.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили результаты аллотипирования образцов сыворотки крови 2122 особей диких и домашних свиней из 29 выборок (табл. 1). Европейский *S. s. scrofa* и кавказский *S. s. attila* подвиды кабана представлены двумя выборками каждый. Среднеазиатский (*S. s. nigripes*), сибирский (*S. s. sibiricus*) и уссурий-

Таблица 1. Исследованные выборки животных

Популяция, порода	Номер выборки	N	Источник (хозяйство)
Кабан северокавказский ( <i>S. s. attila</i> )	1	11	Кавказский государственный заповедник
Кабан северопричерноморский ( <i>S. s. attila</i> )	2	34	Юг Украины
Кабан восточноевропейский ( <i>S. s. scrofa</i> ), 2000–2001 гг.	3	21	Воронежский государственный биосферный заповедник
Кабан восточноевропейский ( <i>S. s. scrofa</i> ), 1978–1980 гг.	4	37	
Кабан среднеазиатский ( <i>S. s. nigripes</i> )	5	6	Сары-Челекский заповедник, Киргизия
Кабан сибирский ( <i>S. s. sibiricus</i> )	6	4	Республика Тува
Кабан уссурийский ( <i>S. s. ussuricus</i> )	7	9	Хабаровский и Приморский края
Сванетская популяция домашней свиньи	8	211	Горные районы Грузии
Порода семиреченская	9	54	Казахстан
Порода СМ-1 (скороспелая мясная)	10	80	Учхоз “Тулинское”
	11	30	ОАО “Заречное”
Порода кемеровская	12	42	ПЗ “Юргинский”
Порода брейтовская	13	53	ФГУП ПЗ “Чебаково”
Порода цивильская	14	56	ПЗ “Богатырь”
	15	221	СХПК “Гигант”
	16	247	ОПХ “Колос”
Порода крупная белая (КБ)	17	48	ПЗК им. Андреева
	18	63	СХПК “Ачинский ПЗ”
	19	13	ПЗ “Большевик”
	20	74	ПЗ им. Гурьянова
	21	234	ПЗ “Константиново”
	22	29	ОАО “Кудряшовское”
	23	74	ПЗК “Передовик”
	24	120	ПЗК “Свобода”
Мини-свиньи светлогорские (МС)	25	4	Экспериментальное хозяйство СО РАН
F <sub>1</sub> (♀КБ × ♂МС)	26	87	
F <sub>2b</sub> , аутбридинг (♀F <sub>1</sub> × ♂МС)	27	83	
F <sub>2b</sub> , инбридинг (♀F <sub>1</sub> × ♂МС)	28	137	
F <sub>2r</sub> , инбридинг (♀КБ × ♂F <sub>1</sub> )	29	40	

Примечание. N – объем выборки.

ский (*S. s. ussuricus*) подвиды – одной выборкой каждый. Аборигенную домашнюю форму Кавказа представляют свиньи сванетской популяции. Современная домашняя свинья представлена двадцатью одной выборкой, в том числе 13 выборок – из пород, которые могут быть отнесены к “чистым” (крупная белая (КБ), брейтовская, цивильская и кемеровская), 3 выборки из “гибридных” пород (семиреченская и скороспелая мясная СМ-1), а пять выборок представляют группу мини-свиней (МС).

В образцах сыворотки крови методом двойной иммунодиффузии в геле агара [1] специфически-

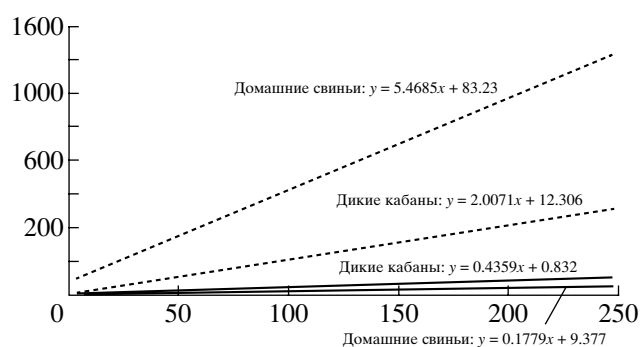
ми антисыворотками из банка реагентов Института цитологии и генетики СО РАН [5] определяли 12 аллотипов пяти генетических систем: α-макроглобулины Amg1, Amg2, Amg3, Amg4, Amg5; α-2-глобулины A2g1, A2g7; иммуноглобулин Igg1a; липопротейны низкой плотности Lpb3, Lpb12, LpbB30; липопротейн высокой плотности Lpr1.

Разнообразие популяций оценивали на основании следующих параметров. Потенциальное фенотипическое разнообразие популяции рассматривали как возможное для нее число аллотипических сочетаний, рассчитанное на основании гаплотипов, выявленных по каждому из исследуемых генов.

За реализованное фенотипическое разнообразие принимали фактическое число сочетаний аллотипов в выборке. Уровень реализации фенотипического разнообразия определяли как отношение числа выявленных аллотипических сочетаний к числу сочетаний, возможных для популяции. Эмпирические оценки параметров разнообразия популяции, полученные по данным конкретной выборки, в значительной степени зависят от ее объема. Поэтому для домашней и дикой форм *Sus scrofa* по отдельности были построены графики и получены уравнения регрессии, описывающие зависимости этих оценок от числа особей в группе (рис. 1). Затем был сделан пересчет на условные выборки из 100 особей, по которым проводилось сопоставление параметров разнообразия диких и домашних свиней.

Для сравнения популяций по частотам комплексных фенотипов все 245 выявленных сочетаний аллотипов были ранжированы по численности в самой многочисленной и разнообразной из исследуемых групп свиней – “чистые” породы, взятой в качестве эталона. Этот ряд затем разбили на пять отрезков (по 49 сочетаний в каждом), которые рассматривались как классы признака. Сходство выборок оценивали на основании величины  $r$  (индекс сходства):  $r = \sum_{i=1}^m p_i q_i$ , где  $m$  – число классов,  $p_i$  и  $q_i$  – частоты классов в сравниваемых выборках [15].

Для более детального анализа изменчивости и филогенетических взаимоотношений популяций использовали карту, построенную в пространстве двух главных компонент [15] (рис. 2, а). Специфика настоящего исследования заключается в том, что при построении карты дистанции определяли не между популяциями, а между отдельными индивидуумами. То есть приняли, что массив данных представлен 2122 отдельными выборками по одной особи в каждой. Частота встречаемости каждого из аллотипов в таких выборках равна 0 (аллотип отсутствует) или 1 (аллотип присутствует). В качестве меры генетических расстояний были использованы евклидовы дистанции, рассчитываемые по формуле:  $D = \sqrt{\sum_{i=1}^m (p_i - q_i)^2}$ , где  $m$  – число фенотипов,  $p_i$  и  $q_i$  – частоты фенотипов в сравниваемых группах [16]. После шкалирования каждая особь определялась как точка на плоскости площадью  $500 \times 500$  условных единиц. Положение группы особей на этой карте определяли средними координатами  $\bar{x}$  и  $\bar{y}$ , рассчитанными по частным координатам индивидуумов, принадлежащих группе. Радиальную дисперсию  $s_R^2$  совокупности рассчитывали как средневзвешенную четырех дисперсий, взятых по оси  $x$ , по оси  $y$  и по проходящим к ним под углом  $45^\circ$  двум дополни-



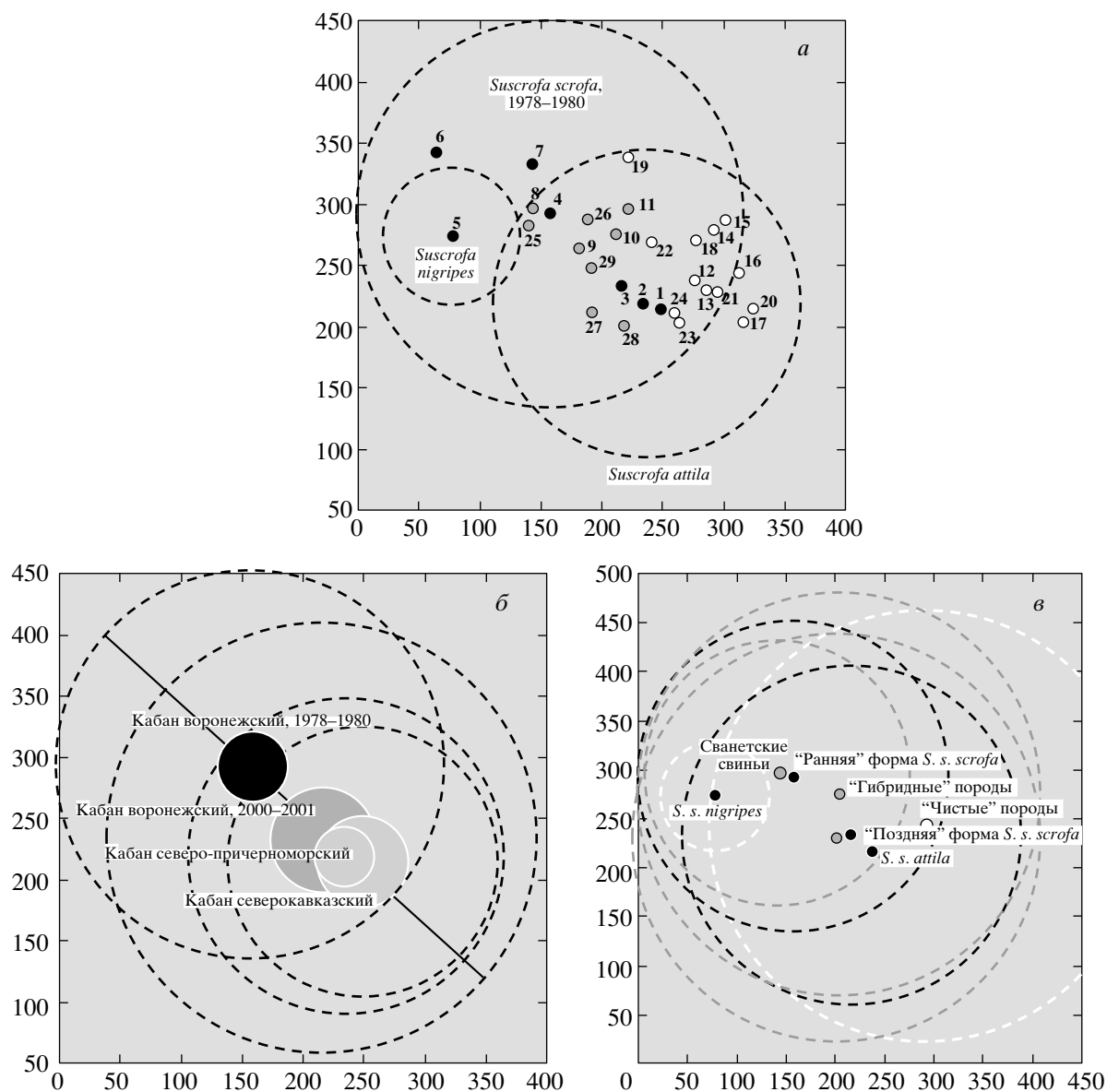
**Рис. 1.** Зависимость фактического и возможного для популяции аллотипического разнообразия от объема выборки. По оси абсцисс – объем выборки, по оси ординат – число аллотипических сочетаний; сплошные линии – число фактически реализованных в выборке сочетаний, штрих-линии – число возможных в популяции сочетаний.

тельными осям. На основании  $s_R^2$  рассчитывали радиальное среднеквадратичное отклонение  $s_R$  и радиальную ошибку  $s_{\bar{R}}$ . Стандартные статистические сравнения и оценки проводили общепринятыми методами [17].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Сопоставление условных выборок по 100 особей в каждой показывает (табл. 2), что число возможных сочетаний аллотипов выше у домашних свиней, тогда как число реализованных сочетаний и уровень реализации выше у диких кабанов. Поскольку все использованные в нашем исследовании аллотипы встречаются у диких кабанов [2, 14], источником высокого потенциала фенотипического разнообразия (числа возможных сочетаний аллотипов) домашних свиней, очевидно, послужили дикие формы, с которыми, как об этом писали еще в XIX в. [18], скрещивались примитивные домашние свиньи. Если потенциальное фенотипическое разнообразие дикой формы (палеарктического кабана) принять за норму, то может сложиться впечатление, что у домашней свиньи оно избыточно, так как сопровождается низким (по сравнению с кабаном) уровнем реализации (табл. 2). Однако низкий уровень реализации, скорее всего, следствие селекционных и зоотехнических мероприятий, поэтому, наверное, правильнее рассматривать его, как норму, свойственную домашним свиньям.

Весьма примечательны результаты, полученные на основании деления выборок на классы эталонной группы “чистых” пород (число выборок – 13, общий объем – 1274 особи, число возможных сочетаний аллотипов 1536). В основу классификации аллотипических сочетаний положено нарастание уровня их типичности для этой



**Рис. 2.** Расположение в пространстве двух главных компонент популяций диких и домашних свиней. На рис. 2, а номера выборок приведены по табл. 1; штрих-линии – область фенотипической изменчивости радиусом три среднеквадратичных отклонения, внутри которой с вероятностью 0.9973 должны находиться особи всех возможных для данной совокупности комплексных фенотипов ( $R = 3s_R$ ); на рис. 2, б: сплошные линии вокруг закрашенных областей – области, где с вероятностью 0.999 находится центр совокупности ( $R = 3.29s_R$ ); на рис. 2, в штрих-линии: серые – области фенотипической изменчивости гибридных групп домашних свиней; белые – форм, исходных для мини-свиней и “гибридных” пород; черные – “ранней” и “поздней” форм *Sus scrofa scrofa*.

группы. Все обнаруженные нами в исследуемых популяциях 245 сочетаний аллотипов были ранжированы по частоте встречаемости у “чистых” пород, а затем в порядке возрастания этой величины объединены в классы по 49 сочетаний в каждом. В первый класс были отнесены комплексные фенотипы, отсутствующие в эталонной группе, а в последний – (пятый) – те, частота которых в ней максимальна. Во второй, третий и четвертый классы вошли сочетания, встречаю-

щиеся с соответствующими промежуточными частотами. Эти классы оказались связаны зависимостями, отражающими равномерное синхронное изменение частот некоторых аллотипов, входящих в состав сочетаний, формирующих класс (табл. 3). Выражаются они в том, что имеет место статистически значимая ( $P < 0.05$ ) положительная корреляция между числом составляющих класс сочетаний, содержащих аллотип Lpb12, и порядковым номером этого класса. Для сочета-

**Таблица 2.** Реализация фенотипического разнообразия по аллотипам белков сыворотки крови в популяциях диких и домашних свиней

Популяция, порода	Номер выборки	N	Фенотипов		
			возможное число	реализовано	
				число	доля
В целом для вида <i>Sus scrofa</i>		2122	1536	245	0.160
Кабан северокавказский ( <i>S. s. attila</i> )	1	11	16	6	0.375
Кабан северопричерноморский ( <i>S. s. attila</i> )	2	34	48	11	0.229
Кабан восточноевропейский ( <i>S. s. scrofa</i> ), 2000–2001 гг.	3	21	96	12	0.125
Кабан восточноевропейский ( <i>S. s. scrofa</i> ), 1978–1980 гг.	4	37	96	20	0.208
Кабан среднеазиатский ( <i>S. s. nigripes</i> )	5	6	24	4	0.167
Кабан сибирский ( <i>S. s. sibiricus</i> )	6	4	3	1	0.333
Кабан уссурийский ( <i>S. s. ussuricus</i> )	7	9	48	5	0.104
Сванетская популяция домашней свиньи	8	211	1536	40	0.026
Порода семиреченская	9	54	384	20	0.052
Порода СМ-1	10	80	768	25	0.033
	11	30	384	16	0.042
Порода кемеровская	12	42	112	12	0.107
Порода брейтовская	13	53	192	22	0.115
Порода цивильская	14	56	192	21	0.109
	15	221	768	39	0.051
	16	247	1536	35	0.023
Порода крупная белая (КБ)	17	48	48	11	0.229
	18	63	768	29	0.038
	19	13	224	10	0.045
	20	74	768	29	0.038
	21	234	1536	84	0.055
	22	29	192	17	0.089
	23	74	1536	23	0.015
	24	120	768	31	0.040
Мини-свиньи светлогорские (МС)	25	4	48	4	0.083
F <sub>1</sub> (♀ КБ × ♂ МС)	26	87	192	27	0.141
F <sub>2b</sub> , аутбридинг (♀ F <sub>1</sub> × ♂ МС)	27	83	384	27	0.070
F <sub>2b</sub> , инбридинг (♀ F <sub>1</sub> × ♂ МС)	28	137	384	27	0.070
F <sub>2r</sub> , инбридинг (♀ КБ × ♂ F <sub>1</sub> )	29	40	48	13	0.271
В пересчете на условную выборку из 100 особей					
Дикие кабаны		100	213	44	0.209
Домашние свиньи		100	630	27	0.043

ний же, содержащих аллотипы Amg5, A2g1, LrbB30 и Lrp1, эта корреляция, напротив, отрицательна. Таким образом, из двенадцати включенных в исследование аллотипов сочетание этих пяти оказывают основное влияние на различия между классами, а в дальнейшем, при сравнении выборок, на оценки генетического сходства и различия между ними.

Анализ распределения диких и домашних свиней по классам эталонной группы показал, что

подавляющее большинство особей входят в первый и пятый классы (табл. 4). При этом у кабанов восточной географической расы и среднеазиатского подвида *S. s. nigripes* более 80% особей находятся в первом классе, а у домашних свиней “чистых” пород и кабанов подвида *S. s. attila*, напротив, – в пятом.

Расчитанное на основании классов эталонной группы (табл. 4) генетическое сходство внутривидовых форм, составляющих каждую из перечис-

**Таблица 3.** Аллотипический состав классов, полученных ранжированием группы свиней “чистых” пород, взятой в качестве эталона для сравнения (число фенотипических сочетаний, составляющих класс, – 49)

Класс	Число сочетаний, содержащих аллотипы											
	Amg1	Amg2	Amg3	Amg4	Amg5	A2g1	A2g7	Igg1a	Lpb3	Lpb12	LpbB30	Lpr1
1	2	5	42	45	29	24	11	31	25	33	39	19
2	9	12	41	44	28	20	15	42	15	37	30	14
3	15	24	42	26	14	17	15	30	13	38	13	13
4	16	32	47	32	11	13	13	30	11	40	6	13
5	8	20	46	33	5	10	4	35	8	40	7	3
<i>r</i>	0.53	0.75	0.82	–0.69	<u>–0.97</u>	<u>–1.00</u>	–0.55	–0.12	–0.86	<u>0.93</u>	<u>–0.94</u>	<u>–0.90</u>

Примечание. *r* – коэффициент корреляции между порядковым номером класса и числом фенотипических сочетаний, содержащих аллотип. Подчеркнуты коэффициенты корреляции достоверные при  $P < 0.05$ .

**Таблица 4.** Частоты классов ранжированной эталонной группы у различных внутривидовых форм свиней

Внутривидовая форма	N	<i>m</i>	1	2	3	4	5
“Чистые” породы	1274	182	0	0.0275	0.0385	0.0800	0.8540
Кабаны “ <i>scrofa</i> ”	109	37	0.2110	0.1009	0	0.0551	0.6330
Кабаны “ <i>ussuricus</i> ”	13	6	0.8462	0.1538	0	0	0
“Гибридные” породы	164	39	0.1037	0.1707	0.0061	0.0793	0.6402
Мини-свиньи	351	56	0.1396	0.1453	0.0028	0.1681	0.5442
Аборигенные породы	211	40	0.1422	0.2701	0	0.1517	0.4360
<i>S. s. scrofa</i> , 1978–1980 г.	37	20	0.3514	0.1891	0	0.1081	0.3514
<i>S. s. scrofa</i> , 2000–2001 г.	21	12	0.1429	0.0952	0	0	0.7619
<i>S. s. attila</i>	45	14	0.0444	0.0222	0	0.0444	0.8890
<i>S. s. nigripes</i>	6	4	0.8333	0.1667	0	0	0

Примечание. *m* – число сочетаний аллотипов в выборке; “*scrofa*” – кабаны западной географической расы; “*ussuricus*” – кабаны восточной географической расы.

ленных выше пар, показывает, что в внутри каждой пары выборки относятся к одной генеральной совокупности (табл. 5). Данное явление может указывать на существование азиатского – восточного (1-й, 2-й классы) и кавказского – западного (4-й, 5-й классы) комплексов аллотипических сочетаний. Возможно, сочетания, входящие в эти комплексы, на “генетическом фоне” соответствующей географической формы имеют определенные преимущества, но этот вопрос требует дальнейших исследований.

В нашей работе в пользу такой гипотезы отчасти свидетельствует положение гибридов F<sub>2b</sub> мини-свиней (выборки № 27 и 28) на карте, построенной в пространстве двух главных компонент (рис. 2,а). В этом скрещивании участвовали светлогорские мини-свиньи, сходные с азиатскими формами, использованными при их создании [8]. Видимо, поэтому светлогорская мини-свинья (№ 25) на карте находится ближе к среднеазиатскому дикому кабану (№ 5), чем другие группы домашних свиней. Однако несмотря на то, что “возвратное”

скрещивание направлено на увеличение у гибридов “доли крови” светлогорских мини-свиней (табл. 1), на карте поколение F<sub>2b</sub> смещено к кавказскому кабану *S. s. attila* (№ 1 и 2) даже сильнее, чем F<sub>1</sub> (№ 26) и F<sub>2r</sub> (№ 29).

При сравнении диких и домашних свиней по частотам классов эталонной группы обращают на себя внимание различия двух разновременных выборок восточноевропейских кабанов (*S. s. scrofa*) из популяции Воронежского заповедника. В поздней выборке (2000–2001 гг.) распределение по классам подобно распределению “чистых” пород и кабанов *S. s. attila* настолько, что она может составлять одну генеральную совокупность с подвидом *S. s. attila* (табл. 4, 5). Однако в выборке, полученной из этой популяции двадцатью годами ранее (1978–1980 гг.), распределение имеет два равновеликих пика, расположенных в первом (азиатский комплекс) и пятом (кавказский комплекс) классах аллотипических сочетаний (табл. 4).

**Таблица 5.** Генетическое сходство и достоверность различий внутривидовых форм свиней по классам ранжированной эталонной группы

Сравниваемые пары внутривидовых форм <i>Sus scrofa</i>		Индекс генетического сходства	Достоверность различий, <i>P</i>
форма 1	форма 2		
“Чистые” породы	Восточная раса кабанов	0.065	<0.001
	<i>S. s. nigripes</i>	0.068	<0.001
	<i>S. s. scrofa</i> 1978–1980 гг.	0.713	<0.001
	Аборигенная порода	0.807	<0.001
	Мини-свиньи	0.871	<0.001
	<i>S. s. scrofa</i> 2000–2001 гг.	0.858	<0.05
	“Гибридные” породы	0.903	<0.001
	<i>S. s. attila</i>	0.956	ндр
Аборигенная порода	Восточная раса кабанов	0.551	<0.001
	<i>S. s. nigripes</i>	0.556	<0.01
	<i>S. s. attila</i>	0.862	<0.001
	<i>S. s. scrofa</i> 2000–2001 гг.	0.879	<0.01
	<i>S. s. scrofa</i> 1978–1980 гг.	0.969	ндр
	“Гибридные” породы	0.974	<0.01
	Мини-свиньи	0.986	<0.01
“Гибридные” породы	Восточная раса кабанов	0.458	<0.001
	<i>S. s. nigripes</i>	0.463	<0.05
	<i>S. s. scrofa</i> 1978–1980 гг.	0.937	<0.01
	<i>S. s. attila</i>	0.943	<0.01
	<i>S. s. scrofa</i> 2000–2001 гг.	0.948	ндр
	Мини-свиньи	0.988	<0.05
Мини-свиньи	Восточная раса кабанов	0.493	<0.001
	<i>S. s. nigripes</i>	0.497	<0.01
	<i>S. s. scrofa</i> 2000–2001 гг.	0.903	ндр
	<i>S. s. attila</i>	0.918	<0.001
	<i>S. s. scrofa</i> 1978–1980 гг.	0.959	<0.05
<i>S. s. attila</i>	Восточная раса кабанов	0.252	<0.001
	<i>S. s. nigripes</i>	0.253	<0.001
	<i>S. s. scrofa</i> 1978–1980 гг.	0.818	<0.001
	<i>S. s. scrofa</i> 2000–2001 гг.	0.949	ндр
<i>S. s. scrofa</i> , 1978–1980 гг.	Восточная раса кабанов	0.716	<0.01
	<i>S. s. nigripes</i>	0.719	ндр
	<i>S. s. scrofa</i> 2000–2001 гг.	0.876	<0.05
<i>S. s. scrofa</i> , 2000–2001 гг.	Восточная раса кабанов	0.469	<0.001
	<i>S. s. nigripes</i>	0.471	<0.01
<i>S. s. nigripes</i>	Восточная раса кабанов	1.000	ндр

Примечание. ндр – нет достоверных различий.

Эти различия между выборками кабанов Воронежского заповедника подтверждает и карта, построенная в пространстве двух главных компонент (рис. 2,а). На ней выборка 2000–2001 гг. (№ 3)

значительно удалена от выборки 1978–1980 гг. (№ 4). Области фенотипической изменчивости (рис. 2,б) кабанов Воронежского заповедника 2000–2001 гг., северокавказской и северо-причер-

номорской популяций подвида *S. s. attila* “вложенны” друг в друга, а области локализации центров четырех совокупностей (включая центр выборки *S. s. scrofa* 1978–1980 гг.) лежат на одной прямой линии. Видимо, данное явление вызвано тем, что северо-причерноморская популяция *S. s. attila* и воронежская популяция 2000–2001 гг. являются гибридными, хотя причины этой “гибридности” различны.

Незначительное смещение северо-причерноморской популяции *S. s. attila* в сторону *S. s. scrofa*, вероятно, является следствием проводившейся во второй половине XX в. [19] интродукции на юг Украины кабанов из Воронежского заповедника, Средней Азии и Дальнего Востока. А существенное смещение генофонда воронежской выборки *S. s. scrofa* 2000–2001 гг. в сторону *S. s. attila* может быть следствием естественного процесса. Он заключается в том, что в два последних десятилетия в восточноевропейскую часть ареала *S. s. scrofa*, в том числе в Воронежский заповедник, могли происходить миграции представителей *S. s. attila*, которые и изменили генофонд местной популяции.

“Ранняя” форма воронежских *S. s. scrofa* (выборка 1978–1980 гг.) интересна тем, что у нее в равной степени представлены оба комплекса аллотипических сочетаний – азиатский и кавказский (соответственно, 1-й, 2-й и 4-й, 5-й классы эталонной группы). По существу она занимала положение, промежуточное между восточной географической расой, *S. s. nigripes* и совокупностью, включающей подвид *S. s. attila* и “чистые” породы домашних свиней (рис. 2, а). Так как завоз кабанов подвидов *S. s. attila*, *S. s. nigripes* и восточной географической расы в Воронежскую область не проводился [19], данное явление должно иметь другую причину. В частности, не исключено, что воронежский (восточноевропейский) кабан изначально является гибридной формой, промежуточной между *S. s. attila* и подвидами кабана, населяющими Азию [20]. Относительно быстрое изменение генофонда воронежской популяции, очевидно, обусловлено тем, что у ее “ранней” формы два фенотипических комплекса (кавказский и азиатский) находились в состоянии неустойчивого равновесия. “Поток генов” из популяции *S. s. attila* это равновесие нарушил, что и привело к вытеснению азиатского комплекса аллотипических сочетаний.

На карте, построенной в пространстве двух главных компонент (рис. 2,а), привлекает внимание тот факт, что среднеазиатский подвид *S. s. nigripes* (№ 5) удален от кавказского *S. s. attila* (№ 1 и 2) дальше, чем восточноевропейский *S. s. scrofa* (№ 3 и 4). При этом область фенотипической изменчивости *S. s. nigripes* находится внутри области изменчивости *S. s. scrofa*, лишь незначительно пересекаясь с областью изменчивости *S. s. attila*

(рис. 2,а). Однако ранее на основании принятых в зоологической систематике морфологических и краниологических критериев было показано [19], что подвид *S. s. nigripes* должен быть ближе к *S. s. attila*. Так что вопрос о филогенетических связях *S. s. nigripes*, видимо, требует дальнейшего более тщательного изучения.

Карта, построенная в пространстве двух главных компонент, показывает, что все выборки домашних свиней находятся в пределах окружности, очерчивающей область фенотипической изменчивости подвида *S. s. attila* (рис. 2,а). При этом выборки “чистых” пород (№ 12–24) не попадают в зону изменчивости “ранней” формы *S. s. scrofa*. В то же время выборки “гибридных” пород (№ 9–11), мини-свиней (№ 25–29) и сванетской аборигенной свиньи (№ 8) находятся в районе пересечения зон фенотипической изменчивости этих двух диких форм (рис. 2,а).

Среди популяций диких кабанов на карте наиболее близка к “чистым” породам северокавказская популяция кабана *S. s. attila* (№ 1), не затронутая или затронутая незначительно гибридизацией с *S. s. scrofa*. Близость этих двух внутривидовых форм подтверждают оценки сходства свиней “чистых” пород с популяциями дикого кабана и аборигенными кавказскими свиньями, полученные на основании распределения особей по классам эталонной группы (табл. 5). Эти оценки показывают, что генетическое сходство “чистых” пород с кабаном восточной географической расы близко к нулю, в то время как сходство с кабаном подвида *S. s. attila* позволяет отнести их к одной совокупности.

Остальные три формы по возрастанию сходства с “чистыми” породами могут быть ранжированы в следующем порядке: “ранняя” форма воронежских *S. s. scrofa*, аборигенные сванетские свиньи, “поздняя” форма воронежских *S. s. scrofa* (табл. 4). Однако согласно общепринятой гипотезе происхождения домашней свиньи, считается, что основными предками европейских заводских пород являются европейский кабан *S. s. scrofa* и какая-то, до сих пор не идентифицированная, азиатская форма диких свиней при весьма ограниченном вкладе близкого к *S. s. attila* подвида *S. s. meridionalis* [18, 21].

Наше исследование показывает, что основным диким предком европейских заводских пород свиней мог быть кабан *S. s. attila* или близкий к нему подвид со сходным генофондом. Видимо, общепринятая гипотеза недостаточно учитывает роль коренных средиземноморских пород в формировании современной домашней свиньи, хотя в литературе неоднократно упоминалось о длительном и широком их использовании для улучшения местных европейских (английских) свиней



в период интенсивного выведения пород животных в Западной Европе [18, 21–23].

Оценка генетического сходства по частотам классов аллотипических сочетаний эталонной группы выявила новые особенности во взаимоотношениях коренной аборигенной кавказской домашней свиньи (сванетской) с группой “чистых” пород и популяциями диких кабанов (табл. 5). Происхождение сванетских свиней связывается с кавказским диким кабаном (*S. s. attila*) и некоторыми породами европейского и азиатского корня [9]. Однако, как показали наши расчеты (табл. 5), среди европейских диких и домашних свиней именно эти формы обладают наименьшим сходством со сванетской популяцией. В то же время оказалось, что сванетская свинья генетически настолько близка к “ранней” форме воронежского кабана *S. s. scrofa* (1978–1980 гг.), что они могут быть отнесены к одной генеральной совокупности (табл. 4). Дополняет этот результат карта, построенная в пространстве двух главных компонент (рис. 2, а). Сванетские свиньи (№ 8) на ней смещены не в сторону “чистых” пород или *S. s. attila* (№ 1–2), а в сторону среднеазиатского кабана *S. s. nigripes* (№ 5). Таким образом, можно предположить, что сванетские свиньи произошли от скрещивания домашних форм азиатского “корня” с европейскими и (или), может быть, с европейским диким кабаном. В этом случае аллотипическое сходство сванетской свиньи и “ранней” формы кабанов Воронежского заповедника обусловлено не дивергентным, а конвергентным процессом – гибридным происхождением аборигенных домашних свиней Кавказа и этой формы дикого кабана.

Иллюстрацией таких процессов, сопровождающихся имитацией филогенетической близости групп, на самом деле родственных весьма отдаленно, являются “гибридные” породы и миниатюрные свиньи. На карте они занимают положение промежуточное между исходными формами: “чистыми” породами домашних свиней и среднеазиатским кабаном *S. s. nigripes* (рис. 2, а, в). В то же время они находятся между двумя одновременными выборками восточноевропейского кабана *S. s. scrofa*, причем расстояние до этих выборок и с той, и с другой стороны ближе, чем до исходных для этих групп форм. Области фенотипической изменчивости “гибридных” пород и мини-свиней практически совпадают (рис. 2, в), лишь частично пересекаясь с областью “чистых” пород, но полностью включают в себя области изменчивости сванетских свиней и выборок *S. s. scrofa*, несмотря на то, что последние не участвовали в их формировании.

На карте (рис. 2, в) центры распределений всех гибридных групп (две “гибридные” породы, мини-свиньи, сванетские свиньи, две выборки из воро-

нежской популяции *S. s. scrofa*) занимают область, расположенную между “чистыми” породами и среднеазиатским подвидом. Распределения классов аллотипических сочетаний всех совокупностей свиней гибридного происхождения оказались подобны друг другу (табл. 4), что демонстрируют высокие индексы их генетического сходства (табл. 5). При этом к домашним формам как известного, зафиксированного документально происхождения (“гибридные” породы и мини-свиньи), так и предполагаемого (аборигенная сванетская свинья), ближе всего на карте расположены “гибридные” дикие восточноевропейские кабаны *S. s. scrofa*. Собственно говоря, один и тот же процесс, приведший к образованию этих групп (гибридизация кавказской и азиатской формы), способствовал образованию сходных генофондов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящее исследование выявило особенности фенотипического разнообразия *Sus scrofa*, формируемого аллотипами сыворотки крови. Оказалось, что дикая и домашняя формы существенно различаются по потенциальному фенотипическому разнообразию (числу возможных для популяции аллотипических сочетаний) и уровню реализации этого разнообразия (отношению числа выявленных аллотипических сочетаний к числу сочетаний, возможных для популяции). У домашних свиней потенциальное фенотипическое разнообразие значительно выше, чем у диких кабанов, однако его реализация существенно ниже и составляет около 5% против 20% у диких кабанов.

Разделение множества реализованных сочетаний аллотипов на классы, границы которых определили по ранжированной эталонной группе, составленной из особей “чистых” пород, и последующий анализ выборок, подразделенных по этим классам, показали, что, видимо, существуют два комплекса аллотипических сочетаний: азиатский (восточный) и кавказский (западный). Для азиатского комплекса характерна высокая доля сочетаний, несущих аллотипы Amg5, A2g1, LpbB30 и Lpr1 при пониженной по сравнению с кавказским комплексом доле сочетаний, содержащих аллотип Lpb12. Для кавказского комплекса, наоборот, характерна высокая доля сочетаний, включающих аллотип Lpb12, при низкой доле сочетаний, содержащих аллотипы Amg5, A2g1, LpbB30 и Lpr1. Поэтому, наиболее типичным для западного комплекса является сочетание позитивное по аллотипу Lpb12 и негативное по аллотипам Amg5, A2g1, LpbB30 и Lpr1. Частота этого сочетания в эталонной группе составляет около 25%.

Азиатский комплекс в нашем исследовании выявлен у кабанов восточной географической расы, которую представляют сибирский (*S. s. sibirica*)

cus) и уссурийский (*S. s. ussuricus*) подвиды, а также, что достаточно неожиданно, у среднеазиатского кабана (*S. s. nigripes*), относимого зоологами к западной географической расе [10, 19].

Кавказский комплекс присущ кабану *S. s. attila* и домашним свиньям “чистых” пород. Близость двух последних форм подтверждает и карта, построенная в пространстве двух главных компонент. Такой результат весьма существенно смещает акценты в распространенной гипотезе [21, 22] о происхождении домашней свиньи, отводя роль основного предка современных европейских пород кавказскому кабану или какому-либо близкому к нему аллотипическому подвиду.

Настоящее исследование подтвердило высказанное нами ранее предположение [20] (основанное на анализе других генетических систем, проведенном другими методами), о том, что восточноевропейская популяция кабана возникла в результате гибридизации *S. s. attila* с формой, родственной кабанам, населяющим в настоящее время северо-восток Евразии. Кроме того, сравнение сванетской аборигенной популяции домашних свиней с исследованными нами дикими кабаном показало ее относительно низкое сходство с местным подвидом кабана *S. s. attila*, в то время как ее сходство с “ранней” формой кабана *S. s. scrofa* (1978–1980 гг.) Воронежского заповедника оказалось максимальным. Возможно, это свидетельствует о ее гибридном происхождении, но, с другой стороны, нельзя исключить и вариант, при котором сванетская аборигенная свинья произошла в другом регионе от близкой к восточноевропейскому кабану дикой формы, откуда позднее попала на Кавказ.

Весьма интересным результатом настоящей работы является то, что популяции свиней гибридного происхождения обладают выраженным аллотипическим сходством несмотря на то, что могут находиться в весьма отдаленных филогенетических отношениях. Таким образом, исследование показало, что следует учитывать возможную “гибридность” изучаемых внутривидовых совокупностей (популяций, пород), так как ее следствием может быть значительное искажение филогенетических схем.

Работа частично финансово поддержана РФФИ (проект № 04.04.48074 “Изменение генетической структуры сложных признаков млекопитающих в ходе отбора”).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Князев С.П., Тихонов В.Н. Приготовление антисывороток-реагентов и иммуногенетическое изучение аллотипов крови домашних и диких свиней // Известия СО АН СССР. Серия биол. наук. 1982. № 10. Вып. 2. С. 150–155.
2. Князев С.П., Тихонов В.Н., Сузуки С. и др. Генетические особенности диких и домашних свиней Евразии по сывороточным полиморфным системам. I. Иммуногенетический полиморфизм по аллотипам диких и домашних свиней Евразии // Зоол. журн. 1985. Т. 66. № 10. С. 1563–1569.
3. Randi E. Conservation genetics of genus *Sus* // J. Mountain Ecol. 1995. V. 3. P. 6–12.
4. Ruvinsky A., Rotschild M. Systematics and evolution of the pig // The Genetics of the Pig. Wallingford: CAB International. 1998. P. 1–16.
5. Ермолаев В.И., Савина М.А., Горелов И.Г. др. Характеристика некоторых пород свиней и популяций дикого кабана Грузии и Западной Сибири по иммуногенетическим системам белков крови // Генетика. 2001. Т. 37. № 5. С. 631–637. (Yermolaev V.I., Savina M.A., Gorelov I.G. et al. Characteristics of immunogenetic systems and blood Serum proteins in some pig breeds and Georgian and Western Siberian wild boar populations // Rus. J. Genetics. 2001. V. 37. № 5. P. 513–518).
6. Ernst M., Kuciel J., Urban T. Analysis of genetic variation of right candidate genes in two wild boar subspecies // Czech J. Anim. Sci. 2003. V. 48. №. 12. P. 533–539.
7. Мухамедгалиев Ф.М., Исенджулов А.И., Есков П.А. Ли В.А. Значение отдаленной гибридизации в селекции сельскохозяйственных животных // Генетические основы селекции животных. М.: Наука, 1969. С. 230–254.
8. Тихонов В.Н. Генетика мини-свиней. Новосибирск: СО АН СССР, 1990. 210 с.
9. Митичаивили П.С., Тихонов В.Н. Аборигенные породы свиней Грузии // Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных: редкие и исчезающие отечественные породы / Под ред. Захарова И.А. М.: Наука, 1992. С. 113–122.
10. Groves C.P. and Grubb P. The Eurasian Suids: *Sus* and *Babyroura* // Pigs, Peccaries and Hippos: Status, Survey and Conservation Action Plan / Ed. Oliver W.L.R. Gland, Switzerland: IUCN, 1993. P. 107–111.
11. Rapacz J. Lipoprotein Immunogenetics and Atherosclerosis // Am. J. Med. Genet. 1978. V. 1. № 4. P. 377–405.
12. Савина М.А., Князев С.П., Ермолаев В.И. и др. А2G – новая система аллотипов альфа-2-глобулинов сыворотки крови свиней // Генетика. 2001. Т. 37. № 4. С. 524–528. (Savina M.A., Knyazev S.P., Yermolaev V.I. et al. A2G is a new system of alpha-2-globulin allotypes in pig blood serum // Rus. J. Genetics. 2001. V. 37. № 4. P. 418–421).
13. Никитин С.В., Савина М.А., Князев С.П. и др. Возрастная изменчивость фенотипической экспрессии и наследование IgG-системы аллотипов иммуноглобулинов свиньи // Генетика. 2002. Т. 38. № 3. С. 368–373. (Nikitin S.V., Savina M.A., Knyazev S.P. et al. Age variation of the phenotypic expression and the inheritance of the IgG system of immunoglobulin allotypes in pig // Rus. J. Genetics. 2002. V. 38. № 3. P. 286–293).
14. Judina O.P., Savina M.A., Knyazev S.P. et al. The variability of large white pig breed populations for serum proteins allotypes // 7th World Congress on Genetics

- Applied to Livestock Production, August 19–23. Montpellier, France, 2002. P. 26–31.
15. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 272 с.
  16. Вейр Б. Анализ генетических данных. М.: Мир, 1995. 400 с.
  17. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
  18. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 4. 320 с.
  19. Данилкин А.А. Свиные (Suidae) // “Млекопитающие России и сопредельных регионов”. М.: Геос, 2002. 309 с.
  20. Князев С.П., Никитин С.В. Филогенез и таксономические взаимоотношения внутривидовых форм свиней *Sus scrofa* L. (Suidae, Mammalia) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. Вып. 1. С. 105–118.
  21. Овсянников А.И. Происхождение и эволюция домашних свиней // Свиноводство / Под ред. Доброхотова Г.Н. М.: Сельхозгиз, 1974. С. 72–83.
  22. Кузьмин С.Л. Разведение и породы свиней с основами генетики. М.-Л.: Гос. изд-во с.-х. и колхозной литературы, 1934. 227 с.
  23. Porter V. *Pigs. A Handbook to the Breeds of the World*. Ithaca – N.Y.: Comstock Publishing Associates A Division of Cornell University Press, 1993. 253 p.