

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

## Генетическое разнообразие популяции центральноевропейского кабана (*Sus scrofa scrofa*) и пород домашних свиней (*Sus scrofa domesticus*) на основе микросателлитных локусов ДНК

Э.А. Снегин<sup>1</sup>✉, В.М. Макеева<sup>2</sup>, А.П. Каледин<sup>3</sup>, А.М. Остапчук<sup>3</sup>, И.Д. Алазтели<sup>2</sup>, А.В. Смунов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, Россия

<sup>2</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>3</sup> Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия

✉ snegin@bsu.edu.ru

**Аннотация.** В работе приведены результаты исследований генетической структуры популяции центральноевропейского кабана (*Sus scrofa scrofa*) и четырех пород домашних свиней (дюрок, йоркшир, крупная белая и ландрас), разводимых в Центрально-Черноземном регионе России. На основе 12 микросателлитных локусов установлено достоверное ( $p < 0.05$ ) снижение генетической изменчивости в разводимых породах. Ожидаемая гетерозиготность и индекс Шеннона были равными: у кабана –  $H_o = 0.763 \pm 0.026$ ,  $I = 1.717 \pm 0.091$ ; у пород дюрок –  $H_o = 0.569 \pm 0.068$ ,  $I = 1.191 \pm 0.157$ ; ландрас –  $H_o = 0.618 \pm 0.062$ ,  $I = 1.201 \pm 0.147$ ; крупная белая –  $H_o = 0.680 \pm 0.029$ ,  $I = 1.362 \pm 0.074$ ; йоркшир –  $H_o = 0.642 \pm 0.065$ ,  $I = 1.287 \pm 0.156$ . Результаты проверки генотипического равновесия Харди–Вайнберга на основе G-теста максимального правдоподобия показали, что в популяции кабана большинство локусов находилось в состоянии генотипического равновесия Харди–Вайнберга. Напротив, в популяциях различных пород свиней часть локусов демонстрирует достоверное отклонение от отмеченного равновесия. Кроме того, в популяциях йоркшир, крупная белая и ландрас присутствовали локусы, для которых достоверно отвергалась гипотеза о нейтральности на основании результатов теста Эвенса–Ваттерсона (Ewens–Watterson test). Обнаруженные приватные аллели, характерные для кабана и различных пород, в дальнейшем могут быть использованы для их идентификации. Ординация центроидов разных стад в пространстве первых двух главных координат на основании матрицы попарных оценок генетических дистанций M. Nei показала, что наиболее удаленные популяции – породы дюрок и кабан, а самые генетически близкие – йоркшир и ландрас. Ближе всех к популяции кабана была порода крупная белая. Оценка эффективной численности, проведенная с использованием метода, основанного на неравновесии по сцеплению (linkage disequilibrium) и МС-метода (the molecular coancestry method), продемонстрировала, что во всех изученных группах, включая и популяцию кабана, эффективный размер оказался меньше 100 особей. Низкое значение эффективного размера популяции кабана ( $N_e = 21.8$ ,  $N_{eb} = 4.0$ ), вероятно, является следствием падежа и отстрела животных из-за африканской чумы свиней (*Pestis africana suum*). Ключевые слова: кабан; породы свиней; микросателлитные локусы; генетическая структура; эффективная численность популяции.

**Для цитирования:** Снегин Э.А., Макеева В.М., Каледин А.П., Остапчук А.М., Алазтели И.Д., Смунов А.В. Генетическое разнообразие популяции центральноевропейского кабана (*Sus scrofa scrofa*) и пород домашних свиней (*Sus scrofa domesticus*) на основе микросателлитных локусов ДНК. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(8): 822-830. DOI 10.18699/VJ21.095

## Genetic diversity of the Central European wild boar (*Sus scrofa scrofa*) population and domestic pig (*Sus scrofa domesticus*) breeds based on a microsatellite DNA locus

E.A. Snegin<sup>1</sup>✉, V.M. Makeeva<sup>2</sup>, A.P. Kaledin<sup>3</sup>, A.M. Ostapchuk<sup>3</sup>, I.D. Alazneli<sup>2</sup>, A.V. Smurov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Belgorod National Research University, Belgorod, Russia

<sup>2</sup> Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>3</sup> Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

✉ snegin@bsu.edu.ru

**Abstract.** The results of studies of the genetic structure of the Central European wild boar (*Sus scrofa scrofa*) population and four breeds of domestic pigs (Duroc, Yorkshire, Large White and Landrace) bred in the Central Black Earth region of Russia are presented in this work. Based on 12 microsatellite loci, a significant ( $p < 0.05$ ) decrease in the level of genetic variability in bred breeds was shown. The expected heterozygosity and Shannon index were as fol-

lows: in the wild boar,  $H_o = 0.763 \pm 0.026$ ,  $I = 1.717 \pm 0.091$ ; in the Duroc breed,  $H_o = 0.569 \pm 0.068$ ,  $I = 1.191 \pm 0.157$ ; in the Landrace,  $H_o = 0.618 \pm 0.062$ ,  $I = 1.201 \pm 0.147$ ; in the Large White,  $H_o = 0.680 \pm 0.029$ ,  $I = 1.362 \pm 0.074$ ; and in the Yorkshire,  $H_o = 0.642 \pm 0.065$ ,  $I = 1.287 \pm 0.156$ . The results of checking genotypic Hardy–Weinberg equilibrium based on the G-test of maximum likelihood demonstrated that the overwhelming majority of loci in the wild boar population were in the state of said equilibrium. By contrast, in pig breed populations, some loci demonstrated a significant deviation from the indicated equilibrium. In addition, the Yorkshire, Large White, and Landrace populations had loci, for which the hypothesis of neutrality was reliably rejected based on the results of the Ewens–Watterson test. The revealed private alleles, characteristic of the wild boar and breeds, can later be used to identify them. The ordination of the centroids of different herds in the space of the first two principal coordinates based on the matrix of pairwise estimates of Nei's genetic distances showed that the most distant populations are the Duroc and Boar breeds, and the most genetically close are the Yorkshire and Landrace breeds. The closest to the wild boar population was the Large White breed. The assessment of the effective size, carried out using the method based on the linkage disequilibrium and the molecular coancestry method, showed that in all studied groups, including the wild boar population, the effective size was less than 100 individuals. The low effective size of the wild boar population ( $N_e = 21.8$ ,  $N_{eb} = 4.0$ ) is probably caused by the death and shooting of animals due to *Pestis africana suum*.

Key words: wild boar; pig breeds; microsatellite loci; genetic structure; effective population size.

**For citation:** Snegin E.A., Makeeva V.M., Kaledin A.P., Ostapchuk A.M., Alazneli I.D., Smurov A.V. Genetic diversity of the Central European wild boar (*Sus scrofa scrofa*) population and domestic pig (*Sus scrofa domesticus*) breeds based on a microsatellite DNA locus. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(8): 822-830. DOI 10.18699/VJ21.095

## Введение

Одомашнивание кабана началось, по разным оценкам, 7–9 тыс. лет назад. За это время создано более 730 пород этих животных. Очевидно, что за столь длительную «культурную» эволюцию различные породы, являясь так называемыми чистыми линиями, во многом утратили природный генетический потенциал, обеспечивающий гомеостатические механизмы. В результате поддержание стабильности существующих пород, как и любых искусственно созданных систем, требует значительных финансовых вложений. В связи с этим изучение генетического потенциала природных популяций кабанов для возможного повышения устойчивости пород свиней (например, методами генного редактирования и др.) весьма актуально.

Изучение генетики дикого кабана сейчас уделяется большое внимание как в России, так и за рубежом (Гладырь и др., 2009; Зиновьева и др., 2013; Rębała et al., 2016; Mihalik et al., 2020). Кроме того, из-за постоянных вспышек на территории России африканской чумы свиней (*Pestis africana suum*) регулярно осуществляется отстрел диких кабанов как потенциальных переносчиков данного заболевания. При этом не учитывается популяционная структура кабана, что может вызвать обеднение генофонда и на фоне все возрастающего антропогенного давления привести к вымиранию некоторых групп. Такие примеры хорошо известны, когда из-за пренебрежения данными о состоянии генофонда происходит значительное сокращение численности популяций промысловых видов (Алтухов, 2003).

В практике работы молекулярно-генетических лабораторий в криминалистическом аспекте часто возникает необходимость диагностировать образцы тканей незаконно добытых кабанов и доказывать их принадлежность к дикому виду, а не одомашненным формам свиней (Кипень и др., 2016; Lorenzini et al., 2020), или идентифицировать ткани кабана в продуктах питания (Szemethy et al., 2021). Поэтому выявление частных аллелей для природных популяций – также насущная проблема.

Весьма удобные маркеры для изучения генетических процессов в популяциях – микросателлитные локусы ДНК (STR-маркеры), представляющие собой тандемные повторы некодирующей части ядерной ДНК. Существует множество работ по оценке популяционных генофондов как домашних свиней, так и диких кабанов в различных регионах (Vernesi et al., 2003; Ferreira et al., 2009; Nikolov et al., 2009; da Silva et al., 2011; Choi et al., 2014; Sahoo et al., 2016; Рябцева и др., 2018; Han et al., 2021; Snegin et al., 2021).

Цель настоящей работы – оценить генетическое разнообразие микросателлитных локусов популяции центральноевропейского кабана (*Sus scrofa scrofa*) и наиболее распространенных пород свиней (*Sus scrofa domesticus*), разводимых в Центрально-Черноземном регионе России. Следует отметить, что ранее подобные исследования в указанном регионе не проводились.

## Материалы и методы

В исследовании было задействовано 320 животных. Выборка из популяций кабанов в количестве 30 голов была произведена на территории Орловской области (районы: Корсаковский, Залогощенский, Новосильский, Покровский, Шаблыкинский). Кабаны были добыты в ходе охотничьего сезона в 2018 г. Для сравнения были использованы выборки из четырех популяций различных пород домашних свиней, разводимых в хозяйствах Центрально-Черноземного региона России: дюрок – 67 голов (Белгородская область), йоркшир – 108 (Курская область), ландрас – 50 (Белгородская область), крупная белая – 65 голов (Воронежская область). Все анализируемые животные относятся к породам канадской селекции.

В качестве ДНК-маркеров использовали 12 микросателлитных локусов, рекомендованных ISAG-FAO (International Society for Animal Genetics, Food and Agriculture Organization) (FAO SoW-AnGR..., 2006) и скомпонованных в одну мультиплексную панель (*S0101*, *S0155*, *S0228*, *S0355*, *S0386*, *SW24*, *SW240*, *SW72*, *SW857*, *SW911*, *SW936*, *SW951*) (табл. 1). Праймеры для ПЦР были подобраны с

**Таблица 1.** Характеристика микросателлитных локусов, рекомендованных ISAG для определения достоверности происхождения свиней

Локус	Длина аллелей, п. н.	Краситель	Праймеры (5'-----3')
S0101	193–221	R6G	F: GAATGCAAAGAGTTCAGTGTAGG R: GTCTCCCTCACACTTACCGCAG
S0155	142–166	TAMRA	F: TGTTCCTGTCTTCTCCTCTGTTG R: AAAGTGAAAGAGTCAATGGCTAT
S0228	218–270	TAMRA	F: GGCATAGGCTGGCAGCAACA R: AGCCACCTCATCTTATCTACACT
S0355	223–277	FAM	F: TCTGGCTCCTACACTCCTTCTTGATG R: TTGGGTGGGTGCTGAAAAATAGGA
S0386	164–182	FAM	F: GAACTCCTGGGTCTTATTTCTA R: GTCAAAAATCTTTTATCTCCAACAGTAT
SW24	95–124	ROX	F: CTTTGGGTGGAGTGTGTGC R: ATCCAAATGCTGCAAGCG
SW240	92–124	R6G	F: AGAAATTAGTGCCTCAAATTGG R: AAACCATTAAGTCCCTAGCAA
SW72	97–125	TAMRA	F: ATCAGAACAGTGCGCCGT R: TTTGAAAATGGGGTGTTC
SW857	137–161	R6G	F: TGAGAGGTCAGTTACAGAAGACC R: GATCCTCCTCCAATCCCAT
SW911	149–177	ROX	F: CTCAGTTCTTTGGGACTGAACC R: CATCTGTGGAAAAAAAAGCC
SW936	81–117	FAM	F: TCTGGAGCTAGCATAAGTGCC R: GTGCAAGTACACATGCAGGG
SW951	124–134	FAM	F: TTTCACAACCTGGCACCAG R: GATCGTGCCCAATGGAC

учетом проведения амплификации всех 12 локусов в одной пробирке. Размер всех амплифицируемых ПЦР-продуктов с учетом всех известных аллелей составил более 300 пар нуклеотидов.

Выделение ДНК у домашних свиней осуществляли из ушных выщипов, а у кабанов – из образцов мышечной ткани. Для этой цели использовали наборы с протеиназой К «ДНК-Экстран-2» (Синтол, Россия). ПЦР-реакцию проводили на амплификаторе Verity (Applied Biosystems, США) в 20 мкл смеси, содержащей 20 нг геномной ДНК, ПЦР-буфер (10 ммоль трис-НСl (рН 8.3), 50 ммоль KCl, 2 ммоль MgCl<sub>2</sub>), 0.25 ммоль dNTP, 0.5 мкмоль праймера, 1 ед. Taq-ДНК-полимеразы (ингибированной для горячего старта).

Параметры ПЦР: 94 °С – 3 мин; (98 °С – 30 с, 59 °С – 120 с, 72 °С – 90 с) – 4 цикла; (94 °С – 30 с, 59 °С – 120 с, 72 °С – 90 с) – 6 циклов; (90 °С – 30 с, 59 °С – 120 с, 72 °С – 75 с) – 20 циклов; 68 °С – 30 мин. Скорость нагрева с 59 до 72 °С составляла не более 0.3 °С/1 с.

Фрагментный анализ ПЦР-продуктов проведен на автоматическом капиллярном ДНК-секвенаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems, США), при этом использовали капилляры длиной 50 см и полимерную матрицу POP-7™. Анализ размера фрагментов осуществляли с помощью программного обеспечения GeneMapper R Software v. 4.1 (Applied Biosystems).

Для статистической обработки полученных данных использовали программы GenAIEx v. 6.5 (Peakall, Smouse, 2006) и PopGene 1.32 (Yeh et al., 1999).

## Результаты

Частоты аллелей микросателлитных локусов, взятых для анализа, представлены в табл. 2. Данные дают представление о распределении различных аллелей среди популяций домашних свиней и кабана.

Наличие частных аллелей в различных популяциях продемонстрировано в табл. 3. Результаты показывают высокое содержание уникальных аллелей в популяции кабана (16 аллелей). Наибольшая частота частных аллелей выявлена в локусах SW24 и SW72 (по 0.25 в каждом). При этом чаще других среди частных аллелей встречается аллель 97 в локусе SW24, и аллель 99 – в локусе SW72. Немного уступают кабана по количеству частных аллелей свиньи породы дюрок, при этом наибольшую частоту встречаемости имели аллели 105 и 111 в локусе SW936 (0.246 и 0.276 соответственно). Крупная белая порода почти в три раза уступает по количеству частных аллелей популяции кабана и свиней породы дюрок. Однако некоторые из оригинальных аллелей встречаются в этой группе животных со значительной частотой. Например, уникальный для этой породы аллель 141 в локусе SW857 отмечен у половины проанализированных животных (час-

**Таблица 2.** Частоты аллелей микросателлитных локусов в популяциях различных пород свиней и кабана

Локус	Популяция					Локус	Популяция					Локус	Популяция				
S0101	1	2	3	4	5	S0386	1	2	3	4	5	SW72	1	2	3	4	5
193	0	0	0.169	0	0	164	0.022	0	0.008	0	0.017	119	0.500	0.361	0	0.250	0.017
195	0	0.055	0	0.090	0.017	166	0.045	0	0.054	0.140	0.133	121	0.097	0	0	0	0.050
197	0	0	0	0.020	0.150	168	0	0.231	0.015	0.060	0.150	123	0.052	0	0	2	0
199	0	0.097	0	0.030	0.017	170	0.007	0	0.131	0.090	10	SW857	1	2	3	4	5
201	0	0.028	0	0	0.083	172	0.060	0.014	0.023	0	0.117	137	0.007	0	0	0	0
203	0	0	0	0	0.050	174	0.112	0.14	0	0.010	0.017	141	0	0	0.500	0	0
205	0.007	0	0.015	0	0	176	0.015	0	0.215	0	0.033	143	0	0	0.008	0	0
207	0	0.319	0.008	0.310	0.317	178	0.022	0.630	0.346	0.630	10	147	0.007	0	0	0	0
209	0	0.241	0.061	0.280	0.200	180	0.649	0.083	0.208	0.040	0.017	149	0	0	0.231	0	0.317
211	0.851	0.014	0.746	0.210	0.100	182	0.067	0.028	0	0.030	11	151	0	0.352	0.100	0.370	0.150
213	0.142	0.176	0	0.060	0	SW24	1	2	3	4	5	153	0.052	0.194	0.077	0	0.333
215	0	0.069	0	0	2	95	0	0	0	0	0.050	155	0.627	0.014	0	0	0.050
217	0	0	0	0	2	97	0	0	0	0	0.183	157	0	0.241	0.054	0.470	0.067
S0155	1	2	3	4	5	99	0	0	0	0	0.017	159	0.298	0.143	0.031	0.160	0.083
144	0.015	0	0	0	0	101	0.037	0	0	0	0.017	161	0.007	0.056	0	0	0
146	0.022	6	0.061	0	0.433	105	0	0	0.046	0.410	0.050	SW911	1	2	3	4	5
148	0.007	0.352	0.008	0.250	0.117	107	0	0.245	0	0	0.050	149	0	0	0.046	0	0.017
150	0	0	0	0	0.017	109	0.455	0.157	0	0	0.050	151	0.007	0	0	0	0
152	0.007	0	0	0	0	111	0	0	0.261	0.010	0.017	153	0.022	3	0	0	0
154	0	0	0	0	0.133	113	0	0.018	0.046	0	0	155	0	0	0.208	0	0
156	0.589	0	0.208	0	0.017	115	0.134	0.111	0.069	0.150	0.067	157	0.187	0.217	0.100	0.350	0
158	0	0.264	0.346	0.420	0.100	117	0	0.060	0.354	0.310	0.267	159	0	0	0.485	0	0.200
160	0.022	0.356	0.223	0.330	0.083	119	0.052	0.380	0.215	0.070	0.067	161	0	0.444	0.054	0.430	0.117
162	0.328	0	0.154	0	0.083	121	0.216	0.028	0.008	0.030	0.133	163	0.537	0	0.008	0	0.117
164	0.007	0	0	0	0	123	0.097	0	0	0.020	0.033	165	0	0	0.015	0	0.333
166	0	0	0	0	0.017	125	0.007	0	0	0	0	167	0	0.264	0.085	0.130	0.017
S0228	1	2	3	4	5	SW240	1	2	3	4	5	SW911	1	2	3	4	5
220	0.015	0.236	0.008	0.240	0	93	0	0.305	0	0	0	169	0.119	0.060	0	0.090	11
222	0.134	0.278	0	0.060	0.017	97	0.007	0	0.231	0	0.017	171	0.112	0	0	0	0.017
224	0.157	0.018	0	0.040	0	99	0	0	0.008	0	0.367	177	0.015	0	0	0	0
226	0	0	0.061	0.030	0	101	0.060	0	0.185	0	0.033	SW936	1	2	3	4	5
228	0	0.056	0.023	0.050	0.433	103	0.082	0	0	0	0.017	85	0	0	0	0.500	0.033
230	0.037	0	0	0.020	0.017	105	0.254	0	0.200	0	0	87	0.015	0.500	0	0	0
232	0.022	0.014	0	0.090	0.017	107	0.164	0	0	0.030	0	91	0	0	0	0.500	0.383
234	0.022	0.167	0	0.330	0	109	0.246	0.046	0	0.120	0	93	0	0.500	0.346	0	0.150
236	0.007	0.060	0	0.040	0.267	111	0	0.028	0	0.030	0	95	0	0	0.254	0	0
238	0	0.028	0.061	0.010	0.050	113	0	0.018	0.315	0	0.233	97	0	0	0	0	0.150
240	0.007	0.055	0.015	0.010	0.033	115	0	0.055	0	0	0.133	99	0	0	0	0	0.050
242	0	0.028	0.015	0.020	0.083	117	0.030	0.088	0.054	0.430	0	101	0	0	0	0	0.017
244	0	0	0.515	0.020	0.050	119	0.127	0.296	0	0	0	103	0.007	0	0	0	0.033
246	0.366	0.032	0.031	0	0	121	0.015	0.162	0.008	0.390	0.033	105	0.246	0	0	0	0
248	0.231	0.028	0.269	0.040	0.033	123	0.015	0	0	0	0.167	107	0.022	0	0.231	0	0.183
S0355	1	2	3	4	5	SW72	1	2	3	4	5	109	0.045	0	5	0	0
243	0	0	0.415	0	0.667	99	0	0	0	0	0.233	111	0.276	0	0	0	0
245	0	0.125	0	0.110	0.083	101	0.015	0	0	0	0.033	113	0.246	0	0.061	0	0
247	1.0	0	0.300	0	0	103	0	0	0	0	0.017	115	0.097	0	0.069	0	0
249	0	0.088	0	0.190	0	105	0	0	0.162	0.420	0.133	117	0.045	0	0	0	0
255	0	0	0	0	0.033	107	0	0.245	0.115	0	0.017	SW951	1	2	3	4	5
259	0	0.301	0	0.210	0.100	109	0.298	0.171	0	0	0.050	126	0.134	0	0.154	0	0.383
261	0	0	0	0	0.050	111	0.007	0	0	0	0	128	0.045	1.0	0.246	1.0	0.200
269	0	0	0	0	0.067	113	0.015	0	0.531	0	0.133	130	0.619	0	0.054	0	0.067
271	0	0	0.285	0.160	0	115	0	0.181	0.192	0.220	0.150	132	0.134	0	0.546	0	0.350
273	0	0.486	0	0.330	0	117	0.015	0.042	0	0.090	0.167	134	0.067	0	0	0	0

Примечание. Популяции: 1 – дюрк; 2 – йоркшир; 3 – крупная белая; 4 – ландрас; 5 – кабан.

**Таблица 3.** Приватные аллели в исследуемых популяциях различных пород свиней и кабана

Популяция	Локусы										
	S0101	S0155	S0355	SW24	SW240	SW72	SW857	SW911	SW936	SW951	
Дюрок	144, 152, 164			125	111		137, 147	151, 177	105, 111, 117	134	
Йоркшир	93										
Крупная белая	193						141, 143	155	95		
Кабан	203, 217	150, 154, 166	255, 261, 269	95, 97, 99	99, 103					97, 99, 101	

Примечание. В популяции свиней породы ландрас приватных аллелей не обнаружено.

**Таблица 4.** Генетическое разнообразие в исследуемых группах свиней и кабана (Mean ± SE)

Популяция	N	P, %	Aa	Ae	I	Ho	He	F	N <sub>pa</sub>
Дюрок	67	91.7	6.917±0.802	2.913±0.396	1.191±0.157	0.525±0.079	0.569±0.068	0.076±0.076	1.083±0.336
Йоркшир	108	91.7	5.667±0.847	3.452±0.384	1.287±0.156	0.716±0.086	0.642±0.065	-0.128±0.104	0.083±0.083
Крупная белая	65	100.0	6.167±0.534	3.350±0.241	1.362±0.074	0.660±0.060	0.680±0.029	0.022±0.075	0.417±0.193
Ландрас	50	91.7	5.250±0.978	3.124±0.336	1.201±0.147	0.713±0.081	0.618±0.062	-0.175±0.101	0.000
Кабан	30	100.0	8.583±0.712	4.702±0.444	1.717±0.091	0.844±0.038	0.763±0.026	-0.106±0.033	1.333±0.414

Примечание. N – число особей в выборке; P – процент полиморфных локусов; Aa – среднее число аллелей; Ae – эффективное число аллелей; I – индекс Шеннона; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; He – ожидаемая гетерозиготность; F – коэффициент инбридинга; N<sub>pa</sub> – среднее число приватных аллелей на локус; Mean ± SE – среднее ± ошибка среднего.

**Таблица 5.** Результаты проверки генотипического равновесия Харди–Вайнберга для 12 микросателлитных локусов ДНК в стадах свиней разных пород и кабана на основе G-теста максимального правдоподобия (likelihood ratio G-test)

Локус	Популяция				
	Дюрок	Йоркшир	Крупная белая	Ландрас	Кабан
S0101	ns	< 0.001	ns	ns	ns
S0155	ns	ns	ns	0.019	ns
S0228	0.014	< 0.001	ns	ns	ns
S0355	mono	ns	ns	< 0.001	ns
S0386	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	ns
SW24	ns	< 0.001	< 0.001	0.004	ns
SW240	ns	< 0.001	< 0.001	< 0.001	ns
SW72	ns	< 0.001	ns	0.001	ns
SW857	ns	< 0.001	ns	< 0.001	ns
SW911	ns	< 0.001	ns	0.032	ns
SW936	ns	< 0.001	0.014	< 0.001	0.002
SW951	< 0.001	mono	0.017	mono	< 0.001

Примечание. ns – соответствие равновесию Харди–Вайнберга,  $p > 0.05$ ; mono – мономорфный локус.

тота 0.5). В популяции ландрас приватных аллелей не обнаружено и один приватный аллель отмечен в популяции йоркшир.

Популяция кабана имеет достоверно высокие значения показателей генетической изменчивости по сравнению с породами свиней. Сопоставление осуществлялось с помощью критерия  $\chi^2$  Пирсона ( $p < 0.05$ ) (табл. 4).

Уровень инбридинга (F) в изучаемых группах оказался невысоким, а в популяциях кабана, а также свиней пород

йоркшир, ландрас он получил отрицательное значение из-за преобладания фактической гетерозиготности над теоретически ожидаемой (см. табл. 4).

Результаты проверки генотипического равновесия Харди–Вайнберга на основе G-теста максимального правдоподобия демонстрируют, что в популяции кабана большинство локусов находилось в состоянии генотипического равновесия Харди–Вайнберга (табл. 5). Напротив, в популяциях различных пород свиней часть локусов по-

**Таблица 6.** Результаты теста на нейтральность

Эвенса–Ваттерсона для 12 локусов микросателлитной ДНК для различных пород свиней и кабана (приведены только локусы, для которых гипотеза о нейтральности достоверно отклоняется)

Популяция	Локус	Obs. F	L95–U95
Йоркшир	S0155	0.321	0.332–0.906
	SW72	0.254	0.282–0.893
	SW936	0.500	0.502–0.991
Крупная белая	S0355	0.344	0.367–0.970
	S0155	0.348	0.371–0.961
	S0355	0.227	0.267–0.831
Ландрас	S0355	0.227	0.267–0.831
	SW936	0.500	0.503–0.980

Примечание. Obs. F – фактическая сумма квадратов частот аллелей; L95, U95 – нижнее и верхнее значения 95 % доверительного интервала оценки Obs. F, рассчитанные на основании 1000 симуляций.

казывают достоверное отклонение от указанного равновесия. Кроме того, в трех группах (дюрок, йоркшир и ландрас) отмечены мономорфные локусы. В популяциях йоркшир, крупная белая и ландрас также присутствовали микросателлитные локусы, для которых гипотеза о нейтральности достоверно отклонялась на основании результатов теста Эвенса–Ваттерсона (Ewens, 1972; Watterson, 1978) (табл. 6). Больше всего таких локусов отмечено в породе йоркшир и ландрас.

Степень подобия генетической структуры свиней была оценена с использованием анализа главных координат, результатом которого стала ординация центроидов разных стад в пространстве первых двух главных координат на основании матрицы попарных оценок генетических дистанций M. Nei (табл. 7, см. рисунок). Согласно полученным данным, наиболее удаленными оказались популяции породы дюрок и кабана, а самыми генетически близкими – породы йоркшир и ландрас. Ближе всех к популяции кабана была порода крупная белая.

Оценка эффективной численности была проведена с использованием метода, основанного на неравновесии по сцеплению (linkage disequilibrium, LD) (Hill 1981; Waples, 2006; Waples, Do, 2010), а также МС-метода (the molecular coancestry method) (Nomura, 2008). Расчеты выполнены с помощью программы NeEstimator V2 (Do et al., 2014). Результаты приведены в табл. 8.

### Обсуждение

Достоверно высокие показатели генетической изменчивости ( $p < 0.05$ ), отмеченные в популяции кабана, – вполне ожидаемое явление, несмотря на то, что выборка из проанализированной группы была меньше выборки из стад домашних свиней. Это наглядно демонстрирует последствия панмиксии и генетико-автоматических процессов, которые в сочетании с естественным отбором формируют генофонды природных популяций. Причем в анализируемой нами популяции кабана уровень фак-

**Таблица 7.** Значения генетических расстояний (по M. Nei) между исследуемыми группами свиней и кабана

Популяция	Дюрок	Йоркшир	Крупная белая	Ландрас	Кабан
Дюрок	0.000				
Йоркшир	1.831	0.000			
Крупная белая	0.988	1.209	0.000		
Ландрас	1.976	0.318	1.087	0.000	
Кабан	1.803	1.091	0.707	0.968	0.000



Ординация центроидов на основании матрицы попарных оценок генетических дистанций M. Nei на основе распределения частот аллелей 12 локусов МС-ДНК.

**Таблица 8.** Оценки эффективной численности популяции ( $N_e$ ,  $N_{eb}$ ) для стад различных пород свиней, рассчитанные на основе LD- и МС-метода с использованием 12 локусов МС-ДНК

Популяция	LD-метод		МС-метод	
	$N_e$	95 % CI	$N_{eb}$	95 % CI
Дюрок	86.1	54.9–164.2	19.4	2.3–54.0
Йоркшир	7.4	5.9–8.9	7.6	4.3–11.7
Крупная белая	44.6	34.0–60.9	15.5	6.7–28.0
Ландрас	9.0	6.6–11.8	2.1	1.3–3.5
Кабан	21.8	17.1–28.9	4.0	2.7–5.6

Примечание. 95 % CI – границы 95 % доверительного интервала.

тической гетерозиготности был достоверно выше, чем в популяциях этого животного как в Европе, так и в Азии. При этом орловская группа по уровню генетического разнообразия была сходной с китайскими и вьетнамскими популяциями кабана (табл. 9).

Напротив, переход ряда локусов в мономорфное состояние и отсутствие равновесия по Харди–Вайнбергу, отмеченное нами по большинству локусов у пород домашних свиней, – следствие длительной искусственной селекционной работы, в результате которой были утраче-

**Таблица 9.** Уровень фактической гетерозиготности ( $H_o$ ) по микросателлитным маркерам в различных популяциях кабана

Страна	$H_o$	Литературный источник	Страна	$H_o$	Литературный источник
Португалия	0.627	Ferreira et al., 2009	Япония	0.473	Choi et al., 2014
Южная Корея	0.682	Han et al., 2021	Индонезия	0.658	
	0.422–0.673	Choi et al., 2014	Россия		
Болгария	0.620	Nikolov et al., 2009	Приморский край	0.710	Choi et al., 2014
Германия	0.460		Кировская область	0.463	Гладырь и др., 2009
Италия	0.520-0.720	Vernesi et al., 2003	Ярославская область	0.535	
Венгрия	0.750		Оренбургская область	0.722	
Китай	0.845	Choi et al., 2014	Краснодарский край	0.614	
Вьетнам	0.859		Хабаровский край	0.670	

ны многие аллели «дикого» типа, что привело к потере генетического разнообразия. Об этом же свидетельствует достоверное отклонение от нейтральности некоторых микросателлитных локусов в породах ландрас, йоркшир и крупная белая, которое было нами установлено с помощью теста Эвенса–Ваттерсона (см. табл. 6).

Следствием аллельного разнообразия является большое количество частных аллелей, отмечаемое в популяции кабана. Вместе с тем популяция свиней породы дюрок, несмотря на большое число частных аллелей, была самой мономорфной среди изученных групп. Вероятно, это свидетельствует о длительной селекции данной породы красной масти в условиях Северо-Американского континента, изолированной от скрещивания с другими породами свиней, включая породы белой масти европейского происхождения (крупная белая, йоркшир и ландрас). Этим можно объяснить значительную генетическую дистанцию породы дюрок как от кабана, так и от европейских пород свиней. Возможно, наличие оригинальных аллелей в исследуемых популяциях в дальнейшем можно будет использовать для диагностики как породной принадлежности свиней, так и принадлежности к популяции дикого кабана.

Нужно отметить, что наши результаты отчасти согласуются с данными, полученными в работе Е.А. Гладырь с коллегами (2009). В их исследовании уровень фактической гетерозиготности в трех популяциях кабана из пяти оказался выше, чем у домашних свиней. Однако среднее число эффективных аллелей было одинаковым ( $A_e = 2.6$ ). По числу частных аллелей популяция кабана также превзошла домашних свиней (21 против 10 соответственно).

Расчет эффективной численности на основе LD-метода выявил, что почти во всех изученных группах, включая и популяцию кабана, эффективный размер был меньше 50 особей. Исключение составила только порода дюрок ( $N_e = 86.1$ ). Данные свидетельствуют о наблюдаемом неравновесии по сцеплению, которое вызвано, вероятно, близкородственным скрещиванием в анализируемых группах домашних свиней. Такой генетический дрейф породил неслучайную ассоциацию между аллелями в разных локусах.

Расчеты, проведенные с помощью МС-метода, показали еще меньшие значения. Это, вероятнее всего, связано с малым количеством родительских особей (в первую очередь, самцов), которые являются основателями исследуемых популяций. Следует отметить, что аналогичная картина была в работе по оценке эффективного размера популяции породы свиней *Gochu Asturcelta*, находящейся под угрозой исчезновения (Menendez et al., 2016).

Если в отношении пород домашних свиней результаты были сопоставимыми с данными, полученными в других работах, где  $N_e$  в целом варьировала от 20 до 92 голов (Šveistienė, Razmaitė, 2013; Krupa et al., 2015; Zanella et al., 2016; Lugovoy et al., 2018), то в отношении популяции кабана результат оказался несколько неожиданным, так как в проведенных ранее исследованиях эффективная численность ( $N_e$ ) природных популяций находилась в диапазоне от 180 до 1477 голов (Cowled et al., 2008; Herero-Medrano et al., 2013).

Такое низкое значение  $N_e$ , отмеченное в популяции кабана Орловской области, можно отчасти объяснить небольшой выборкой, однако возможны и другие более серьезные причины. В частности, известно, что на территории Центрально-Черноземного региона, куда входит указанная область, довольно часто фиксируют вспышки африканской чумы свиней (*Pestis africana suum*) (<https://www.kommersant.ru/doc/4236233>), вследствие чего происходит падёж кабанов. Кроме того, для недопущения распространения инфекции охотничьи хозяйства вынуждены производить отстрел значительной части животных. Вероятно, эти факторы сказываются на эффективном размере популяций дикого кабана.

## Заключение

Таким образом, на основании проведенных исследований продемонстрировано сокращение генетического разнообразия пород домашних свиней по сравнению с природной популяцией кабана. Наличие частных аллелей может в дальнейшем помочь в идентификации кабана и разных пород свиней. Низкие значения эффективной численности исследуемых групп требуют внимания со стороны селекционеров в отношении разводимых пород свиней.

В частности, свиноводческим компаниям исследуемого региона необходимо использовать большее количество производителей (в первую очередь самцов) для получения ремонтного поголовья. В отношении популяций кабана профилактический отстрел и промысловая нагрузка должны осуществляться под контролем природоохранных органов с обязательным мониторингом состояния популяционных генофондов.

## Список литературы / References

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003.  
[Altukhov Yu.P. Genetic Processes in Populations. Moscow: Akademkniga Publ., 2003. (in Russian)]
- Гладырь Е.А., Эрнст Л.К., Костюнина О.В. Изучение генома свиней (*Sus scrofa*) с использованием ДНК-маркеров. *С.-х. биология*. 2009;2:16-26.  
[Gladyr E.A., Ernst L.K., Kostyunina O.V. Study of *Sus scrofa* genome with the use of DNA-markers. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2009;2:16-26. (in Russian)]
- Зиновьева Н.А., Костюнина О.В., Экономов А.В., Шевнина М.С., Домский И.А., Гладырь Е.А., Брем Г. Полиморфизм генов, ассоциированных с локусами количественных признаков, у кабана (*Sus scrofa* L. 1758), обитающего на территории России. *С.-х. биология*. 2013;2:77-82. DOI 10.15389/agrobiology.2013.2.77rus  
[Zinovieva N.A., Kostyunina O.V., Ekonomov A.V., Shevnina M.S., Domskey I.A., Gladyr E.A., Brem G. Polymorphism of genes associated with the quantitative trait loci in wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in Russia. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2013;2:77-82. DOI 10.15389/agrobiology.2013.2.77rus (in Russian)]
- Кипень В.Н., Рябцева А.О., Котова С.А., Цыбовский И.С. Современные подходы к дифференциации кабана европейского (*Sus scrofa scrofa*) и его домашней разновидности (*Sus scrofa domesticus*) с использованием молекулярно-генетических методов. *Вопр. криминологии, криминалистики и судебной экспертизы*. 2016;2(40):127-134.  
[Kipen V.N., Ryabtseva A.O., Kotova S.A., Tsybovskiy I.S. Modern approaches to the differentiation of the European wild boar (*Sus scrofa scrofa*) and its domestic variety (*Sus scrofa domesticus*) using molecular genetic methods. *Voprosy Kriminologii, Kriminalistiki i Sudebnoy Ekspertizy = Questions of Criminology, Forensic Science and Forensic Examination*. 2016; 2(40):127-134. (in Russian)]
- Рябцева А.О., Цыбовский И.С., Котова С.А. Микросателлитные маркеры в исследовании полиморфизма дикого кабана (*Sus scrofa*) и свиньи домашней (*Sus scrofa domesticus*), обитающих на территории Республики Беларусь. *Молекуляр. и прикл. генетика*. 2018;25:56-66.  
[Ryabtseva A.O., Tsybovskiy I.S., Kotova S.A. Microsatellite markers in the study of polymorphism of wild boar (*Sus scrofa*) and domestic pig (*Sus scrofa domesticus*) inhabiting the territory of the Republic of Belarus. *Molekulyarnaya i Prikladnaya Genetika = Molecular and Applied Genetics*. 2018;25:56-66. (in Russian)]
- Choi S.K., Lee J.-E., Kim Y.-J., Min M.-S., Voloshina I., Myslenkov A., Oh J.G., Kim T.-H., Markov N., Seryodkin I., Ishiguro N., Yu L., Zhang Y.-P., Lee H., Kim K.S. Genetic structure of wild boar (*Sus scrofa*) populations from East Asia based on microsatellite loci analyses. *BMC Genet*. 2014;15:85. DOI 10.1186/1471-2156-15-85.
- Cowled B.D., Aldenhoven J., Odeh I.O.A., Garrett T., Moran Ch., Lapidge S.J. Feral pig population structuring in the rangelands of eastern Australia: applications for designing adaptive management units. *Cons. Genet*. 2008;9:211-224. DOI 10.1007/s10592-007-9331-1.
- Do C., Waples R.S., Peel D., Macbeth G.M., Tillet B.J., Ovenden J.R. NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (*N<sub>e</sub>*) from genetic data. *Mol. Ecol. Resour*. 2014;14(1):209-214. DOI 10.1111/1755-0998.12157.
- Ewens W. The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theor. Popul. Biol*. 1972;3:87-112.
- FAO SoW-AnGR. The State of the World's Animal Genetic Resources. Rome, 2006.
- Ferreira E., Souto L., Soares A.M.V.M., Fonseca C. Genetic structure of the wild boar population in Portugal: Evidence of a recent bottleneck. *Mamm. Biol*. 2009;74:274-285. DOI 10.1016/j.mambio.2008.05.009.
- Han S.W., Park H.Ch., Kim J.H., Suh J.H., Lee H., Min M.S. Population genetic structure of wild boar and dispersal performance based on kinship analysis in the Northern Region of South Korea. *Research Square*. 2021. DOI 10.21203/rs.3.rs-368091/v1.
- Herrero-Medrano J.M., Megens H.J., Groenen M.A.M., Ramis G., Bosse M., Perez-Enciso M., Crooijmans R.P. Conservation genomic analysis of domestic and wild pig populations from the Iberian Peninsula. *BMC Genet*. 2013;14(1):106. DOI 10.1186/1471-2156-14-106.
- Hill W.G. Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium. *Genet. Res*. 1981;38(3):209-216.
- Krupa E., Žáková E., Krupová Z. Evaluation of inbreeding and genetic variability of five pig breeds in Czech Republic. *Asian-Australas. J. Anim. Sci*. 2015;28(1):25-36. DOI 10.5713/ajas.14.0251.
- Lorenzini R., Fanelli R., Tancredi F., Siclari A., Garofalo L. Matching STR and SNP genotyping to discriminate between wild boar, domestic pigs and their recent hybrids for forensic purposes. *Sci. Rep*. 2020;10:3188. DOI 10.1038/s41598-020-59644-6.
- Lugovoy S.I., Kharzinova V.R., Kramarenko S.S., Lykhach A.V., Kramarenko A.S., Lykhach V.Ya. Genetic polymorphism of microsatellite loci and their association with reproductive traits in Ukrainian meat breed pigs. *Cytol. Genet*. 2018;52(5):360-367. DOI 10.3103/S0095452718050079.
- Menendez J., Alvarez I., Fernandez I., Menendez-Arias N.A., Goyache F. Assessing performance of single-sample molecular genetic methods to estimate effective population size: empirical evidence from the endangered Gochu Asturcelta pig breed. *Ecol. Evol*. 2016;6(14):4971-4980. DOI 10.1002/ece3.2240.
- Mihalik B., Frank K., Astuti P.K., Szemethy D., Szendrei L., Szemethy L., Kusza S., Stéger V. Population genetic structure of the wild boar (*Sus scrofa*) in the Carpathian Basin. *Genes*. 2020;11:1194. DOI 10.3390/genes11101194.
- Nikolov I.S., Gum B., Markov G., Kuehn R. Population genetic structure of wild boar *Sus scrofa* in Bulgaria as revealed by microsatellite analysis. *Acta Theriol*. 2009;54(3):193-205. DOI 10.4098/j.at.0001-7051.049.2008.
- Nomura T. Estimation of effective number of breeders from molecular coancestry of single cohort sample. *Evol. Appl*. 2008;1(3):462-474. DOI 10.1111/j.1752-4571.2008.00015.x.
- Peakall R., Smouse P.E. GenA1Ex V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes*. 2006;6(1):288-295.
- Rębała K., Rabtsava A.A., Kotova S.A., Kipen V.N., Zhurina N.V., Gandzha A.I., Tsybovsky I.S. STR profiling for discrimination between wild and domestic swine specimens and between main breeds of domestic pigs reared in Belarus. *PLoS One*. 2016;11(11):e0166563. DOI 10.1371/journal.pone.0166563.
- Sahoo N.R., Naskar S., Banik S., Pankaj P.K. Microsatellite based diversity analysis of native pigs of North-Eastern India. *Indian J. Anim. Res*. 2016;50(6):831-838. DOI 10.18805/ijar.7086.
- Silva P.V.C., Lui J.F., Band G.O., Regitano L.C.A., Grossi S.F., Soltero B.P., Nunes C.S. Genetic variability among the wild boars (*Sus scrofa scrofa*), crossbred animals and pigs using microsatellite markers (STRs). *Braz. Arch. Biol. Technol*. 2011;54(2):301-306.
- Snegin E.A., Kramarenko A.S., Artemchuk O.Y., Kramarenko S.S. Intra- and interbreed genetic heterogeneity and divergence in four commercial pig breeds based on microsatellite markers. *Regul. Mech. Biosyst*. 2021;12(1):128-135. DOI 10.15421/022120.



- Szemethy D., Mihalik B., Frank K., Nagy T., Újváry D., Kusza S., Szemethy L., Barta E., Stéger V. Development of wild boar species-specific DNA markers for a potential quality control and traceability method in meat products. *Food Anal. Methods*. 2021;14:18-27. DOI 10.1007/s12161-020-01840-1.
- Šveistienė R., Razmaitė V. Animal genetic resources in Lithuania. *Slovak J. Anim. Sci.* 2013;46(4):131-136.
- Vernesì C., Crestanello B., Pecchioli E., Tartari D., Caramelli D., Hauffe H., Bertorelle G. The genetic impact of demographic decline and reintroduction in the wild boar (*Sus scrofa*): a microsatellite analysis. *Mol. Ecol.* 2003;12(3):585-595. DOI 10.1046/j.1365-294x.2003.01763.x.
- Waples R.S. A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conserv. Genet.* 2006;7(2):167-184. DOI 10.1007/s10592-005-9100-y.
- Waples R.S., Do C. Linkage disequilibrium estimates of contemporary  $N_e$  using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evol. Appl.* 2010; 3(3):244-262. DOI 10.1111/j.1752-4571.2009.00104.x.
- Watterson G. The homozygosity test of neutrality. *Genetics*. 1978;88: 405-417.
- Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE Version 1.32: Microsoft Window-Based Freeware for Population Genetic Analysis. Edmonton: University of Alberta, Center of International Forestry Research, 1999.
- Zanella R., Peixoto J.O., Cardoso F.F., Cardoso L.L., Biegelmeier P., Cantao M.E., Otaviano A., Freitas M.S., Caetano A.R., Ledur M.C. Genetic diversity analysis of two commercial breeds of pigs using genomic and pedigree data. *Genet. Sel. Evol.* 2016;48(24). DOI 10.1186/s12711-016-0203-3.

---

#### ORCID ID

E.A. Snegin orcid.org/0000-0002-7574-6910  
V.M. Makeeva orcid.org/0000-0002-4360-5371  
A.P. Kaledin orcid.org/0000-0002-1769-5043  
A.M. Ostapchuk orcid.org/0000-0002-9202-8611  
I.D. Alazneli orcid.org/0000-0001-9305-8030  
A.V. Smurov orcid.org/0000-0001-5143-1634

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 21.03.2021. После доработки 18.09.2021. Принята к публикации 27.09.2021.