

П. Н. ШУБИН, М. П. ТУРУБАНОВ

### ПОЛИМОРФИЗМ ТРАНСФЕРРИНОВ У СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ

(Представлено академиком Н. П. Дубининым 6 X 1969)

Первые исследования сыворотки крови северного оленя из разных зоогеографических районов (1-3) показали, что этому виду свойствен не только высокоразвитый систематический полиморфизм по отдельным белковым системам, но и (что вполне возможно) межпопуляционные различия, подпадающие под категорию группового систематического полиморфизма. В последнем сообщении Бренда (2) говорится о наличии у север-

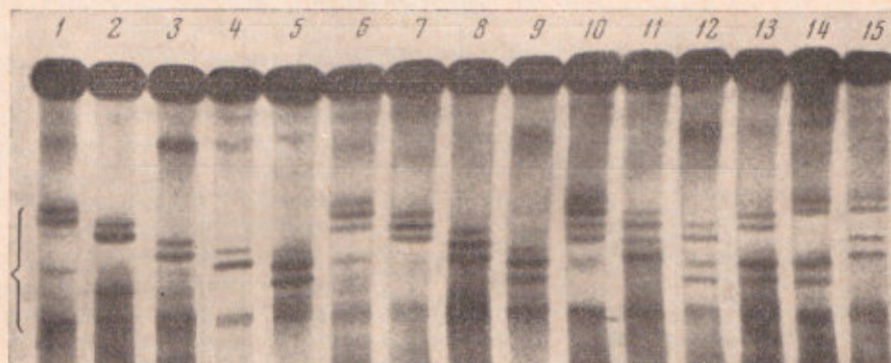


Рис. 1. Электрофореграмма белков сыворотки крови северного оленя (*R. tarandus tarandus* L.), демонстрируются 15 типов трансферринов (отмечены скобкой). 1 — AA, 2 — BB, 3 — CC, 4 — DD, 5 — EE, 6 — AB, 7 — BC, 8 — CD, 9 — DE, 10 — AC, 11 — BD, 12 — CE, 13 — BE, 14 — AE, 15 — AD

ного оленя Норвегии (*Rangifer tarandus* L.) 27 различных фенотипов по  $\beta$ -глобулинам или трансферринам сыворотки крови и высказывается гипотеза о восьмиаллельном генетическом контроле этой белковой системы. Надлер и др. (3), исследовав 38 северных оленей Аляски, считают, что получили схожие с Брендом результаты, хотя далеко не все из 27 фенотипов наблюдались в выборке.

Ранее мы постулировали у тундрового оленя севера Европейской части СССР (Коми АССР) наличие 15 классов сыворотки по типам трансферринов и объяснили наблюдаемую гетерогенность детерминирующим действием пяти аллелей трансферринового локуса (4). Однако из-за сравнительно небольшого числа образцов тогда не был найден гетерозиготный тип TtA/TtE, контролирующей электрофоретически самые быстрые и самые медленные белковые фракции, а оценка генетической структуры популяции по трансферриновому локусу была дана лишь приближенно.

Для уточнения этой оценки дополнительно взято 408 образцов сыворотки крови северных оленей из стад совхоза «Большая Инта» (Коми АССР) и Нарьян-Марской сельскохозяйственной опытной станции (Ненецкий национальный округ). Олени обоих стад относятся к типичной расе или подвиду (*Rangifer tarandus tarandus* L.).

Разделение трансферринов сыворотки крови северных оленей при помощи горизонтального электрофореза на крахмальном геле подтвердило выдвинутую нами ранее гипотезу о том, что отдельные белковые фракции этой системы контролируются пятью аллелями одного локуса (4). На каж-



Таблица 1

Частота аллелей трансферринового локуса у *R. tarandus tarandus* L.

Хозяйство (стадо)	Число особей	Частоты аллелей				
		TfA	TfB	TfC	TfD	TfE
Совхоз «Большая пшта»	249	0,143	0,388	0,110	0,325	0,034
Нарьян-Марская с.-х. опытная станция	159	0,148	0,341	0,183	0,277	0,081
Среднее (для 408 особей)		0,145	0,358	0,138	0,306	0,053

Таблица 2

Фактическое и теоретически ожидаемое распределение генотипов по трансферриноному локусу у *R. tarandus tarandus* L.

Фенотипы (генотипы)	Фактическое распределение		Ожидаемое распределение		Критерий $\chi^2$
	абс. число особей	то же, % к сумме	абс. число особей	то же, % к сумме	
AA	8	2,0	8,6	2,1	0,042
BB	51	12,5	52,2	12,8	0,028
CC	9	2,2	7,8	1,9	0,185
DD	38	9,3	38,4	9,4	0,004
EE	2	0,5	1,2	0,3	0,533
AB	45	11,0	42,4	10,4	0,159
AC	17	4,2	16,3	4,0	0,030
AD	32	7,8	36,3	8,9	0,509
AE	8	2,0	6,1	1,5	0,592
BC	33	8,1	40,4	9,9	1,355
BD	99	24,3	89,4	21,9	1,030
BE	13	3,2	15,5	3,8	0,403
CD	35	8,6	34,3	8,4	0,014
CE	10	2,4	6,1	1,5	2,493
DE	8	1,9	13,0	3,2	1,923
Всего	408	100,0	408,0	100,0	9,300

дой фореграмме было получено от двух до четырех трансферриновых фракций. Рассматривая двухзоновые фореграммы как элементарные трансферриновые фенотипы, отражающие действие одного гена в гомозиготном состоянии, а трех- и четырехзоновые — как комбинации этих генов, мы нашли в выборке все из постулированных ранее 15 фенотипов, в том числе и гетерозиготный тип TfA/TfE, контролирующий соответственно самые быстрые и самые медленные по скорости миграции трансферриновые фракции (рис. 1). Для обозначения пяти аллелей принята наша символика <sup>(1)</sup> впрядь до установления идентичности отдельных фенотипов, выделенных нами и Брендом <sup>(2)</sup>. Эти аллели в порядке уменьшения подвижности белковых зон, которые они контролируют, обозначены: TfA, TfB, TfC, TfD и TfE, а генотипы как TfA/TfA (гомозигота) или TfA/TfB (гетерозигота). В гетерозиготе фенотипически проявляются обе аллели (кодоминантность), поэтому распределение фенотипов в популяции будет соответствовать распределению генотипов, а частоты аллелей легко подсчитываются по этим распределениям с использованием элементарной формулы <sup>(3)</sup>.

Частоты трансферриновых генов у обоих стад северных оленей имеют определенное сходство (табл. 1). Как в первом, так и во втором стаде



отмечена наибольшая концентрация аллелей TfB и TfD и наименьшая TfE. Аллели TfA и TfC занимают по частоте промежуточное положение.

Обращает на себя внимание тот факт, что частота отдельных аллелей не связана с тем, какие по скорости миграции белковые фракции они контролируют. Так, аллель TfC имеет в два раза меньшую частоту встречаемости, чем аллели TfB и TfD, хотя и контролируют на фореграмме белковые полосы, занимающие срединное положение в трансферриновой зоне.

Фактическое распределение генотипов по трансферриновому локусу очень хорошо согласуется с теоретически ожидаемым распределением, рассчитанным на основании формулы Харди — Вейнберга (табл. 2). При таком высоком соответствии фактического распределения генотипов с теоретически ожидаемым трудно предсказать направление отбора. Во всяком случае не видно, чтобы действие этого отбора было явно направлено против гомозигот и в пользу гетерозигот. В выборке оказалось  $26,5 \pm 2,2\%$  гомозиготных особей, и столько же ( $26,2 \pm 2,2\%$ ) теоретически ожидается при условии, что популяция находится в генетическом равновесии. Ни один из генотипов не показывает также явных селективных преимуществ и при сравнении соотношений полиморфных форм в двух возрастных группах, участвующих и не участвующих в репродукции (табл. 3). В первой группе оказалось  $26,8 \pm 2,8\%$  гомозигот, во второй  $26,0 \pm 3,4\%$ , а в теоретических распределениях она составляет  $26,2 \pm 2,8$  и  $27,9 \pm 3,6\%$  соответственно.

Отсутствие избытка гетерозигот в выборке указывает на то, что каждая аллель трансферринового локуса не производит явного аномального эффекта. В то же время это не означает, что они равноценны в сложной взаимодействующей системе генотипа. По крайней мере на других видах домашних животных установлено, что особи — носители различных трансферриновых генов — обладают неодинаковой жизнеспособностью и плодовитостью (5, 6). Если в этом случае элиминация отдельных генов не происходит, то лишь потому, что наблюдаемое соотношение генотипов по трансферриновому локусу более всего отвечает генотипической среде и лучше всего обеспечивает пластичность вида и его приспособленность к меняющимся абиотическим и биотическим факторам. Пролить свет на этот вопрос поможет изучение соотношения отдельных морф у других популяций и рас (неарктический, палеарктический) северного оленя.

Институт общей генетики  
Академии наук СССР

Поступило  
30 IX 1969

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> П. Н. Шубин, Генетика, 5, 1, 37 (1969). <sup>2</sup> M. Braend, Hereditas, 52, 181 (1964). <sup>3</sup> C. F. Nadler, C. E. Hughes et al., Comp. Biochem. Physiol., 23, 149 (1967). <sup>4</sup> X. Ф. Кушнер, Л. А. Зубарева и др., Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции животных, М., 1968, стр. 128. <sup>5</sup> G. C. Ashton, Genetics, 52, 5, 983 (1965). <sup>6</sup> F. K. Kristjansson, J. Reproduct. and Fertility, 8, 3, 311 (1964).

Таблица 3

Фактическое и теоретически ожидаемое распределения генотипов по трансферриновому локусу у двух возрастных групп *R. tarandus tarandus* L.

Генотипы (фенотипы)	До года		Старше года	
	фактич. в выборке	теоретич. ожидается	фактич. в выборке	теоретич. ожидается
AA	5	4,5	3	4,1
BB	34	33,6	17	18,6
CC	8	7,1	1	1,4
DD	17	17,7	21	21,5
EE	1	0,7	1	0,5
AB	25	24,6	20	17,5
AC	11	11,3	6	4,8
AD	17	17,8	15	18,8
AE	3	3,4	5	2,8
BC	25	30,9	8	10,1
BD	54	48,8	45	40,0
BE	9	9,2	4	6,0
CD	23	22,4	12	10,9
CE	8	4,3	2	1,6
DE	3	6,7	5	6,4
Всего	243	243,0	165	165,0