

Copyright © 2016 by Academic Publishing House *Researcher*



Published in the Russian Federation
Biogeosystem Technique
Has been issued since 2014.
ISSN: 2409-3386
E-ISSN: 2413-7316
Vol. 10, Is. 4, pp. 271-283, 2016

DOI: 10.13187/bgt.2016.10.271
www.ejournal19.com



UDC 539.1.047:575.224

Noosphere and Domestication

Valeriy I. Glazko ^{a, c, *}, Boris L. Zybaïlov ^b, Tatiana T. Glazko ^{a, c}

^a Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev, Moscow, Russian Federation

^b Department of Biochemistry and Molecular Biology, University of Arkansas for Medical Sciences, Little Rock, AR 72205

^c Center of Experimental Embryology and Reproductive Biotechnologies, Russian Academy of Agricultural Science, Moscow, Russian Federation

Abstract

Biosphere problems lead to the necessity of deep analysis of its condition for development of approaches to ensuring more sustainable development. In this respect, the particular interest was the created by humans the biosphere artificial component - the agrarian civilization. The study of the unique features of its genetic resources, providing a high phenotypic diversity in domesticated species of animals and plants, to significantly distinguish them from closely related wild species may allow to create the new tools to manage of them. Previously we have shown that in the genomes of domesticated plant and animal species compared to closely related wild ones to reveal the increased frequency of short DNA fragments flanked by inverted repeats of microsatellites, genomic localization of which were associated with some mobile genetic elements. A comparative analysis of the spectra of genomic DNA fragment, flanked by inverted repeats of long terminal repeats (LTR) of endogenous retroviruses, which were first identified in animals (BERV β -3, BERVK1) and plants (SIRE-1, 5 PawS, BARE-1), discovered a certain intersection in the presence of the homologous sites of the mobile elements in the genomes of representative animals (sheep, horses, musk oxen) and plants (varieties of wheat and soy, a group of wild-growing soya). Own and accumulated literature data on the comparative analysis of genomic element polymorphisms (structural genes, short anonymous genomic DNA fragments, mobile genetic elements) suggested that the sources of unexpectedly high genetic heterogeneity of domesticated animal species and, apparently, plants in comparison with closely related wild species could be related to tolerance of provirus integration in the genomes of exogenous retroviruses, as well as the activation of transpositions of mobile genetic elements in connection with the crossing of closely related animals and the main cultivated plants.

Keywords: domestication, genomics, polymorphism, genetic mobile elements transposition.

* Corresponding author

E-mail address: vigvalery@gmail.com (V.I. Glazko)

1. Введение

В последние годы стало особенно очевидно, что биосфера вступила в эпоху глобального кризиса. В XXI веке на грани исчезновения находятся 12 % видов птиц и 25 % видов млекопитающих (fao.org). Глобальная ежегодная экономическая стоимость потери биоразнообразия – от 1.35 до 3.1 триллионов долларов США. В современную эпоху человек изменил соотношение между силами живой и неживой природы в пользу последних и связанная с этим антропогенная дестабилизация биосферы стала совершенно особым третьим ее состоянием.

Удачные попытки создать новые взаимоотношения между человечеством и биосферой является domestикация животных и растений и создание принципиально новых искусственных систем – агроэкосистем. В основе формирования феномена domestикация лежат сетевые взаимоотношения между генами. Представление о сетевых взаимоотношениях между развитием различных признаков у многоклеточных организмов, организмами в популяциях, видовых сообществах имеет давнюю историю. Интерес к генетическим основам domestикации резко увеличился за последние 5 лет после полной расшифровки геномов основных domestичированных видов млекопитающих. Появилось большое количество исследований, посвященных поиску «росписи domestикации» в их геномах. Создан международный консорциум ([Andersson et al., 2015](#)), основные усилия которого будут направлены на создание комплексной карты функциональных элементов в геномах одомашненных видов. Предполагается, что глубокие исследования геномных следов искусственного отбора может позволить углубить наши представления о связях между нуклеотидными последовательностями и фенотипической изменчивостью.

В поисках генетических основ domestикации главным является определение того признака или их комплекса, который кардинально отличает близкородственные дикие виды от domestичированных.

Основные фенотипические признаки domestикации у животных были описаны в середине XX века и получили название – признаки domestикации. Очевидно, что для них должны существовать в геномах соответственные проекции, включающие структурные гены и регуляторные элементы. В этой связи основной поток исследований генетических основ domestикации ведет поиск таких отличий между дикими и близкородственными domestичированными видами по конкретным генным системам ([de Simoni Gouveia et al., 2014](#)): например, у свиней – по генам, ассоциированным с пищевым поведением ([Moon et al., 2015](#)), с дентальными изменениями ([Evin et al., 2015](#)); у лошадей – с генами, продукты которых участвуют в липидном обмене, ионном транспорте, мышечном сокращении и т.д. ([Metzger et al., 2014](#); [Schubert et al., 2014](#)); у крупного рогатого скота – безрогость, масть, морфология глаз, конституция, подкожный жир, экологическая адаптация ([Porto-Neto LR et al., 2013](#); [Porto-Neto LR et al., 2014](#); [Ramey et al., 2013](#)).

Тем не менее, не смотря на большое количество исследований, универсальным признаком domestикации животных является только увеличение копияности генов, связанных с иммунной системой и дефенсинами ([Ghosh 2014](#); [Liu et al., 2010](#); [Revay et al., 2015](#)).

Теоретически, исходя из особенностей domestикации и ее успехов, в качестве главного универсального признака domestикации Д.К. Беляев выбрал снижение агрессивности по отношению к человеку. Справедливость этого предположения была доказана на единственной на то время в мире попытке реконструкции domestикации путем отбора во многих поколениях наименее агрессивных лис, что привело, в конце концов, к проявлению у них некоторых признаков domestикации, таких, например, как типичная для собак форма хвоста, обвислые уши, собачий тип лая. Сравнительный анализ экспрессии генов показал, что в эти процессы вовлекаются гены, участвующие в формировании гипофизарно-надпочечниковой оси ([Wilkins et al., 2014](#)). Вовлечение в domestикацию генов, связанных с поведенческими характеристиками, описаны и в ряде других работ, например ([Albert et al., 2012](#)).

В наших собственных исследованиях были получены данные о том, что универсальным отличием domestичированных видов от близкородственных диких является повышенный полиморфизм у первых ферментов метаболизма экзогенных субстратов (связывающих метаболитом животных с субстратами окружающей среды), а у вторых – повышенный полиморфизм ферментов внутриклеточного энергетического метаболизма,

таких как гликолиз, пентозофосфатный шунт, цикл Крепса (Glazko et al., 2014). В первом случае достигается адаптация к широкой субстратной специфичности, во втором – оптимизация внутриклеточного энергообеспечения на узком спектре субстратов (Glazko et al., 2014). Но самая главная особенность заключалась в том, что по размаху генетической изменчивости обе группы видов были сопоставимы. Более того, в некоторых случаях генетическая дифференциация между породами была даже больше, чем между близкородственными дикими видами. Эти данные были достаточно неожиданными с известной точки зрения о преобладании инбридирования среди domestцированных видов по сравнению с дикими, что позволяло ожидать относительно пониженный уровень генетического разнообразия у первых по сравнению со вторыми. Подобные данные были получены и другими исследователями (Wiener, Wilkinson, 2011). Если говорить о фенотипической изменчивости, то следует отметить, что количество пород, дифференцирующихся по фенотипическим характеристикам у 5-ти традиционных животных сельскохозяйственных видов (козы, овцы, крупный рогатый скот, свиньи и лошади – суммарно около 4500 пород) сопоставимы с количеством современных видов млекопитающих (около 4500 видов) (The state of the world's animal genetic resources..., 2007).

Суммируя накопленные данные об уникальном фенотипическом и генетическом разнообразии, становится понятно, что основным вопросом, ответ на который мог бы объяснить общие и частные генетические основы domestцикации, становится источник уникальной генетической изменчивости.

Необходимо напомнить, что, не смотря на многовековые попытки вовлечь в domestциацию множество видов животных и растений, основной видовой базой аграрной цивилизации остается их очень ограниченное количество: среди животных – крупный рогатый скот и овцы, среди растений – рис и пшеница (Diamond, 200). В своих работах Дж. Дайамонд отмечает характеристики видов, которые препятствуют domestцикации. Но должны быть и те, которые благоприятствуют ей и, по-видимому, к ним должны относиться те, которые связаны к способности генерировать повышенный уровень генетической изменчивости, позволяющие балансу естественного и искусственного отборов создавать такое разнообразие форм, которое наглядно отличает domestцированные виды от их близкородственных диких.

Как уже отмечалось выше, одной из немногих универсальных геномных характеристик, как выяснилось после секвенирования геномов животных основных сельскохозяйственных видов, является увеличение копийности генов, связанных с иммунной системой и генов дефензинов – антимикробной защиты. Известно, что сегментные дубликации хромосом (SD), так же, как и изменчивость по количеству копий относительно коротких геномных участков (CNV), тесно связаны с ретротранспозонами и их перемещениями (Moon et al., 2015). Автономные ретротранспозоны представлены в основном потомками экзогенных ретровирусов (трех классов), эндогенными ретровирусами, и продуктами их внутригеномной эволюции – длинными диспергированными ядерными элементами (LINE), лишенными длинных концевых повторов, но содержащими ген gag (кодирующий белок внутреннего капсида вируса) и ген pol – обратной транскриптазы. К настоящему времени созданы подробные базы данных о представленности полноразмерных эндогенных ретровирусов в геномах основных domestцированных видов млекопитающих (Garcia-Etxebarria et al., 2014). Представлены примеры горизонтального переноса некоторых ретротранспозонов, присутствие которых объединяет геномы таксономически удаленных видов (Oliveira et al., 2012; Walsh et al., 2013), обсуждается существенная роль горизонтальных переносов ретротранспозонов в эволюции позвоночных (Chalopin et al., 2015). Обнаруживается структурная и эволюционная общность между ретротранспозонами, заселяющими геномы различных таксонов (Bao, Jurka, 2013; Benachenhou ET AL., 2013; Llorens et al., 2009).

Ранее нами было показано, что в геномах domestцированных видов растений и животных по сравнению с близкородственными дикими видами наблюдается повышенная частота встречаемости коротких фрагментов ДНК, фланкированных инвертированными повторами микросателлитов. Учитывая известную связь между микросателлитами и различными типами мобильных генетических элементов (Ahmed, Liang, 2012; Behura,

Severson, 2013; Sharma et al., 2013), это позволило нам предположить относительно повышенную плотность их взаимного позиционирования в альтернативных цепях ДНК у первых видов по сравнению со вторыми (Glazko et al., 2014). В качестве гипотезы было выдвинуто предположение о том, что источником повышенного генетического разнообразия domesticiрованных видов является относительно увеличенная плотность заселенности их геномов ретротранспозонами и продуктами их эволюции. Для того, чтобы проверить это предположение, в настоящей работе были оценены частоты встречаемости фрагментов ДНК, фланкированных инвертированными повторами длинных терминальных участков различных эндогенных ретровирусов у представителей domesticiрованных видов животных и растений.

2. Материалы и методы

Геномную ДНК выделяли с помощью коммерческого набора реагентов «ДНК-Экстран-1». Для изучения генетической структуры популяций использовали оценки полиморфизма фрагментов ДНК (IRAP-PCR маркеры), полученных с применением в ПЦР в качестве праймеров терминальных участков длинных концевых повторов (Long Terminal Repeats, LTR) ретротранспозонов растений: терминальный участок ретротранспозона SIRE-1, составляющий пятую часть генома кукурузы (GCAGTTATGCAAGTGGGATGAGCA), относящийся к роду Sireviruses, представителю семейства Pseudoviridae, члены которого содержат env-подобный ген (Bousios, Darzentas, 2013), участок ретротранспозона PawS 5 (AACGAGGGGTTTCGAGGCC), относящийся к семейству R173, в геноме диплоидной ржи они часто ассоциированы с другими ретротранспозонами (Rogowsky et al., 1992), участок ретротранспозона ячменя BARE-1 (ССААСТАГАГГСТТГСТАГГГАС). Также были использованы терминальные LTR участки эндогенных ретровирусов млекопитающих: праймер β -3 (GGACSTTCTCSTTCAAGGC), последовательность его гомологична терминальному участку эндогенного ретровируса крупного рогатого скота (Bovine endogenous retrovirus β -3, BERV β -3), праймер k-1 (TATCAGGCCTCTCCGCATG), гомологичен терминальному участку Bovine endogenous retrovirus K1, BERVK 1). BERV β -3 и BERVK 1 относятся к роду *Betaretrovirus* и кодируют 4 основных протеина GAG, PRO, POL, и ENV (Baba et al., 2011; Xiao et al., 2008).

Полимеразную цепную реакцию выполняли (ПЦР или PCR) по методу IRAP-PCR (Inter-Retrotransposon Amplified Polimorphism), с помощью которого амплифицируются участки ДНК, находящиеся в геноме между инвертированными повторами используемого праймера.

Геномную ДНК выделяли коммерческим набором «ДНК-экстран 1» («Синтол», Россия). Полимеразную цепную реакцию (PCR, ПЦР) проводили на амплификаторе «Терцик» (Россия) с применением смеси ПЦР-РВ («Синтол», Россия). Условия и стадии проведения ПЦР: первоначальная денатурация 94°C – 2 мин, денатурация 94°C – 30 с, отжиг 55°C – 30 с, элонгация 72°C – 2 мин, заключительная элонгация 72°C – 10 мин, 35 циклов. Анализ результатов амплификации проводили методом электрофореза в 1,5 %-м агарозном геле с применением в качестве маркера молекулярных масс ДНК GeneRuler™ 100 bp DNA Ladder Plus (MBI Fermentas, USA) для оценки длины продуктов. Визуализацию продуктов ПЦР-амплификации проводили под УФ-излучением после их окрашивания бромистым этидием. Для того чтобы избежать грубых ошибок в определении длин получаемых фрагментов ДНК, для анализа выбрана область спектра менее 1500 п.о.

Математическую обработку осуществляли с использованием компьютерной программы TFPGA. Расчет индекса PIC (Polymorphic Information Content) выполнялся по формуле для диаллельных локусов, для которых $PIC=2f(1-f)$, где f – частота одного из двух аллелей. Поскольку ISSR-PCR и IRAP-PCR маркеры имеют доминантный характер проявления по присутствию продукта амплификации, f рассчитывали по формуле: $f = R^{0.5}$, где R – частота встречаемости животных среди исследованных, у которых в спектрах продуктов амплификации отсутствовал фрагмент ДНК данной длины. Значение R рассматривалось как доля гомозигот по рецессивному аллелю.

3. Результаты и их обсуждение

Генетическая дифференциация местных курдючных пород овец

Для исследования были выбраны три породы овец (всего 80 голов): карачаевская, калмыцкая, эдильбаевская (два внутривидовых типа – бирликский и сундукский).

В результате исследований генофондов трех местных пород овец по IRAP-маркерам были получены специфичные для каждого из праймеров спектры фрагментов ДНК, [рис. 1](#). Наиболее гетерогенной по сравнению с остальными оказалась группа калмыцких овец (PICср. – усредненное значение индекса PIC по всему спектру ампликонов) (P = 44 %, 47 %, PICср. = 0,187, 0,174, по праймерам LTR SIRE-1 и PawS 5, соответственно). По праймеру BARE-1 наиболее консолидированной оказалась группа карачаевских овец ([Elkina, Glazko, 2014](#)).

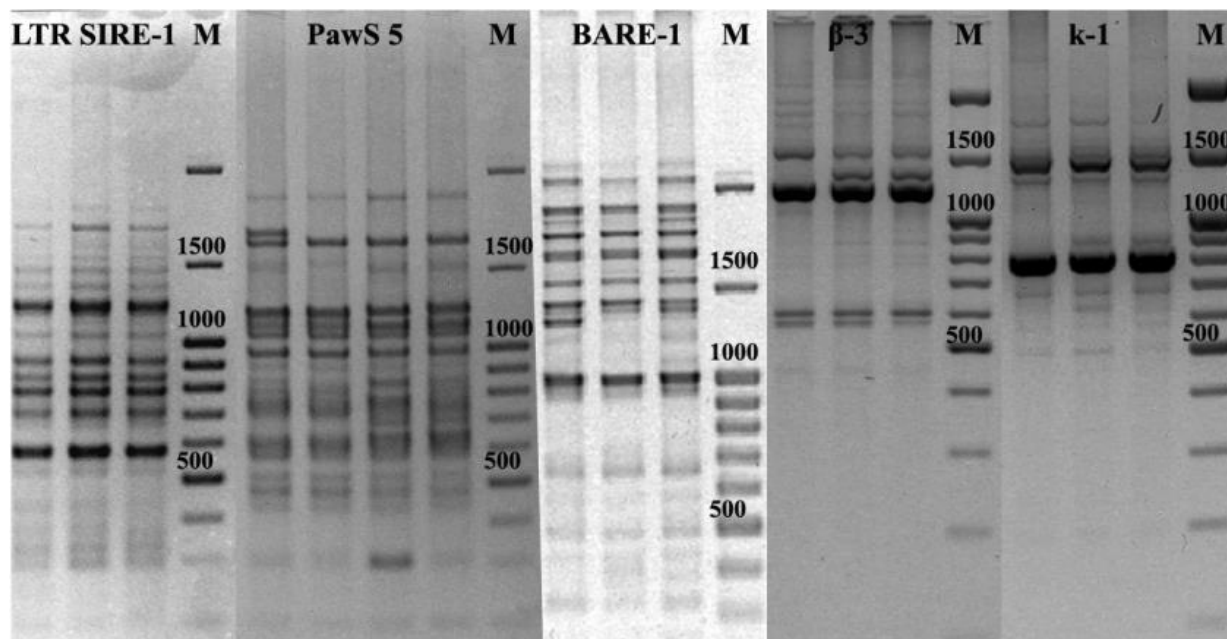


Рис. 1. Спектры фрагментов ДНК, полученных в результате генотипирования пород овец (М-маркер молекулярных масс).

Генетическая дифференциация местных горных пород лошадей

Исследования выполнены на 88 образцах крови лошадей различной породной принадлежности и происхождения. В анализ включены результаты исследований образцов крови лошадей карачаевской породы, вошедших в ГПК, алтайской породы из трех хозяйств («Джумбаев», «Энчи», «Чингиз»), группы рысистых пород (орловские рысаки, русские рысаки, американские стандартбредные) ([Elkina, Glazko, 2014](#)).

В результате выполненных исследований получены следующие данные. Спектры ампликонов, полученных с применением в ПЦР разных праймеров, существенно не отличались между собой по пределам длин выявляемых фрагментов ДНК у всех пород лошадей, [рис. 2](#).

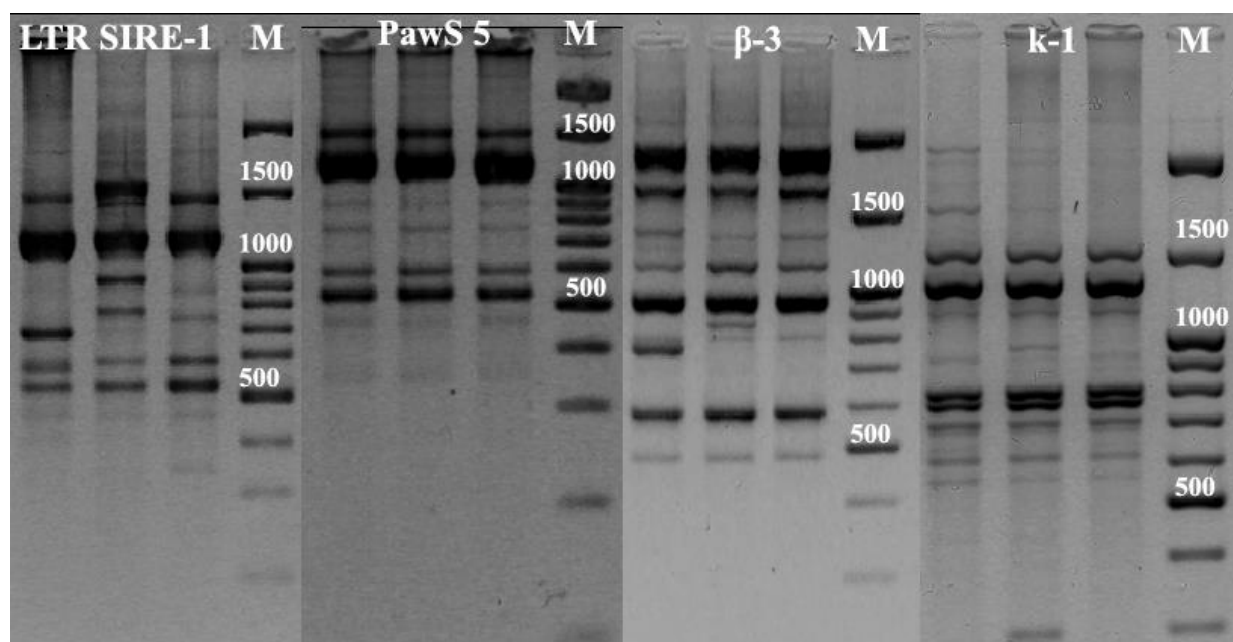


Рис. 2. Примеры спектров продуктов амплификации фрагментов ДНК, фланкированных инвертированными повторами LTR участков ретротранспозонов растений и животных в геномах лошадей разных пород

Несколько отличается только спектр фрагментов праймера PawS 5, где четко визуализируются и локусы более 1500 п.о.

Каждый из полученных в результате ПЦР спектров фрагментов ДНК уникален для каждого из праймеров и отличается долей полиморфных локусов и их распределением. Наиболее полиморфными на протяжении всех длин оказались спектры фрагментов ДНК алтайских лошадей хозяйства «Джумбаев», полученные в результате IRAP-PCR с использованием праймеров LTR SIRE-1 и PawS 5. В результате использования праймера β -3 около половины всех локусов в спектрах лошадей хозяйства «Энчи» и несколько меньшее количество полиморфных локусов в спектрах алтайских лошадей третьей группы представлены фрагментами от 500 до 1000 п.о., в свою очередь, полиморфизм фрагментов более 1000 п.о. наблюдался только у первых (18 %). Карачаевские лошади по IRAP-маркерам отличались единообразием в полиморфизме локусов в спектре и охватывали диапазон как средних, так и тяжелых длин фрагментов (от 5 до 10 %). Спектры фрагментов праймера k-1 были одинаковы у всех исследованных пород лошадей: на долю фрагментов средних длин приходилось 14 % полиморфных локусов, на тяжелые фрагменты – 7 %. В спектрах праймера β -3 как минимум треть всех локусов были полиморфны у исследованных пород. Внутривидовые отличия групп алтайских лошадей по спектрам праймера β -3 выражены менее явно, за исключением несколько более консолидированных лошадей из хозяйства «Чингиз», чьи характеристики спектров близки к карачаевским лошадям. Промежуточное положение занимают рысистые лошади (Elkina, Glazko, 2014).

Генетическая дифференциация сортов мягкой пшеницы и групп дикорастущей сои

Исследования выполняли на однодольных (*Triticum aestivum*) и двудольных (*Glycine soja* и *Glycine max*) растениях. Пшеница была представлена двумя озимыми сортами (Московская 39 – мягкая озимая, Мироновская 808 – мягкая озимая, выведена из яровой) и одним яровым (Омская 36 – мягкая яровая), соя – пятью популяциями вида дикорастущая уссурийская (*G. soja*, Приморский край) и сорнополевой формой сои (*G. max*, Китай). Оказалось, что более трети фрагментов (38 %), полученных в спектрах ДНК пшеницы в результате использования праймера LTR SIRE-1, позволяют отличать сорта (рис. 3), около половины (47 %) локусов спектров фрагментов ДНК-группы дикорастущей сои вида (*G. soja*). Треть фрагментов являются видоспецифичными, что дает возможность отличать группы двух видов сои, *G. soja* и *G. max* (Elkina, Glazko, 2014).

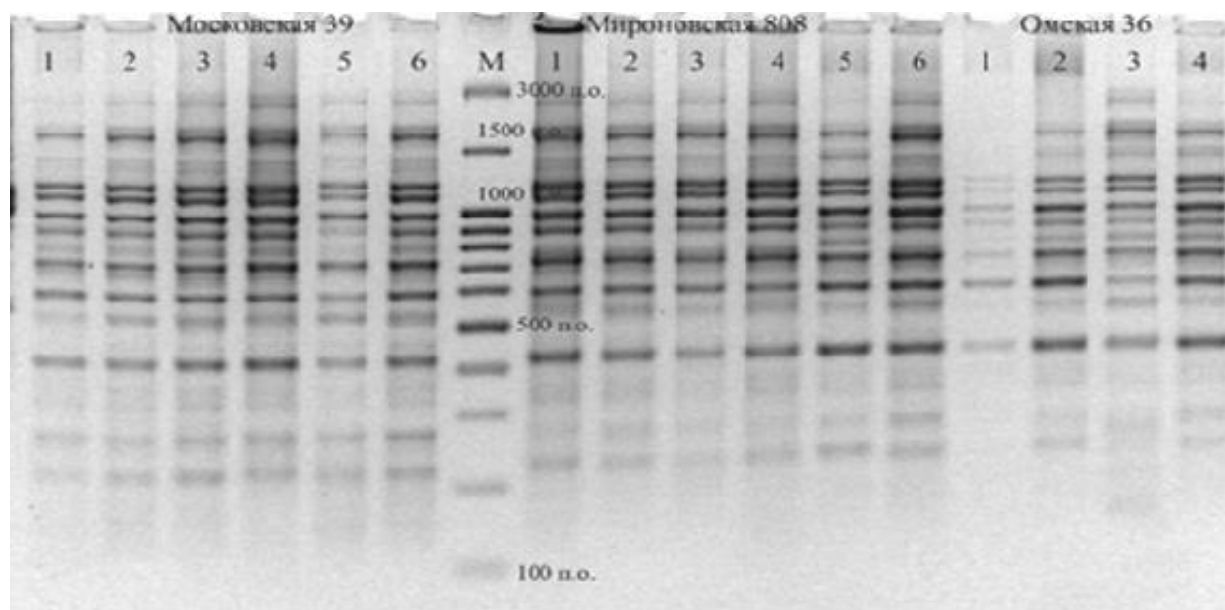


Рис. 3. Электрофоретические спектры ДНК сортов *T. aestivum*, полученные в результате IRAP-PCR с использованием в качестве праймера терминального участка ретротранспозона LTR SIRE-1 (M-маркер молекулярных масс)

С применением алгоритмов программы BLASTn выполнен поиск последовательностей, используемых в данном исследовании в качестве праймеров, гомологичных терминальным фрагментам мобильных элементов растений, в референсных геномах сельскохозяйственных видов (овца, лошадь). Выявлено от 200 до 500 таких участков в геноме домашней овцы и около 150 – в геноме домашней лошади. Участки гомологии к LTR мобильных элементов млекопитающих, применяемых в настоящей работе в качестве праймеров, встречались в геномах культурных растений. Так, в секвенированных последовательностях ДНК пшеницы было найдено 200 таких участков, в геноме сои вида *G. max* – 120. В связи с этим, можно утверждать об определенном пересечении в отношении присутствия гомологичных участков мобильных элементов в геномах представителей животных и растений и, по-видимому, сравнительно повышенной толерантности у доместичированных видов к интеграции провирусной ДНК экзогенных ретровирусов в их геномы.

Ранее нами было показано, что генофонды доместичированных видов имеют общие черты («популяционно-генетические признаки доместикации»), связанные с адаптацией к экзогенным субстратам и, по-видимому, взаимодействуют с широким спектром разнообразных патогенов-симбионтов в процессе колонизации новых ниш обитания вместе с человеком. Полученные данные свидетельствуют о внутригеномной организованности распределения инвертированных повторов с отдельными нуклеотидными мотивами на их флангах. Такая организованность согласуется с наблюдениями Лима де Фария о неслучайности чередования гетерохроматиновых блоков по длине хромосом у ряда растительных видов, позволившая ему сформулировать гипотезу о «хромосомных полях», благодаря которым нуклеотидные последовательности и скопление различных семейств повторов, включая центромерные и теломерные, непосредственно связаны с морфологией хромосом.

Нами высказывалось предположение о том, что одним из источников повышенной генетической изменчивости у доместичированных видов животных может являться широкое применение инбридинга при их разведении, что может способствовать геномной дестабилизации и увеличению частот ретротранспозиций (Glazko et al., 2014). В пользу этого предположения свидетельствуют данные о существенных отличиях по спектрам мобильных генетических элементов в геномах у высоко инбредных лабораторных линий мышей, возникших в течение менее 100 лет их близкородственного разведения (Nellaker et al., 2012). Для того, чтобы оценить возможное влияние инбридинга на полиморфизм фрагментов

ДНК, фланкированных инвертированными повторами длинных концевых участков эндогенных ретровирусов, были выполнены сравнения соответствующих спектров продуктов амплификации ISSR-PCR и IRAP-PCR маркеров у интродуцируемых в районы севера России популяций овцебыков, чья численность и степень инбридированности контролируется в процессе их воспроизводства в новых местах обитания.

Исследование проводили на геномной ДНК 100 овцебыков из трёх интродуцированных популяций – исходной с запада Гренландии, популяции полуострова Таймыр и наиболее инбридированной – острова Врангеля (Glazko et al., 2012). Кроме того, было выполнено сравнение трёх современных популяций с группой древних овцебыков (5 образцов), обитавших на Таймыре (около 10 тыс. лет назад) и в Якутии (около 40 тыс. лет назад).

Для ISSR-PCR в качестве праймеров использовали последовательности (AG)₉C, (GA)₉C и (GAG)₆C, для IRAP-PCR – терминальные фрагменты мобильных генетических элементов LTR SIRE-1 и PawS 5. Рассчитывали усреднённый по типу маркера индекс PIC (Polymorphic Information Content), отражающий долю гетерозигот. В результате выполненных исследований получены следующие данные (табл.). По данным таблицы видно, что суммарно современные овцебыки существенно менее гетерогенны, чем представители древних популяций: у современных овцебыков по ISSR-PCR маркерам доля полиморфных локусов достигает 38,2 %, значения PIC – 0,122; по IRAP-PCR маркерам – 52,6 % и PIC 0,188; у древних овцебыков соответственно по ISSR-PCR маркерам 87,2 % и PIC 0,303; по IRAP-PCR маркерам – 75,6 % и PIC 0,250 (Glazko et al., 2012). Следует заметить, что эти отличия между современными и древними овцебыками сравнительно более выражены по ISSR-PCR маркерам, чем по IRAP-PCR маркерам, что, по-видимому, отражает исходно более высокую гетерогенность по происхождению древних овцебыков, по сравнению с современными.

Таблица 1. Значения доли полиморфных локусов и индекса PIC у исследованных групп овцебыков различного происхождения

Праймер	По древним животным с п-ва Таймыр и Якутии		По древним животным из Якутии		По современным животным с о. Врангеля, п-ова Таймыр и запада Гренландии		По современным животным полуострова Таймыр		По современным овцебыкам с запада Гренландии		По современным животным с острова Врангеля	
	Доля полиморфных локусов, %	PIC	Доля полим. локусов, %	PIC	Доля полим. локусов, %	PIC	Доля полим. локусов, %	PIC	Доля полим. локусов, %	PIC	Доля полим. локусов, %	PIC
(AG) ₉ C	89,3	0,312	78,6	0,311	25,0	0,058	8,3	0,037	16,7	0,067	0,0	0,000
(GA) ₉ C	77,8	0,278	63,0	0,233	53,9	0,200	46,2	0,143	38,5	0,174	53,9	0,186
(GAG) ₆ C	93,5	0,317	77,4	0,299	33,3	0,094	11,1	0,039	22,2	0,090	22,2	0,087
Суммарно ISSR	87,2	0,303	73,3	0,282	38,2	0,122	23,5	0,078	26,5	0,114	26,5	0,094
LTR SIRE-1	83,3	0,298	66,7	0,242	75,0	0,266	41,7	0,176	8,3	0,039	75,0	0,296
PawS 5	54,5	0,118	54,5	0,143	14,3	0,055	14,3	0,055	0,0	0,000	14,3	0,062
Суммарно IRAP	75,6	0,250	63,4	0,215	52,6	0,188	31,6	0,131	5,3	0,025	52,6	0,210

Обращает на себя внимание тот факт, что у современных овцебыков по мере увеличения степени инбридированности от исходной гренландской популяции к наиболее инбридированной Врангелевской наблюдается ожидаемое понижение PIC по ISSR-PCR маркерам, но, в то же время, тенденция к повышению PIC по IRAP-PCR маркерам. Так, по ISSR-маркерам: у гренландской популяции PIC = 0,11; у таймырской = 0,08; у врангелевской = 0,09. По IRAP-маркерам: у гренландской популяции PIC = 0,02; у таймырской = 0,13; у врангелевской = 0,21.

У исследованных популяций овцебыков наблюдаются, в общем, разнонаправленные тенденции уменьшения гетерозиготности при увеличении степени инбридинга по разным типам маркеров: тенденция к увеличению ожидаемой гетерозиготности по IRAP-PCR маркерам на фоне ее уменьшения по ISSR-PCR маркерам. Полученные данные свидетельствуют в пользу предположения о том, что близкородственные скрещивания, типичные для доместцированных видов в процессе селекционной работы, могут приводить к активации транспозиций в их геномах, последствием чего может быть увеличение генетической изменчивости и сопутствующее этим процессам «плата за доместикацию» – накопление генетического груза, как это отмечается в ряде работ.

4. Заключение

Полученные нами данные и накопленные в литературе позволяют предполагать, что источниками неожиданно высокой генетической внутривидовой гетерогенности у доместцированных видов животных и, по-видимому, растений, могут быть повышенная толерантность к встройкам в геномы провирусной ДНК экзогенных ретровирусов, а также активация транспозиций мобильных генетических элементов в связи с близкородственными скрещиваниями у животных и принадлежностью к самоопылителям основных культурных растений.

Литература

- Ahmed, Liang, 2012 – Ahmed M, Liang P. (2012). Transposable elements are a significant contributor to tandem repeats in the human genome // *Comp Funct Genomics* 2012:947089. doi:10.1155/2012/947089.
- Albert et al., 2012 – Albert FW, Somel M, Carneiro M, Aximu-Petri A, Halbwax M, et al. (2012) A Comparison of Brain Gene Expression Levels in Domesticated and Wild Animals // *PLoS Genet* 8(9): e1002962. doi: 10.1371/journal.pgen.1002962
- Andersson et al., 2015 – Andersson et al. (2015). Coordinated international action to accelerate genome-to-phenome with FAANG, the Functional Annotation of Animal Genomes project // *Genome Biology* 16:57, doi: 10.1186/s13059-015-0622-4
- Baba et al., 2011 – Baba K., Nakaya Y., Shojima T., Muroi Y., Kizaki K., Hashizume K., Imakawa K. and Miyazawa T. (2011). Identification of Novel Endogenous Betaretroviruses Which Are Transcribed in the Bovine Placenta // *Journal of Virology*, Feb, pp. 1237–124
- Bao, Jurka, 2013 – Bao W., Jurka J. (2013). Homologues of bacterial TnpB_IS605 are widespread in diverse eukaryotic transposable elements // *Mobile DNA* 4:12; <http://www.mobilednajournal.com/content/4/1/12>
- Behura, Severson, 2013 – Behura SK, Severson DW. (2013). Association of microsatellite pairs with segmental duplications in insect genomes. // *BMC Genomics*, Dec 21;14:907; doi: 10.1186/1471-2164-14-907.
- Benachenhou ET AL., 2013 – Benachenhou F, Sperber G.O., Bongcam-Rudloff E., Andersson G., Boeke J.D., Blomberg J. (2013). Conserved structure and inferred evolutionary history of long terminal repeats (LTRs) // *Mobile DNA*, 4:5; <http://www.mobilednajournal.com/content/4/1/5>
- Bousios, Darzentas, 2013 – Bousios A., Darzentas N. Sirevirus LTR retrotransposons: phylogenetic misconceptions in the plant world // *Mobile DNA*, 4.
- Chalopin et al., 2015 – Chalopin D., Naville M., Plard F. et al. (2015). Comparative Analysis of Transposable Elements Highlights Mobilome Diversity and Evolution in Vertebrates // *Genome Biol. Evol.* 7(2):567–580; doi: 10.1093/gbe/evv005
- de Simoni Gouveia et al., 2014 – de Simoni Gouveia J.J., da Silva M.V.G., Paiva S.R., de Oliveira (2014). S.M.P. Identification of selection signatures in livestock species // *Genetics and Molecular Biology*, 37, 2, 330-342.

- [Diamond, 2002](#) – *Diamond J.* (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication // *Nature*, 418(6898), 700–707.
- [Elkina, Glazko, 2014](#) – *Elkina M.A., Glazko V.I.* (2014). The fragments of homologies of endogenous retroviruses in the genomes of plants and animals // *Agricultural biology*, No. 5, pp. 35–43. doi: [10.15389/agrobiol.2014.5](#)
- [Evin et al., 2015](#) – *Evin A., Dobney K., Schafberg R., Owen J. et al.* (2015). Phenotype and animal domestication: A study of dental variation between domestic, wild, captive, hybrid and insular *Sus scrofa* // *BMC Evolutionary Biology* 15:6; doi:[10.1186/s12862-014-0269-x](#)
- [Garcia-Etxebarria et al., 2014](#) – *Garcia-Etxebarria K., Sistiaga-Poveda M., Jugo B.M.* (2014). Endogenous retroviruses in domestic animals // *Curr Genomics* Aug;15(4):256-65
- [Ghosh 2014](#) – *Ghosh S, Qu Z, Das PJ, Fang E, Juras R, et al.* (2014). Copy Number Variation in the Horse Genome // *PLoS Genet* 10(10): e1004712; doi: [10.1371/journal.pgen.1004712](#)
- [Glazko et al., 2012](#) – *Glazko V.I., Bardukov N.V., Pheophilov A.V., Sipko T.P., Elkina M.A., Glazko T.T.* (2012). Polymorphism of ISSR and IRAP markers in genomes of musk-oxen (*Ovibos moschatus*) and horse (*Equus caballus*) of Altai breed // *Izvestia of Timiryazev Agricultural Academy*, Special Issue: 16-26.
- [Glazko et al., 2014](#) – *Glazko V., Zybaylov B., Glazko T.* (2014). Domestication and Genome Evolution // *International Journal of Genetics and Genomics*, Vol. 2, No. 4. pp. 47-56; doi: [10.11648/j.ijgg.20140204.11](#)
- [Liu et al., 2010](#) – *Liu G.E., Hou Y., Zhu B. et al.* (2010). Analysis of copy number variations among diverse cattle breeds // *Genome Research* 20:693–703; ISSN 1088-9051/10; [www.genome.org](#)
- [Llorens et al., 2009](#) – *Llorens C., Munoz-Pomer A., Bernad L., Botella H., Moya A.* (2009). Network dynamics of eukaryotic LTR retroelements beyond phylogenetic trees // *Biology Direct* 4:41 [http://www.biology-direct.com/content/4/1/41](#)
- [Metzger et al., 2014](#) – *Metzger et al.* (2014). Next generation sequencing gives an insight into the characteristics of highly selected breeds versus nonbreed horses in the course of domestication // *BMC Genomics* 15:562. [http://www.biomedcentral.com/1471-2164/15/562](#)
- [Moon et al., 2015](#) – *Moon S., Kim T.-H., Lee K.-T., Kwak W. et al.* (2015). A genome-wide scan for signatures of directional selection in domesticated pigs // *BMC Genomics* 16:130, doi:[10.1186/s12864-015-1330-x](#)
- [Nellaker et al., 2012](#) – *Nellaker C., Keane T.M., Yalcin B., Wong K., Agam A., Belgard T.G. Flint J., David J Adams D.J., Frankel W.N., Ponting C.P.* (2012). The genomic landscape shaped by selection on transposable elements across 18 mouse strains // *Genome Biology*, 12
- [Oliveira et al., 2012](#) – *Oliveira SG, Bao W, Martins C, Jurka J.* (2012). Horizontal transfers of Mariner transposons between mammals and insects // *Mob DNA*, Sep 26;3(1):14; doi:[10.1186/1759-8753-3-1](#)
- [Porto-Neto LR et al., 2013](#) – *Porto-Neto LR et al.* (2013). Genomic divergence of zebu and taurine cattle identified through high-density SNP genotyping // *BMC Genomics* 14:876; doi:[10.1186/1471-2164-14-876](#)
- [Porto-Neto LR et al., 2014](#) – *Porto-Neto LR, Reverter A, Prayaga KC, Chan EKF, Johnston DJ, et al.* (2014). The Genetic Architecture of Climatic Adaptation of Tropical Cattle // *PLoS ONE* 9(11): e113284. doi: [10.1371/journal.pone.0113284](#)
- [Ramey et al., 2013](#) – *Ramey et al.* (2013). Detection of selective sweeps in cattle using genome-wide SNP data // *BMC Genomics* 14:382; doi: [10.1186/1471-2164-14-382](#)
- [Revay et al., 2015](#) – *Revay T., Quach A.T., Maigne L. et al.* (2015). Copy number variations in high and low fertility breeding boars // *BMC Genomics* 16:280 doi: [10.1186/s12864-015-1473-9](#)
- [Rogowsky et al., 1992](#) – *Rogowsky PM, Liu JY, Manning S, Taylor C, Langridge P.* (1992). Structural heterogeneity in the R173 family of rye-specific repetitive DNA sequences // *Plant Mol Biol.* Oct;20(1):95-102.
- [Schubert et al., 2014](#) – *Schubert M., Jónsson H., Chang D. et al.* (2014). Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication // *Proc Natl Acad Sci U S A* Dec 30;111(52):E5661-9; doi: [10.1073/pnas.1416991111](#)
- [Sharma et al., 2013](#) – *Sharma A, Wolfgruber TK, Presting GG.* (2013). Tandem repeats derived from centromeric retrotransposons // *BMC Genomics*, Mar 4;14:142. doi: [10.1186/1471-2164-14-142](#)

- The state of the world's animal genetic resources..., 2007 – *The state of the world's animal genetic resources for food and agriculture* / B. Rischkowsky, D. Pilling (eds.), FAO, Rome, 2007
- Walsha et al., 2013 – Walsh A.M., Kortschaka R.D., Gardner M.G., et al. (2013). Widespread horizontal transfer of retrotransposons // *PNAS*, Vol. 110, No. 3, pp. 1012–1016; www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1205856110
- Wiener, Wilkinson, 2011 – Wiener P., Wilkinson S. (2011). Deciphering the genetic basis of animal domestication // *Proc. R. Soc. B* 278, 3161–3170; doi: 10.1098/rspb.2011.1376
- Wilkins et al., 2014 – Wilkins A. S., Wrangham R. W., Fitch W. T. (2014). The “Domestication Syndrome” in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics // *Genetics*, Vol. 197, pp. 795–808.
- Xiao et al., 2008 – Xiao R., Kim J., Choi H., Park K., Lee H., and Park C. (2008). Characterization of the Bovine Endogenous Retrovirus β 3 Genome // *Mol. Cells*, Vol. 25, No. 1, pp. 142–147.

References

- Ahmed, Liang, 2012 – Ahmed M, Liang P. (2012). Transposable elements are a significant contributor to tandem repeats in the human genome, *Comp Funct Genomics* 2012:947089. doi:10.1155/2012/947089.
- Albert et al., 2012 – Albert FW, Somel M, Carneiro M, Aximu-Petri A, Halbwax M, et al. (2012) A Comparison of Brain Gene Expression Levels in Domesticated and Wild Animals, *PLoS Genet* 8(9): e1002962. doi: 10.1371/journal.pgen.1002962
- Andersson et al., 2015 – Andersson et al. (2015). Coordinated international action to accelerate genome-to-phenome with FAANG, the Functional Annotation of Animal Genomes project, *Genome Biology* 16:57, doi: 10.1186/s13059-015-0622-4
- Baba et al., 2011 – Baba K., Nakaya Y., Shojima T., Muroi Y., Kizaki K., Hashizume K., Imakawa K. and Miyazawa T. (2011). Identification of Novel Endogenous Betaretroviruses Which Are Transcribed in the Bovine Placenta, *Journal of Virology*, Feb, pp. 1237–124
- Bao, Jurka, 2013 – Bao W., Jurka J. (2013). Homologues of bacterial TnpB_IS605 are widespread in diverse eukaryotic transposable elements, *Mobile DNA* 4:12; <http://www.mobilednajournal.com/content/4/1/12>
- Behura, Severson, 2013 – Behura SK, Severson DW. (2013). Association of microsatellite pairs with segmental duplications in insect genomes, *BMC Genomics*, Dec 21;14:907; doi: 10.1186/1471-2164-14-907.
- Benachenhou ET AL., 2013 – Benachenhou F, Sperber G.O., Bongcam-Rudloff E., Andersson G., Boeke J.D., Blomberg J. (2013). Conserved structure and inferred evolutionary history of long terminal repeats (LTRs), *Mobile DNA*, 4:5; <http://www.mobilednajournal.com/content/4/1/5>
- Bousios, Darzentas, 2013 – Bousios A., Darzentas N. Sirevirus LTR retrotransposons: phylogenetic misconceptions in the plant world, *Mobile DNA*, 4.
- Chalopin et al., 2015 – Chalopin D., Naville M., Plard F. et al. (2015). Comparative Analysis of Transposable Elements Highlights Mobilome Diversity and Evolution in Vertebrates, *Genome Biol. Evol.* 7(2):567–580; doi:10.1093/gbe/evv005
- de Simoni Gouveia et al., 2014 – de Simoni Gouveia J.J., da Silva M.V.G., Paiva S.R., de Oliveira (2014). S.M.P. Identification of selection signatures in livestock species, *Genetics and Molecular Biology*, 37, 2, 330–342.
- Diamond, 2002 – Diamond J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication, *Nature*, 418(6898), 700–707.
- Elkina, Glazko, 2014 – Elkina M.A., Glazko V.I. (2014). The fragments of homologies of endogenous retroviruses in the genomes of plants and animals, *Agricultural biology*, No. 5, pp. 35–43. doi: 10.15389/agrobiol.2014.5
- Evin et al., 2015 – Evin A., Dobney K., Schafberg R., Owen J. et al. (2015). Phenotype and animal domestication: A study of dental variation between domestic, wild, captive, hybrid and insular *Sus scrofa*, *BMC Evolutionary Biology* 15:6; doi: 10.1186/s12862-014-0269-x
- Garcia-Etxebarria et al., 2014 – Garcia-Etxebarria K., Sistiaga-Poveda M., Jugo B.M. (2014). Endogenous retroviruses in domestic animals, *Curr Genomics* Aug;15(4):256–65
- Ghosh 2014 – Ghosh S, Qu Z, Das PJ, Fang E, Juras R, et al. (2014). Copy Number Variation in the Horse Genome, *PLoS Genet* 10(10): e1004712; doi: 10.1371/journal.pgen.1004712

Glazko et al., 2012 – Glazko V.I., Bardukov N.V., Pheophilov A.V., Sipko T.P., Elkina M.A., Glazko T.T. (2012). Polymorphism of ISSR and IRAP markers in genomes of musk-oxen (*Ovibos moschatus*) and horse (*Equus caballus*) of Altai breed, *Izvestia of Timiryazev Agricultural Academy*, Special Issue: 16-26.

Glazko et al., 2014 – Glazko V., Zybaylov B., Glazko T. (2014). Domestication and Genome Evolution, *International Journal of Genetics and Genomics*, Vol. 2, No. 4. pp. 47-56; doi: 10.11648/j.ijgg.20140204.11

Liu et al., 2010 – Liu G.E., Hou Y., Zhu B. et al. (2010). Analysis of copy number variations among diverse cattle breeds, *Genome Research* 20:693–703; ISSN 1088-9051/10; www.genome.org

Llorens et al., 2009 – Llorens C., Munoz-Pomer A., Bernad L., Botella H., Moya A. (2009). Network dynamics of eukaryotic LTR retroelements beyond phylogenetic trees, *Biology Direct* 4:41 <http://www.biology-direct.com/content/4/1/41>

Metzger et al., 2014 – Metzger et al. (2014). Next generation sequencing gives an insight into the characteristics of highly selected breeds versus nonbreed horses in the course of domestication, *BMC Genomics* 15:562. <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/15/562>

Moon et al., 2015 – Moon S., Kim T.-H., Lee K.-T., Kwak W. et al. (2015). A genome-wide scan for signatures of directional selection in domesticated pigs, *BMC Genomics* 16:130, doi:10.1186/s12864-015-1330-x

Nellaker et al., 2012 – Nellaker C., Keane T.M., Yalcin B., Wong K., Agam A., Belgard T.G. Flint J., David J Adams D.J., Frankel W.N., Ponting C.P. (2012). The genomic landscape shaped by selection on transposable elements across 18 mouse strains, *Genome Biology*, 12

Oliveira et al., 2012 – Oliveira SG, Bao W, Martins C, Jurka J. (2012). Horizontal transfers of Mariner transposons between mammals and insects, *Mob DNA*, Sep 26;3(1):14; doi:10.1186/1759-8753-3-1

Porto-Neto LR et al., 2013 – Porto-Neto LR et al. (2013). Genomic divergence of zebu and taurine cattle identified through high-density SNP genotyping, *BMC Genomics* 14:876; doi:10.1186/1471-2164-14-876

Porto-Neto LR et al., 2014 – Porto-Neto LR, Reverter A, Prayaga KC, Chan EKF, Johnston DJ, et al. (2014). The Genetic Architecture of Climatic Adaptation of Tropical Cattle, *PLoS ONE* 9(11): e113284. doi:10.1371/journal.pone.0113284

Ramey et al., 2013 – Ramey et al. (2013). Detection of selective sweeps in cattle using genome-wide SNP data, *BMC Genomics* 14:382; doi: 10.1186/1471-2164-14-382

Revay et al., 2015 – Revay T., Quach A.T., Maigne L. et al. (2015). Copy number variations in high and low fertility breeding boars, *BMC Genomics* 16:280 doi: 10.1186/s12864-015-1473-9

Rogowsky et al., 1992 – Rogowsky PM, Liu JY, Manning S, Taylor C, Langridge P. (1992). Structural heterogeneity in the R173 family of rye-specific repetitive DNA sequences, *Plant Mol Biol.* Oct;20(1):95-102.

Schubert et al., 2014 – Schubert M., Jónsson H., Chang D. et al. (2014). Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication, *Proc Natl Acad Sci U S A* Dec 30;111(52):E5661-9; doi:10.1073/pnas.1416991111

Sharma et al., 2013 – Sharma A, Wolfgruber TK, Presting GG. (2013). Tandem repeats derived from centromeric retrotransposons, *BMC Genomics*, Mar 4;14:142. doi: 10.1186/1471-2164-14-142

The state of the world's animal genetic resources..., 2007 – *The state of the world's animal genetic resources for food and agriculture* / B. Rischkowsky, D. Pilling (eds.), FAO, Rome, 2007

Walsha et al., 2013 – Walsha A.M., Kortschaka R.D., Gardner M.G., et al. (2013). Widespread horizontal transfer of retrotransposons, *PNAS*, Vol. 110, No. 3, pp. 1012–1016; www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1205856110

Wiener, Wilkinson, 2011 – Wiener P., Wilkinson S. (2011). Deciphering the genetic basis of animal domestication, *Proc. R. Soc. B* 278, 3161–3170; doi: 10.1098/rspb.2011.1376

Wilkins et al., 2014 – Wilkins A. S., Wrangham R. W., Fitch W. T. (2014). The “Domestication Syndrome” in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics, *Genetics*, Vol. 197, pp. 795–808.

Xiao et al., 2008 – Xiao R., Kim J., Choi H., Park K., Lee H., and Park C. (2008). Characterization of the Bovine Endogenous Retrovirus $\beta 3$ Genome, *Mol. Cells*, Vol. 25, No. 1, pp. 142–147.

УДК 539.1.047:575.224

Ноосфера и доместикация

Валерий Иванович Глазко ^{a,b,*}, Борис Леонидович Зыбайлов ^b, Татьяна Теодоровна Глазко ^{a,b}

^a Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева

^b Факультет биохимии и молекулярной биологии медицинского университета Арканзаса, Литл Рок, США

^c ФГБНУ Центр экспериментальной эмбриологии и репродуктивных биотехнологий Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Российская Федерация

Аннотация. Биосферные проблемы приводят к необходимости глубокого анализа ее состояния в целях разработок подходов к обеспечению ее более устойчивого развития. В этом отношении особый интерес представляет созданная человеком ее искусственная компонента – аграрная цивилизация. Исследования уникальных особенностей ее генетических ресурсов, обеспечивающих высокое фенотипическое разнообразие доместичированных видов животных и растений, существенно отличающее их от близкородственных диких видов, может позволить создавать новые инструменты для управления ими. Ранее нами было показано, что в геномах доместичированных видов растений и животных по сравнению с близкородственными дикими видами наблюдается повышенная частота встречаемости коротких фрагментов ДНК, фланкированных инвертированными повторами микросателлитов, геномная локализация которых ассоциирована с некоторыми мобильными генетическими элементами. В результате сравнительного анализа спектров продуктов амплификации фрагментов ДНК, фланкированных инвертированными повторами длинных терминальных повторов (LTR) эндогенных ретровирусов, впервые выявленных у животных (BERV β -3, BERVK1) и растений (SIRE-1, PawS 5, BARE-1) обнаружено определенное пересечение в отношении присутствия гомологичных участков мобильных элементов в геномах представителей животных (овцы, лошади, овцебыки) и растений (сорта мягкой пшеницы и сои, группа дикорастущей сои). Собственные и накопленные в литературе данные о сравнительном анализе полиморфизма геномных элементов (структурные гены, анонимные фрагменты геномной ДНК, мобильные генетические элементы) позволяют предполагать, что источниками неожиданно высокой генетической внутривидовой гетерогенности у доместичированных видов животных и, по-видимому, растений, по сравнению с близкородственными дикими видами, могут быть повышенная толерантность к встройкам в геномы провирусной ДНК экзогенных ретровирусов, а также активация транспозиций мобильных генетических элементов в связи с близкородственными скрещиваниями у животных и принадлежностью к самоопылителям основных культурных растений.

Ключевые слова: биосфера, ноосфера, доместикация, геномика, полиморфизм, мобильные генетические элементы, транспозиции.

* Корреспондирующий автор
Адрес электронной почты: vigvalery@gmail.com (В.И. Глазко)