


## Паттерн генетического разнообразия у локальных и коммерческих пород свиней на основе анализа микросателлитов

В.Р. Харзинова , Н.А. Зиновьева

Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, Дубровицы, Московская область, Россия  
 e-mail: veronika0784@mail.ru


**Аннотация.** Одной из основных задач генетики и селекции животных является оценка генетического разнообразия и исследование генетических взаимоотношений между различными породами и популяциями с помощью методов молекулярно-генетического анализа. Нами проведен анализ полиморфизма микросателлитов и получена информация о состоянии генетического разнообразия и структуры популяций локальных пород свиней, разводимых на территории России (кемеровская, беркширская, ливенская, мангалица, цивильская), Республики Беларусь (крупная белая, черно-пестрая), Украины (степная белая), а также коммерческих пород импортного происхождения отечественной репродукции (крупная белая, ландрас, дюрок). Материалом для исследований служили пробы ткани 1194 образцов свиней из биоресурсной коллекции «Банк генетического материала животных и птиц» ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста. Полиморфизм 10 STR-локусов (S0155, S0355, S0386, SW24, SO005, SW72, SW951, S0101, SW240, SW857) определяли по ранее разработанной методике с помощью генетического анализатора ABI3130xl (Applied Biosystems, США). Для оценки аллелофонда каждой породы рассчитывали среднее число аллелей ( $N_A$ ) и эффективное число аллелей ( $N_E$ ) на locus, аллельное разнообразие ( $A_R$ ), вычисленное с применением процедуры рарификации, наблюдаемую ( $H_O$ ) и ожидаемую ( $H_E$ ) гетерозиготность, индекс фиксации ( $F_{IS}$ ). Степень генетической дифференциации пород оценивали на основании попарных значений  $F_{ST}$  и  $D$ . Анализ параметров аллельного и генетического разнообразия локальных пород показал максимальный уровень полиморфности у свиней украинской степной породы ( $N_A = 6.500$ ,  $N_E = 3.709$ ,  $A_R = 6.020$ ), а минимальный – у свиней породы дюрок (4.875, 2.119 и 3.821 соответственно). Наиболее высокий уровень генетического разнообразия выявлен у свиней крупной белой породы Республики Беларусь ( $H_O = 0.707$ ,  $H_E = 0.702$ ). Минимальный уровень генетического разнообразия установлен у свиней импортных пород ландрас ( $H_O = 0.459$ ,  $H_E = 0.400$ ) и дюрок ( $H_O = 0.480$ ,  $H_E = 0.469$ ), что, возможно, указывает на высокое давление отбора в этих породах. По результатам филогенетического анализа выявлена генетическая обособленность пород свиней корня крупной белой породы, в создании которых принимали участие беркширские свиньи, и отдаленность пород ландрас и мангалица. Кластерный анализ показал генетическую консолидированность свиней пород черно-пестрая, беркширская и мангалица. Отличной от других пород генетической структурой характеризовались также импортные породы свиней с кластеризацией в зависимости от происхождения. Информация, полученная в ходе исследований, может служить руководством для стратегий управления и разведения изученных пород свиней с целью лучшего их использования и сохранения.

**Ключевые слова:** породы свиней; микросателлиты; генетическое разнообразие.

**Для цитирования:** Харзинова В.Р., Зиновьева Н.А. Паттерн генетического разнообразия у локальных и коммерческих пород свиней на основе анализа микросателлитов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020; 24(7):747-754. DOI 10.18699/VJ20.669

## The pattern of genetic diversity of different breeds of pigs based on microsatellite analysis

V.R. Kharzinova , N.A. Zinovieva

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry, Dubrovitsy, Moscow region, Russia  
 e-mail: veronika0784@mail.ru

**Abstract.** One of the main tasks of genetics and animal breeding is the assessment of genetic diversity and the study of genetic relationships between different breeds and populations using molecular genetic analysis methods. We analysed the polymorphism of microsatellites and the information on the state of genetic diversity and the population structure of local breeds in Russia: the Kemerovo, the Berkshire, the Liven, the Mangalitsa, and the Civilian; in the Republic of Belarus: the Large White and the Black-and-White; and in Ukraine: the White Steppe, as well as commercial breeds of imported origin of domestic reproduction: the Large White, the Landrace, and the Duroc. The materials used for this study were the tissue and DNA samples extracted from 1,194 pigs and DNA of the UNU “Genetic material bank of domestic and wild animal species and birds” of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry.

Polymorphisms of 10 microsatellites (S0155, S0355, S0386, SW24, SO005, SW72, SW951, S0101, SW240, and SW857) were determined according to the previously developed technique using DNA analyser ABI3130xl. To estimate the allele pool of each population, the average number of alleles ( $N_A$ ), the effective number of alleles ( $N_E$ ) based on the locus, the rarified allelic richness ( $A_R$ ), the observed ( $H_O$ ) and expected ( $H_E$ ) heterozygosity, and the fixation index ( $F_{IS}$ ) were calculated. The degree of genetic differentiation of the breeds was assessed based on the pairwise values of  $F_{ST}$  and  $D$ . The analysis of the allelic and genetic diversity parameters of the local breeds showed that the maximum and minimum levels of polymorphism were observed in pigs of the Ukrainian White Steppe breed ( $N_A = 6.500$ ,  $N_E = 3.709$ , and  $A_R = 6.020$ ) and in pigs of the Duroc breed ( $N_A = 4.875$ ,  $N_E = 2.119$ , and  $A_R = 3.821$ ), respectively. The highest level of genetic diversity was found in the Large White breed of the Republic of Belarus ( $H_O = 0.707$  and  $N_E = 0.702$ ). The minimum level of genetic diversity was found in pigs of the imported breeds – the Landrace ( $H_O = 0.459$ ,  $H_E = 0.400$ ) and the Duroc ( $H_O = 0.480$ ,  $H_E = 0.469$ ) – indicating a high selection pressure in these breeds. Based on the results of phylogenetic analysis, the genetic origin of Large White pigs, the breeds, from which the Berkshire pigs originated, and the genetic detachment of the Landrace from the Mangalitsa breeds were revealed. The cluster analysis showed a genetic consolidation of the Black-and-White, the Berkshire, and the Mangalitsa pigs. Additionally, the imported breeds with clustering depending on the origin were characterised by a genetic structure different from that of the other breeds. The information obtained from these studies can serve as a guide for the management and breeding strategies of the pig breeds studied, to allow their better use and conservation.

Key words: pig breeds; microsatellites; genetic diversity.

**For citation:** Kharzinova V.R., Zinovieva N.A. The pattern of genetic diversity of different breeds of pigs based on microsatellite analysis. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(7): 747-754. DOI 10.18699/VJ20.669

## Введение

В настоящее время промышленное производство свинины основано на использовании ограниченного числа коммерческих пород свиней импортного происхождения. Данные породы хорошо приспособлены к интенсивным производственным системам, направленным на максимальную реализацию генетического потенциала продуктивности (Миñoz et al., 2019). Наряду с зарубежными существует локальные (местные) породы, которые являются носителями уникальных форм изменчивости и составляют национальные генетические ресурсы сельскохозяйственных видов животных. Несмотря на свою немногочисленность, локальные породы не утратили значения и в современных условиях развития животноводства. Такие породы, имея более низкую продуктивность по сравнению с коммерческими, характеризуются большей индивидуальной изменчивостью, конституциональной крепостью, стрессоустойчивостью и хорошей адаптацией к местным климатическим условиям (Харзинова и др., 2017).

Локальные породы рассматриваются сегодня в качестве незаменимых генетических ресурсов для создания географически ориентированных систем органического производства продукции животноводства. По мнению Ю.А. Столповского (2013), из-за включения в мировое сельское хозяйство транснациональных животноводческих индустрий создается опасность сокращения национальных генетических ресурсов, зависимости от импорта продовольствия и селекционных достижений, а также появляется угроза глобализации распространения инфекций и скрытых генетических дефектов. Отсюда следует все возрастающая важность не только изучения генофондов сельскохозяйственных видов животных импортного происхождения, но и сохранения генетических ресурсов местных пород.

Согласно руководству по разработке национальных планов управления генетическими ресурсами сельскохозяйственных животных (FAO, 1998), была предложена интегрированная программа всемирного управления генетическими ресурсами сельскохозяйственных животных

с использованием эталонных микросателлитных маркеров (короткие tandemные повторы – short tandem repeats, STR) (Egito et al., 2007). На сегодняшний день имеется множество публикаций, в которых показана прикладная значимость STR для характеристики генетического разнообразия и структуры пород свиней как коммерческого (Зиновьева и др., 2012; Vrtková et al., 2012; Szmatola et al., 2016), так и местного разведения (Kaul et al., 2002; Kramarenko et al., 2018). Однако сравнительные исследования всего многообразия локальных и коммерческих пород свиней, разводимых на территории России, до настоящего времени не проводились.

Целью нашего исследования была характеристика генетического разнообразия и популяционной структуры восьми локальных и трех коммерческих пород свиней на основании анализа микросателлитов.

## Материалы и методы

Объектом исследований послужил биологический материал, полученный от 1194 свиней и сохраняемый в коллекции «Банк генетического материала животных и птиц» ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста. В качестве биологического материала использовали образцы тканей (ушной выщип). Представленная выборка включала восемь локальных пород, разводимых на территории России: кемеровская (Кемеровская область, КЕМ,  $n = 35$ ), беркширская (Ярославская область, BERK,  $n = 80$ ), ливенская (Орловская область, LIV,  $n = 67$ ), мангалица (Алтайский край, MNG,  $n = 52$ ), цивильская (Республика Чувашия, CVL,  $n = 43$ ); Республики Беларусь: крупная белая (BLW,  $n = 47$ ) и черно-пестрая (BBP,  $n = 98$ ); Украины: степная белая (LWUK,  $n = 61$ ), а также три коммерческие породы импортного происхождения отечественной репродукции, разводимые в селекционно-генетических центрах Орловской, Воронежской и Липецкой областей: крупная белая (LW,  $n = 241$ ), ландрас (LDR,  $n = 250$ ) и дюрок (DUR,  $n = 223$ ).

Выделение ДНК проводили с помощью наборов для выделения геномной ДНК серии «ДНК-Экстран» (ЗАО «Син-

тол», Россия) в соответствии с протоколом фирмы-производителя. Анализ полиморфизма десяти микросателлитов (S0155, S0355, S0386, SW24, SO005, SW72, SW951, S0101, SW240, SW857) осуществляли по ранее описанной методике (Харзинова и др., 2018). Результаты амплифицированных фрагментов визуализировали посредством фрагментного анализа с помощью программного обеспечения Gene Mapper v. 4 (Applied Biosystems, США).

Анализ популяционно-генетических параметров, степень генетической дифференциации на основании матриц попарных значений  $F_{ST}$  и  $D$ , построение филогенетических деревьев по алгоритму «сети соседей» (Neighbor-Net) проводили в программном обеспечении GenAlEx 6.503 (Peakall, Smouse, 2012), SplitsTree 4.14.5 (Huson, Bryant, 2006) и R пакете diveRsim с последующей визуализацией в пакете pophelper (Keenan et al., 2013).

Генетическую структуру исследуемых пород свиней оценивали с помощью анализа главных компонент (principal component analysis, PCA) в R пакете adegenet (Jombart, 2008) и с визуализацией в R пакете ggplot2 (Wickham, 2009), а также посредством кластеризации в программе STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), с использованием смешанной модели (число предполагаемых кластеров  $K$  от 1 до 20; длина burn-in периода 100000; модель Марковских цепей Монте-Карло – 100000). Для каждого значения  $K$  выполнялось по 10 итераций. Приложение STRUCTURE HARVESTER (Earl, von Holdt, 2012) использовали для определения оптимального числа кластеров ( $\Delta K$ ) по методу, предложенному G. Evanno et al. (2005). Исходные файлы формировали в формате MS Excel и программной среде R 3.5.0 (R Core Team).

## Результаты и обсуждение

При анализе генотипов десяти микросателлитов по всей выборке было детектировано 69 аллелей, что превосходило число аллелей (48), детектированных при молекуляр-

но-генетическом анализе свиней китайской эруалианской породы с использованием такого же количества маркеров (Yue, Wang, 2003). Лocus SW951 характеризовался наименьшим количеством аллелей (5 аллелей). Аналогичная тенденция по данному locus была выявлена при изучении свиней, разводимых на территории Украины (2 аллеля) (Kramarenko et al., 2018) и Таиланда (7 аллелей) (Charoensook et al., 2019). Наибольшее количество аллелей (22) было выявлено в locus SO005, что согласовалось с результатами исследований (Guastella et al., 2010; Šalamon et al., 2019), в которых этот locus превосходил остальные по количеству аллелей: 19 и 17 соответственно. Минимальные средние значения как наблюдаемой ( $H_O$ ), так и ожидаемой ( $H_E$ ) гетерозиготности отмечены в locus SW951:  $0.437 \pm 0.067$  и  $0.482 \pm 0.071$ . Locus SW857 имел максимальные значения показателей:  $H_O = 0.868 \pm 0.018$ ,  $H_E = 0.783 \pm 0.018$ .

Анализ распределения частот генотипов по генетическому равновесию Харди–Вайнберга по всей выборке в целом показал достоверные отклонения от состояния генетического равновесия по отдельным locusам у всех исследованных пород (табл. 1). У свиней породы ландрас отклонения от генетического равновесия были выявлены по всем locusам, у свиней пород дюрок и крупная белая – по девяти и восьми locusам соответственно. При этом отметим, что локальные породы свиней уступали коммерческим по количеству locusов с достоверными отклонениями от состояния генетического равновесия. Число таких locusов варьировало от трех в ливенской породе до семи в украинской степной белой. Полученные данные можно рассматривать как указание на большее давление отбора в коммерческих породах свиней по сравнению с локальными. Из десяти исследованных locusов высокодостоверные отклонения от генетического равновесия по Харди–Вайнбергу ( $p < 0.001$ ) были установлены для locusа SO005.

**Таблица 1.** Результаты теста десяти микросателлитов при анализе исследуемых пород свиней на соответствие генетическому равновесию Харди–Вайнберга

Порода	Лocus MC									
	SW24	S0155	SO005	SW72	SW951	S0386	S0355	SW240	SW857	S0101
LDR	**	**	***	***	**	**	*	***	***	***
CVL	*	ns	***	ns	ns	***	***	ns	ns	ns
LIV	ns	*	**	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
BLW	*	ns	***	ns	ns	ns	ns	*	ns	*
MNG	ns	ns	***	*	ns	*	***	ns	***	ns
BERK	ns	**	***	ns	***	ns	***	ns	**	ns
KEM	*	ns	***	ns	ns	**	*	ns	**	**
LWUK	ns	**	***	*	*	***	ns	***	ns	*
BBP	ns	ns	***	ns	ns	***	**	ns	*	ns
DUR	**	***	***	***	***	ns	***	***	***	***
LW	***	***	***	ns	***	***	ns	***	***	***

Примечание. \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ; ns – недостоверно.

Здесь и далее порода: KEM – кемеровская, BERK – беркширская, LIV – ливенская, MNG – мангалица, CVL – цивильская, BLW и BBP – крупная белая и чернопестрая Республики Беларусь, LWUK – степная белая Украины, LW – крупная белая, LDR – ландрас, DUR – дюрок.

**Таблица 2.** Параметры генетического разнообразия исследуемых пород свиней на основе анализа микросателлитов

Порода	$n$	$N_A$	$N_E$	$A_R$	$H_O$	$H_E$	$F_{IS}$ ( $F_{IS}$ 95 %, CI > 0)
CVL	43	4.875 ± 0.398	2.807 ± 0.295	4.810 ± 0.391	0.590 ± 0.074	0.611 ± 0.047	0.059 [-0.100; 0.218]
LIV	67	5.375 ± 0.596	2.979 ± 0.306	5.073 ± 0.514	0.672 ± 0.041	0.639 ± 0.037	-0.060 [-0.159; 0.039]
BLW	47	5.000 ± 0.535	3.672 ± 0.492	4.934 ± 0.527	0.707 ± 0.052	0.702 ± 0.029	-0.002 [-0.088; 0.084]
MNG	52	4.875 ± 0.639	2.723 ± 0.376	4.659 ± 0.613	0.524 ± 0.113	0.545 ± 0.095	0.100 [-0.120; 0.320]
BERK	80	5.125 ± 0.441	2.789 ± 0.206	4.769 ± 0.342	0.575 ± 0.048	0.627 ± 0.028	0.079 [-0.062; 0.220]
KEM	35	5.125 ± 0.611	3.246 ± 0.443	5.444 ± 0.626	0.550 ± 0.055	0.644 ± 0.054	0.139 [0.034; 0.244]
LWUK	61	6.500 ± 0.802	3.709 ± 0.427	6.020 ± 0.657	0.627 ± 0.043	0.709 ± 0.028	0.118 [0.041; 0.195]
BBP	98	5.375 ± 0.595	3.057 ± 0.331	4.828 ± 0.550	0.645 ± 0.062	0.639 ± 0.049	-0.008 [-0.097; 0.081]
DUR	223	4.875 ± 0.295	2.119 ± 0.274	3.821 ± 0.305	0.480 ± 0.088	0.469 ± 0.070	-0.014 [-0.178; 0.150]
LW	241	6.250 ± 0.559	3.349 ± 0.467	5.126 ± 0.518	0.651 ± 0.047	0.672 ± 0.030	0.036 [-0.039; 0.111]
LDR	249	6.001 ± 0.463	2.396 ± 0.492	4.634 ± 0.475	0.459 ± 0.095	0.490 ± 0.073	0.098 [-0.037; 0.233]

Примечание.  $n$  – количество образцов;  $N_A$  – среднее число аллелей на локус;  $N_E$  – число эффективных аллелей на локус;  $A_R$  – аллельное разнообразие;  $H_O$  и  $H_E$  – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность;  $F_{IS}$  – коэффициент инбридинга с 95 % доверительным интервалом.

Интересен результат исследований, опубликованный S. Kramarenko с коллегами (2018). В них показано, что у свиней породы дюрок, разводимых в некоторых районах Украины, восемь из двенадцати локусов имели недостоверно значимые отклонения от состояния генетического равновесия.

Для оценки степени генетического разнообразия популяций и пород чаще всего используют два основных показателя – уровень полиморфности и степень гомозиготности (гетерозиготности) (Храброва и др., 2011), результаты анализа которых представлены в табл. 2. Минимальные значения среднего числа аллелей на локус ( $N_A = 4.875$ ) были отмечены в трех породах: CVL, MNG и DUR, максимальные (более 6.000) – у свиней породы ландрас (LDR,  $N_A = 6.001$ ), у крупной белой породы, разводимой на территории нашей страны (LW,  $N_A = 6.250$ ), и украинской степной белой (LWUK,  $N_A = 6.500$ ). Число эффективных аллелей на локус ( $N_E$ ) варьировало от 2.119 (DUR) до 3.709 (LWUK).

Еще одной характеристикой уровня полиморфности является аллельное разнообразие ( $A_R$ ), которое рассматривается в качестве сильного индикатора эволюционного потенциала популяции (Allendorf, 1986; Caballero, García-Dorado, 2013). Было высказано предположение, что этот показатель имеет ключевое значение для сохранения популяции и управления ею (Greenbaum et al., 2014). Минимальные значения  $A_R$ , скорректированные методом рарификации, были детектированы у DUR (3.821), макси-

мальные – у LWUK (6.020). По мнению G. Greenbaum с коллегами (2014), уменьшение аллельного разнообразия может привести к снижению способности популяции адаптироваться к будущим изменениям окружающей среды. Более того, есть свидетельства, что высокое аллельное разнообразие даже нейтральных аллелей увеличивает эволюционируемость, делая значительную часть генотипического пространства доступной для меньшего количества мутационных событий (Wagner, 2008).

На сегодняшний день очень часто используют такие показатели генетической характеристики популяций (Vonholdt et al., 2008; Toro et al., 2009; Andras et al., 2011), как наблюдаемая ( $H_O$ ) и ожидаемая ( $H_E$ ) гетерозиготность (Greenbaum et al., 2014). Наблюдаемая гетерозиготность в исследованных породах свиней изменялась в пределах от 0.459 ± 0.095 у LDR до 0.707 ± 0.052 у BLW. По мнению ряда авторов, при уменьшении наблюдаемой гетерозиготности снижается средняя приспособленность особей, т. е. показатель имеет четкие экологические последствия (Reed, Frankham, 2003; Szulkin et al., 2010). Умеренные уровни ожидаемой гетерозиготности (выше 0.5) наблюдались у девяти пород свиней, с варьированием от 0.545 ± 0.095 у MNG до 0.709 ± 0.028 у LWUK. Исключение составили свиньи породы дюрок и ландрас, у которых данный показатель имел минимальные значения: 0.469 ± 0.070 и 0.490 ± 0.073 соответственно.

Согласно значениям индекса фиксации, незначительный недостаток гетерозигот был выявлен в семи породах

свиней (CVL, MNG, BERK, KEM, LWUK, LW, LDR) с варьированием положительных значений показателя от 0.036 у LW до 0.139 у KEM. Однако для этих пород, за исключением KEM и LWUK, область 95 % доверительного интервала индекса фиксации перекрывала нулевое значение, что указывает на незначительные отклонения в количестве гетерозигот от теоретически ожидаемого в данных породах. Незначительное смещение генетического равновесия в сторону избытка гетерозигот было отмечено в четырех породах: LIV, BLW, BBP и DUR, у которых индекс фиксации имел отрицательные значения – 0.060, 0.002, 0.008 и 0.014 соответственно.

Среди локальных пород максимальный уровень полиморфности был выявлен у LWUK ( $N_A = 6.500$ ,  $N_E = 3.709$ ,  $A_R = 6.020$ ), а максимальный уровень генетического разнообразия – у BLW ( $H_O = 0.707$ ,  $H_E = 0.702$ ). Свиньи породы мангалица имели минимальные значения всех анализируемых параметров:  $N_A = 4.875$ ,  $N_E = 2.723$ ,  $A_R = 4.659$ ,  $H_O = 0.524$ ,  $H_E = 0.545$ . Однако в работе (Druml et al., 2012) значения генетических параметров, характеризующих уровень генетического разнообразия свиней породы мангалица Австрии и Национального заповедника Сербии, были еще ниже:  $N_A = 3.8$ ,  $H_O = 0.49$ ,  $H_E = 0.54$  и  $N_A = 3.94$ ,  $H_O = 0.58$ ,  $H_E = 0.54$  соответственно. При сравнении животных импортного происхождения отечественной репродукции группа свиней крупной белой породы превосходила две другие по всем показателям:  $N_A = 6.250$ ,  $N_E = 3.349$ ,  $A_R = 5.126$ ,  $H_O = 0.651$ ,  $H_E = 0.672$ . Из всех исследуемых пород свиней минимальный уровень полиморфности и генетического разнообразия выявлен в породе дюрок:  $N_A = 4.875$ ,  $N_E = 2.119$ ,  $A_R = 3.821$ ,  $H_O = 0.480$ ,  $H_E = 0.469$ . Низкий уровень генетического разнообразия этой породы отмечен и другими авторами. При сравнительном анализе локальных пород Бразилии со свиньями специализированных пород (дюрок, ландрас и крупная белая) минимальные значения как среднего числа аллелей на локус, так и эффективного числа аллелей были выявлены в породе дюрок:  $N_A = 3.65$  и  $N_E = 3.01$  (da Silva et al., 2011). Изучая генетическое разнообразие четырех коммерческих и одной локальной пород свиней Польши с использованием пяти микросателлитов, Т. Szmatoła с коллегами (2016) получили практически идентичные нашим результатам наименьшие значения среднего числа аллелей на локус ( $N_A = 4.6$ ), числа эффективных аллелей на локус ( $N_E = 2.78$ ) и аллельного разнообразия ( $A_R = 4.6$ ). Однако в исследованиях Т. Kim et al. (2005), описывающих генетическое разнообразие и популяционную структуру четырех европейских, двух корейских и трех китайских пород свиней, свиньи породы дюрок превосходили ряд других по перечисленным параметрам. При этом местные корейские свиньи демонстрировали стабильно низкие уровни аллельного разнообразия и гетерозиготности, тогда как китайские породы свиней, за исключением породы учжишань, имели высокую степень генетического разнообразия по сравнению с коммерческими и местными корейскими породами. Детектированные в нашей работе более низкие значения популяционно-генетических параметров как у свиней породы мангалица, так и у свиней породы дюрок, возможно, указывают на высокое давление отбора и минимальную или нулевую миграцию новых генов в породах.

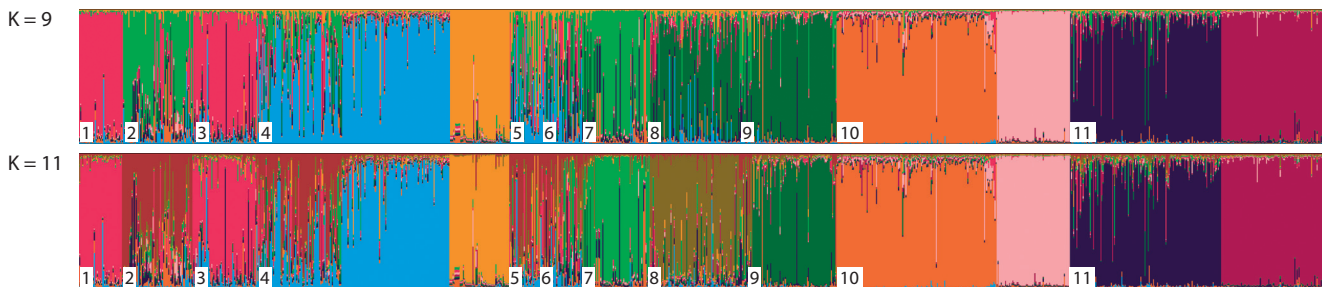
Для оценки генетической структуры исследуемых пород свиней был проведен байесовский кластерный анализ в STRUCTURE (рис. 1), а также координатный анализ с помощью анализа главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) (рис. 2). Несмотря на то что алгоритм, основанный на значениях величины  $\Delta K$  (Earl, von Holdt, 2012), выявил оптимальное число кластеров для данной выборки, равное 9 ( $\Delta K = 136.79$ ), были представлены также результаты при  $K = 11$ .

Смешанным генетическим происхождением характеризуются породы LIV, BLW и LW. Схожий генетический паттерн отмечен также у пород CVL и LWUK. Четкая генетическая структура была выявлена у свиней пород черно-пестрая, беркширская, мангалица. Формирование нескольких кластеров породами импортного происхождения объясняется как различным происхождением, так и применением на предприятиях различных стратегий селекционно-племенной работы.

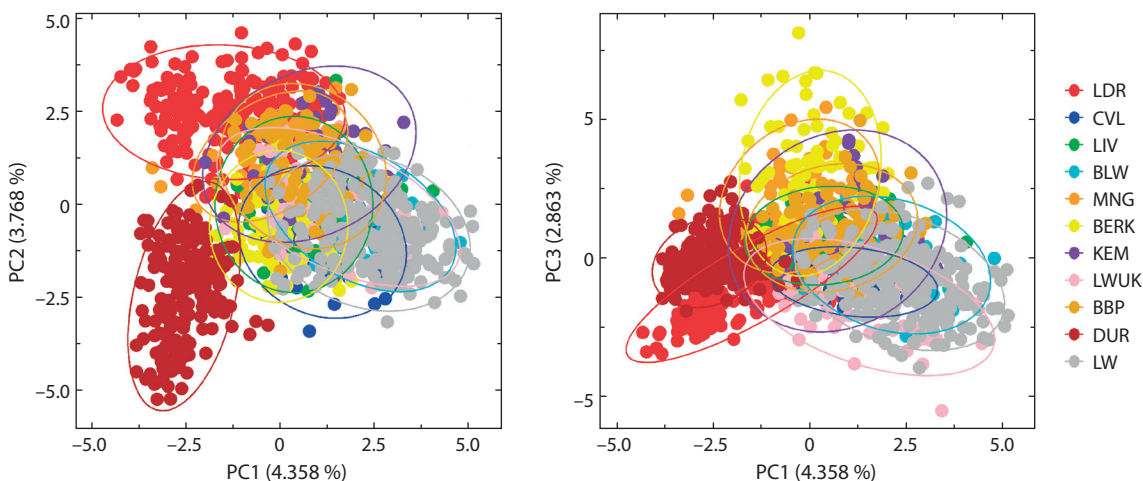
Анализ главных компонент, ключевой особенностью которого является возможность проецирования образцов на ортогональные координатные оси, каждая из которых состоит из линейной комбинации аллельных или генотипических значений (Patterson et al., 2006; Novembre et al., 2008), выявил генетическое смешение и незначительно визуализируемую дифференциацию большинства из исследуемых пород. Независимый кластер сформировали представители коммерческих пород дюрок, ландрас и крупная белая, при этом локальные породы образовали перекрывающиеся массивы. По мнению I. Jolliffe, J. Cadima (2016), отсутствие четкой кластеризации не означает отсутствия различий, а может указывать на сходство наибольшего источника изменчивости. Также данный анализ позволил охарактеризовать размах вариабельности по трем компонентам. Первая компонента отвечала за большую часть генетической изменчивости всего массива данных (4.3 %), а вторая и третья компоненты отражали 3.7 и 2.8 % генетической изменчивости соответственно.

Для оценки степени дифференциации популяций используют два основных класса показателей, определяющих количественную структуру популяций: индексы фиксации  $F_{ST}$  и Nei's  $G_{ST}$  и показатели аллельной дифференциации, такие как Jost's  $D$  и дифференциальная энтропия (Jost et al., 2018). Наиболее часто в популяционных генетических исследованиях применяют стандартный метод оценки индекса фиксации  $F_{ST}$  (Weir, Cockerham, 1984). Однако при расчете генетических расстояний по данным изменчивости высокополиморфных маркеров значения показателя могут быть смещены (Meirmans, Hedrick, 2011; Hopper et al., 2018). В этой связи нами дополнительно были проведены расчеты показателя  $D$ , предложенного L. Jost (2008), который учитывает долю аллельных вариаций в популяциях (табл. 3).

Наибольшая генетическая близость по обоим показателям выявлена для свиней российской и белорусской популяций крупной белой породы: LW/BLW  $F_{ST} = 0.037$ ,  $D = 0.064$ . Однако в отношении максимальных значений индексов были обнаружены различия: наибольшей генетической удаленностью, согласно индексу фиксации  $F_{ST}$ , характеризуется группа LDR/CVL (0.244), а по показателю  $D$  – группа LW/DUR (0.291).



**Рис. 1.** Результаты кластерного анализа одиннадцати пород свиней на основе микросателлитов с использованием программы STRUCTURE 2.3.4. Породы: 1 – CVL (цивильская), 2 – LIV (ливенская), 3 – LWUK (степная белая Украины), 4 – LW (крупная белая), 5 – BLW (крупная белая Республики Беларусь), 6 – KEM (кемеровская), 7 – MNG (мангалица), 8 – BBP (черно-пестрая Республики Беларусь), 9 – BERK (беркширская), 10 – DUR (дюрок), 11 – LDR (ландрас).



**Рис. 2.** Проекция исследуемых образцов пород свиней на плоскости двух координат по данным PCA-анализа.

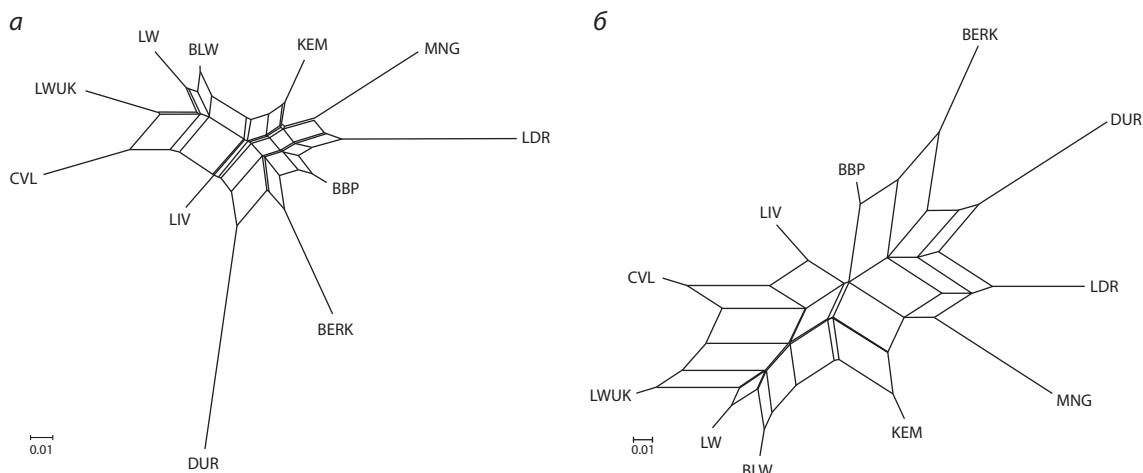
**Таблица 3.** Генетические расстояния между исследуемыми породами свиней на основе анализа микросателлитов

Порода	CVL	LIV	BLW	MNG	BERK	KEM	LWUK	BBP	DUR	LW	LDR
CVL	0	0.101	0.158	0.175	0.271	0.212	0.097	0.207	0.176	0.153	0.250
LIV	0.098	0	0.107	0.147	0.187	0.138	0.195	0.122	0.189	0.168	0.186
BLW	0.098	0.062	0	0.242	0.267	0.113	0.112	0.110	0.285	0.064	0.271
MNG	0.171	0.114	0.132	0	0.265	0.146	0.269	0.185	0.246	0.225	0.150
BERK	0.195	0.120	0.135	0.178	0	0.200	0.277	0.113	0.191	0.221	0.224
KEM	0.152	0.088	0.071	0.099	0.125	0	0.179	0.113	0.270	0.151	0.143
LWUK	0.094	0.125	0.086	0.169	0.168	0.116	0	0.178	0.267	0.077	0.238
BBP	0.150	0.080	0.062	0.118	0.088	0.064	0.120	0	0.249	0.132	0.144
DUR	0.189	0.158	0.199	0.208	0.181	0.208	0.222	0.195	0	0.291	0.186
LW	0.111	0.102	0.037	0.162	0.131	0.107	0.083	0.096	0.190	0	0.224
LDR	0.244	0.171	0.190	0.146	0.189	0.140	0.171	0.115	0.222	0.185	0

Примечание. Значения  $D$  показаны над диагональю, значения  $F_{ST}$  – под диагональю при парном сравнении.

Для наглядного представления генетической степени близости исследуемых пород свиней числовые матрицы полученных попарных генетических дистанций  $F_{ST}$  и  $D$  были визуализированы с помощью алгоритма «сети соседей» (Neighbor-Net) (рис. 3). Обособленный массив сформировали группы свиней корня крупной белой по-

роды (CVL, LWUK, LW и BLW) и примыкающие к нему ветви кемеровской и ливенской пород. Отдельной ветвью расположился кластер пород, в создании которых принимали участие свиньи с кровью беркширской породы: BBP, BERK и DUR. Животные пород ландрас и мангалица представлены другим кластером.



**Рис. 3.** Филогенетическая дендрограмма генетических взаимоотношений исследуемых пород свиней, построенная на основе матрицы попарных генетических дистанций  $F_{ST}$  (a) и Jost's  $D$  (б) по алгоритму «сети соседей» (Neighbor-Net).

### Заключение

Проведенные нами исследования были направлены на анализ генетического разнообразия и изучение взаимоотношений восьми локальных пород и трех пород импортного происхождения отечественной репродукции. В целом локальные породы превосходили группы свиней импортного происхождения и по аллельному, и по генетическому разнообразию, что, вероятно, объясняется практическим отсутствием программ постоянного улучшения конкретных характеристик, которым подвержены коммерческие породы. С другой стороны, максимальные положительные значения индекса фиксации были детектированы именно в локальных породах (кемеровская и украинская степная белая), что может привести к смещению генетического равновесия в сторону недостатка гетерозигот. Анализ главных компонент, проведенный на основе частот аллелей исследованных пород свиней, позволил охарактеризовать размах вариабельности и проследить главные закономерности популяционно-генетической дифференциации особей изучаемых пород. Полученная информация может служить руководством для стратегий управления и разведения этих пород с целью лучшего их использования и сохранения. Вместе с тем целесообразно дальнейшее исследование свиней локальных и специализированных пород с большим количеством микросателлитов, методом анализа митохондриальной ДНК и однонуклеотидных полиморфизмов (SNP). Будущий генетический прогресс будет зависеть главным образом от наличия достаточных генетических вариаций, и более целостное представление о состоянии генетического разнообразия и структуры пород свиней даст огромное преимущество для всей отрасли свиноводства.

### Список литературы / References

Зиновьева Н.А., Харзинова В.Р., Сизарева Е.И., Гладырь Е.А., Костюнина О.В., Луговой С.И., Тапиha В.А., Гамко Л.Н., Овсенко Е.В., Шавырина К.М., Эрнст Л.К. Оценка вклада различных популяций в генетическое разнообразие свиней корня крупной белой породы. *С.-х. биология*. 2012;6:35-42.  
[Zinovieva N.A., Kharzinova V.R., Sizareva E.I., Gladyr' E.A., Kostyunina O.V., Lugovoi S.I., Tapiha V.A., Gamko L.N., Ovseen-

ko E.V., Shavyrina K.M., Ernst L.K. Evaluation of the contribution of different pig populations to the genetic diversity of the large white breed. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2012;6:35-42. (in Russian)]

Стопковский Ю.А. Популяционно-генетические основы сохранения генофондов domestцированных видов животных. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4/2):900-915.

[Stolpovsky Yu.A. Population genetics studies underlying preservation of domesticated animal species gene pools. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4/2):900-915. (in Russian)]

Харзинова В.Р., Карпушкина Т.В., Денискова Т.Е., Костюнина О.В., Зиновьева Н.А. Популяционно-генетическая характеристика свиней породы крупная белая, ландрас и дюрок с использованием микросателлитов. *Зоотехния*. 2018;4:2-7.

[Kharzinova V.R., Karpushkina T.V., Deniskova T.E., Kostyunina O.V., Zinovieva N.A. Populational-genetic characterization of White Large, Landrace, and Duroc pig breeds using microsatellites. *Zootekhnika = Zootechnics*. 2018;4:2-7. (in Russian)]

Харзинова В.Р., Костюнина О.В., Зиновьева Н.А. Локальные породы свиней: сравнительная характеристика аллелофонда на основе анализа микросателлитов. *Свиноводство*. 2017;1:5-7.

[Kharzinova V.R., Kostyunina O.V., Zinovieva N.A. Comparative characterization of the allele pool of local pig breeds based on microsatellite analysis. *Svinovodstvo = Pig Breeding*. 2017;1:5-7. (in Russian)]

Храброва Л.А., Калинкова Л.В., Зайцева М.А. Методические положения по использованию ДНК-анализа лошадей для оценки генетических ресурсов в коневодстве. Дивово, 2011.

[Khrabrova L.A., Kalinkova L.V., Zaitseva M.A. Guidelines for the Use of Horse DNA Analysis for the Assessment of Genetic Resources in Horse Breeding. Дивово, 2011. (in Russian)]

Allendorf F.W. Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo. Biol.* 1986;5:181-190.

Andras J., Kirk N., Harvell C. Range-wide population genetic structure of *Symbiodinium* associated with the Caribbean sea fan coral, *Gorgonia ventalina*. *Mol. Ecol.* 2011;20:2525-2542. DOI 10.1111/j.1365-294X.2011.05115.x.

Caballero A., García-Dorado A. Allelic diversity and its implications for the rate of adaptation. *Genetics*. 2013;195(4):1373-1384. DOI 10.1534/genetics.113.158410.

Charoensook R., Gatphayak K., Brenig B., Knorr C. Genetic diversity analysis of Thai indigenous pig population using microsatellite markers. *Asian-Australas. J. Anim. Sci.* 2019;32(10):1491-1500. DOI 10.5713/ajas.18.0832.

- da Silva E.C., Dutra W.M., Jr., Ianella P., Filho M.A.G. de Oliveira C.J.P., de Moura Ferreira D.N., Caetano A.R., Paiva S.R. Patterns of genetic diversity of local pig populations in the State of Pernambuco. *R. Braz. Zootec.* 2011;40(8):1691-1699. DOI 10.1590/S1516-35982011000800010.
- Druml T., Salajpal K., Dikic M. Genetic diversity, population structure and subdivision of local Balkan pig breeds in Austria, Croatia, Serbia and Bosnia-Herzegovina and its practical value in conservation programs. *Genet. Sel. Evol.* 2012;44:5. DOI 10.1186/1297-9686-44-5.
- Earl D.A., von Holdt B.M. Structure Harvester: a website and program for visualizing Structure output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.* 2012;4:359-361. DOI 10.1007/s12686-011-9548-7.
- Egito A.A., Paiva S.R., Albuquerque M.S., Mariante A.S., Almeida L.D., Castro S.R., Grattapaglia D. Microsatellite based genetic diversity and relationships among ten Creole and commercial cattle breeds raised in Brazil. *BMC Genet.* 2007;8:83-97. DOI 10.1186/1471-2156-8-83.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.* 2005;14:2611-2620. DOI 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x.
- FAO: Measurement of Domestic Animal Diversity (MoDAD): Original Working Group Report. Rome, FAO, 1998.
- Greenbaum G., Templeton A.R., Zarmi Y., Bar-David S. Allelic richness following population founding events – a stochastic modeling framework incorporating gene flow and genetic drift. *PLoS One.* 2014;10(3):e0119663.
- Guastella A.M., Criscione A., Marletta D., Zuccaro A., Chie L., Bordonaro S. Molecular characterization and genetic structure of the Nero Siciliano pig breed. *Genet. Mol. Biol.* 2010;33(4):650-656. DOI 10.1590/S1415-47572010005000075.
- Hopper J.V., McCue K.F., Pratt P.D., Duchesne P., Grosholz E.D., Hufbauer R.A. Into the weeds: matching importation history to genetic consequences and pathways in two widely used biological control agents. *Evol. Appl.* 2018;12(4):1-18. DOI 10.1111/eva.12755.
- Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Mol. Biol. Evol.* 2006;23(2):254-267. DOI 10.1093/molbev/msj030.
- Jolliffe I.T., Cadima J. Principal component analysis: a review and recent developments. *Philos. Trans. R. Soc. A.* 2016;374(2065):20150202. DOI 10.1098/rsta.2015.0202.
- Jombart T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics.* 2008;24:1403-1405. DOI 10.1093/bioinformatics/btn129.
- Jost L. GST and its relatives do not measure differentiation. *Mol. Ecol.* 2008;17:4015-4026. DOI 10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x.
- Jost L., Archer F., Flanagan S., Gaggiotti O., Hoban S., Latch E. Differentiation measures for conservation genetics. *Evol. Appl.* 2018;11(7):1139-1148. DOI 10.1111/eva.12590.
- Kaul R., Singh A., Vijh R.K., Tandia M.S., Beh R. Evaluation of the genetic variability of 13 microsatellite markers in native Indian pigs. *J. Genet.* 2002;80:149-153. DOI 10.1007/BF02717911.
- Keenan K., McGinnity P., Cross T.F., Crozier W.W., Prodöhl P.A. diveRsiy: an R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods Ecol. Evol.* 2013;4:782-788. DOI 10.1111/2041-210X.12067.
- Kim T.H., Kim K.S., Choi B.H., Yoon D.H., Jang G.W., Lee K.T., Chung H.Y., Lee H.Y., Park H.S., Lee J.W. Genetic structure of pig breeds from Korea and China using microsatellite loci analysis. *J. Anim. Sci.* 2005;83:2255-2263.
- Kramarenko S.S., Lugovoy S.I., Kharzinova V.R., Lykhach V.Y., Kramarenko A.S., Lykhach A.V. Genetic diversity of Ukrainian local pig breeds based on microsatellite markers. *Regul. Mech. Biosyst.* 2018;9(2):177-182. DOI 10.15421/021826.
- Meirmans P.G., Hedrick P.W. Assessing population structure: F(ST) and related measures. *Mol. Ecol. Resour.* 2011;11(1):5-18. DOI 10.1111/j.1755-0998.2010.02927.x.
- Muñoz M., Bozzi R., García-Casco J., Núñez Y., Ribani A., Franci O., García F., Škrlep M., Schiavo G., Bovo S., Utzeri V.J., Charneca R., Martins J.M., Quintanilla R., Tibau J., Margeta V., Djurkin-Kučec I., Mercat M.J., Riquet J., Estellé J., Zimmer C., Razmaite V., Araujo J.P., Radović Č., Savić R., Karolyi D., Gallo M., Čandek-Potokar M., Fernández A.I., Fontanesi L., Óvilo C. Genomic diversity, linkage disequilibrium and selection signatures in European local pig breeds assessed with a high density SNP chip. *Sci. Rep.* 2019;9:13546. DOI 10.1038/s41598-019-49830-6.
- Novembre J., Johnson T., Bryc K., Kutalik Z., Boyko A.R. Genes mirror geography within Europe. *Nature.* 2008;456:98-101.
- Patterson N., Price A.L., Reich D. Population structure and Eigen analysis. *PLoS Genet.* 2006;2(12):e190. DOI 10.1371/journal.pgen.0020190.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics.* 2012;28:2537-2539. DOI 10.1093/bioinformatics/bts460.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics.* 2000;155:945-959. PMID: 10835412.
- R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria, 2012. Available at <http://www.Rproject.org>
- Reed D.H., Frankham R. Correlation between fitness and genetic diversity. *Biol. Conserv.* 2003;17:230-237.
- Šalamon D., Margeta P., Klišanić V., Menčik S., Karolyi D., Mahnet Ž., Škorput D., Luković Z., Salajpal K. Genetic diversity of the Banija spotted pig breed using microsatellite markers. *J. Centr. Eur. Agric.* 2019;20:36-42.
- Szmatola T., Ropka-Molik K., Tyra M., Piórkowska K., Żukowski K., Oczkiewicz M., Blicharski T. The genetic structure of five pig breeds maintained in Poland. *Ann. Anim. Sci.* 2016;16(4):1019-1027. DOI 10.1515/aoas-2016-0006.
- Szulkin M., Bierne N., David P. Heterozygosity-fitness correlations: a time for reappraisal. *Evolution.* 2010;64:1202-1217.
- Toro M., Fernández J., Caballero A. Molecular characterization of breeds and its use in conservation. *Livest. Sci.* 2009;120:174-195.
- Vonholdt B.M., Stahler D.R., Smith D.W., Earl D.A., Pollinger J.P. The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves. *Mol. Ecol.* 2008;17:252-274.
- Vrtková I., Stehlík L., Putnová L., Kratochvílová L., Falková L. Genetic structure in three breeds of pigs populations using microsatellite markers in the Czech Republic. *Research in Pig Breeding.* 2012;6(2):83-87.
- Wagner A. Robustness and evaluability: a paradox resolved. *Proc. Biol. Sci.* 2008;275:91-100.
- Weir B.S., Cockerham C.C. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution.* 1984;38(6):1358-1370. DOI 10.2307/2408641.
- Wickham H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. NY: Springer-Verlag, 2009.
- Yue G.H., Wang G.L. Molecular genetic analysis of the Chinese Erhualian pig breed. *S. Afr. J. Anim. Sci.* 2003;33(3):159-165.

#### ORCID ID

V.R. Kharzinova [orcid.org/0000-0002-8067-0404](https://orcid.org/0000-0002-8067-0404)  
N.A. Zinovieva [orcid.org/0000-0003-4017-6863](https://orcid.org/0000-0003-4017-6863)

**Благодарности.** Исследования выполнены при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (AAAA-A18-118021590138-1 по теме 0445-2019-0026).

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

Поступила в редакцию 14.04.2020. После доработки 14.09.2020. Принята к публикации 30.09.2020.