

Актуальные проблемы, обзоры, итоги науки

УДК 636.4:636.082:575

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГЕНОМА *Sus scrofa domestica* В ПРОЦЕССЕ  
МИКРОЭВОЛЮЦИИ ПРИ СОЗДАНИИ НОВЫХ ПОРОД**

**В.Н. ТИХОНОВ, В.Е. БОБОВИЧ**

Рассматривается порообразование домашних свиней как микроэволюционный процесс, важнейшие условия которого (гибридизация, отбор и доместикация) обеспечивают обогащение и прогрессивное развитие генома. Представлены данные по гибридации геномов азиатского и европейского происхождения при создании современных пород свиней. Проведен сравнительный анализ генетической структуры более 60 диких, аборигенных и локальных популяций свиней, включая заводские породы. Исследовали микроэволюцию 36 субхромосомных элементов пяти идентифицированных хромосом. Определяли генезис маркерных субаллелей европейского и азиатского происхождения у наиболее продуктивных европейских и азиатских пород свиней.

Главным источником протеина животного происхождения в питании населения Земли, по данным ФАО, является мясо свиней. Производство свинины в разных странах составляет 38 % от всех производимых в мире мясопродуктов (например, в Америке менее 10 %, в Китае более 85 %). Однако происхождение и микроэволюция пород современных домашних свиней, судя по некоторым недавним публикациям даже в таких авторитетных журналах, как «Генетика» и «Зоологический журнал», остается недостаточно ясным (1, 2).

Современные исследования по микроэволюции *Sus scrofa domestica* убедительно на молекулярно-иммуногенетическом уровне подтверждают и дополняют данные, известные со времен Дарвина (3), что главным источником генофонда при формировании генома *S. s. domestica* послужили геномы известных азиатских и европейских подвидов (4-6). Изучение микроэволюции посредством иммуногенетических методов позволило понять конкретные направления аддитивного обогащения генома свиней и улучшения гетерозиготной адаптивности к условиям существования (7).

Основным генетическим механизмом порообразовательной микроэволюции общепризнаны гибридизация и отбор в условиях интенсивной доместикации при оптимальных условиях кормления, содержания и разведения известных гибридных форм европейских и азиатских потомков диких кабанов. Основу микроэволюции как морфогенетического преобразования организма свиней и других видов животных, составляют мутации и отбор. Однако в отличие от традиционного широкого понимания биологической макроэволюции эти процессы ограничены целенаправленным интенсивным отбором в условиях доместикации. У всех видов сельскохозяйственных животных именно микроэволюция является основой порообразовательного процесса, которому всегда предшествует очень сложный по последствиям процесс доместикации. На этом этапе формируются доместицированные аборигенные популяции, гибридизация представителей которых (в условиях значительной интенсификации естественного отбора искусственным) многократно ускоряет микроэволюцию.

Отмеченные факторы создают оптимальные условия для самого широкого генетического полиморфизма и гетерозиготности генома представителей аборигенных популяций, что обуславливает повышение адаптивности, плодовитости и изменение морфофизиологических признаков, связанных с продуктивностью. В результате физиологического стресса, а

также существенного качественного улучшения условий кормления и содержания происходит более интенсивная перестройка генома. Естественно, отпадает необходимость поисков каких бы то ни было дополнительных источников структуры геномов *S. s. domestica*.

Мы считаем возможным выделить этот этап микроэволюции как породообразовательный процесс, в котором большое значение имеет дополнение примитивных форм отбора специальными способами зоотехнического подбора, совершенными приемами селекции и биотехнологическими методами. При этом особое значение приобретает геномный мониторинг по группам крови и другим генетическим маркерам. Таким образом, мутации, доместикация и гибридизация создают наиболее благоприятную первичную основу породообразования, а генофонды аборигенных популяций и внутривидовая гибридизация — необходимые условия для микроэволюции. Это позволяет выводить высокопродуктивные породные популяции с обогащенной и устойчивой наследственностью и адаптивностью в результате аддитивных и гетерозиготных «компаундных» особенностей.

В геноме *S. s. domestica* нами идентифицированы молекулярные субхромосомные комплексные структуры, кодирующие мультигенные семейства, образовавшиеся в процессе микроэволюции на основе мутаций и внутривидовой гибридизации, в которой участвовало от 8 до 10 подвидовых форм *S. s. scrofa* из Центральной и Юго-Восточной Азии, и этот процесс особенно усилился в постдоместикационный период.

При выведении всех современных высокопродуктивных пород свиней, имеющих глобальное распространение, наблюдается каскадное многократное повторение и перманентное использование европейских и азиатских предковых форм, что убедительно подтверждается историко-зоотехническими данными и молекулярно-иммуногенетическим анализом локусных и сублокусных элементов Sscr — 4, 9, 12, 15 и 17-я хромосомы (8-11).

Процесс выведения всех известных пород мы считаем возможным рассматривать в селекционно-генетических популяционных понятиях и терминах микроэволюции как равнозначный эквивалент межпородного скрещивания. При этом очень важно учитывать, что и внутривидовая гибридизация нынешних современных далеких потомков подвидов диких кабанов Евразии, и селекция всех аборигенных доместицированных популяций происходят при активном использовании искусственного отбора, проводимого человеком. Об этом свидетельствуют данные молекулярно-иммуногенетического анализа диаллельных локусов *D*, *G* и *F* Sscr — соответственно 12, 15 и 17-я хромосомы (7), что подтвердилось в результате изучения микроэволюции полиаллельных локусов *E* и *L* с мультигенными семействами гаплотипов независимых 36 сублокусных элементов Sscr — соответственно 4 и 9-я хромосомы (9, 10).

Основным событием в микроэволюционном процессе породообразования всех изученных популяций домашних свиней *S. s. domestica* оказалось включение в «компаундные» геномы новых пород структурных элементов локусов родительских форм европейского и азиатского происхождения, обуславливающих высокие адаптивность и продуктивность. Кроме значительного принципиально важного аддитивного обогащения основной генетической структуры генома это обеспечивало перманентное поддержание оптимально высокой степени гетерозиготности не только по локусным, но и по сублокусным внутривидовым элементам в «компаундных» геномах популяций вновь создаваемых пород.

Классик отечественной зоотехнии П.Н. Кулешов рассматривал генезис крупной белой породы свиней следующим образом: «При выведении крупной белой породы свиней участие производящих пород можно представить, согласно мнению американского профессора Дитриха, в следующем виде: крупная белая, английская свинья, мелкая белая, йоркширско-лейстерская, китайская, старая английская, лейстерская, или беквеллевская, крупная йоркширская, потомок индийской свиньи, потомок английского кабана, китайская, старая английская» (12). Очевидно, что доля генома китайского происхождения могла составлять примерно только половину генома свиней крупной белой породы, и представители мелкой белой породы перестали быть фаворитами на свиноводческих выставках в Англии.

Можно предполагать, что при выведении породы мелкая белая было применено половинчатое скрещивание или даже более 50 % крови свиней китайского происхождения; при выведении породы средняя белая участие долей крови было почти равным, а у особей породы крупная белая кровь свиней китайского происхождения была, вероятно, только прилита, то есть ее было существенно меньше половины. «Половинчатым» скрещиванием (по выражению Кулешова) были выведены свиньи беркширской породы (от неаполитанской и английской простой или красной валийской), а в Америке — польско-китайской породы (от беркширов и длинноухой польской) (12).

Кулешов не без основания предполагает, что у особей крупной белой породы прилитие крови азиатских свиней (в том числе элементов генома азиатского происхождения) было значительно меньше, чем при выведении пород средняя белая и тем более мелкая белая. А вот беркширская порода, по его мнению, была получена скрещиванием свиней неаполитанского происхождения и старой английской породы, в том числе красной валийской, у которой со времен до нашей эры доля генома азиатского происхождения была значительной.

По данным английских и немецких ученых, многие европейские породы, которые мы считали самостоятельными, не находя в них следов «азиатской» крови, в действительности имеют краниологические признаки, совершенно сходные с азиатскими породами. Школы Рютимейера и Адамца (цит. по 13) убеждают, что индокитайских свиней впервые завезли в Англию на много сотен лет раньше, чем считается (14). В Италии эти свиньи появились гораздо раньше, чем в Англии, так как многие города Италии вели всемирную торговлю и от пород индокитайских свиней произошла черная неаполитанская порода, послужившая родоначальником беркширов, а затем разновидностям белой породы. Такая последовательность в настоящее время считается твердо установленной. Свиньи беркширской породы быстро захватили рынки Англии. Белой породы в то время еще не было, но была какая-то пестрая свинья. Известный заводчик Паркинен описывает 17 пород, из которых семь были явно метисами китайских свиней, а 10 — происходили от примитивных английских пород. Широкое распространение белой доминантной масти объясняет Давидсон, связывая это с очень успешным завозом из Южного Китая большой группы свиней белой окраски, характеризующихся исключительно высокой продуктивностью (15). После 1851 года свиньи заводчика И. Тулея стали наиболее «модными» в Англии и получили название «йоркширская порода», а в 1885 году после 34 лет селекционного совершенствования — «крупная белая» (16). Первые свиньи крупной белой породы были завезены в Россию в начале 80-х годов XIX столетия. Известно, что лейстерская и

крупная белая породы — это фактически одинаковые полукровные гибриды по китайской породе свиней (цит. по 13).

Успехам ранней domestikации свиней способствовала легкая приручаемость животных, особенно в молодом возрасте. Домestikация сви́нь наиболее адекватно отвечала запросам человека: некрупные и сравнительно неагрессивные животные, в туше которых содержалось большое количество мяса и жира. Еще одна важная биологическая особенность действовала этому — всеядность, что снимало заботу запастись кормом, так как сви́нь хватало остатков пищи человека. По Дарвину, приручение свиней в Китае и Таиланде началось за 4900 лет до нашей эры. На территории Европы домашних свиней стали разводить значительно позднее и, естественно, скрещивание особей европейского и азиатского происхождения было весьма ограничено.

Однако сохранились доказательства того, что скрещивание представителей древних местных пород Европы и Азии еще за 9-10 веков до нашей эры способствовало созданию разнообразных форм так называемого греко-итальянского типа, которые вошли в историю как среднеземноморские метисные сви́нь гибридного происхождения — романские и курчавые. Необходимо понимать, что их участие в формировании современных пород домашних свиней несравнимо меньше и не идет ни в какое сравнение с завозом в Англию в XVII-XVIII веках животных из Азии, которые явились реальными предковыми формами для современных пород заводских свиней. Именно в эту группу наиболее авторитетные исследователи относят видовую форму *S. cristatus* и *S. vittatus* (17, 18). Так, Филипченко объединил подвиды *raddeanus*, *continentalis*, *monpinensis* и другие островные формы в гетерогенный вид *S. orientalis*. Вслед за Филипченко Волкопялов к наиболее вероятным предкам домашних свиней отнес аборигенных свиней островов Индонезии (14).

Многие авторы в качестве предков домашних свиней рассматривают также *S. vittatus*. Волкопялов объединяет в подвид *S. vittatus* большое число разных кабанов Юго-Восточной Азии, хотя признает, что в действительности ареал *S. vittatus* ограничен только Зондскими островами и южной частью Малайского полуострова. Все сказанное позволяет сделать вывод о том, что азиатские домашние сви́нь, активно участвовавшие в микроэволюции *S. s. domestica* произошли в основном от трех подвидов: *S. orientalis*, *S. cristatus* и *S. vittatus*. Главное, что разнообразие нескольких исходных геномов и различное влияние климатических факторов и условий содержания позволило изменить и модифицировать признаки очень разнотипных предковых азиатских форм: телосложение, окраска и особенно продуктивность. Именно в связи с этим нам прежде всего важно понимание возможностей и направлений микроэволюции домашних свиней ныне существующих пород и пород будущей эпохи, вобравших в себя геномы рассмотренных подвидов.

Как могут изменяться генотипы и фенотипы свиней различных пород, начиная от остеологических, в том числе краниологических признаков, до откормочных качеств в зависимости от затрат кормовых единиц, содержания протеина, соотношения белка и жира в туше? Большое разнообразие направлений микроэволюции современных пород свиней отражено в таблице. При иммуногенетическом мониторинге внутриантигенной структуры локуса системы групп крови EAE у среднеазиатского кабана выявлена гетерозиготность E<sup>2</sup>/E<sup>9</sup>, равная почти 50 %. Такая же высокая степень гетерозиготности обнаружена при достаточно детальном исследовании других систем групп крови различных подвидов кабанов. Именно гетерозиготность популяций обуславливает адаптивность при микроэволюционном процессе (9-11).

## Морфофизиологические признаки современных домашних свиней и предковых форм в процессе пороодообразования

Современные породы домашних свиней: крупная белая, дюрочская, гемпширская, ландрасская, беркширская	Азиатские предковые дикие и аборигенные популяции: <i>S. s. orientalis</i> , <i>S. s. leucomistax</i> , <i>S. cristatus</i> , <i>S. s. riukianus</i> , <i>S. vittatus</i>	Евро-азиатские предковые формы: <i>S. s. europaesus</i> , <i>S. s. attila</i> , <i>S. s. nigripes</i>
Череп относительно легкий, короткий и широкий, соотношения частей устанавливаются в 10-12-месячном возрасте Слезная кость умеренно вытянутой формы	Тенденция к укорочению и расширению лицевой части черепа у особой аборигенных популяций  Слезная кость короткая, от квадратной формы до вытянутого иногда вертикального параллелепипеда	Череп имеет вытянутые и узкие лицевые части, развитие зубов заканчивается в возрасте старше 3 лет Слезная кость у особой предковых европейских популяций вытянутая в краниодорзальном направлении Ноги длинные
Ноги недлинные, высота в холке небольшая	Ноги длиннее, чем у особой культурных пород, но короче, чем у свиней европейских подвидов	Ноги длинные
Кожа тонкая мягкая Тенденция к удлинению корпуса; наблюдается переход от сального типа к беконному	Кожа толстая грубая Животные преимущественно сального типа, часто вислобрюхие, невысокие	Кожа рыхлая грубая Постепенное улучшение мясных качеств, осевой скелет развит интенсивнее, чем периферический
Высокомногоплодие — 10-11 поросят при рождении	Многоплодие — 6 поросят при рождении; у особой аборигенных популяций до 10-19 поросят в помете; сосков 10-12 и более	Многоплодие — 2-5 поросят при опоросе (к отъему меньше); не более одного опороса в год
Половая зрелость увеличивается; оплодотворение эффективно в возрасте 9-10 мес	Половая зрелость у особой аборигенных популяций наступает в возрасте 6 мес и ранее; интенсивность роста выше, чем у свиней европейских подвидов; встречаются популяции с рецессивным геном карликовости	Половая зрелость в популяциях диких животных наступает в возрасте 1,5-2 лет; интенсивность роста ниже, чем у особой культурных, азиатских пород и гибридов
Живой массы в 100 кг достигают в возрасте 6-7 мес; затраты корма на 1 кг прироста живой массы 3-4 корм. ед.	Затраты корма на 1 кг прироста живой массы 5-10 корм. ед.; повышена генетически обусловленная способность к внутримышечному отложению жира	Затраты корма на 1 кг прироста живой массы 5-7 корм. ед.; снижена способность к внутримышечному отложению жира
Окраска белая, черная, красная, пятнистая, часто пояс, живот, голова, ноги и хвост имеют белую окраску Высокая частота евро-азиатских «компаундных» генотипов, сублокусных элементов азиатского происхождения ( $E^{ae}$ ) и гетерозигот $Ga/b$ , $La/b$ Высокая степень гетерозиготности по большому числу внутриподвидовых сублокусных элементов азиатского и европейского происхождения систем групп крови EAE и EAL (дополнительно к диаллельным — EAF, EAG и EAD)	Преимущественная окраска черная (пигментация поверхности всего туловища или большей его части)  В генофонде приоритетное распространение имеют сублокусные элементы азиатского происхождения — $F^a$ , $G^b$ и $D^a$ -позитивные Все большее значение приобретает совместное компаундное действие внутриподвидовой гетерозиготности по 16 аллелям евро-азиатского и 6 азиатского происхождения, дополняющие первые уровни гетерозиготности, контролируемые компаундность в пределах сравнительно простых диаллельных систем групп крови — EAG и EAF	Наиболее распространена пигментация поверхности всего тела — окраска бурая и агуты  В генофонде приоритетное распространение имеют сублокусные элементы европейского происхождения — $E^{bdf}$ , $E^{bdg}$ , $EAG$ , дополняющие гетерозиготность первого уровня простых диаллельных локусов $F$ , $G$ и $EAL$ азиатского происхождения

Современные биотехнологии и условия генетического размножения животных требуют применения новых эколого-хозяйственных условий для оптимальной реализации селекционно-генетического потенциала при разведении чистопородных животных и их промышленном скрещивании. При формировании физиологических и адаптивных качеств, а также резистентности к патологиям, обеспечивающим возрастающие потери в животноводстве, большую роль должно сыграть использование гетерогенности генома, заложенного гибридизацией родительских форм и всем предшествующим генезисом предковых форм, включая европейские и азиатские дикие подвиды. Молекулярно-иммуногенетический мониторинг ге-

незиса лучших пород свиней, имеющих глобальное распространение (крупная белая, ландрасская, дюрокская и гемпширская), а также новой скороспелой мясной породы свиней (приобская) убедительно отражает значение гетерогенности всех даже очень далеких евро-азиатских предковых геномов и их сочетаемости при выведении новых пород. В равной степени это относится и к созданию внутривидовых популяций, наиболее эффективных для внутривидовой гибридизации при промышленном скрещивании. Однако для этого необходима корректная идентификация генезиса пород, не допуская, например, включения аборигенной высокогорной евро-азиатской грузинской свиньи в группу коренного европейского происхождения, как делают некоторые авторы (1, 2).

Судя по результатам естественного и искусственного отбора, микроэволюционные процессы при гибридизации подвидов *S. s. scrofa* в природных условиях и при селекции имеют сходство. Проведенные популяционные и гибридологические исследования популяций свиней на разных уровнях их разведения, убедительно показывают весьма близкое закономерное повышение частоты гетерозиготных евро-азиатских структур генома, включающих наиболее изученные информативные локусы *EAL*, *EAE* и *EAG Sscr* — соответственно 4, 9 и 15-я хромосомы. В процессе микроэволюции от диких к домашним аборигенным формам и далее к культурным породным популяциям частота компаундных элементов увеличивается. Закономерное повышение степени гетерозиготности геномных структур евро-азиатского происхождения (аллели азиатского и европейского происхождения и субаллели иммуногенетических систем групп крови) наблюдается как у животных аборигенных породных популяций, так и у представителей культурных пород, широко завозимых в последнее время в Россию.

При формировании аборигенных популяций домашних свиней на основе гибридизации альтернативных мономорфных азиатских и европейских предковых форм с гомозиготными генотипами, степень гетерозиготности возрастает до 10–20 %, при создании культурных заводских пород — до 40–50 %. При этом значительную часть остального генома занимают структуры азиатского происхождения. Особенности увеличения степени гетерозиготности по разным участкам генома животных в диких, аборигенных и доместифицированных, а также экспериментальных гибридных популяциях свидетельствуют о том, что важным условием возникновения и поддержания гетерозиготности по аллелям европейского и азиатского происхождения является повышение плодовитости, жизнеспособности и адаптивности гибридов.

Гетерозиготность геномов по локусам *G*, *L* и *E* оказалась адекватной функциональной адаптивности отдельных животных и средней частоте гетерозиготности особей изученных популяций. Максимальным уровнем гетерозиготности характеризуются наиболее распространенные в мире выдающиеся по продуктивности породы, возникшие на основе «компаундных» геномов евро-азиатского происхождения: крупная белая, беркширская, ландрасская и дюрокская. Частота гетерозиготного генотипа *Ga/b* евро-азиатского генома локуса *G* превышает в несколько раз частоту гомозиготного генотипа *Ga/a* у крупной белой, беркширской и ландрасской пород.

Экспериментально установлено высокое (значительно превышающее теоретически ожидаемое) участие аллельных и субаллельных структурных элементов азиатского происхождения, что связано с повышением степени гетерозиготности по аллелям евро-азиатского происхождения в геноме пред-

ставителей изученных высокопродуктивных пород. Это относится и к европейским, и к американским, и к наиболее продуктивным породам России.

У кабанов центральных регионов Евразии степень гетерозиготности по локусу *EAL* (Sscr 4) в отличие от локуса *EAG* (Sscr 15) оказалась особенно высокой — от 44,2 до 49,4 % у генотипа La/b. У большинства заводских пород частота гетерозиготных генотипов La/b и Ga/b, как правило, превышает 40 %. Следует особо отметить, что такую же высокую долю гетерозиготных животных по *EAL*-локусу наблюдали при разведении миниатюрных сибирских свиней (минисибс) «в себе»: у 558 особей F<sub>3</sub>-F<sub>5</sub> — 46,9 %, а у 889 особей F<sub>6</sub>-F<sub>9</sub> — около 50 %.

Установлена повышенная адаптивность и приоритетное превосходство по репродуктивным качествам у животных с «компаундным» евроазиатским геномом (гетерозиготный генотип по отдельным элементам разных локусов). До сих пор у европейских диких предковых форм домашних свиней найдена только одна внутривидовая форма гетерозиготности по субаллельным структурам локуса *EAL* Sscr 4 (*bcgi/bdfi*), тогда как у наиболее адаптивных и высокопродуктивных домашних свиней обнаружена большая группа внутривидовых форм гетерозиготности, включающих шесть La-позитивных гаплотипных элементов генома азиатского происхождения (10). Подобная многоуровневая гетерозиготность из большого числа внутривидовых азиатских и европейских элементов генома обнаружена также по субаллельным структурам локуса групп крови системы EAE (одноименный локус Sscr 9).

Таким образом, данные популяционных исследований однозначно подтверждают, во-первых, несомненное участие молекулярной структуры антигенов, которые контролируются мультигенным семейством аллелей, генетически сцепленных с аллелями, несомненно, имеющими азиатское происхождение, в формировании фактически всех изученных современных пород. В их числе можно видеть породы, начиная от локальных древних европейских (таких, как мангалицкая и кахетинская) до классических современных, получивших в настоящее время глобальное распространение на всех континентах: крупная белая, беркширская, гемпширская, дюрюкская, ландрасская и др. Во-вторых, сопоставление приведенных данных впервые однозначно свидетельствует о возникновении в процессе микроэволюции полиморфизма молекулярной субаллельной структуры локуса *EAL* у большинства изученных пород (см. табл.). У диких прародительских форм и предковых локальных пород степень гетерозиготности генома значительно ниже, чем у представителей в пределах популяций современных культурных пород. Это обусловлено историко-зоотехническими условиями выведения последних, повышенной адаптивной и селективной ценностью гетерозиготных генотипов, формирующихся при создании и скрещивании геномов европейского и азиатского происхождения.

При изучении микроэволюции геномов сибирских пород и сравнительном анализе их генотипической структуры с таковой глобальных, локальных и аборигенных популяций свиней, разводимых в разных странах, нами однозначно обнаружена высокая частота в геноме последних аллелей азиатского происхождения (9). Одновременно при этом выявлено также увеличение доли гетерозиготных генотипов по аллелям европейского и азиатского происхождения в процессе пороодообразования и по мере повышения интенсивности селекции. Так, закономерное возрастание степени гетерозиготности особенно заметно при сравнении кемеровской и других современных пород с заводскими породами, которые являются их предковыми формами.

Еще более отчетливо гетерозиготность проявляется по системе групп крови E (локус *EAE* Sscr 9). Наибольшей жизнеспособностью и адаптивностью обладают животные с аллелями *edf* и *aeg* (см. табл.). Сохранение этих аллелей можно объяснить наибольшей жизнеспособностью и адаптивностью гетерозиготных *E<sup>aeg</sup>*- и *E<sup>edf</sup>*-позитивных особей. Частота животных с этими генотипами колеблется от 9 до 15 %, а в целом доля особей в популяции с подобными структурами гаплотипов составляет 40-50 %.

В связи с этим следует отметить, что согласно результатам исследований, все основные гаплотипы аллелей локуса *EAE* по молекулярной структуре состоят из гибридных композиций элементов как европейского, так и азиатского происхождения. В позитивном аллеле *E<sup>bdg</sup>* присутствуют сублокусы европейского происхождения *b* и *d* наряду с сублокусом азиатского происхождения *g*. В аллеле *E<sup>edg</sup>* только сублокус *d* имеет европейское, а сублокусы *e* и *g* — азиатское происхождение. Два сублокуса (*d*, *f*) в аллеле *E<sup>edf</sup>* и три основных сублокуса (*a*, *e*, *g*) в аллеле *E<sup>aeg</sup>* имеют соответственно европейское и азиатское происхождение.

При таком рассмотрении генотипической структуры (например скороспелой мясной породы) доля гетерозиготных животных *Ea/d*, *Ee/b* и *Ef/g* составляет соответственно 24-39, 45-46 и 37-42 %. Вместе с тем необходимо отметить, что все исследованные животные оказались гетерозиготными по трем парам оппозитных сублокусных элементов европейского и азиатского происхождения. В то же время животные, будучи гомозиготными, например по сублокусным структурам гаплотипа *E<sup>bdgkps</sup>*, имея генотип *E<sup>bdgkmps</sup>/E<sup>bdgklps</sup>* (сокращенно *E<sup>1</sup>/E<sup>13</sup>*), фактически являются гетерозиготами по сублокусным структурам *E<sup>m</sup>* и *E<sup>l</sup>* (7, 10). Гомозиготные же животные, имеющие гаплотип *E<sup>bdkmps</sup>* (*E<sup>bdgkmps</sup>/E<sup>bdfkmps</sup>*, сокращенно *E<sup>1</sup>/E<sup>5</sup>*) являются фактически гетерозиготами по сублокусам *E<sup>f</sup>* и *E<sup>g</sup>*. По внутрилокусной геномной структуре различаются и *E<sup>ed</sup>*-позитивные аллели (*E<sup>2</sup>*, *E<sup>7</sup>*, *E<sup>9</sup>* и *E<sup>14</sup>*), которые включают группу гаплотипов *E<sup>edg</sup>*, а *E<sup>4</sup>* — *E<sup>edf</sup>* (кельтского происхождения). Следовательно, естественный и искусственный отбор одинаково направленно поддерживает гетерозиготность за счет разных внутрилокусных структурных элементов на всех участках локуса *EAE*, где могут функционировать аллели последнего.

Главными факторами формирования всех морфофизиологических признаков в микроэволюции являются гибридизация и отбор в популяциях особей, которые наиболее адаптированы к экологическим условиям существования, создаваемым природой и хозяйственной деятельностью человека. Показателем степени адаптации, обеспечивающей успешное разведение любой внутривидовой породной популяции являются прежде всего репродуктивная способность (включая многоплодие), пре- и постнатальная жизнеспособность (обеспечивающие наименьшую смертность), ускорение соматического роста и полового созревания (оптимальная скороспелость). Эти признаки, возникающие в процессе гибридизации, служат главными при сравнительной оценке селективной ценности гетерозиготности и альтернативных гомозиготных генотипов у свиней по аллелям европейского и азиатского происхождения. В качестве основных механизмов микроэволюции, движимой при пороодообразовании интересами отбора по репродуктивным и мясным признакам, возможны две вектор-формирующие силы: действие ассоциаций (включая генетические сцепления) локусов, контролирующих хозяйственно ценные признаки;



взаимодействие в геноме аллелей европейского и азиатского происхождения, обуславливающее гетерозисный эффект по признакам продуктивности. Поэтому при подборе родительских пар с целью повышения продуктивности потомства при создании новых породных групп и получения гетерозисного эффекта следует уделять основное внимание ожидаемому гетерозисному сочетанию в потомстве элементов генома европейского и азиатского происхождения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Никитин С.В., Князев С.П., Орлова Г.В. и др. Модель влияния гомо- или гетерозиготности животных на интенсивность их роста. Генетика, 2005, 41, 2: 237-245.
2. Князев С.П., Никитин С.В. Филогенез и таксономические взаимоотношения внутривидовых форм свиней *Sus scrofa* (Suidae). Зоол. журн., 2004, 83, 1: 105-118.
3. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. М.- Л.; 1951, 4.
4. Тихонов В.Н. Микроэволюционный мониторинг пороодообразовательного процесса у сельскохозяйственных животных. С.-х. биол., 2002, 6: 8-22.
5. Tikhonov V.N., Sruoga A., Bobovich V. Research into the microevolution and ecogeographical genesis of the Lithuanian population of white pigs. Acta Zoologica Lituania, 2002, 12, 3: 309-317.
6. Tikhonov V., Sruoga A., Bobovich V. The development of molecular-genetic Euro-Asian heterozygosity genome in microevolution of *Sus scrofa scrofa* as a start success of the formation of domestic breeds. Acta Zoologica Lituania, 2004, 2: 3-18.
7. Петухов В.Л., Тихонов В.Н., Желтиков А.И. Генофонд скороспелой мясной породы свиней. Новосибирск, 2005.
8. Тихонов В.Н., Бобович В.Е. Мониторинг микроэволюции и пороодообразования свиней на основе молекулярно-иммуногенетического анализа. С.-х. биол., 2004, 2: 10-27.
9. Тихонов В.Н. Молекулярно-генетические проблемы микроэволюции породных популяций свиней в связи с динамикой гетерозиготности. С.-х. биол., 2005, 4: 13-28.
10. Тихонов В.Н. Формирование генофонда при микроэволюции *Sus scrofa* и роль гетерозиготности в процессе пороодообразования. Генетика, 2005, 41, 4: 566-576.
11. Тихонов В.Н. Иммуногенетический и биохимический полиморфизм домашних и диких свиней. Новосибирск, 1991.
12. Кулешов П.Н. Теоретические работы по племенному животноводству. М., 1947.
13. Овсянников А.И. Происхождение и эволюция домашних свиней. В сб.: Свиноводство. М., 1974: 72-83.
14. Волкопялов Б.П. Свиноводство. М.-Л., 1963.
15. Davidson H.R. Production and marketing of pigs. London, 1954.
16. Редькин А.П. Свиноводство. М., 1956.
17. Адлерберг Г.И. К вопросу о происхождении домашних свиней. В сб.: Проблемы происхождения домашних животных. М., 1933: 185-210.
18. Филипенко Ю.А. Краниологические исследования диких видов свиней. В сб.: Проблемы происхождения домашних животных. М., 1933: 157-184.
19. Epstein H., Richard M. Evolution of domesticated animals. London-N.Y., 1984: 145-162.

Институт цитологии и генетики СО РАН,  
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10

Поступила в редакцию  
25 января 2007 года

#### ORIGIN OF *Sus scrofa domestica* GENOME IN MICROEVOLUTIONAL PROCESS DURING CREATION OF NEW BREEDS

V.N. Tikhonov, V.E. Bobovich

#### S u m m a r y

The rockforming of domestic swine is considered as microevolutional process, exceptional importance conditions of which (hybridization, breeding and domestication) ensure the enrichment and progressive development of genome. The data on genome hybridization of Asiatic and European origin during creation of modern swine breeds was presented. The comparative analysis of genotypic structure was made in more than 60 wild, indigenous and local swine populations including factory breeds. A microevolution of 36 subchromosomal elements of five identified chromosomes was investigated. The authors determined a genesis of marker suballeles of Asian and European origin in the most productive European and Asian swine breeds. It was shown that all studied molecular markers identified in *S. s. domestica* have the origin only from known subspecies European hogs and hogs

from South-Eastern Asia. All revealed new chromosomal elements are compound structures associate with increased pre- and postnatal viability. The heterozygosis of *S. s. domestica* associates with heterogeneity of distant ancestors of domestic swine breeds as result of Euro-Asiatic genesis.