

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ДИКИХ И ДОМАШНИХ СВИНЕЙ ПО ЧАСТОТЕ ХРОСОМ, СОДЕРЖАЩИХ ЭНДОГЕННЫЕ РЕТРОВИРУСЫ

Н.С. Юдин¹, Р.Б. Айтназаров¹, С.П. Князев², В.А. Бекенев³, В.С. Деева³,
Г.М. Гончаренко³, В.Ф. Кобзев¹, М.А. Савина¹, В.И. Ермолаев¹, С.В. Никитин¹

¹ Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: yudin@bionet.nsc.ru; ermolaev@bionet.nsc.ru;

² Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия;

³ Сибирский научно-исследовательский и проектно-технологический институт животноводства Сибирского отделения Российской академии сельскохозяйственных наук, Краснообск, Новосибирская область, Россия

В работе с помощью карт, построенных в пространстве двух главных компонент, по частотам хромосом-носителей типов и сочетаний типов PERV показаны особенности дифференциации популяций диких и домашних форм свиней вида *Sus scrofa* L. Карты показывают, что микроэволюционные процессы, связанные с частотой носительства PERV, имеют два основных вектора: вектор изменения интенсивности жиротложения и вектор минус-селекции (негативных изменений развития продуктивных признаков). Таким образом, PERV могут быть причиной изменений функций организма, в том числе изменений патологических, к которым условно можно отнести повышенное жиротложение у домашней формы свиньи.

Ключевые слова: вид *Sus scrofa*, эндогенные ретровирусы, генетика свиньи, микроэволюционные процессы, определение генетических дистанций.

Введение

Эндогенные ретровирусы свиней (*porcine endogenous retroviruses*, PERV) стали неотъемлемой частью генома вида *Sus scrofa* L. 1758 (Suidae, Mammalia), очевидно, еще до возникновения рода *Sus*, о чем свидетельствует их присутствие у кистеухих свиней (*Potamochoerus larvatus*, *Potamochoerus porcus*) и бородавочников (*Phacochoerus africanus*) (Niebert, Tönjes, 2005). Известны три класса PERV (А, В и С). Представители разных классов обнаруживают высокую гомологию нуклеотидных последовательностей в генах *Gag* (group-specific-antigens) и *Pol* (polymerase), но различаются по нуклеотидной последовательности в рецептор-связывающем домене гена *Env* (envelope), кодирующего белок оболочки вируса (Le Tissier *et al.*, 1997; Akiyoshi *et al.*, 1998; Takeuchi *et al.*, 1998). Эти различия определяют разный круг хозяев вирусов, принадлежащих к разным классам.

Копии PERV в геномах свиней разных пород отличаются по нуклеотидному составу, экспрессии и способности кодировать инфекционный вирус. Считается, что геном свиньи может содержать от 6 до 10 способных к репликации провирусов, от 30 до 50 полноразмерных копий PERV и от 100 до 200 локусов, содержащих частичную последовательность (Niebert, Tonjes, 2005). Было проведено обширное исследование свиней крупной белой породы с целью оценки числа геномных последовательностей, которые могут кодировать полноразмерные, способные к репликации провирусы (Rogel-Gaillard *et al.*, 1999; Bosch *et al.*, 2000; Herring *et al.*, 2001). При этом были выявлены существенные различия в распределении и числе провирусов у свиней внутри этой породы. Геномы PERV были также проанализированы у свиней пород Westran (Lee *et al.*, 2002; Niebert, Tonjes, 2003), дюрок, ландрас, иоркширской, беркширской и их гибридов (Jin *et al.*, 2000; Edamura *et al.*, 2004), китайских

свиней пород Banna minipig, Wu-Zhi-Shan, Nei Jiang (Li *et al.*, 2004) и Мейшан (Jin *et al.*, 2000), кабанов Западной Европы (Niebert, Tonjes, 2003). Как и в случае крупной белой породы, последовательности PERV у этих пород были разбросаны по геному, при этом отмечались межпородные и внутривидовые различия по числу копий, хромосомной локализации и наличию полноразмерных последовательностей.

Ранее нами было показано, что по встречаемости особей с хромосомами-носителями PERV разных классов и их сочетаний существуют различия между породами домашних свиней, между дикими кабаном и домашними свиньями, а также между дикими кабаном Восточной Европы и Средней Азии (Айтназаров и др., 2006; Никитин и др., 2008).

Целью настоящего исследования является анализ особенностей дифференциации популяций диких кабанов и домашних свиней на основании статистических оценок популяционных частот хромосом, содержащих типы и сочетания типов PERV, с помощью карт, построенных в пространстве двух главных компонент.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили образцы крови диких кабанов 3 подвидов, домашних свиней 5 заводских пород и лаборатор-

ных миниатюрных свиней (табл. 1). Европейский подвид *Sus scrofa scrofa* (SSS) представляют кабаны Воронежского биосферного заповедника. Дикий кабан румынского подвида *S. s. attila* представлен двумя выборками животных юга Украины (SAC и SAN). Среднеазиатский подвид *S. s. nigripes* (SSN) представлен животными из Киргизии, отстрелянными в Чуйской долине. Домашние свиньи крупной белой породы представлены выборками ачинского (LWA) и новосибирского внутривидовых типов из ЗАО АПК «Иня» (LWN). Свиньи породы ландрас представлены выборками животных из ОАО «Кудряшовское» (LNK) и Экспериментального хозяйства СО РАН (LNE), породы дюрок – животными из ОАО «Кудряшовское» (DRK), скороспелой мясной породы СМ-1 (SM1) – животными из учебного хозяйства «Тулинское»; кемеровской породы – животными из племенного завода «Юргинский» (KMR); мини-свиньи – животными из Экспериментального хозяйства СО РАН (MS). Таким образом, исследование включает образцы крови 636 особей, из которых 35 – полновозрастные самцы и самки дикого кабана и 601 – домашние свиньи (полновозрастные хряки, свиноматки и молодняк старше двух месяцев). У домашних свиней кровь брали прижизненно из передней полую вены, у отстрелянных диких кабанов – из сердца. Из образцов крови выделяли ДНК, в

Таблица 1

Выборки диких кабанов и домашних свиней

Вид или порода, локальность	Обозначение выборки	Объем выборки
Дикий кабан <i>S. s. scrofa</i> ; Воронежский биосферный заповедник	SSS	12
Дикий кабан <i>S. s. attila</i> ; Карпаты	SAC	12
Дикий кабан <i>S. s. attila</i> ; Украина, Николаевская область	SAN	7
Дикий кабан <i>S. s. nigripes</i> ; Киргизия	SSN	4
Крупная белая порода; Новосибирский тип, «Иня»	LWN	101
Крупная белая порода; Ачинский тип, «Иня»	LWA	99
Кемеровская порода; «Юргинский»	KMR	165
Ландрас; «Кудряшовский»	LNK	15
Ландрас; Экспериментальное хозяйство СО РАН	LNE	30
Скороспелая мясная; хозяйство «Тулинское»	SM1	21
Дюрок; «Кудряшовский»	DRK	10
Мини-свиньи; Экспериментальное хозяйство СО РАН	MS	160

которой с помощью полимеразной цепной реакции определяли наличие типов PERV (Jin *et al.*, 2000). Использовали праймеры 5'-TGG AAA GAT TGG CAA CAG CG-3' и 5'-AGT GAT GTT AGG CTC AGT GG-3' соответственно прямой и обратный для типа *envA*; 5'-TTC TCC TTT GTC AAT TCC GG-3' и 5'-TAC TTT ATC GGG TCC CAC TG-3' соответственно прямой и обратный для типа *envB* (Le Tissier *et al.*, 1997); 5'-CTG ACC TGG ATT AGA ACT GG-3' и 5'-ATG TTA GAG GAT GGT CCT GG-3' соответственно прямой и обратный для типа *envC* (Takeuchi *et al.*, 1998).

Определение популяционных частот хромосом-носителей разных типов и сочетаний типов PERV проводили методом Бернштейна, модифицированным для случая с геном, имеющим множество копий, локализованных в различных хромосомах (Никитин и др., 2008).

Для получения картины филогенетических взаимоотношений исследуемых популяций использовали карты, построенные в пространстве двух главных компонент. После определения генетических дистанций проводилась ординация выборок (Животовский, 1991), а после шкалирования каждая популяция определялась как точка на плоскости площадью 500×500 условных единиц. Использовали три варианта генетических дистанций. 1) Евклидовы дистанции:

$D_1 = \sqrt{\sum_{i=1}^n (p_i - q_i)^2}$, где n – число фенотипов, p_i и q_i – частоты фенотипов в сравниваемых группах (Вейр, 1995). 2) Дистанции Харпендинга–Дженкинса:

$D_2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{(p_i - \bar{p})(q_i - \bar{p})}{\bar{p}(1 - \bar{p})}$, где \bar{p} – средневзвешенная частота данного фенотипа в сравниваемых популяциях, а n – количество генов, по которым сравниваются популяции (Harpending, Jenkins, 1973). 3) Дистанции Нея:

$D_3 = -\ln J_{pq} + 12(\ln J_p + \ln J_q)$, где $J_p = \sum_{i=1}^n p_i^2$; $J_q = \sum_{i=1}^n q_i^2$; $J_{pq} = \sum_{i=1}^n p_i^2 q_i^2$, J_p – теоретическая гомозиготность в первой выборке; J_q – теоретическая гомозиготность во второй выборке; J_{pq} – взаимная идентичность сравниваемых выборок (Вейр, 1995).

Рассматривали две модели построения карт в пространстве двух главных компонент. В модели М-1 частоты хромосом-носителей типов PERV представлены как частоты трех независимых

факторов с двумя проявлениями: $envA^+$ и $envA^-$, $envB^+$ и $envB^-$, $envC^+$ и $envC^-$. В модели М-2 частоты хромосом-носителей сочетаний типов PERV представлены как частоты 7 независимых факторов с двумя проявлениями: $envA^+$ и $envA^-$, $envB^+$ и $envB^-$, $envC^+$ и $envC^-$, $envAB^+$ и $envAB^-$, $envAC^+$ и $envAC^-$, $envBC^+$ и $envBC^-$, $envABC^+$ и $envABC^-$. Для каждой модели строили три варианта карты филогенетических взаимоотношений изучаемых внутривидовых форм.

Результаты исследования

Ранее нами уже были показаны статистически значимые различия по частотам хромосом-носителей разных типов и сочетаний типов PERV между внутривидовыми формами (подвидами и породами) *Sus scrofa* L. 1758 (Suidae, Mammalia), а также внутривидовыми популяциями домашней свиньи (Никитин и др., 2008). В изучаемых популяциях присутствуют хромосомы, содержащие в своем составе от одного до трех типов PERV, а в формировании таких хромосом, кроме одиночных копий провирусов, участвуют гаплотипы АВ, АС, ВС и АВС (табл. 2).

Карты, построенные в пространстве двух главных компонент, показывают ряд особенностей филогенетических взаимоотношений изучаемых популяций, обусловленные протекающими в них микроэволюционными процессами (рис. 1). Следует отметить, что результаты использования для построения карт частот хромосом-носителей типов PERV (М-1) и частот хромосом-носителей сочетаний этих типов (М-2) различны (рис. 1).

На картах, при построении которых использовали частоты хромосом-носителей типов PERV, можно выделить 4 кластера популяций. Первый представляют дикие кабаны, второй – породы домашних свиней мясного направления продуктивности, третий – породы домашних свиней универсального мяско-сального направления продуктивности, четвертый – миниатюрные свиньи (рис. 1, М-1). При этом выделенные кластеры располагаются на картах в определенной логической последовательности. Три кластера (дикие кабаны, мясные породы, универсальные породы) лежат на одной линии, четвертый кластер (миниатюрные свиньи)

Таблица 2

Частоты хромосом-носителей типов и сочетаний типов PERV
в популяциях дикого кабана и домашней свиньи

Выборка*	Частота носителей типов			Частота носителей сочетаний типов <i>env</i>						
	<i>envA</i>	<i>envB</i>	<i>envC</i>	A	B	C	AB	AC	BC	ABC
SSS	0,011	0,023	0,008	0,000	0,012	0,000	0,003	0,000	0,000	0,008
SAC	0,000	0,039	0,027	0,000	0,012	0,000	0,000	0,000	0,027	0,000
SAN	0,000	0,029	0,013	0,000	0,016	0,000	0,000	0,000	0,013	0,000
SSN	0,008	0,004	0,020	0,008	0,004	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000
LWN	0,068	0,047	0,005	0,064	0,041	0,000	0,001	0,000	0,005	0,000
LWA	0,065	0,114	0,013	0,000	0,045	0,000	0,060	0,005	0,008	0,000
KMR	0,087	0,079	0,037	0,000	0,006	0,000	0,055	0,019	0,005	0,013
LNK	0,042	0,034	0,008	0,041	0,034	0,008	0,000	0,000	0,000	0,000
LNE	0,052	0,052	0,036	0,000	0,000	0,000	0,024	0,007	0,007	0,022
SM1	0,028	0,051	0,051	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,023	0,028
DRK	0,042	0,018	0,009	0,042	0,018	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000
MS	0,109	0,099	0,109	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,099

* Обозначения даны в соответствии с табл. 1.

выпадает из этого ряда и значительно от него удален. Таким образом, карты, построенные в соответствии с моделью М-1, показывают, что по частотам хромосом-носителей типов PERV у свиней существует вектор изменений, связанный с морфотипом животных: дикий тип → культурный мясной тип → культурный мясо-сальный тип. Кроме того, эти карты указывают на то, что вариация популяций внутри выделенных кластеров не случайна. Вектор ее изменений направлен к точке 0, 500 (правый нижний угол карты). В связи с этим можно предположить, что четвертый кластер (миниатюрные свиньи) представляет случай максимального отклонения вдоль этого вектора популяции свиней, первоначально относящейся к третьему кластеру (мясо-сальный морфотип).

Карты, построенные на основании частоты хромосом-носителей сочетаний типов PERV, показывают существенно отличающуюся картину (рис. 1, М-2). Сходство ее с предыдущей (рис. 1, М-1) состоит в том, что выборка миниатюрных свиней занимает прежнее, удаленное от остальных популяций, положение, а выборки диких кабанов по-прежнему образуют пространственно компактную группу. В то же время два других кластера (породы мясного и

универсального направлений продуктивности) оказались растянуты вдоль диагонали 0, 0; 500, 500 так, что входящие в них выборки расположились по разные стороны от кластера диких кабанов (рис. 1, М-2). Наблюдаемое на картах расположение выборок позволяет сгруппировать их следующим образом (рис. 1, М-2): в первый кластер попадают домашние свиньи пород ландрас и дюрок из ОАО «Кудряшовское», а также новосибирского типа крупной белой породы. Следует сразу же отметить, что в этих группах отбор животных по мясной продуктивности был наиболее интенсивным. Во второй кластер входят свиньи ачинского типа крупной белой и кемеровская порода, т. е. популяции свиней классического универсального мясо-сального типа. Третий кластер представляют миниатюрные свиньи. Наибольший интерес представляет последний, четвертый кластер, расположенный в центральной области карт. К нему можно отнести диких кабанов, свиней породы SM-1 и ландрасов из Экспериментального хозяйства СО РАН. Подобное объединение в данном случае вполне оправданно. Интенсивность селекции в мясном направлении продуктивности для свиней этих двух стад существенно ниже, чем для выборок первого

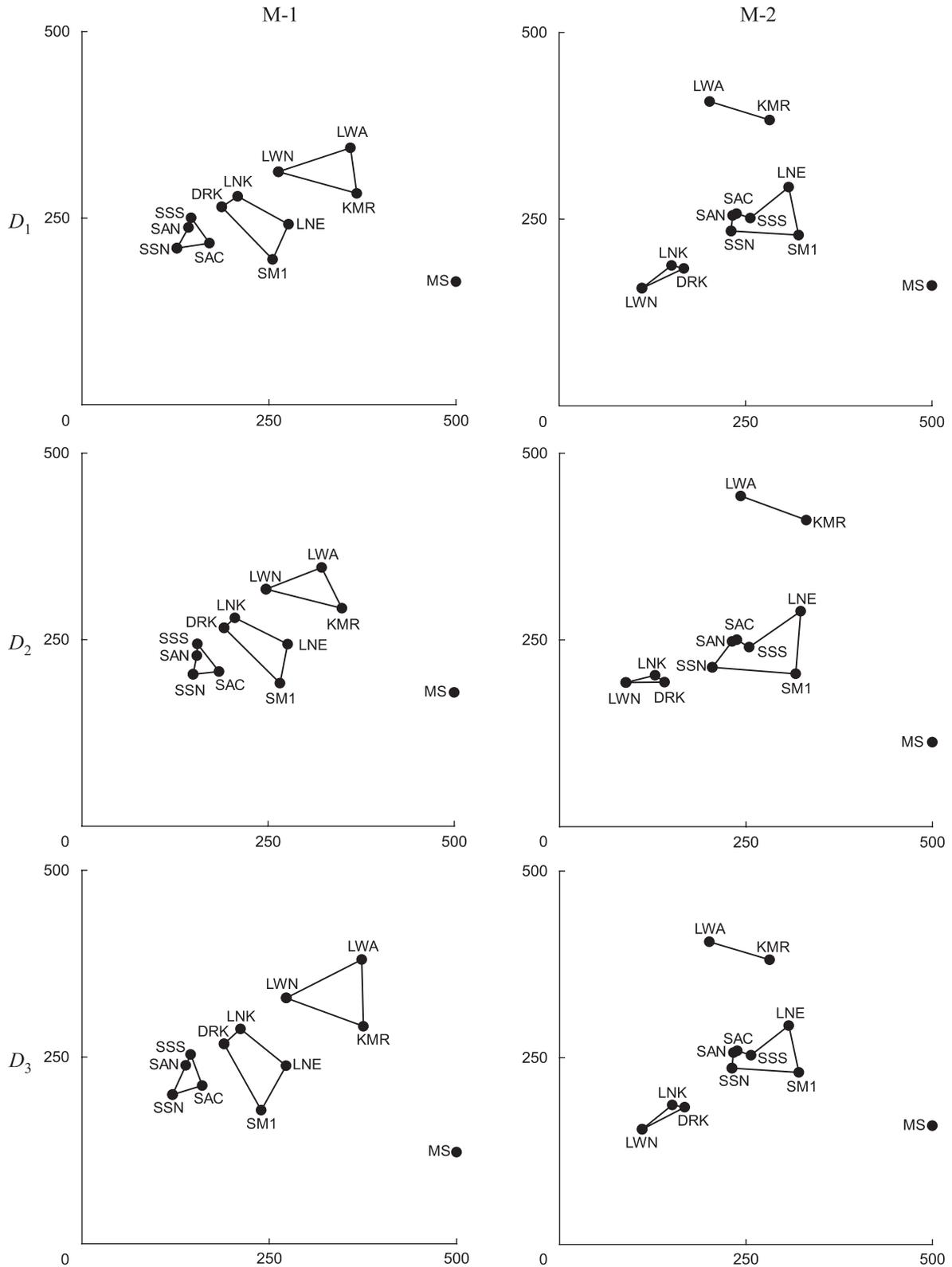


Рис. 1. Карты, построенные в пространстве двух главных компонент на основании частот хромосом-носителей типов (M-1) и сочетаний типов (M-2).

Обозначения: D_1 , D_2 , D_3 – генетические дистанции соответственно, дистанции Евклидовы, дистанции Харпендинга–Дженкинса, дистанции Нея. Обозначения выборок приведены по табл. 1.

кластера. Отсюда и наблюдаемая реверсия к дикому типу. Известно, что основой для выведения свиней мясного направления послужили свиньи мясо-сального и сального направлений продуктивности (Porter, 1993). Поэтому наблюдается их дальнейший сдвиг от дикого типа. Для ландрасов Экспериментального хозяйства СО РАН – это сдвиг в сторону кластера пород универсального направления, а для СМ-1 – в сторону миниатюрных свиней, которых можно считать по ряду признаков близкими к азиатскому сальному типу, послужившему основой при их выведении (Тихонов, 1990; Тихонов, Жучаев, 2008). Положение свиней кемеровской породы на всех представленных картах между выборкой свиней ачинского типа крупной белой породы и миниатюрными свиньями, очевидно, объясняется тем, что кемеровская порода первоначально создавалась как порода «густого» мясо-сального направления продуктивности (Овсянников, 1951) и только затем была преобразована в породу более «легкого» универсального типа (Гудилин и др., 2003). Таким образом, карты, построенные на основании частот хромосом-носителей сочетаний типов PERV, позволяют увидеть особенности дифференциации популяций более частного характера, чем карты, построенные на основании частот хромосом-носителей типов PERV. Эти особенности относятся не к крупным группировкам, таким, как дикая форма и продуктивные морфотипы домашней свиньи, а к дифференциации популяций внутри этих группировок.

На основании карт, построенных в пространстве двух главных компонент, был рассмотрен вопрос о том, какая из популяций дикого кабана по частотам типов (М-1) и сочетаний типов (М-2) PERV наиболее близка к современным домашним свиньям, а также какие породы домашних свиней наиболее близки к дикому кабанау. Для решения поставленной задачи наблюдаемые на картах расстояния между популяциями (рис. 1) были представлены в виде диаграмм (рис. 2). Диаграммы расстояний, полученные на основании модели М-1, показывают, что наиболее близок к домашним свиньям подвид *Sus scrofa scrofa* из Воронежского биосферного заповедника. Наиболее удаленным от домашней свиньи оказался дикий кабан среднеазиатского подвида *Sus scrofa nigripes*.

Сходный, хотя и менее выраженный, результат показывают диаграммы расстояний, полученные на основании модели М-2. Обе модели демонстрируют, что по частотам хромосом-носителей типов и сочетаний типов PERV ближе всего к дикой форме породы свиней мясного направления продуктивности, более удалены свиньи универсального мясо-сального типа и наиболее далеки от дикого кабана миниатюрные свиньи.

Обсуждение результатов

Обе использованные в исследовании модели показывают в различном ракурсе связанные с PERV особенности дифференциации популяций свиней вида *Sus scrofa* и акцентируют внимание на различных сторонах данного явления. Настоящая работа является логическим итогом проводившихся нами исследований (Айтназаров и др., 2006; Никитин и др., 2008) и позволяет высказать некоторые предположения относительно роли PERV в микроэволюционных изменениях, происходящих в популяциях изучаемого вида. Так, изменение частот хромосом-носителей типов и сочетаний типов PERV соответствует двум микроэволюционным векторам. Первый, более специализированный, из этих векторов (дикая форма → породы мясного направления продуктивности → породы мясо-сального направления продуктивности) можно обозначить как вектор нарастания интенсивности жиороотложения у исследуемых форм (подвидов и пород) свиней. Второй, более общего характера (дикие кабаны и продуктивные породы домашних свиней → миниатюрные свиньи), – как вектор минус-селекции. Можно полагать, что в первом случае PERV маркирует некие локусы, контролирующие процесс жиороотложения, а во втором – локусы, контролирующие ряд продуктивных и приспособительных признаков. Однако более вероятным кажется другое предположение общего характера, которое заключается в том, что копии ретровируса, внедряясь в те или иные участки генома, нарушают нормальное функционирование расположенных на них или рядом генов. В результате этих изменений у животных возникают нежелательные или, наоборот, желательные для отбора проявления признаков. Вектор интенсивности жиороот-

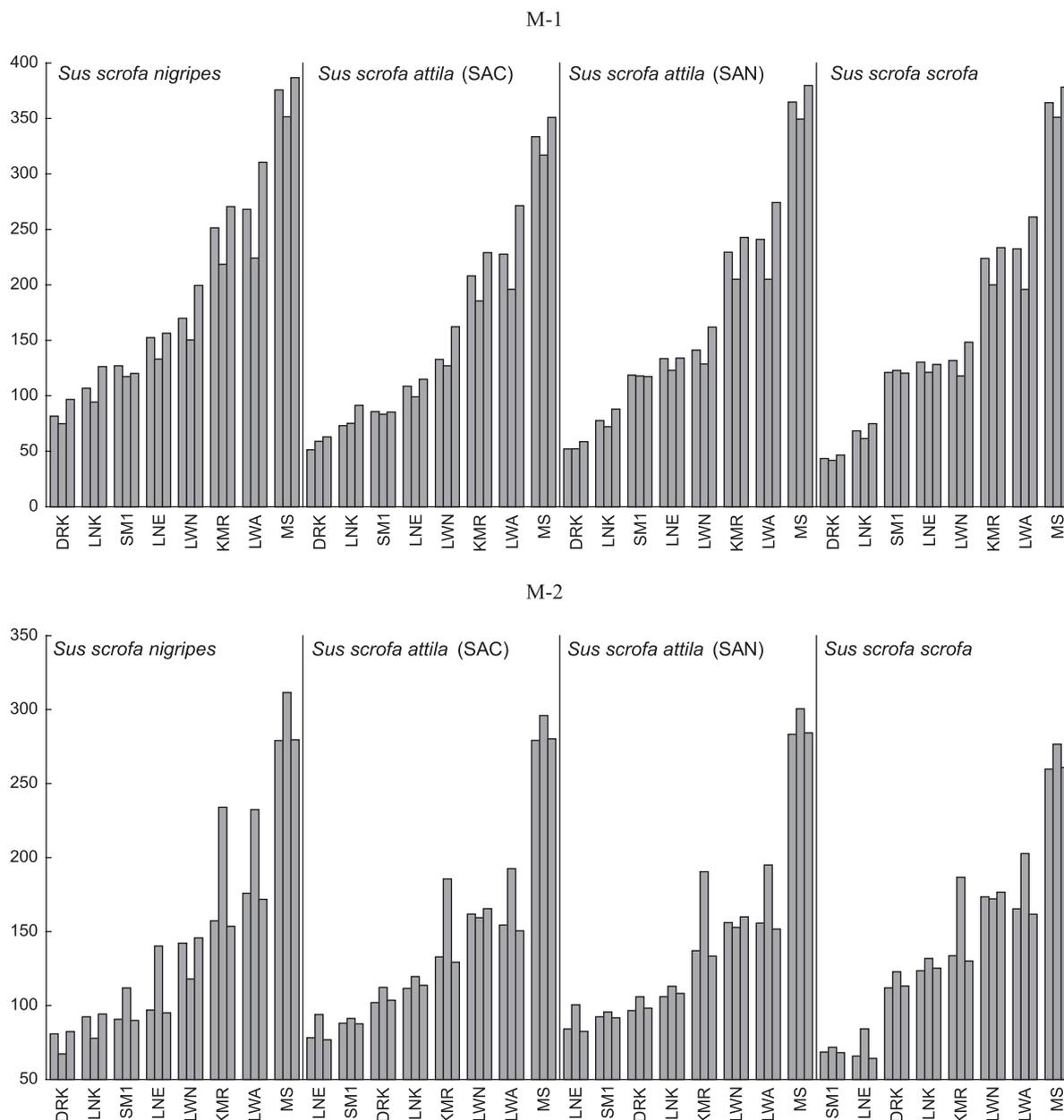


Рис. 2. Диаграммы расстояний между популяциями дикого кабана и породами домашних свиней, полученные по картам, построенным в пространстве двух главных компонент.

Для каждой породы первый столбец – дистанции Евклидовы, второй столбец – дистанции Харпендинга–Дженкинса, третий столбец – дистанции Нея. Обозначения пород приведены по табл. 1.

ложения в таком случае является всего лишь частным проявлением вектора минус-селекции, который правильнее было бы называть вектором геномных нарушений. Данное предположение согласуется с полученными нами ранее результатами, которые показывают, что в популяциях, подвергающихся естественному отбору по приспособленности (дикие кабаны) или интен-

сивной селекции по мясной продуктивности (свиньи ОАО «Кудряшовское»), частота особей и хромосом-носителей PERV значительно ниже, чем в популяциях, где интенсивность этих форм отбора слабее (Никитин и др., 2008). Также показано, что у свиней крупной белой породы копия PERV типа В внедрена в ген *BAT1*, кодирующий РНК-хеликазу (Niebert, Tönjes, 2003).

Следует отметить, что частота носительства наиболее высока у такого продукта минус-селекции, как миниатюрные свиньи, которые являются формой, во многом патологической, что выражается в их замедленном росте, малых размерах, пониженных репродуктивных качествах, высокой смертности в ранний постнатальный период и выраженной склонности к ожирению. В связи с этим следует подчеркнуть, что у миниатюрных свиней не просто самая высокая частота носительства PERV, а самая высокая среди исследованных групп частота хромосом-носителей всех трех типов свиного эндогенного ретровируса (табл. 2).

Показанная в настоящем исследовании близость диких кабанов из Воронежского биосферного заповедника к современным домашним свиньям (рис. 2), как нам кажется, носит скорее конвергентный, чем дивергентный характер. Воронежская популяция дикого кабана, как это было установлено, является продуктом относительно недавней естественной гибридизации подвидов *Sus scrofa scrofa* и *Sus scrofa attila* (Князев и др., 2005; Никитин и др., 2006) и поэтому относится к подвиду *S. s. scrofa* чисто формально. Оба эти подвида присутствуют среди предков современных европейских пород (Князев и др., 2005; Vila *et al.*, 2005; Никитин и др., 2006; Larson *et al.*, 2007). Таким образом, сходство двух форм (в данном случае дикой и домашней), появившихся при участии одних и тех же предковых подвидов, вполне естественно и является конвергентным.

Ряды диаграмм, полученные после ранжирования по сходству с дикими кабанам исследуемых популяций домашней свиньи (рис. 2), на наш взгляд, связаны с вектором геномных изменений, вызванных PERV. Так, наиболее близкими к диким кабанам оказались породы мясного направления продуктивности, для которых характерна селекция, направленная на снижение интенсивности жиросотложения. Повышенное жиросотложение у домашних свиней, если сравнивать их с дикими или примитивными домашними формами, является несомненной патологией, которая может быть вызвана «поломкой» тех или иных генов в результате внедрения PERV. Поэтому искусственный отбор, направленный против этих «поломок», отбирая

аллели исходного «дикого» (или близкие к ним) типа, и должен был привести к конвергентному сходству свиней мясных пород с диким кабаном. Породы домашних свиней универсального мяско-сального типа продуктивности должны иметь в геноме определенное число локусов, контролирующих соответствующий данному типу продуктивности уровень жиросотложения. Среди этих локусов могут быть и те, в которых изменения, вызванные внедрением PERV, приводят к формированию желательного признака, поэтому по частотам хромосом-носителей типов и сочетаний типов PERV эта группа пород отстоит от диких кабанов дальше, чем породы мясного направления. Миниатюрные свиньи являются продуктом интенсивной селекции, направленной на уменьшение конечных размеров животных. При этом отбор по остальным признакам был минимальным: их развитие должно было быть достаточным для поддержания популяции. Вследствие этого геном данной формы домашних свиней может быть насыщен локусами, функционирование которых нарушено внедрением копий PERV, что в одних случаях приводит к желательному значению признака (малые конечные размеры животного), а в других не имеет особого значения, так как отбор по продуктивным признакам минимизирован.

В целом проведенное исследование показало особенности дифференциации диких и домашних свиней по частотам хромосом-носителей типов и сочетаний типов PERV. В частности, оказалось, что при этой дифференциации конвергентные процессы, очевидно, имеют не меньшее, а, возможно, и большее значение, чем дивергентные. Кроме того, исследование показывает, что PERV являются отнюдь не нейтральными элементами генома свиньи, а могут быть причиной изменений функций организма, в том числе и изменений патологических, к которым можно отнести повышенное жиросотложение.

Работа выполнена при финансовой поддержке подпрограммы «Динамика генофондов» программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

- Айтназаров Р.Б., Ермолаев В.И., Никитин С.В. и др. Ассоциации эндогенных ретровирусов разных типов с генетическими маркерами в популяциях домашних и диких свиней // Докл. РАСХН. 2006. № 4. С. 39–43.
- Вейр Б. Анализ генетических данных. М.: Мир, 1995. 400 с.
- Гудилин И.И., Дементьев В.Н., Тараканов Е.А. и др. Кемеровская порода свиней. Новосибирск: Редакционно-полиграфическое объединение СО РАСХН, 2003. 388 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 272 с.
- Князев С.П., Никитин С.В., Кириченко А.В. и др. Дифференциация диких и домашних свиней по аллотипам белков сыворотки крови // С.-х. биология. Биол. животных. 2005. № 6. С. 100–105.
- Никитин С.В., Князев С.П., Николаев А.Г. и др. Разнообразие популяций диких и домашних свиней по комплексу аллотипов сыворотки крови // Генетика. 2006. № 3. Т. 42. С. 403–413.
- Никитин С.В., Юдин Н.С., Князев С.П. и др. Оценка частоты хромосом, содержащих свиные эндогенные ретровирусы, в популяциях домашней свиньи и дикого кабана // Генетика. 2008. № 6. Т. 44. С. 789–797.
- Овсянников А.И. Выведение кемеровской породы свиней. Новосибирск: Новосиб. обл. гос. изд-во, 1951. 48 с.
- Тихонов В.Н. Генетика мини-свиней. Новосибирск: СО АН СССР, 1990. 210 с.
- Тихонов В.Н., Жучаев К.В. Микроэволюционная теория и практика породообразования свиней. Новосибирск, 2008. 394 с.
- Akiyoshi D.E., Denaro M., Zhu H. *et al.* Identification of a full-length cDNA for an endogenous retrovirus of miniature swine // J. Virology. 1998. V. 72. P. 4503–4507.
- Bosch S., Arnauld C., Jestin A. Study of full-length porcine endogenous retrovirus genomes with envelope gene polymorphism in a specific-pathogen-free Large White swine herd // J. Virology. 2000. V. 74. № 18. P. 8575–8581.
- Edamura K., Nasu K., Iwami Y. *et al.* Prevalence of porcine endogenous retrovirus in domestic pigs in Japan and its potential infection in dogs xenotransplanted with porcine pancreatic islet cells // J. Vet. Med. Sci. 2004. V. 66. № 2. P. 129–135.
- Harpending H.C., Jenkins T. Genetic distances among Southern African Populations // Methods and Theories of Anthropological Genetics. Albuquerque: Univ. New Mexico Press, 1973. P. 177–199.
- Herring C., Quinn G., Bower R. *et al.* Mapping full-length porcine endogenous retroviruses in a large white pig // J. Virology. 2001. V. 75. № 24. P. 12252–12265.
- Jin H., Inoshima Y., Wu D. *et al.* Expression of porcine endogenous retrovirus in peripheral blood leucocytes of ten different breeds // Transplant Infectious Disease. 2000. V. 2. P. 11–14.
- Larson G., Albarella U., Dobney K. *et al.* Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 39. P. 15276–15281.
- Le Tissier P., Stoye J.P., Takeuchi Y. *et al.* Two sets of human-tropic pig retrovirus // Nature. 1997. V. 389 (6652). P. 681–682.
- Lee J.H., Webb G.C., Allen R.D., Moran C. Characterizing and mapping porcine endogenous retroviruses in Westran pigs // J. Virology. 2002. V. 76. P. 5548–5556.
- Li Z., Ping Y., Shengfu L. *et al.* Phylogenetic relationship of porcine endogenous retrovirus (PERV) in Chinese pigs with some type C retrovirus // Virus Res. 2004. V. 105. № 2. P. 167–173.
- Niebert M., Tönjes R.R. Analyses of prevalence and polymorphisms of six replication-competent and chromosomally assigned porcine endogenous retroviruses in individual pigs and pig subspecies // Virology. 2003. V. 313. № 2. P. 427–434.
- Niebert M., Tönjes R.R. Evolutionary spread and recombination of porcine endogenous retroviruses in *sui-formes* // J. Virology. 2005. V. 79. № 1. P. 649–654.
- Porter V. Pigs. A Handbook to the Breeds of the World. Ithaca; N.Y.: Comstock Publishing Associates A Division of Cornell Univ. Press, 1993. 253 p.
- Rogel-Gaillard C., Bourgeaux N., Billault A. *et al.* Construction of a swine BAC library: application to the characterization and mapping of porcine type C endoviral elements // Cytogenet Cell Genet. 1999. V. 85. № 3/4. P. 205–211.
- Takeuchi Y., Patience C., Magre S. *et al.* Host range and interference studies of three classes of pig endogenous retrovirus // J. Virology. 1998. V. 72. № 12. P. 9986–9991.
- Vila C., Seddon J., Ellegren H. Genes of domestic mammals augmented by backcrossing with wild ancestors // Trend Genet. 2005. V. 21. P. 214–218.

DIFFERENTIATION OF POPULATIONS OF WILD AND DOMESTIC PIGS BY THE FREQUENCY OF CHROMOSOMES HARBOURING ENDOGENOUS RETROVIRUSES

N.S. Yudin¹, R.B. Aitnazarov¹, S.P. Knyazev², V.A. Bekenev³, V.S. Deeva³,
G.M. Goncharenko³, V.F. Kobzev¹, M.A. Savina¹, V.I. Ermolaev¹, S.V. Nikitin¹

¹ Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: yudin@bionet.nsc.ru; ermolaev@bionet.nsc.ru;

² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia;

³ Siberian Research and Development Institute of Animal Husbandry, Siberian Branch,
Russian Academy of Agricultural Sciences, Krasnoobsk, Novosibirsk oblast, Russia

Summary

Specific features of wild and domestic pig (*Sus scrofa* L.) populations are demonstrated by analysis of the frequencies of chromosomes harboring various porcine endogenous retrovirus (PERV) types and type combinations in maps constructed in two principal component coordinates. It has been shown that microevolution processes associated with PERV carriership frequency have two basic dimensions, or vectors: the fatting intensity variation vector and the minus selection vector (decrease in production traits). Thus, PERV types may be a cause of variations in living functions of a pig organism including pathologic deviations, such as the higher fatting in domestic pigs.

Key words: *Sus scrofa*, endogenous retroviruses, pig genetics, microevolution, genetic distance determination.