

Г. Г. Гончаренко, С. А. Зяцьков

**ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
И УРОВНЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ У ДОМАШНИХ КОШЕК FELIS CATUS
В ПОПУЛЯЦИЯХ БЕЛАРУСИ И РОССИИ**

*Анализ генетической структуры популяций домашних кошек Felis catus Беларуси и России показал, что популяции европейского континента делятся на три кластера (группы): западно-европейский, греко-восточно-европейский и белорусско-российский. Установлено, что генофонд белорусско-российских кошек начал формироваться в Поднепровье в X–XII вв. Выявлено действие эффекта основателя на формирование послевоенной популяции кошек Ленинграда, восстановившейся из небольшого числа особей английского происхождения. На основе данных по Ростову-на-Дону и Краснодару однозначно подтверждено наличие коридора пониженной частоты аллеля **O** по линии Иран – Кавказ – Юг Европейской части СНГ – Центральная Европа (Будапешт).*

Большое разнообразие окрасов шерстного покрова у домашних кошек Felis catus является результатом сложного процесса формирования и функционирования структур, связанных с образованием пигмента [1], [2]. Этот процесс, называемый пигментогенезом, находится под контролем ряда генов и при нормальном его функционировании у кошек формируется «окрас дикого типа» (серый полосатый). Все другие цветковые вариации в окрасе меха у кошек обусловлены мутациями в соответствующих генах. Частоты встречаемости мутантных и нормальных аллелей генов окраса характерны для каждой популяции и отражают их генетические структуры.

В настоящее время аллельные частоты по генам окраса меха домашних кошек описаны практически для всех развитых стран [3]–[11]. Имеется несколько работ, посвященных анализу генетической структуры кошек в нескольких городах России [12], [13]. Однако практически неисследованной остается зона контакта между популяциями СНГ и Западной Европы, с одной стороны, и СНГ и Центральной Азии, с другой.

Целью настоящей работы было исследование генетической структуры и уровня дифференциации популяций Felis catus на территории ряда белорусских и российских городов и сравнительный анализ полученных данных с таковыми для западно-европейских популяций.

Материалы и методы исследования. *Материал для популяционно-генетического анализа был собран в 11 городах Беларуси и России (Минск, Гомель, Добруш, Орша, Речица, Ростов-на-Дону, Новосибирск, Алма-Ата, Ленинград, Куйбышев, Краснодар). Для сравнительного анализа генетической структуры и степени генетической дифференциации были использованы данные по 9 крупным городам различных стран центральной и западной Европы [3]–[9], [14], [15].*

Для установления генотипов применялся метод визуального типирования характера окраски шерстного покрова домашних кошек, встреченных на улицах, во дворах домов, в парках, скверах и т. п. В ряде случаев для уточнения генотипов применялся метод анализа родословных.

В каждой популяции домашних кошек были исследованы частоты мутантных аллелей сцепленного с полом локуса Orange – доминантный аллель O , а также шести аутосомных локусов (Agouti – рецессивный аллель a , Dilute – рецессивный аллель d , Long hair – рецессивный аллель l , Piebald spotting – доминантный аллель S , White – доминантный аллель W , Tabby – рецессивный аллель t^b). Все мутантные аллели, за исключением аллеля l , влияют на окраску шерстного покрова и на характер его распределения. Аллель l в гомозиготе определяет длинную шерсть. Фенотипическое проявление аллелей и их взаимодействие подробно описаны нами ранее [16], [17] и имеются в других работах [18], [19].

Частоты рецессивных аллелей (q) определялись путем извлечения квадратичного корня из частот соответствующих мутантных фенотипов, а доминантных (p) – из соотношения $p = 1 - q$.

Ошибки частот подсчитывались по формулам $\sqrt{\frac{1-q^2}{4n}}$ и $\sqrt{\frac{p(2-p)}{4n}}$ для рецессивных и доминантных аллелей соответственно, где n – общее число исследованных животных, определенное для каждого локуса с учетом того, что аллель W эпистатичен относительно всех аллелей, аллель O – относительно аллеля a . Кроме того, аллель a , находясь в гомозиготе, подавляет проявление аллеля t^b .

Частоту аллеля O определяли из соотношения: $q = \frac{2a+b}{2n}$, где a – фактически наблюдаемое

число животных с генотипом $O/?$ (оранжевые), b – фактически наблюдаемое число животных с генотипом O/o (черепаховые) и n – общее число исследованных по данному локусу животных ($n = a + b + c$, где c – число неоранжевых животных с генотипом $o/?$). Ожидаемые значения a , b , c были получены соответственно из соотношений:

$$\frac{1}{2}qn(1+q); qn(1-q) \text{ и } \frac{1}{2}n(2-q)(1-q).$$

Ошибка ($q O$) вычислялась по формуле $\sqrt{\frac{q(2-3q)}{(3-4q)n}}$.

Доля самцов (m) определялась из соотношения $m = (4ac - b)/(2a + b)(b + 2c)$. Для получения ожидаемого соотношения фенотипов локуса, удовлетворяющего равенству $m = 0.5$, ожидаемое число оранжевых животных принималось равным наблюдаемому; ожидаемое число черепаховых животных вычислялось из соотношения: $b = n(8a + n) - (2a + n)$; ожидаемое число не оранжевых – из соотношения $c = n - (a + b)$ [13], [20], [21].

Для установления сходства и различий между исследуемыми популяциями использовался коэффициент генетической дистанции Неи (D_N) [22]:

$$D_N = -\ln I_N, \quad I_N = \frac{\sum_{j=1}^L \sum_{i=1}^R x_{ij} y_{ij}}{\sqrt{(\sum_{j=1}^L \sum_{i=1}^R x_{ij}^2) (\sum_{j=1}^L \sum_{i=1}^R y_{ij}^2)}}$$

где x_{ij} и y_{ij} – частоты i -того аллеля j -того локуса сравниваемых популяций.

Если D_N равно 0, то популяции идентичны. Чем больше значение D_N , тем менее родственны сравниваемые популяции. Считается, что коэффициент дистанции Неи самый точный и поэтому используется многими исследователями.

Для наглядного изображения общей картины генетических взаимоотношений между всеми исследованными популяциями на основании полученных коэффициентов генетической дистанции Неи была построена дендрограмма методом невзвешенного парно-группового кластерного анализа (UPGMA).

Результаты исследования и их обсуждение

Для оценки генетической структуры были рассчитаны частоты встречаемости нормальных и мутантных аллелей окраса и структуры шерсти в каждой из 11 исследованных популяций Беларуси и России. Аллельные частоты по шести аутосомным генам и по одному сцепленному с полом гену в популяциях *Felis catus* приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Аллельные частоты по семи генам окраса и структуры меха в популяциях *Felis catus* 11 городов Беларуси и России

Популяции	Частоты аллелей													
	<i>A</i>	<i>a</i>	<i>D</i>	<i>d</i>	<i>L</i>	<i>l</i>	<i>O</i>	<i>o</i>	<i>S</i>	<i>s</i>	<i>W</i>	<i>w</i>	<i>T</i>	<i>t^b</i>
Минск	0,205	0,795	0,684	0,316	0,467	0,533	0,205	0,795	0,219	0,781	0,010	0,990	1	0
Гомель	0,312	0,688	0,622	0,378	0,529	0,471	0,183	0,817	0,327	0,673	0,015	0,985	0,875	0,125
Добруш	0,245	0,755	0,674	0,326	0,348	0,652	0,357	0,643	0,267	0,733	0,007	0,993	0,885	0,115
Орша	0,167	0,833	0,575	0,425	0,404	0,596	0,302	0,698	0,386	0,614	0,008	0,992	1	0
Речица	0,258	0,742	0,624	0,376	0,569	0,431	0,135	0,865	0,386	0,614	0,006	0,994	1	0
Ростов-Дон	0,489	0,511	0,646	0,354	0,842	0,158	0,075	0,925	0,323	0,677	0	1	0,603	0,397
Новосибирск	0,381	0,619	0,626	0,374	0,554	0,446	0,203	0,797	0,329	0,671	0,009	0,991	0,917	0,083
Алма-Ата	0,459	0,541	0,640	0,360	0,438	0,562	0,162	0,838	0,214	0,786	0,003	0,997	0,845	0,155
Ленинград*	0,430	0,570	0,580	0,420	0,360	0,640	0,250	0,750	0,310	0,690	0,010	0,990	0,560	0,440
Куйбышев*	0,540	0,460	0,870	0,130	0,440	0,560	0,230	0,770	0,410	0,590	0	1	1	0
Краснодар*	0,480	0,520	0,770	0,230	0,870	0,130	0,070	0,930	0,330	0,670	0,010	0,990	0,780	0,220

Примечание.* Данные из работ Бородина и др. [12], [21].

Исходя из этих данных, следует отметить высокие частоты для мутантных аллелей *a* и *l*, значения которых практически во всех популяциях варьировали от 40 до 60%, а в некоторых превышали 70% и даже 80%. Мутантные аллели *S*, *d* и *O* характеризовались средним значением частот встречаемости, поскольку в большинстве исследованных популяций имели величины от 20 до 40%. Мутантные аллели локусов *White* и *Tabby* встречались с низкой частотой.

Сравнительный анализ генетической структуры показал, что практически все исследованные нами популяции Беларуси и России имеют сходные значения по аллельным частотам 5 локусов (*Agouti*, *Dilute*, *Long hair*, *Piebald spotting*, *White*). Только в Краснодаре и в Ростове частоты аллеля *l* оказались значительно ниже, чем в остальных 9 популяциях (таблица 1).

Интересная ситуация сложилась по мраморному аллелю *t^b* локуса *Tabby*. В городах западной и центральной Европы его частота обычно превышает 50%, а в Париже, Лондоне, Дублине и Глазго достигает 80–90% [3], [5], [14], [15]. В исследованных городах Беларуси и России нами выявлена в целом низкая частота встречаемости аллеля *t^b*, а в нескольких популяциях он полностью отсутствовал. Исключением является популяция Ленинграда, где частота аллеля *t^b* составляет 44%. Считается, что аномально высокой частоты в Ленинграде этот аллель достиг в послевоенный период. За время блокады с 1941 по 1943 годы популяция *Felis catus* в Ленинграде практически полностью исчезла, и ее восстановление происходило под серьезным влиянием кошек, завезенных в город на судах с военными и продовольственными поставками в основном из английских портов. Иными словами столь высокая частота данного аллеля в Ленинграде обязана действию эффекта основателя, когда популяция формируется под влиянием небольшого числа первоначальных особей сходного генотипа. Повышенная, по сравнению с другими исследованными популяциями России и Беларуси, частота аллеля *t^b* в Ростове и Краснодаре (таблица 1) может быть связана с их близким расположением, как к Черноморским портам, так и к зоне аномального коридора Тегеран-Будапешт, который сформировался под влиянием азиатских кошек (см.: [13], [16]).

Не менее сложная ситуация оказалась и по сцепленному с полом гену *Orange*. В популяциях пяти белорусских и четырех российских городов, включая основанную русскими переселенцами Алма-Ату, частота мутантного аллеля *O* колеблется от 14 до 30% (таблица 1). Результаты проведенных исследований свидетельствуют в пользу того, что эти популяции ведут свою родословную от кошек, которые появились у нас в X–XII вв. в Поднепровье в ходе широких торговых контактов с варягами и греками. В то же время полученные данные по таким южным городам, как Ростов-на-Дону и Краснодар (таблица 1), а также Баку, Армавир и Орджоникидзе (Украина) [12], [13], где частота аллеля *O* составила только 2–7%, однозначно подтверждают наличие коридора пониженной частоты этого аллеля по линии Иран – Кавказ – Юг Европейской части СНГ – Центральная Европа (Будапешт). Для более точной количественной оценки генетической дифференциации между 20 исследованными популяциями домашних кошек, включая данные по 9 городам западной и центральной Европы [3]–[9], [14], [15], был использован коэффициент генетической дистанции *Nei* [22], который учитывает различия по всем исследованным локусам, а не только по сильно различающимся. Найденные значения коэффициентов генетической дистанции (D_N) представлены в таблице 2.

Таблица 2 – Значения коэффициентов генетической дистанции *Неи* в популяциях *Felis catus* на основе данных по 7 генам.

	Мн	Гом	Доб	Орш	Реч	Куйб	Нов	Ал	Лен	Рост	Лон	Дуб	Гл	Пар	Вар	Амс	Рим	Буд	Кр
Минск	–																		
Гомель	0.009	–																	
Добруш	0.010	0.016	–																
Орша	0.011	0.015	0.010	–															
Речица	0.010	0.005	0.027	0.014	–														
Куйбышев	0.038	0.030	0.039	0.049	0.034	–													
Новосибирск	0.012	0.002	0.020	0.019	0.006	0.023	–												
Алма-Ата	0.019	0.010	0.021	0.035	0.023	0.026	0.009	–											
Ленинград	0.058	0.033	0.036	0.060	0.062	0.066	0.039	0.024	–										
Ростов-Дон	0.087	0.047	0.105	0.114	0.062	0.087	0.046	0.053	0.061	–									
Лондон	0.162	0.123	0.153	0.192	0.159	0.183	0.140	0.131	0.080	0.066	–								
Дублин	0.132	0.097	0.127	0.153	0.128	0.176	0.114	0.111	0.064	0.055	0.006	–							
Глазго	0.151	0.117	0.140	0.179	0.156	0.198	0.133	0.125	0.074	0.065	0.008	0.005	–						
Париж	0.156	0.112	0.158	0.188	0.147	0.194	0.126	0.118	0.075	0.042	0.011	0.006	0.008	–					
Варшава	0.060	0.033	0.080	0.088	0.043	0.068	0.035	0.043	0.057	0.006	0.056	0.046	0.060	0.044	–				
Амстердам	0.105	0.071	0.116	0.132	0.091	0.132	0.079	0.089	0.074	0.020	0.021	0.015	0.020	0.015	0.016	–			
Рим	0.099	0.061	0.118	0.127	0.078	0.123	0.066	0.078	0.075	0.007	0.043	0.031	0.039	0.023	0.010	0.005	–		
Будапешт	0.052	0.036	0.089	0.077	0.029	0.057	0.030	0.055	0.114	0.034	0.158	0.138	0.158	0.135	0.026	0.070	0.049	–	
Краснодар	0.067	0.039	0.094	0.098	0.045	0.058	0.035	0.048	0.083	0.010	0.097	0.088	0.102	0.080	0.007	0.036	0.022	0.011	–
Афины	0.054	0.048	0.092	0.079	0.041	0.089	0.045	0.073	0.133	0.063	0.182	0.151	0.170	0.154	0.051	0.088	0.069	0.022	0.039

Из таблицы видно, что наиболее сходные генетические структуры оказались у таких пар популяций, как Новосибирск–Гомель, Добруш–Орша, Рим–Амстердам, Глазго–Дублин, поскольку значение D_N между ними варьировалось от 0,002 до 0,010, а наибольшие различия выявлены, как и следовало ожидать, между белорусско-российскими и западно-европейскими популяциями, где D_N достигает значения 0,198 для пары популяций Куйбышев–Глазго.

Используя значения коэффициентов генетической дистанции посредством невзвешенного парно-группового метода кластерного анализа (UPGMA), нами была построена дендрограмма (рисунок 1), позволяющая проиллюстрировать степень межпопуляционной дифференциации и характер филогенетических взаимоотношений в исследованных популяциях домашних кошек.

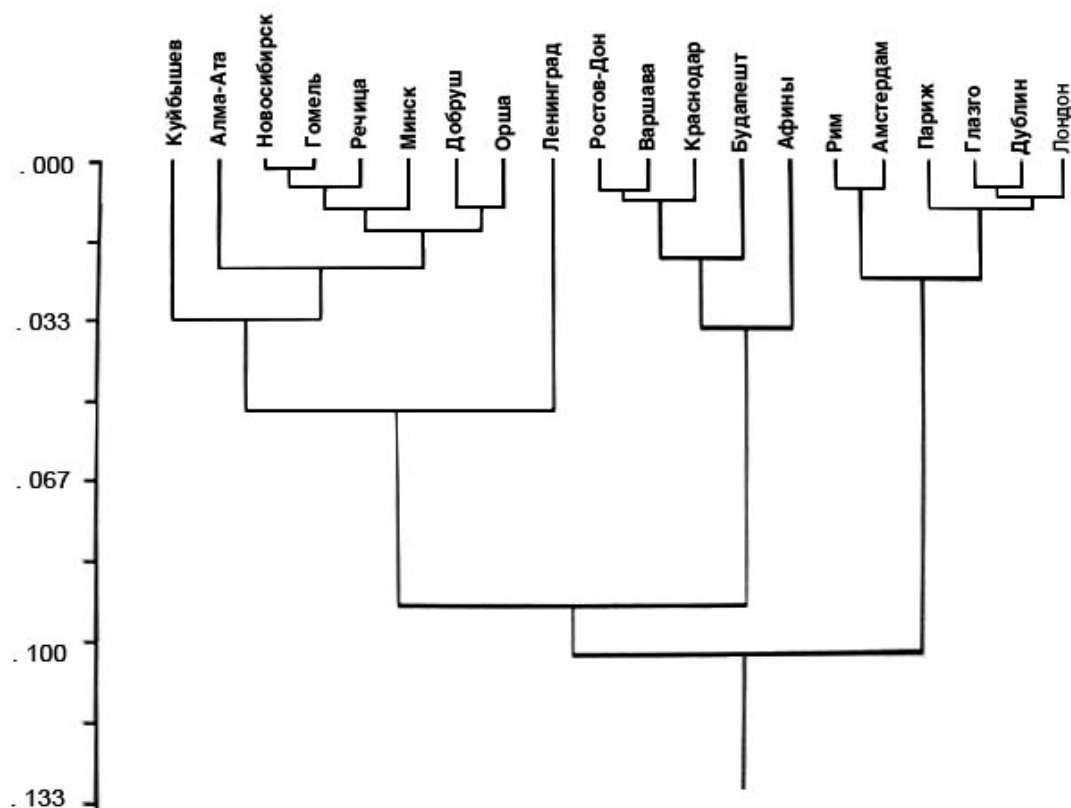


Рисунок 1 – Дендрограмма показывающая степень генетической дифференциации в популяциях *Felis catus* в 20 городах центральной и западной Европы

Из дендрограммы хорошо видно, что проанализированные популяции кошек Европейского континента распадаются на три четких кластера. Правый кластер первым ответвляется от общеевропейского ствола и включает в себя только популяции стран западной и центральной Европы. На территории этих стран кошки на протяжении пяти веков подвергались массовому уничтожению католической инквизицией. Все это, по-видимому, обусловило своеобразие и обособленность генетической структуры этих популяций, которая восстанавливалась из редких сохранившихся групп и генотипов под воздействием эффекта основателя и дрейфа генов.

Что касается двух других групп, то некоторый промежуток времени на дендрограмме они составляли единую ветвь, которая затем расщепилась на два кластера – белорусско-российский и сложный по составу греко-восточно-европейский. Белорусско-российский кластер начал формироваться, как уже отмечалось, в Поднепровье в X–XII вв. под влиянием торговых контактов с варягами и греками. Это объясняет тот факт, что центральное ядро левого кластера составляют близко сцепленные популяции городов Орша, Речица, Гомель, Добруш, расположенных в бассейне Днепра. Характер взаимоотношений в левом кластере свидетельствует в пользу того,

что дальнейшее расселение кошек на территории Беларуси и России происходило из Поднепровья, поскольку даже довольно удаленные популяции Новосибирска, Алма-Аты и Куйбышева на дендрограмме тесно подсоединяются к днепровскому кластеру. Обособленное положение на дендрограмме Ленинграда вполне закономерно, так как вновь возникшая после войны популяция сформировалась из небольшого числа особей, попавших в город на судах с военными и продовольственными поставками из Англии и США.

Закономерным является присутствие двух российских городов в греко-восточно-европейском кластере, так как популяции Краснодара и Ростова расположены в зоне так называемого южного коридора Тегеран – Будапешт.

Выводы

Таким образом, в результате проведенного нами анализа генетической структуры было установлено, что популяции домашних кошек *Felis catus* европейского континента делятся на три кластера (группы): западно-европейскую, греко-восточно-европейскую и белорусско-российскую. Показано, что **генофонд белорусско-российских кошек начал формироваться в Поднепровье в X–XII вв.**, откуда и пошло их расселение по территории Беларуси и России, так как даже удаленные популяции Новосибирска, Куйбышева и Алма-Аты на дендрограмме тесно подсоединяются к днепровскому кластеру. Выявлено действие эффекта основателя на формирование послевоенной популяции кошек Ленинграда, восстановившейся из небольшого числа особей английского происхождения. На основе данных по Ростову-на-Дону и Краснодару однозначно подтверждено наличие **коридора пониженной частоты аллеля O** по линии Иран – Кавказ – Юг Европейской части СНГ – Центральная Европа (Будапешт).

Литература

1. Pawelek, J. M. The enzymology of melanogenesis / J. M. Pawelek & A. K. Chakraborty // The Pigmentary System: Physiology and Pathophysiology, 1998. – P. 391–400.
2. Morris, J. G. Red Hair in Black Cats Is Reversed by Addition of Tyrosine to the Diet / J. G. Morris, S. Yu, Q. R. Rogers // The journal of Nutrition, 2002. – 132. – P. 1646S–1648S.
3. Clark, J. M. The effects of selection and human preference on coat colour gene frequencies in urbancats / J. M. Clark // Journal of Heredity, 1975. – 35. – P. 195–210.
4. Todd, N. B. Mutant allele frequencies in domestic cat populations of Greece / N. B. Todd, T. H. Kunz. *Biológica Gallo-Hellenica*, 1977. – 6. – P. 289–310.
5. Todd, N. B. Mutant allele frequencies in domestic cats of Dublin and vicinity / N. B. Todd, A. T. Lloyd // *Carn. Genet. Newsl*, 1979. – 4. – P. 24–30.
6. Davis, B. K. Allele frequencies in a cat population in Budapest / B. K. Davis, B. P. Davis // *Journal of Heredity*, 1977. – 68. – P. 31–34.
7. Lloyd, A. T. Mutant allele frequencies in the domestic cat populations of the Netherlands / A. T. Lloyd // *Genetica*, 1982. – 58. – P. 223–228.
8. Lloyd, A. T. Towards a comprehensive picture of the Mediterranean: population genetics of the cats of Rome / A. T. Lloyd [et al.] // *Italy: Carn. Genet. News*, 1983. – 14. – P. 235–241.
9. Wagner, A. Pelage mutant allele frequencies in domestic cat populations in Poland / A. Wagner, M. Wolsan // *Journal of Heredity*, 1987. – 78. – P. 2000.
10. Ruiz Garcia, M. Mutant allele frequencies in domestic cat populations in Catalonia, Spain, and their genetic relationships with Spanish and English colonial cat populations / M. Ruiz Garcia // *Genetica*, 1990. – 82. – P. 209–214.
11. Shostell, J. M. Mutant Allele Frequencies in Domestic Cat Populations in Arkansas and Tennessee / J. M. Shostell, J. Staudinger, M. Ruiz-Garcia // *Journal of Heredity*, 2005. – 96(5). – P. 557–565.
12. Borodin, P. M. Mutant allele frequencies in domestic cat populations of six soviet cities / P. M. Borodin [et al.] // *Journal of Heredity*, 1978. – 69. – P. 169–174.
13. Гончаренко, Г. Г. Мутантные гены окраски в популяциях домашних кошек Средней Азии и Европейской части СССР / Г. Г. Гончаренко, О. Е. Лопатин, Г. П. Манченко // *Генетика*. – 1985. – Т. XXI. – № 7. – С. 1151–1158.
14. Searle, A. G. Gene frequencies in London's cats / A. G. Searle // *Journal of Heredity*, 1949. – 49. – P. 214–220.
15. Dreux, P. H Gene frequencies in the cat populations of Paris / P. H. Dreux // *Journal of Heredity*, 1967. – 58. – P. 92.
16. Гончаренко, Г. Г. *Генетика. Анализ наследственных закономерностей на генах меха кошек Felis catus* / Г. Г. Гончаренко, С. А. Зяцьков. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2007. – 108 с.

-
17. Зяцьков, С. А. Характер наследования и механизмы взаимодействия генов окраски меха у домашних кошек / С. А. Зяцьков // Известия Гомел. гос. ун-та им. Ф. Скорины, 2007. – № 6(45). – С. 81–86.
18. Robinson, R. Genetics for Cat Breeders / R. Robinson. – London : Pergamon Press, 1977. – 202 p.
19. Шустрова, И. Кошки. Генетика и племенное разведение / И. Шустрова. – 1997. – М.: Золант. – 122 с.
20. Манченко, Г. П. Новые данные о частотах мутантных генов окраски у домашних кошек СССР / Г. П. Манченко // Генетика, 1981. – Т. 17. – № 12. – С. 2195.
21. Robinson, R. Cat gene frequencies in cities of the USSR / R. Robinson, G. P. Manchenko // Genetica, 1981. – V. 55. – P. 41.
22. Nei, M. Genetic distance between populations / M. Nei // American Naturalist. – 1972. – 106. – P. 283–292.

Summary

The purpose of the given work was research of genetic structure of populations *Felis catus* on territories of Belarus and Russia. Populations of domestic cats have been investigated on 7 genes responsible for painting of fur. As a result of the analysis of genetic structure it has been established that populations of cats *Felis catus* of the European continent are divided into three groups: West-European, central-East European and Byelorussian-Russian. It is shown that the genofund of the Byelorussian -Russian cats started to form in the pool of Dnepr in X–XII centuries. Action of effect of the founder on formation of a post-war population of cats of Leningrad, restored of a small number of individuals of an English origin is revealed. On the basis of data across Rostov-on-Don and Krasnodar presence of a corridor of the lowered frequency аллеля *O* on the line Iran – Caucasus – the South of the European part of the CIS – the Central Europe (Budapest) is absolutely confirmed.

Поступила в редакцию 10.11.08.