

CONNECTION BETWEEN THE ALLELE FREQUENCY OF POLYMORPHOUS LOCI AND THEIR COMPLEXES AND
POLYGENETIC HERITABLE SIGNS IN STEPPE MARMOTS

RAPPORT ENTRE LA FRÉQUENCE ALLÉLIQUE DES LOCUS POLYMORPHES, LEURS COMPLEXES ET LES
CARACTÉRISTIQUES HÉRITABLES CHEZ LA MARMOTTE DES STEPPES

ОТНОШЕНИЕ МЕЖДУ АЛЛЕЛЬНОЙ ЧАСТОТОЙ ПОЛИМОРФНЫХ LOCUS, ИХ КОМПЛЕКСАМИ И
НАСЛЕДУЕМЫМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ У СТЕПНОГО СУРКА

TINAEVA E.A., FEDOSSEEVA G.A., MARKOVICH L.G., BALAKIREV N.A. & ARTIOUKHOVA N.S.
V.A. Afanasiev Research Institute of Fur Bearing Animals and Rabbits, Rodniki, Moscow region, Russia

Lors du processus d'adaptation aux conditions d'élevages, des modifications du spectre et de la concentration des fréquences allélique et génotypique des systèmes polymorphes sanguins ont été observées sur 5 locus : de l'albumine (Al), de la post-albumine (Pa), de la transferrine (Tf) et de la post-transferrine (PtF) du sérum et de l'hémoglobine (Hb) des érythrocytes. La synthèse de l'albumine est déterminée par deux allèles ; celle de la post-albumine, de la transferrine et de la post-transferrine par trois allèles, le locus de l'hémoglobine a quatre allèles. Pour mettre en évidence la corrélation entre les allèles des systèmes sanguins polymorphes et leur manifestation, les paramètres corporels des animaux, masse et taille, ont été définis parallèlement à l'étude des protéines polymorphes et de la dynamique de la ressource en allèles dans la population de marmottes étudiée. Les méthodes d'élevage influencent sans aucun doute la formation de la structure génétique, ce qui se manifeste par un changement du spectre et de l'évolution des fréquences alléliques au cours des années. Pratiquement, tous les loci étudiés sont influencés par la sélection. Cette dernière contribue à l'accumulation de l'hétérozygotie au locus de la transferrine, alors qu'aux loci Pa, PtF et Hb, au contraire, elle accroît l'homozygotie ; il est possible qu'une telle distribution représente non seulement la direction de la sélection mais aussi qu'elle ait une signification adaptative dans le processus de formation de cette population captive. Ainsi, les marmottes femelles portant l'allèle PtFA ont une masse corporelle élevée. La masse corporelle d'un nombre important de ces femelles excède la masse moyenne de la population entière ($P < 0,01$).

Mots clés : *Marmota bobac*, marmotte de steppe, élevage, fréquence allélique, albumine, transferrine, érythrocyte.

В процессе адаптации к условиям разведения, у 5 loci наблюдались изменения спектра и концентрации аллельных и генотипических частот полиморфных систем крови: альбумин (Al), пост-альбумин (Pa), трансерин (Tf), пост-трансерин (PtF), сыворотка и гемоглобин (Hb) эритроцитов. Синтез альбумина определяется двумя аллелями. Синтез пост-альбумина, трансерина и пост-трансерина определяются тремя аллелями, а locus гемоглобина имеет четыре аллеля. Для выявления соотношения между аллелями полиморфных систем крови и их проявлением, физические параметры животных, вес и размер, определялись параллельно с изучением полиморфных протеинов и динамики источника аллелей в популяции изученных сурков. Способы разведения несомненно влияют на образование генетической структуры, что проявляется изменением спектра и развития аллельных частот в течение лет. Практически, на все изученные loci влияет отбор. Данный отбор способствует накоплению гетерозиготии у locus трансерина, а у loci Pa, PtF и Hb, наоборот, он увеличивает гомозиготию. Возможно подобное распределение не только представляет направление отбора, но также имеет адаптационное значение в процессе образования этой популяции в неволе. Таким образом, самки сурки, носящие аллель PtFA, имеют повышенную массу тела. Масса тела значительного числа этих самок превышает среднюю массу популяции в целом ($P < 0,01$).

Ключевые слова: *Marmota bobac*, степной сурок, разведение, аллельная частота, альбумин, трансерин, эритроциты.

In the process of marmot adaptation to the condition of captive breeding we noticed change in the spectrum and concentration of allele and genotype frequencies of blood polymorphic systems at 5 loci – albumin (Al), postalbumin (Pa), transferrin (Tf) and posttransferrin (PtF) of serum and hemoglobin (Hb) of erythrocytes. Albumin synthesis is determined by two alleles, synthesis of postalbumin, transferrin and posttransferrin, by three, and the hemoglobin locus has four alleles. With the aim of finding correlations between alleles of the polymorphic blood systems and their manifestation, parameters of some economic signs of animals, live mass and length of body, were measured simultaneously with a study of polymorphic protein and dynamics of alleles in a marmot population. Methods of marmot breeding undoubtedly influence genetic structure that is expressed in the change of allelic frequencies. Practically all observed loci are likely influenced by selection. The transferrin locus contributes to an increase in heterozygosity and Pa, PtF, and Hb loci instead, to homozygosity. Possibly such distribution represents not only directional selection but also has an adaptive function in forming the population bred in captive conditions. The analysis established that marmot females with the allele PtFA had higher live mass. Among the females carrying this allele, the live mass of many animals exceeded the mean of the population ($P < 0.01$).

Key words: *Marmota bobac*, steppe marmot, breeding, allele frequency, albumin, transferrin, erythrocyte, heritage.

INTRODUCTION

New conditions of husbandry and breeding indicate the need to increase the reproductive ability of animals and the level of production; e.g., live mass and body length.

Change of genetic structure of herds in selection for improving economic signs is accompanied by selection of animals carrying certain biochemical markers. Thus, genes controlling 5 polymorphic blood proteins can be effectively used not only to control changes in genetic structure of the marmot population in the process of adaptation to captive breeding conditions, but also for increasing their production.

MATERIALS AND METHODS

The present researches were conducted on the State pedigree farm "Pushkinskiy", situated in the Moscow region, Russia. Adaptation of marmots to cage conditions began in 1989. To study polymorphic blood systems we used electrophoresis in buffer systems (Gurvich, 1964; Smithies, 1955).

RESULTS

Data on mass of marmot females are shown in Table 1. Alleles of each locus were detected and associated with animals of higher live mass. Analysis of the albumin locus established that females with allele A1B in 1996 and A1A during subsequent years had higher mass in comparison with other alleles of this locus.

For the postalbumin locus, large animals were females with allele PaB in 1996-1997 and PaA in 1998. For the transferrin locus, females of larger mass were associated with alleles TfB (1996), TfC (1997), and TfA (1998). In 1997 females with allele TfC were significantly larger than females with TfA and TfB ($P < 0.01$).

Allele PtfA was consistently associated with the animals of higher mass. Females carrying this allele in 1998 were significantly larger in mass than animals with allele PtfC ($P < 0.05$).

Alleles of the hemoglobin locus that were detected in females of larger mass were Hb4 in 1996 and 1998 and Hb2 in 1997.

Thus, we can choose the complex of alleles that coincided with higher mass of female marmots: A1B, PaB, TfB, PtfA, Hb4 in 1996; A1A, PaB, TfC, PtfA, Hb2 in 1997 and A1A, PaA, TfA, PtfA, Hb4 in 1998.

Analysis of live mass among the females during 3 years revealed the following complex of alleles in animals with high mass: A1A, PaB, TfA, PtfA, Hb4. Obviously, allele PtfA annually was associated with females of higher mass in comparison with the animals with the alternative alleles.

Influence of the observed genotype of 5 loci of polymorphic blood systems on body mass of 2-

year marmots was assessed by method of dispersion analysis of monophactor complexes. It was found out that the showing of volume of genotype influence on manifestation of a sign was 16 %. Assessment of reliability criteria of the influence allowed to establish that influence of genotype on 5 loci of polymorphic blood system was reliable with probability $P < 0.001$: $F = 5.7$ when $F_{st} = (2.7-2.1-1.7)$.

In the marmot males the highest level of live mass was noted in 1996 among the animals carrying allele A1A, PaC, TfA, PtfA and Hb4; in 1997, allele A1B, PaB, TfC, PtfB and Hb4; in 1998, A1A, PaA, TfB, PtfA, Hb2 (Table 2).

Live mass of the males carrying allele PtfA in 1996 was significantly larger than the mass of the animals with allele PtfC ($P < 0.05$).

Body length of the females carrying different alleles is shown in Table 3. Body length of the males carrying different alleles during the years ranged from 51.0-53.1; 53.1-54.4 and 53.0-54.4 cm. Reliable differences in body length of animals carrying different alleles at the observed loci were not established in either females or males. At the same time direct dependence between live mass and body length and level of homozygosity at the 5 polymorphic loci was discovered. In 1996-1997 live mass decreased with an increase in the level of homozygosity in the females (Table 4). Significantly lower live mass occurred in the females that had homozygous genotypes at 4 and 5 loci ($P < 0.01$). By contrast males with an increase in homozygosity tended to have higher mass and longer bodies (Table 5).

Live mass of the males with level of homozygosity 61-80 % significantly increased live mass of the marmots, that had homozygous genotypes in two loci ($P < 0.05$).

DISCUSSION

These studies described the polymorphic blood systems, characterized the genetic structure of the closed marmot population, established concentrations of alleles and genotypes and the level of homozygosity and revealed correlations of polymorphic proteins with some measures of animal production.

The analysis of the above-mentioned material shows that the population of marmots (*Marmota bobac*) on the state pedigree farm "Pushkinskiy" is characterized by a fixed profile on the distribution of allele frequencies.

On the base of obtained results, we conclude that the level and direction of selection in the population doesn't affect the albumin locus; the postalbumin, posttransferrin and hemoglobin loci contribute to the accumulation of homozygous genotypes, and, by contrast, the transferrin locus contributes to heterozygosity. By selection of animals taking into account the peculiarities of polymorphic proteins it is possible to increase animal production and ensure the maintenance of genetic polymorphism in a population.

Table 1. Live mass of marmot females with different alleles. *Masse corporelle des marmottes femelles avec différents allèles.*

Locus	Allele	1996 _.		1997 _.		1998 _.	
		n	M ± m, kg	n	M ± m, kg	n	M ± m, kg
Al	—	8	4.82±0.30	11	5.71±0.22	14	5.90±0.15
	—	9	4.86±0.20	21	5.55±0.18	19	5.79±0.15
—	—	6	5.03±0.47	14	5.46±0.25	17	5.81±0.13
	—	12	5.04±0.20	8	5.94±0.17	17	5.77±0.15
	—	4	4.44±0.29	10	5.52±0.27	8	5.65±0.30
Tf	—	6	4.77±0.41	20	5.44±0.18	15	5.85±0.13
	—	15	4.94±0.17	14	5.41±0.20	18	5.74±0.15
	—	8	4.88±0.26	3	6.44±0.23	10	5.71±0.15
Ptf	—	5	5.42±0.39	11	5.58±0.24	11	5.93±0.20
	—	14	4.74±0.17	10	5.52±0.28	21	5.75±0.11
	—	0	-	1	4.6	3	5.29±0.24
Hb	1	1	-	1	4,3	0	-
	2	5	5.12±0.39	1	6.02	1	5.5
	3	8	4.74±0.27	18	5.56±0.19	8	5.78±0.26
	4	4	5.21±0.46	12	5.58±0.24	17	5.84±0.13
M ± m of population		16	4.86±0.18	21	5.55±0.18	24	5.79±0.12

Table 2. Live mass (kg) of marmot males with different alleles. *Masse corporelle (kg) des marmottes mâles portant différents allèles.*

Locus	Allele	1996 _.		1997 _.		1998 _.	
		n	M±m, kg	n	M±m, kg	n	M±m, kg
Al	—	8	5.91±0.28	25	6.62±0.09	19	6.70±0.15
	—	4	5.02±0.50	29	6.65±0.09	21	6.46±0.15
—	—	4	5.30±0.62	16	6.72±0.15	12	6.76±0.20
	—	9	5.02±0.24	15	6.96±0.11	19	6.39±0.12
	—	4	5.78±0.35	11	6.85±0.13	10	6.71±0.25
Tf	—	5	5.64±0.29	26	6.62±0.09	8	6.23±0.21
	—	8	5.16±0.32	17	6.64±0.11	24	6.60±0.13
	—	9	5.14±0.29	7	6.80±0.20	8	6.23±0.15
Ptf	—	4	5.62±0.49	13	6.62±0.13	15	6.62±0.20
	—	10	5.20±0.25	17	6.68±0.11	16	6.30±0.12
	—	1	4.00	-	-	1	6.52
Hb	2	4	5.30±0.49	3	6.43±0.28	8	6.73±0.12
	3	6	5.17±0.27	14	6.55±0.12	10	6.59±0.15
	4	5	5.60±0.35	26	6.64±0.09	15	6.48±0.20
M ± m of population		11	5.26±0.25	29	6.65±0.09	26	6.58±0.12

Table 3. Body length (cm) of marmot females with different alleles. *Taille corporelle (cm) de marmottes femelles portant différents allèles.*

Locus	Allele	1996 _.		1997 _.		1998 _.	
		n	M±m, _m	n	M±m, cm	n	M±m, cm
Al	_	8	5.00±0.46	14	50.1±0.73	14	51.5±0.38
	_	9	50.7±0.47	21	49.5±0.54	19	51.7±0.29
—	_	6	51.0±0.73	14	48.9±0.74	17	51.6±0.32
	_	12	50.5±0.40	8	50.8±0.49	17	51.5±0.34
	_	4	50.0±0.91	10	49.1±0.87	8	51.1±0.46
Tf	_	6	50.0±0.58	20	49.4±0.55	15	51.9±0.32
	_	15	50.6±0.32	14	49.1±0.57	18	51.5±0.31
	_	8	50.2±0.59	3	52.3±0.33	10	51.2±0.36
Ptf	_	5	51.2±0.58	11	49.4±0.62	11	51.4±0.40
	_	14	50.3±0.34	10	49.6±0.95	21	51.4±0.29
	_	0	-	1	46.0	3	51.0±0.50
Hb	1	0	-	1	46.0	0	-
	2	5	50.8±0.49	1	52.0	1	49.0
	3	8	50.0±0.57	18	49.5±0.58	8	51.1±0.49
	4	4	51.2±0.48	12	49.6±0.65	17	51.8±0.31
M ± m of population		16	50.4±0.34	21	49.5±0.54	24	51.5±0.27

Table 4. Live mass (kg) of marmots with different levels of homozygosity at loci Al, Pa, Tf, Ptf and Hb (1996-1997). *Masse des marmottes à différents niveaux d'homozygotie aux locus Al, Pa, Tf, Ptf et Hb (1996-1997).*

Level of homozygosity, % Niveau d'homozygotie, %	Females Femelles		Males Mâles	
	N	M±m	n	M±m
0 – 20	4	5.76±0.48	6	5.95±0.33
21 – 40	5	5.52±0.39	13	6.37±0.26
41 – 60	17	5.43±0.22	15	6.43±0.19
61 – 80	8	4.67±0.11	6	6.40±0.36
81 – 100	3	4.63±0.09	0	-

Table 5. Body length (cm) of marmots with different level of homozygosity at loci Al, Pa, Tf, Ptf and Hb (1996-1997). *Taille corporelle des marmottes avec différents niveaux d'hétérozygotie sur les locus Al, Pa, Tf, Ptf and Hb (1996-1997).*

Level of homozygosity, % Niveau d'homozygotie, %	Females Femelles		Males Mâles	
	N	M±m	n	M±m
0 – 20	4	49.7±1.44	6	52.4±0.78
21 – 40	5	49.6±0.28	13	53.8±0.44
41 – 60	17	50.2±0.50	15	53.5±0.41
61 – 80	8	49.4±0.84	6	53.3±1.01
81 – 100	3	50.3±0.33	0	-

INTRODUCTION

Les nouvelles conditions d'élevage font apparaître le besoin d'amélioration de la capacité reproductrice des animaux, du niveau de production, de la masse, de la taille corporelle et autres

Le changement de la structure génétique des groupes suite à la sélection pour améliorer les caractéristiques des animaux s'accompagne de la sélection d'animaux porteurs de certains marqueurs biochimiques.

Ainsi, les gènes, contrôlant 5 types de protéines sanguines polymorphes, peuvent être effectivement utilisées non seulement pour contrôler les changements de la structure génétique de la population de marmottes lors du processus d'adaptation aux conditions d'élevage en captivité, mais aussi pour améliorer leur production.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les recherches actuelles ont été réalisées dans la ferme d'état "Pushkinskiy", située dans la région de Moscou, Russie. L'adaptation des marmottes aux conditions de captivité a commencé en 1989.

Pour étudier les systèmes sanguins polymorphes nous avons utilisé l'une des principales méthodes, l'électrophorèse de systèmes tampons (Gurvich 1964, Smithies 1955) avec coloration des phoregrammes.

RÉSULTATS

Les données sur le poids vifs des marmottes femelles sont présentées dans la table 1. Les allèles de chaque locus ont été détectés, dont la présence était indiquée par une masse corporelle plus élevée des animaux. L'analyse du locus de l'albumine a permis de mettre en évidence que les femelles portant l'allèle A1 B en 1996 et celles portant l'allèle A1 A les années suivantes avaient une masse corporelle supérieure à celles des femelles portant d'autres allèles de ce locus.

Au locus de la postalbumine, de telles femelles avec l'allèle Pa B ont été mise en évidence en 1996-1997 et avec l'allèle Pa A en 1998. Au locus de la transferrine, des femelles à la masse corporelle élevée portent les allèles Tf B, Tf C et Tf A. Au même moment, en 1997, les femelles à l'allèle Tf C avaient une masse corporelle supérieure à celle des femelles portant l'allèle Tf A et Tf B ($p < 0,01$).

Parmi les animaux à masse corporelle élevée, l'allèle Ptf A a été trouvé couramment lors de l'analyse du locus de la post-transferrine. En 1998, la masse corporelle des femelles portant cet allèle était supérieure à celle des femelles avec l'allèle Ptf C ($p < 0,05$).

Sur le locus de l'hémoglobine, l'allèle Hb 4, en 1996 et 1998, et l'allèle Hb 2, en 1997, ont été détectés chez des femelles à la masse corporelle élevée.

Ainsi, aux cours des années nous avons déterminé des complexes d'allèles voisins dont la présence chez les marmottes femelles coïncide avec une masse corporelle élevée : en 1996, A1B, Pa1B, TfB, PtfA, Hb4 ; en 1997, A1A, Pa1B, TfC, PtfA, Hb2 ; et en 1998, A1A, Pa1B, TfC, PtfA, Hb2.

L'analyse des masses corporelles des femelles au cours de 3 ans a permis de montrer l'existence du complexe suivant d'allèles chez les animaux à masse corporelle élevée : A1A, PaB, TfA, PtfA, Hb4. Ces

données mettent en évidence, chaque année, la présence stable de l'allèle PtfA chez les femelles à la masse corporelle supérieure à celle des femelles ayant d'autres allèles.

L'influence de 5 locus du système sanguin polymorphe du génotype étudié sur l'expression de la masse corporelle des marmottes de 2 ans a été évaluée par la méthode de l'analyse dispersive de complexes monofacteurs. Il a été trouvé que (la performance) le volume montré de l'influence du génotype sur la manifestation du signe était de 16 %. L'évaluation de critère fiable de l'influence a permis d'établir que l'influence du génotype sur les 5 locus du système sanguin polymorphe était significative à la probabilité $p < 0,001$, $F = 5,7$ quand $F_{st} = (2,7-2,1-1,7)$.

Chez les marmottes mâles, les masses corporelles les plus élevées ont été observées, parmi les animaux portant les allèles A1A, PaC, TfA, PtfA et Hb4, en 1996 ; parmi les animaux portant les allèles A1B, PaB, TfC, PtfB et Hb4, en 1997 ; parmi les animaux portant les allèles A1A, PaA, TfB, PtfA, Hb2, en 1998 (table 2).

En 1996, les masses corporelles des mâles porteurs de l'allèle PtfA étaient significativement supérieures à celles des animaux portant l'allèle PtfC ($p < 0,05$).

La taille des femelles portant différents allèles est donnée table 3.

La taille des mâles portant différents allèles au cours des années s'étalait de 51,0-53,1 ; 53,1-54,4 et 53,0-54,4 cm. Des différences significatives de taille des animaux portant différents allèles sur les locus étudiés n'ont pas été mise en évidence tant chez les femelles que chez les mâles.

Au même moment, l'interrelation directe entre la masse et la taille corporelle des marmottes et le niveau d'homozygotie des 5 systèmes polymorphes étudiés a été mise en évidence. En 1996-1997, une décroissance de la masse corporelle et une augmentation du niveau d'homozygotie des femelles ont été montrées (table 4). Une décroissance significative de la masse corporelle a été mise en évidence chez les femelles présentant des génotypes homozygotes au locus 4 et 5 ($p < 0,01$). Au contraire, chez les mâles, lorsque le niveau d'homozygotie augmente, la masse et la taille corporelle ont tendance à s'accroître (table 5).

La masse corporelle des mâles dont le niveau d'homozygotie est compris entre 61 et 80 % augmente significativement la masse corporelle des marmottes qui ont des génotypes homozygotes pour deux locus ($p < 0,05$).

DISCUSSION

Les études menées ont permis de mettre en évidence les systèmes sanguins polymorphes, de caractériser la structure génétique d'une population isolée de marmottes, de définir les allèles et les génotypes, le niveau d'homozygotie et aussi d'observer la corrélation entre les protéines polymorphes et certaines caractéristiques corporelles des animaux.

L'analyse des données obtenues montre que la population de marmottes (*Marmota bobac*) de la ferme à pedigree "Pushkinskiy" est caractérisée par des profils fixes de la distribution des fréquences alléliques avec

une tendance de la fréquence de certains allèles à se rassembler au cours des années.

Sur la base des résultats, nous pouvons conclure que le niveau et la direction de la sélection du troupeau d'une part n'affecte pas le locus de l'albumine, d'autre part contribue à l'augmentation des génotypes homozygotes pour les locus de la postalbumine, de la post-transferrine et de l'hémoglobine et enfin, à

l'augmentation de l'hétérozygotie pour le locus de la transferrine. La sélection des animaux en prenant en compte des particularités des protéines polymorphes permet d'augmenter les qualités productives des animaux et d'assurer le maintien du polymorphisme génétique dans une population.

RÉFÉRENCES REFERENCES

- GURVICH A.E. 1964. Electrophoresis of blood serum on paper. In *Modern methods in biochemistry*, Orekhovich V.N., Ed., M., 110-122.
- SMITHIES O. 1955. Zone electrophoresis in starch gel group variations in serum proteins of normal human adults. *Biochem. J.*, 61 : 629-641.