nogo rogatogo skota // Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2024. № 110. S. 268–273. https://doi.org/10.21515/1999-1703-110-268-273
7. Boilard E., Nigrovic P.A., Larabee K. et al. Platelets Amplify Inflammation in Arthritis via Collagen-Dependent Microparticle Production // Science. 2010. № 327. PP. 580–583. https://doi.org/10.1126/science.1181928
8. Bourgon S.L., Diel de Amorim M., Miller S.P., Montanholi Y.R. Associations of blood parameters with age, feed efficiency and sampling routine in young beef bulls // Livestock Science. 2017. Vol. 195. PP. 27–37. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2016.11.003
9. Chinchilla-Vargas J., Kramer L.M., Tucker J.D. et al. Genetic Basis of Blood-Based Traits and Their Relationship With Performance and Environment in Beef Cattle at Weaning // Frontiers in Genetics. 2020. Vol. 11. 00717. https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00717
10. Chinchilla-Vargas J., Kramer L., Lester T.D. et al. Genetic basis of blood traits in beef cattle and their relationship to production traits at weaning // Journal of Animal Science. 2020. Vol. 98. 3. PP. 29. https://doi.org/10.1093/jas/skaa054.052
11. Fernandez-Novo A., Pérez-Garnelo S.S., Villagrá A. et al. The Effect of Stress on Reproduction and Reproductive Technologies in Beef Cattle—A Review // Animals. 2020. № 10. 2096. https://doi.org/10.3390/ani10112096
12. Guyot H., Legroux D., Eppe J. et al. Hematologic and Serum Biochemical Characteristics of Belgian Blue Cattle // Veterinary Sciences. 2024. № 11. P. 222. https://doi.org/10.3390/vetsci11050222
13. Kim W.-S., Ghassemi Nejad J., Lee H.-G. Impact of Cold Stress on Physiological, Endocrinological, Immunological, Metabolic, and Behavioral Changes of Beef Cattle at Different Stages of Growth // Animals. 2023. № 13. 1073. https://doi.org/10.3390/ani13061073
14. Koupenova M., Clancy L.C., Corkrey H.A., Freedman J.E. Circulating Platelets as Mediators of Immunity, Inflammation, and Thrombosis // Circulation Research. 2018. Vol. 122. 2. PP. 337–351. https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.117.310795
15. Macitelli F., Braga J.S., Gellatly D., Paranhos da Costa M.J.R. Reduced space in outdoor feedlot impacts beef cattle welfare // Animal. 2020. № 14(12). PP. 2588–2597. https://doi.org/10.1017/S1751731120001652
16. Masebo N.T., Marliani G., Cavallini D. et al. Health and welfare assessment of beef cattle during the adaptation period in a specialized commercial fattening unit // Research in Veterinary Science. 2023. Vol. 158. PP. 50–55. https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2023.03.008
17. McAllister T.A., Stanford K., Chaves A.V. et al. Nutrition, feeding and management of beef cattle in intensive and extensive production systems // Animal Agriculture, Academic Press. 2020. PP. 75–98. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817052-6.00005-7
18. Narozhnykh K. Development of a Predictive Model for Iron Levels in Bovine Muscle Tissue Using Hair as a Predictor // Animals. 2024. № 14. 1028. https://doi.org/10.3390/ani14071028
19. Rocha T.B., da Cruz Paulino R., Soares D.M. Hematology and biochemistry of buffalo (Bubalus bubalis): influence of sex and age on reference values // Trop Anim Health Prod. 2021. № 53. 273. https://doi.org/10.1007/s11250-021-02727-x
20. Scheffler T.L. Connecting Heat Tolerance and Tenderness in Bos indicus Influenced Cattle // Animals. 2022. № 12. P. 220. https://doi.org/10.3390/ani12030220
21. Sofyan H., Satyaningtijas A.S., Sumantri C. et al. Hematological profile of aceh cattle // Advances in Animal and Veterinary Sciences. 2020. № 8 (1). PP. 108–114. http://dx.doi.org/10.17582/journal.aavs/2020/8.1.108.114
22. Tarantola M., Biasato I., Biasibetti E. et al. Beef cattle welfare assessment: use of resource and animal-based indicators, blood parameters and hair 20β-dihydrocortisol / Italian Journal of Animal Science. 2020. № 19(1). PP. 341–350. https://doi.org/10.1080/1828051X.2020.1743783
23. Wagner B.K., Martin D.G., Rudd D.M., Parker A.J. Oxytocin alters leukogram composition in Bos indicus cattle exposed to short-duration transportation // Animal Production Science. 2021. 361. PP. 1315–1320.
24. Wang H., Chang H., Weng H. et al. Study of Plasma Biochemistry and Plasma Metabolomics Differences in Montbéliard and Holstein Backcross and Holstein Heifers // Animals. 2024. № 14. 2294. https://doi.org/10.3390/ani14162294
25. Zhang W., Wang Y., Zhang Q. et al. Prognostic significance of white blood cell to platelet ratio in delayed cerebral ischemia and long-term clinical outcome after aneurysmal subarachnoid hemorrhagen // Frontiers in Neurology. 2023. Vol. 14. 1180178. https://doi.org/10.3389/fneur.2023.1180178

Поступила в редакцию 27.09.2024
Принята к публикации 11.10.2024

УДК.576.316:599.323.4 DOI: 10.31857/S2500208225020181, EDN: HVPICO

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*)

Лариса Дмитриевна Сафронова[1], *доктор биологических наук*
Вера Борисовна Сычева[1], *кандидат биологических наук*
Евгений Геннадьевич Сергеев[2], *кандидат сельскохозяйственных наук*
[1]Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия
[2]Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства имени В.А. Афанасьева РАН, пос. Родники, Раменский район, Московская область, Россия
E-mail: ldsafronova@gmail.com

Аннотация. *Енотовидная собака (Nyctereutes procyonoides) признана старейшим видом семейства Canidae и представляет отдельную ветвь на филогенетическом древе псовых. Высказано предположение, что енотовидная собака обладает самым примитивным кариотипом в семействе Canidae. Различают три подвида: китайская енотовидная собака Nyctereutes procyonoides procyonoides*

(N.p.p.), уссурийская Nyctereutes procyonoides ussuriensis (N.p.u.) и японская Nyctereutes procyonoides viverrinus (N.p.v.). Кариотип китайской енотовидной собаки (2n = 54 + B) состоит из пяти пар двуплечих аутосом и 21 пары акроцентрических. Половые хромосомы также двуплечие, хромосома среднего размера – X, самая маленькая – Y в кариотипе, где существует переменное (1–4) число B-хромосом. Кариотип японской енотовидной собаки (2n = 38 + B) включает 13 пар двуплечих хромосом, 5 пар акроцентрических и двуплечие X- и Y-хромосомы. У этого подвида присутствует переменное число (2–7) B-хромосом. Несмотря на то, что кариотипы обоих подвидов не совпадают по числу хромосом и морфологии, они имеют одинаковое фундаментальное количество плеч хромосом – 66. У енотовидной собаки встречаются крупные акроцентрические B-хромосомы. Они различаются по размеру у двух подвидов. У китайской енотовидной собаки это акроцентрики среднего размера, у японской – малого. Bs скорее положительны по C-полосе, однако паттерны Cb-полосообразования не очень отчетливы, как в центромерах аутосом. R-полосообразование показало, что эти структуры поздно реплицируются.

Ключевые слова: *енотовидная собака Nyctereutes procyonoides, метафазные и мейотические хромосомы, мейоз, синаптонемный комплекс (СК), СК-кариотипы, молекулярные исследования*

CYTOGENETIC AND MOLECULAR STUDIES OF DIFFERENT SPECIES OF RACCOON DOG (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*)

L.D. Safronova[1], *Grand PhD in Biological Sciences*
V.B. Sycheva[1], *PhD in Biological Sciences*
E.G. Sergeev[2], *PhD in Agricultural Sciences*
[1]Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow, Russia
[2]V.A. Afanasyev Scientific Research Institute of Fur Farming and Rabbit Breeding of the Russian Academy of Sciences, village Rodniki, Ramenskoye district, Moscow region, Russia
E-mail: ldsafronova@gmail.com

Abstract. *The raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) is recognized as the oldest representative of the family Canidae and represents a distinct branch on the phylogenetic tree. The raccoon dog karyotype contains many segments homologous to chromosomes from the predicted ancestral karyotype for the order. Carnivora were identified. Thus, it was suggested that the raccoon dog has the most primitive karyotype in the family Canidae. Two subspecies are recognized: the Chinese raccoon dog Nyctereutes procyonoi-des procyonoides (N.p.p.) and the Japanese raccoon dog Nyctereutes procyono-des viverrinus (N.p.v.). The karyotype of the Chinese raccoon dog (2n = 54 + B) consists of five pairs of biarmed autosomes and 21 pairs of acrocentric autosomes. The sex chromosomes are also biarmed, with the medium-sized X and Y chromosome being the smallest chromosome in the karyotype. In addition, there is a variable (1–4) number of B chromosomes in this karyotype. A proposal for chromosome nomenclature for the Chinese raccoon dog was recently presented. The karyotype of the Japanese raccoon dog (2n = 38 + B) includes 13 pairs of biarmed chromosomes, 5 pairs of acrocentric chromosomes, and biarmed X and Y chromosomes. This subspecies also has a variable number (2–7) of B chromosomes. Although the karyotypes of both subspecies differ in chromosome number and morphology, they have the same fundamental number of chromosome arms – 66. The raccoon dog has fairly large acrocentric B chromosomes. They differ in size in the two subspecies. In the Chinese raccoon dog, these are medium-sized acrocentrics, while in the Japanese raccoon dog, they are small acrocentrics. Bs are rather positive for C banding; however, the patterns of Cb banding are not as distinct as in autosomal centromeres. R banding has shown that these structures are late replicators.*

Keywords: *the raccoon dog Nyctereutes procyonoides, metaphasic and meiotic chromosome, meiosis, synaptonemal complex (SC), SC-karyotypes, molecular research*

Енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides Gray*) относится к семейству собачьих (*Familia Canidae*) отряда хищных (*Order Carnivora*). Род *Nyctereutes* включает один вид, у которого насчитывают до пяти подвидов. Имеется описание трех подвидов енотовидных собак: *N. p. procyonoides* (Китай), *N. p. ussuriensis* (Россия) и *N. p. viverrinus* (Японские острова).

Цель работы – анализ исследований енотовидных собак различных подвидов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проведен обзор источников литературы на тему кариосистематики и молекулярной биологии в области изучения енотовидных собак.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цитогенетические исследования

О.Г. Вард и другие ученые в 1987 году на основании цитогенетических и палеонтологических исследований сделали вывод, что два подвида *Nyctereutes procyonoides* произошли от общего материкового предка, японские енотовидные собаки считаются относительно недавней формой. Исследовали родство между подвидами *Nyctereutes procyonoides* из Китая (2n = 54 + B-хромосомы) и Японии (2n = 38 + B-хромосомы). Хромосомы китайских и японских енотовидных собак сравнивали с помощью обычного окрашивания, нитратом серебра NORs G- и C-полосок. Обширные гомологии G-полосок выявили эволюцию кариотипа путем слияния хромосом. Снижение диплоидного числа у японских енотовидных собак было достигнуто слиянием 16 акроцентрических элементов с образованием восьми метацентрических и субметацентрических. Десять пар аутосом оказались идентичными у этих подвидов и предполагалось, что они произошли от общего предка. Структура G-полос половых хромосом была сходной у двух подвидов, но присутствовали различия при использовании других методов полосования и окрашивания. B-хромосомы находились в разных количествах и размерах у всех исследованных жи-

вотных, но морфология B-хромосом отличалась у двух подвидов.

B-хромосомы (Bs) от двух видов енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides, Carnivora*) были исследованы с помощью микродиссекции сегмента хромосомы и двухцветной FISH. [15] Все они показали гомологию друг с другом, но не с A-хромосомами. Два специфичных для сегмента зонда (из проксимальной и дистальной частей B-хромосомы) были локализованы в соответствующих участках хромосом со значительными различиями в их размерах.

В кариотипах примерно 50 видов животных визуализированы дополнительные хромосомы, названные B-хромосомами. Они распределяются случайным образом, различаются по количеству в клетках и образуют различную конфигурацию во время профазы мейоза. [12] До этого исследования не было доказательств рекомбинации между B-хромосомами. Авторы визуализировали синаптонемные комплексы в пахитенных сперматоцитах, используя антитело против белка аксиального элемента SCP3, и очаги рекомбинации, применяя антитело против белка репарации несоответствия (MLH1), который ассоциируется с узелками поздней рекомбинации в местах хиазмы. С помощью метода FISH со специальными окрашивающими зондами идентифицировали B-хромосомы. В 45 сперматоцитах, полученных от трех самцов китайских енотовидных собак, были обнаружены 2...5 B-хромосом. У трехвалентных количество очагов MLH1 варьирует от 1 до 2, четырехвалентных – от 0 до 3. Полностью парные B-хромосомы, различимые после применения FISH, содержали один очаг MLH1. В 70 сперматоцитах из семенников трех самцов рыжей лисицы были обнаружены B-хромосомы от 1 до 4. Очаги MLH1 наблюдали на двухвалентах (0...1 очаг) и трехвалентах (0...2 очага).

В работе Л.С. Ши с соавторами показано, что диплоидный набор хромосом китайской енотовидной собаки варьирует от 54 (без B-хромосом) до 58 (4 B-хромосомы). B-хромосомы тотально гетерохроматические. Исследование синаптонемных комплексом (СК) было сделано с помощью электронного микроскопа на сперматоцитах этих животных. СК кариотип состоит из 27 регулярных хромосомных пар (аутосомы и половые хромосомы) плюс B-хромосомы. B-хромосомы спариваются эффективно в пахитене, но СК оси B-хромосом намного плотнее, чем другие A-хромосомы. Независимо от числа B-хромосом, наблюдали как биваленты, как и мультиваленты. Когда B-хромосомы представлены в клетке, то вероятно было бы видно параллельное выравнивание всех трех СК. Все мультиваленты показали высокую гомологию среди этих трех гетерохроматических хромосом. Слияние выпуклостей было обнаружено вдоль неспаренных районов всех хромосом, которые оказывались в диплотене.

Семейство *Canidae* состоит из 36 видов, среди которых есть собаки и три вида одомашненных зверей (песец, рыжая лисица и енотовидная собака). [13, 16] В этом семействе широкий диапазон числа диплоидных хромосом, от 34 + вариабельного числа B-хромосом у рыжей лисицы до 78 у собаки и волка. Интересно, что внутривидовая изменчивость диплоидного числа хромосом существует у песца, рыжей лисицы и енотовидной собаки.

В начале 1990-х годов картирование генома домашних животных стало важным подходом в генетических исследованиях. Карта генома собачьих маркеров охватывает хромосомный анализ и включает информацию о 3270 генетических маркерах. [3] Быстрый прогресс в этой области способствовал сравнительному анализу генома, включая эволюционные исследования некоторых видов, принадлежащих к семейству. Анализ генома млекопитающих, с использованием окраски хромосом позволил реконструировать предковый кариотип отряда *Carnivora*, который состоял из 42 хромосом, большинство из них сохранены в кариотипе кошек, но сильно перестроены у собак. [7, 17]

Дифференциация половых хромосом началась рано в ходе эволюции млекопитающих. [2] Кариотип почти всех плацентарных млекопитающих, живущих сегодня, включает пару гетерохромосом: XX у самок и XY у самцов. Геномы разных видов могут содержать гомологичные блоки синтении, указывающие на то, что они имеют общее происхождение. Один из инструментов, используемых для их идентификации, – метод Zoo-FISH. Цель исследования – определить, могут ли половые хромосомы некоторых членов семейства *Canidae* (домашняя собака, рыжая лисица, песец, межвидовой гибрид: песец × рыжая лисица и китайская енотовидная собака) быть эволюционно консервативными. Проведен сравнительный цитогенетический анализ Zoo-FISH с использованием окрашивающих зондов, специфичных для гетеросом домашних собак. Результаты показывают наличие гомологичной синтении, охватывающей всю структуру X- и Y-хромосом. Это говорит о том, что половые хромосомы консервативны в семействе *Canidae*. Данные, полученные с помощью анализа кариотипа Zoo-FISH, дополняют информацию от других методов сравнительной геномики, давая более полную картину эволюции генома.

Китайская енотовидная собака (2n = 54 + 2-3 B) и японская (2n = 38 + 3-4 B) – два подвида одного вида. Сравнительная хромосомная карта всего генома японской енотовидной и домашней собак (*Canis familiaris*) была составлена с помощью флуоресцентной гибридизации *in situ*. Зонды, специфичные для 38 аутосом, выявили 41 консервативный хромосомный сегмент у китайской енотовидной собаки. Каждый из зондов, взятых из хромосом 1, 13 и 19 собаки, окрашивал два сегмента хромосом китайской енотовидной собаки. [8]

Зонд с X-хромосомой собаки выявил всю X-хромосому китайской енотовидной собаки, зонд с Y-хромосомой собаки гибридизовался с псевдоавтосомной областью на (the Xpter) ПТР, а также со всей Y-хромосомой китайской енотовидной собаки. Сравнительный анализ закономерностей распределения консервативных сегментов, определенных по окраске собак, в геномах китайской и японской енотовидных собак показывает, что различия в кариотипах этих двух подвидов могли быть вызваны восемью робертсоновскими транслокациями. Большая разница в количестве хромосом между китайской и японской енотовидными собаками позволяет предположить, что их следует рассматривать как два разных вида.

Было проведено цитогенетическое исследование енотовидных собак на 10 самцах, выращенных на ферме. [10] B-хромосомы наблюдали на пахитенной стадии профазы I мейоза, на диакинезе и метафазе I мейоза, а также в соматических клетках для установления их количества, морфологии и паттернов передачи. Препараты митотических хромосом получены

после окрашивания лимфоцитов крови методами GTG и CBG-манипуляции. В клетках обследованных животных было обнаружено переменное количество В-хромосом (1...3). С помощью метода CBG установлено, что конститутивный гетерохроматин равномерно распределен по всей длине плеч В-хромосомы. Методом GTG были идентифицированы три морфологических типа В-хромосом. В-хромосомы в первичных сперматоцитах образуют различные конфигурации спаривания (одно-, двух- и трехвалентные) и синаптонемные комплексы В-хромосом обычно располагаются вблизи XY полового бивалента. Это может привести к инактивации Х-хромосомы и последующим нарушениям в процессе сперматогенеза. Во время диакинеза и метафазы I мейоза наблюдали увеличение числа одновалентных В-хромосом, по сравнению со стадией пахитены профазы I мейоза, что может свидетельствовать об отсутствии хиазмы в парных хромосомах или преждевременной терминализации. [10] Дальнейшие исследования с использованием молекулярно-цитогенетических методов могут расширить наши знания о происхождении, эволюции и функции В-хромосом.

Исследования с использованием молекулярных маркеров

Были представлены новые хромосомные соответствия космид клонов, полученных от собак и содержащих микросателлиты, геномам китайской енотовидной собаки и песца. [14] Локализации согласуются с данными, полученными в ходе экспериментов по сравнительному окрашиванию хромосом геномов этих животных. Однако парацентрические инверсии обнаружены путем сравнения порядка локусов в кариотипах собак. Количество физически картированных локусов увеличилось до тридцати пяти как у китайской енотовидной собаки, так и у песца.

Выполнена работа по установлению генетическими методами таксономической дистанции между енотовидной собакой (*N. procyonoides*) как объекта клеточного пушного звероводства, домашней собакой (*Canis familiaris*), обыкновенным волком (*Canis lupus*), обыкновенной лисицей (*Vulpes vulpes*) и песцом (*Alopex lagopus* или *Vulpes lagopus*). [1] На основе 20 ядерных нуклеотидных сиквенсов, 3 сиквенсов митохондриальной ДНК, кодирующих единицы I и II цитохром оксидазы С с фрагментами цитохром b, был проведен соответствующий анализ. Результаты выстроенного филогенетического древа показали генетическую близость енотовидной собаки к обыкновенной лисице и песцу и удаленность от домашней собаки. Размеры генетической дистанции между этими группами указывают на то, что енотовидная собака скорее относится к примитивным представителям семейства *Canidae*.

Целью исследования Б. Сласка был анализ внутри- и межгруппового разнообразия у выращенных на фермах и диких енотовидных собак с использованием молекулярных маркеров. [11] Наблюдали генетические различия между отдельными группами енотовидных собак, сопровождавшиеся относительно высокой внутригрупповой генетической вариабельностью. У диких енотовидных собак самое высокое генетическое разнообразие, по сравнению с тремя исследуемыми группами енотовидных собак, выращенных на фермах, потому что они представляют собой отдельные филогенетические группы. Полученные результаты позволяют предположить, что разведение на фермах может привести к дифференциации в филогенетическую линию, отличную от линии диких енотовидных собак. В каждом случае генетическое расстояние между животными, выведенными на отдельных фермах, было ниже, чем расстояние между животными, выращенными на фермах, и дикими животными. Поскольку разведение на польских фермах полностью основано на ранжировании фенотипов, генотип местных животных по-прежнему связан с генотипом диких.

Исследованы короткие тандемные повторы у японской енотовидной собаки (STRS, или микросателлиты). [4] Свойства продуктов ПЦР изучены с помощью электрофореза и анализа последовательностей. Шесть аллелей были обнаружены электрофорезом у девяти японских енотовидных собак. Анализ последовательностей шести аллелей показал, что варианты основаны на разнице в общем количестве повторов GAAA и GCAA. Повторяющиеся элементы у японских енотовидных собак были проще, чем у собачьих аллелей. Шесть аллелей были обозначены как 12-16 и 18. Аллели 15 и 18 были разделены на 1512, 1514, 1515, 1813 и 1814 подаллелей в зависимости от времени повторения GAAA. Их частота: аллель 12=0,10, 13=0,17, 14=0,17, 1512=0,22, 1514=0,06, 1515=0,06, 16=0,06, 1813=0,06 и 1814=0,10. Гетерозиготность рассчитана как равная 0,79 по аллелям STR и 0,86 по субаллелям. Новые праймеры для японских енотовидных собак разработаны на основе последовательности аллелей японской енотовидной собаки. Этот набор праймеров успешно амплифицирован в виде ампликона небольшого размера, который больше подходит для практического применения, чем праймеры для собак. Локус ZUBECA4 оказался полезным STR для идентификации видов, индивидуумов, изучения родословной и популяции японских енотовидных собак.

Изучены возможные различия между фермерскими и живущими в дикой природе енотовидными собаками. [5] Анализ полиморфизма 15 микросателлитных последовательностей привел к выводу, что енотовидные собаки, выращенные на польских фермах, и дикие – две генетически различные группы. Дикие польские енотовидные собаки генетически больше похожи на популяцию диких животных Калининградской области, чем на сельскохозяйственных. Анализ микросателлитных локусов показал четкие генетические различия между выращиваемыми и живущими в дикой природе популяциями енотовидной собаки, несмотря на всего лишь 50-летнюю изоляцию двух групп животных. Популяция, выращиваемая на фермах, характеризовалась более высокой генетической изменчивостью, чем обитающая в дикой природе. На основе проведенных анализов предложены три микросателлитных локуса (inu014, ren13J22 и ren41d20) для определения происхождения животных, сбежавших с ферм.

Енотовидные собаки (*Nyctereutes procyonoides*) – инвазивные виды природы Восточной Азии с несколькими отличительными характеристиками. [6] В этой статье авторы сообщают о хромосомном геноме китайской собаки с высокой непрерывностью, полнотой и точностью.

Сохраненные гены вкусовых рецепторов, расширенные семейства генов и положительно отобранные, связанные с пищеварением, абсорбцией, поис-

ком пищи и детоксикацией, вероятно, подтверждают всеядность енотовидных собак. Несколько положительно отобранных генов и специфичные для енотовидных собак мутации в генах TDRD6 и ZP3 могут объяснить их высокую репродуктивность. Было высказано предположение, что повышенные показатели энергетического обмена и положительно отобранные иммунные гены тесно связаны с разнообразной иммунной системой енотовидных собак. Мы обнаружили, что несколько расширенных семейств генов и положительно отобранные гены, связанные с липидным обменом и инсулинорезистентностью, могут способствовать зимнему сну енотовидной собаки. Этот высококачественный геном представляет собой ценный ресурс для понимания эволюционных особенностей вида.

Провели успешное исследование геномных карт разных псовых, включая виды, рассматриваемые как сельскохозяйственные животные. [9] Собачьи зонды BAC (бактериальная искусственная хромосома), содержащие три гена, участвующих в определении пола (SOX9 – область Y- box 9, определяющая пол, AMH – антимюллеровский гормон и AR – рецептор андрогена), были картированы в хромосомах собаки, рыжей лисы, песца и китайской енотовидной собаки. Локализация этих генов может быть полезна в ассоциативных исследованиях, посвященных моногенетическим интерсексуальным расстройствам.

Выводы. В результате исследований установлено, что в природе существует три подвида енотовидной собаки: *N. p. procyonoides* (Китай), *N. p. Ussuriensis* (Россия) и *N. p. viverrinus* (Японские острова). Животные этих подвидов мало отличимы фенотипически, но имеют различное гаплоидное число хромосом: *N. p. ussuriensis* (54 хромосомы + 2 B-хромосомы), *N. p. procyonoides* (2n = 54-58 + 2-3 B-хромосомы) и *N. p. viverrinus* (2n = 38 + 3-4 B-хромосомы). Установленные различия в кариотипах последних двух подвидов могли быть вызваны восемью робертсоновскими транслокациями.

Енотовидная собака – не только объект промысловой охоты, с 1928 года ее также разводят на фермах в России. В работе были использованы енотовидные собаки, содержавшиеся в клеточных условиях и принадлежавшие к подвиду *Nyctereutes procyonoides ussurensis*. Описаны кардиологическое исследование митотических хромосом и электронно-микроскопический (ЭМ) анализ синаптонемных комплексов (СК) сперматоцитов на стадии средней пахитены, а также СК-кариотипирование на основе этого анализа. СК-кариотип состоит из 5 СК аутосомных метацентриков, 21 СК аутосомных акроцентриков и ХУ-половых хромосом (Х-хромосома – метацентрик среднего размера, У-хромосома – наименьший акроцентрик). Разные кариологические показатели необходимы для выявления нарушений в митозе и мейозе, обусловленных хромосомными аберрациями.

Проведен обзор молекулярных исследований для выявления генетических различий между подвидами.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Лапа П., Лапински С., Сливяк В., Барабаш Б. Оценка генетической дистанции между енотовидной собакой (Nyctereutes procionoides) и другими представителями семейства Canidae // Вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 647–654.
2. Bugno-Poniewierska M., Sojecka A., Pawlina K. et al. Comparative cytogenetic analysis of sex chromosomes in several Canidae species using Zoo-FISH // Foliabiologica (Kraków). 2012. Vol. 60. PP. 11–16.
3. Guyon R., Lorentzen T.D., Hitte C. et al. A 1-Mb resolution radiation hybrid map of the canimne genome. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2003. № 100. PP. 5296–5301.
4. Hayashizono N., Ago K., Hayashi T. et al. Amplification of Microsatellites of Japanese Raccoon Dogs (Nyctereutes procyonoides viverrinus) with Primers for the Dog ZUBECA4 Locus // Med. J. Kagoshima Univ. 2010. Vol. 61. No. 3. PP. 41–46.
5. Kasperek K., Horecka B., Jakubczak A. et al. Analysis of genetic variability in farmed and wild populations of raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) using microsatellite sequences// Annals of Animal Science. 2015. Vol. 15. No. 4. PP. 889–901. https://doi.org/10.1515/aoas-2015-0048
6. Lan T., Li H., Yang S. et al. The chromosome-scale genome of the raccoon dog: Insights into its evolutionary characteristics. // 3, 10. I Science 25, 105117 October 21, 2023, 10, https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105117*
7. Murphy J., Stanyon R. and O'brien S.J. Evolution of mammalian genome organization inferred from comparative gene mapping // Genome Biology. 2001. № 2. PP. 1–8.
8. Nie W., Wang J., Perelman P. et al. Comparative chromosome painting de¢nes the karyotypic relationships among the domestic dog, Chinese raccoon dog and Japanese raccoon dog // Chromosome Research. 2003. № 11. PP. 735–740.
9. Nowacka-Woszuk J. and Switonslki M. Comparative cytogenetic mapping of three genes involved in sex determination in four species of the family Canidae // Journal of Animal and Feed Sciences. 2010. № 19. PP. 5–12.
10. Onderka A., Bugno M., Szeleszczuk O., Slota E. Cytogenetic investigation of racoon dogs (Nyctereutes procyonoides) // Annals of animal science. 2008. Vol. 8. № 3. PP. 271–280.
11. Slaska B., Zieba G., Rozempolska-Rucinska I. et al. Evaluation of Genetic Biodiversity in Farm-bred and Wild Raccoon Dogs in Poland // Folia biologica (Kraków). 2010. Vol. 58. № 3–4. PP. 195–199. https://doi.org/10.3409/fb58_3-4.195-199
12. Sosnowski J., Migalska L., Lukaszewicz A. et al. MLH1 foci as an evidence of recombination events between B chromosomes in Chinese raccoon dog (Nyctereutes procyonoides procyonoides) and red fox (Vulpes vulpes)// Genetics. 18th international colloquium of animal cytogenetics and gene mapping. June 08–10. 2008. Bucharest.
13. Świtoński M., Rogalska-Niznik N., SzczerbalI., Bear M. (Chromosome polymorphism and karyotype evolution of four canids: the dog, red fox, arctic fox and raccoon dog (review) // Caryologia, 2003. № 56. PP. 375–385.
14. Szczerbal I., Rogalskay-Nijniy H., Shelling C. et al. Development cytogenetic map genomes of the Chinese raccoon dog (Nyctereutes procyonoides procyonoides) and Alopex lagopus using microsatellitovs // Cytogenet Genome Res. 2003. № 102(1-4). PP. 267–71. https://doi.org/10.1159/000075761/
15. Trifonov V.A., Perelman P.L., Kawada S.I. et al. Complex structure of B-chromosomes in two mammalian species: Apodemus peninsulae (Rodentia) and Nyctereutes procyonoides (Carnivora) // Chromosome Research 10. 2002. № 109. PP. 109–116.
16. Wayne R. and Vila C. Phylogeny and Origin of the domestic dog // In: The genetics of the dog, 1st ed (edited by Ruvinsky A. and Sampson J). CABI Publishing. 2001. PP. 1–13.
17. Yang F., Milne B.S., Schelling C. et al. Chromosome identification and assignment of dog DNA clones in the dog using a red fox and dog comparative map // Chromosome Research. 2000. № 8. PP. 93–100.

REFERENCES

1. Lapa P., Lapinski S., Slivyak V., Barabash B. Ocenka genetic-heskoj distancii mezhdu enotovidnoj sobakoj (Nyctereutes procionoides) i drugimi predstavitelyami semejstva Canidae // Vestnik VOGiS. 2009. T. 13. № 3. S. 647–654.
2. Bugno-Poniewierska M., Sojecka A., Pawlina K. et al. Comparative cytogenetic analysis of sex chromosomes in several Canidae species using Zoo-FISH // Foliabiologica (Kraków). 2012. Vol. 60. PP. 11–16.
3. Guyon R., Lorentzen T.D., Hitte C. et al. A 1-Mb resolution radiation hybrid map of the canimne genome. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2003. № 100. PP. 5296–5301.
4. Hayashizono N., Ago K., Hayashi T. et al. Amplification of Microsatellites of Japanese Raccoon Dogs (Nyctereutes procyonoides viverrinus) with Primers for the Dog ZUBECA4 Locus // Med. J. Kagoshima Univ. 2010. Vol. 61. No. 3. PP. 41–46.
5. Kasperek K., Horecka B., Jakubczak A. et al. Analysis of genetic variability in farmed and wild populations of raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) using microsatellite sequences// Annals of Animal Science. 2015. Vol. 15. No. 4. PP. 889–901. https://doi.org/10.1515/aoas-2015-0048
6. Lan T., Li H., Yang S. et al. The chromosome-scale genome of the raccoon dog: Insights into its evolutionary characteristics. // 3, 10. I Science 25, 105117 October 21, 2023, 10, https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105117*
7. Murphy J., Stanyon R. and O'brien S.J. Evolution of mammalian genome organization inferred from comparative gene mapping // Genome Biology. 2001. № 2. PP. 1–8.
8. Nie W., Wang J., Perelman P. et al.Comparative chromosome painting de¢nes the karyotypic relationships among the domestic dog, Chinese raccoon dog and Japanese raccoon dog // Chromosome Research. 2003. № 11. PP. 735–740.
9. Nowacka-Woszuk J. and Switonslki M. Comparative cytogenetic mapping of three genes involved in sex determination in four species of the family Canidae // Journal of Animal and Feed Sciences. 2010. № 19. PP. 5–12.
10. Onderka A., Bugno M., Szeleszczuk O., Slota E. Cytogenetic investigation of racoon dogs (Nyctereutes procyonoides) // Annals of animal science. 2008. Vol. 8. № 3. PP. 271–280.
11. Slaska B., Zieba G., Rozempolska-Rucinska I. et al. Evaluation of Genetic Biodiversity in Farm-bred and Wild Raccoon Dogs in Poland // Folia biologica (Kraków). 2010. Vol. 58. № 3-4. PP. 195–199. https://doi.org/10.3409/fb58_3-4.195-199
12. Sosnowski J., Migalska L., Lukaszewicz A. et al. MLH1 foci as an evidence of recombination events between B chromosomes in Chinese raccoon dog (Nyctereutes procyonoides procyonoides) and red fox (Vulpes vulpes) // Genetics. 18th international colloquium of animal cytogenetics and gene mapping. June 08–10. 2008. Bucharest.
13. Świtoński M., Rogalska-Niznik N., SzczerbalI., Bear M. (Chromosome polymorphism and karyotype evolution of four canids: the dog, red fox, arctic fox and raccoon dog (review) // Caryologia, 2003. № 56. PP. 375–385.
14. Szczerbal I., Rogalskay-Nijniy H., Shelling C. et al. Development cytogenetic map genomes of the Chinese raccoon dog (Nyctereutes procyonoides procyonoides) and Alopex lagopus using microsatellitovs // Cytogenet Genome Res. 2003. № 102(1-4). PP. 267–71. https://doi.org/ 10.1159/000075761/
15. Trifonov V.A., Perelman P.L., Kawada S.I. et al. Complex structure of B-chromosomes in two mammalian species: Apodemus peninsulae (Rodentia) and Nyctereutes procyonoides (Carnivora) // Chromosome Research 10. 2002. № 109. PP. 109–116.
16. Wayne R. and Vila C. Phylogeny and Origin of the domestic dog // In: The genetics of the dog, 1st ed (edited by Ruvinsky A. and Sampson J). CABI Publishing. 2001. PP. 1–13.
17. Yang F., Milne B.S., Schelling C. et al. Chromosome identification and assignment of dog DNA clones in the dog using a red fox and dog comparative map // Chromosome Research. 2000. № 8. PP. 93–100.

Поступила в редакцию 14.10.2024
Принята к публикации 28.10.2024