

Г. Н. Сердюк

Группы крови и их значение в организме млекопитающих (обзор)

Аннотация. В статье дан обзор достижениям иммуногенетики в области медицины и животноводческой практике. Приведены данные о различных функциях антигенов групп крови, механизмов их формирования, значение групп крови в медицинской и сельскохозяйственной практике, связи их с хозяйствственно полезными признаками животных и устойчивости к заболеваниям.

Долгое время рассматривали эритроциты как инертные клетки-контейнеры, заполненные гемоглобином и предназначенные только для доставки кислорода тканям организма. Однако исследования привели к более глубокому пониманию функций групп крови в организме и механизмов их формирования. Функции эритроцита не ограничиваются только доставкой кислорода тканям организма, его наружная оболочка несет на себе огромное число молекул, набор которых предопределен генетически, и выполняют они в организме самые различные функции. Причем набор таких молекул у разных людей и животных различен ввиду большого генетического разнообразия, как человеческой популяции, так и популяций животных. Те из них, которые определяют группы крови, называются антигенами групп крови. Чаще всего такие антигены представлены лишь на эритроцитах, но есть те, что встречаются на лимфоцитах и даже в некроветворных тканях: печени, почках, сердце, в сперматозоидах и даже в жидкостях организма, и какую при этом они выполняют роль в организме, пока полностью не выяснено. Ряд этих белковых антигенов выполняет роль трансмембранных транспортеров (у человека, например, система Диего), переносящих через мембрану эритроцита молекулы воды, анионы HCO_3^- , мочевины и т.д. Другая часть антигенов групп крови, расположенных на лимфоцитах и в растворимом виде в жидкостях организма, выполняет в организме защитные функции. Часть антигенов (у человека — система Кромер, у крупного рогатого скота — EAN-система, у свиней — A-O система EAS-локуса) служит в качестве рецепторов для физиологических субстанций, а также для патогенной микрофлоры. Многие антигены групп крови выполняет в организме структурные функции (у человека антигены системы MHS). Еще одна серия антигенов представляет собой молекулы межклеточных взаимодействий. Кроме того, антигены ряда локусов групп крови, вместе с комплексом генов других белковых локусов, принимают участие в формировании хозяйствственно полезных признаков и устойчивости или предрасположенности организма к заболеваниям. Именно множеством различных функций, которые выполняют в организме антигены групп крови, объясняется их поразительное разнообразие у человека — среди разных народов, у животных — среди разных видов, пород и популяций.

Ключевые слова: эритроциты, группы крови, локусы, связи, сцепление, продуктивность, хромосомы.

Автор:

Сердюк Григорий Николаевич — главный научный сотрудник лаборатории полиморфизма ДНК, доктор биологических наук, профессор; Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных — филиал ФГБНУ «Федеральный научный центр животноводства — ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», 196601, Россия, г. Санкт-Петербург, п. Тярлево, Московское шоссе, 55 а; e-mail: labimmgen@mail.ru

Введение. За последние несколько десятилетий технологии молекулярной генетики продвинулись невероятно быстро, начав исследования с групп крови до микросателлитов и затем до методов целевого секвенирования (mt ДНК и пр.), а также чипов высокой плотности, выявляющих десятки тысяч SNP в одном образце индивидуума. Успехи «новой генетики» оказались столь велики, что методы биохимической генетики, а также иммуногенетика, оказались забытыми, основное внимание исследователей в последние годы сосредоточено лишь на полиморфизме ДНК и ге-

номной селекции. Ошибочность такого отношения очевидна, ибо полиморфизм белков, групп крови и ДНК естественным образом дополняют друг друга в зависимости от решаемых задач [1]. В понимании специфики генетических процессов, протекающих в популяциях, молекулярная генетика ещё далека от того уровня, который достигнут биохимической генетикой и иммуногенетикой как методологически более зрелых областей науки. На основе нескольких сотен открытых биохимических и, главным образом, иммуногенетических маркеров была обнаружена скрытая ранее гигант-

ская наследственная изменчивость (генетический полиморфизм), позволившая дать оценку основным популяционно-генетическим параметрам около 2000 видов животных, растений, микроорганизмов, а также человека [1, 2, 3]. Эта изменчивость поддерживается в природных популяциях известными микроэволюционными факторами: мутациями, миграцией, случайному генетическому дрейфом и естественным отбором, взаимодействующими в различных сочетаниях. В решении всех этих вопросов особенно большая роль принадлежит группам крови, благодаря их высокому разнообразию, как у человеческих популяций, так и у популяций животных.

Иммуногенетика, включающая в себя иммуногематологию, представляет собой в настоящее время серьёзную науку, охватывающую широкий круг проблем — от обеспечения безопасности заболеваний человека и животных до выяснения тонких молекулярных механизмов регуляции экспрессии генов. Долгое время бытовало мнение, что у представителей всех народов и рас, а также у различных видов и пород животных, кровь качественно равнозначна, ни одна группа крови не имеет преимущества перед другими. То есть, рассматривали эритроциты как инертные клетки-контейнеры, заполненные гемоглобином и предназначенные только для доставки кислорода тканям организма. Однако это не так, научные данные о крови говорят об обратном. Исследования привели к более глубокому пониманию функций групп крови в организме и механизмов их формирования. Дело в том, что функции эритроцита не ограничиваются только доставкой кислорода тканям организма, его наружная оболочка несёт на себе огромное число молекул, набор, которых предопределён генетически и выполняют они в организме самые различные функции. Причём набор таких молекул у разных людей и животных различен ввиду большого генетического разнообразия как человеческой популяции, так и популяций животных. Те из них, которые определяют группы крови, называются антигенами групп крови. К настоящему времени у людей выявлено 250 антигенов групп крови, объединённых в 25 систем в соответствии с закономерностями их наследования. У крупного рогатого скота выявлено свыше 300 антигенов групп крови, объединённых в 12 генетических систем, у свиней выявлено свыше 80 антигенов, объединённых в 15 генетических систем.

В последние годы в медицинской практике появляется всё больше данных о различных функциях антигенов групп крови. Чаще всего такие антигены представлены лишь на эритроцитах, но

есть те, что встречаются на лимфоцитах и в некроветвовых тканях: печени, почках, сердце, в сперматозоидах и даже в жидкостях организма, и какую роль они при этом выполняют в организме пока полностью не известно. Как сейчас установлено, ряд этих белковых антигенов выполняют роль трансмембранных транспортеров (у человека, например, система Диего), переносящих через мембрану эритроцита молекулы воды, мочевины, анионы HCO_3^- и Cl^- и т. д.

Другая часть антигенов групп крови, расположенных на лимфоцитах и в растворимом виде в жидкостях и тканях организма, видимо, выполняет в организме защитные функции. При этом, как показали результаты наших исследований (4), выполненных с помощью моноклональных лимфоцитарных антител, полученных на антигены SLA, антигены не всех известных нам локусов групп крови локализованы одновременно на эритроцитах и лимфоцитах крови. У некоторых локусов групп крови только отдельные антигены одновременно расположены на эритроцитах и лимфоцитах крови. Так в А-О-системе (EAS-локус) групп крови свиней все три антигена (A, W и O) находятся как на эритроцитах, так и лимфоцитах крови. В ЕАЕ-локусе групп крови из 18 антигенных факторов лишь 6 (a, d, b, f, L и P) выявлены на лимфоцитах крови. В ЕАН-локусе групп крови оба антигена (a и b) расположены как на эритроцитах, так и на лимфоцитах крови. В ЕАК-локусе групп крови из 7 антигенных факторов на лимфоцитах расположены только 2 антигена (a и c). В 5 локусах групп крови (EAB, EAG, EAF, EAH и EAL) нами не обнаружен на лимфоцитах крови ни один антигенный фактор этих систем.

Часть антигенов (у человека-система Кромер, у крупного рогатого скота ЕАН-система, у свиней ЕАС-система) сами служат в качестве рецепторов для физиологических субстанций, а также для патогенной микрофлоры. Так, например, антигены А-О-системы (EAS-локус) групп крови свиней тесно связаны с генами специфических рецепторов F_{107} штамма *E.coli* (EC), вызывающих диарею у поросят-отъёмшей. Обнаружено сцепление между аллелем ECF_{107} и свиным аллелем S групп крови ЕАС-локуса, который контролирует экспрессию антигенов А-О системы групп крови (5). Или другой пример, многие одноклеточные паразиты, бактерии, вирусы используют антигены групп крови в качестве рецепторов для закрепления и проникновения внутрь его. Так малярийные паразиты плазмодий (*Plasmodium Vivax* и *Plasmodium Knowlesi*) приспособились распознавать у человека антигены системы Даффи, присутствующие на эритроцитах у всех европейцев.

В ряде районов Западной Африки, где эпидемии малярии постоянны, у коренного населения полностью отсутствуют антигены данной системы. А поэтому местное население устойчиво к малярии, в отличие от приезжих европейцев.

Многие антигены групп крови выполняют в организме структурные функции. Так, например, у человека антигены системы MHS способствуют появлению на поверхности эритроцита отрицательного заряда, который благодаря электростатическому отталкиванию предотвращает самопривильное слипание эритроцитов. Ещё одна серия антигенов представляет собой молекулы межклеточных взаимодействий.

Именно множеством различных функций, которые выполняют в организме антигены группы крови, объясняется их поразительное разнообразие у человека — среди разных народов, у животных — среди разных видов, пород и популяций.

Наблюдаемые различия групп крови обусловлены приспособленностью человеческого и животного организма к изменениям окружающей среды, т.е. к условиям их обитания. Так, например, у человека различия по группам крови прослеживаются между европеоидными, негроидными, австралоидными и монголоидными популяциями. При этом они обнаруживают ясно выраженные этнические вариации частоты определяющих их генов.

У животных этническое происхождение групп крови довольно наглядно прослеживается при сравнении генофонда групп крови 2-х подвидов диких свиней, обитающих в довольно отдаленных друг от друга географических зонах земного шара (табл. 1).

У этих двух подвидов диких свиней совершенно различный генофонд EAE и EAL-локусов групп крови. Для западноевропейского подвида характерен один набор аллелей EAE и EAL-локусов групп крови (*bdgkmps*, *edghkmnps*, *bcgi* и *bdfi* соответственно). У японского подвида совершенно другие аллели (*aeglns* и *adhi*) данных локусов групп крови. И только аллель *edghjmnt* EAE-локуса групп крови оказался общим для обоих подвидов, причем в довольно высокой концентрации, особенно у животных, обитающих на территории Японии (0,955). С каким количественным признаком в организме этих двух подвидов диких свиней связан данный аллель EAE-локуса групп крови трудно объяснить, видимо, с устойчивостью к заболеваниям, так как у домашних высокопродуктивных пород свиней он полностью отсутствует [4].

Значение отдельных групп крови в медицинской и сельскохозяйственной практике неодинаково.

В медицине, например, для переливания крови важнейшей является система антигенов ABO, но далеко не единственной. У реципиентов при переливании им крови, даже совместимой по ABO системе, вполне могут выработаться антитела к другим антигенам донора и более того, стать причиной тяжелых осложнений. Не все из 250 антигенов объединенных в 25 систем надо учитывать при переливании крови, но вот систему резус — вторую по значимости после ABO — учитывать приходится.

Около 15% европейского населения резус-отрицательно, то есть не имеет на эритроцитах антигена резус. Резус-отрицательным больным можно переливать только резус-отрицательную кровь.

Таблица 1. Генетическая структура 2-х подвидов диких свиней по 2-м наиболее полиморфным локусам групп крови [4]

Локус групп крови и его аллели	Регион обитания	
	Западноевропейский подвид, n=315	Японский подвид, n=150 [3]
EAE	<i>aeglns</i>	—
	<i>bdgkmps</i>	0,246
	<i>bdfkmps</i>	—
	<i>edghkmnps</i>	0,414
	<i>edghjmnt</i>	0,340
	<i>edfhkmnps</i>	—
EAL	<i>agim</i>	—
	<i>adhi</i>	—
	<i>adhjl</i>	—
	<i>adhjk</i>	—
	<i>bcgi</i>	0,433
	<i>bdfi</i>	0,567

Особую проблему в этой системе представляет так называемая резус-конфликтная беременность. Если плод наследовал от отца резус-положительный антиген, а мать резус-отрицательная, то в организме матери вырабатываются антирезус-антитела, которые проникают в этом случае через плаценту и повреждают эритроциты плода, что приводит к его тяжелым внутриутробным поражениям и даже к гибели.

Гемолитическая болезнь наблюдается и среди новорожденного молодняка у свиней, лошадей, кроликов и других видов животных. По своему характеру и типу наследования гемолитическая болезнь новорожденных жеребят и кроликов во многом напоминает гемолитическую желтуху у детей, в основе которой лежит явление резус-несовместимости матери и плода. Однако в развитии этой болезни у домашних свиней имеется одно принципиальное отличие, если дети, жеребята и крольчата поражаются еще до рождения, то поросыта рождаются здоровыми, а анемия у них проявляется лишь в подсосный период. Причиной этого различия является сложное анатомическое строение плаценты у свиней, которая оказалась непреодолимым барьером для антител. Новорожденные поросыта получают их с материнским молоком, в результате чего происходит разрушение эритроцитов, наступает анемия, затем желтуха и поросыта на 3–4 сутки погибают или становятся анемичными, слабыми, плохо растут.

Сейчас в медицине установлено свыше 40 заболеваний человека, связанных с той или иной группой крови. На сегодняшний день известны 13 наименований наследственных заболеваний и синдромов, связанных с присутствием в крови антигенов В (III группы) АВО-системы. При этом чаще встречается болезнь Тея-Сакса, Гоше, кисточный фиброз, болезнь Дауна.

Подобные исследования по изучению связи групп крови с устойчивостью к заболеваниям проведены и на сельскохозяйственных животных. Наибольшее число исследований посвящено поиску возможных связей групп крови с такими распространенными заболеваниями, как мастит и лейкоз крупного рогатого скота. Результаты многочисленных исследований по изучению связи групп крови с маститом, также как и с лейкозом, оказались довольно противоречивыми и не внесли определенной ясности в решение данного вопроса. В то же время большинство авторов оказались едины во мнении, что гетерозиготные по группам крови животные более устойчивы как к лейкозу, так и к маститу. В свете современного представления механизм связи групп крови с устойчивостью к заболеваниям может быть ассоциирован через сцепление с генами главного комплекса гистосовместимости (МНС), контролирующего,

как известно, в организме иммунный ответ и устойчивость или предрасположенность к заболеваниям. В частности, у крупного рогатого скота установлено сцепление BoLA-комплекса с ЕАМ-системой групп крови. Ген M¹ ЕАМ-локуса групп крови находится в блоке генов BoLA-комплекса, контролирующих чувствительность к маститам (W16- M'-DQA1) и наследуются вместе [6, 7, 8].

Что касается изучения связей групп крови с продуктивными признаками животных, то маркирующий эффект отдельных аллелей и генотипов групп крови отмечается очень многими исследователями. Однако внедрение результатов иммуногенетики в практику сдерживается до сих пор, и главным образом из-за того, что не до конца изучен вопрос о характере установления связей с продуктивными признаками животных. Хотя на свиньях удалось разграничить маркирующий эффект аллелей групп крови как за счет их сцепления с другими генами, входящими в комплекс генов, контролирующих определенный признак продуктивности, так и за счет гетерозиготности. Общий характер коррелятивной связи в обоих случаях одинаковый — генетический. Однако в зависимости от методов селекции животных он будет различным. Так, например, изучение связи откормочных и мясных качеств свиней с группами крови показало, что маркирующим эффектом обладают аллели E-aeglн и E-edfhkmnps ЕАЕ-локуса групп крови. Первый из них маркирует лучшие откормочные и худшие мясные, а второй, наоборот — лучшие мясные и худшие откормочные [9, 10, 4, 11, 12].

Что же касается гетерозиготности, то маркирующий эффект группы крови оказывают на комплекс репродуктивных признаков. Так, например, в результате гомо- и гетерозиготного подбора родительских пар по группам крови свиноматки из группы гетерозиготного подбора превосходят по репродуктивным показателям не только свиноматок из группы гомогенного подбора, но и средние данные по всей выборке [13, 10, 14].

У хряков различных пород довольно четко прослеживается связь спермопродукции с уровнем их гетерозиготности по группам крови. Лучшие показатели спермопродукции отмечаются в группах хряков с повышенным уровнем гетерозиготности (от 0,61 до 1,00) [10, 13, 14].

Каков же механизм связи групп крови с хозяйственно полезными признаками животных и устойчивостью к заболеваниям?

Как сейчас установлено, группы крови посistemно распределены на определенных хромосомах. Так, например, из 30-ти пар хромосом крупного рогатого скота локусы групп крови находятся в 12-ти хромосомах, у свиней из 15-ти известных локусов

групп крови картированы 12-ти. Все они также расположены на разных хромосомах в сцепленных группах локусов, каждая из которых контролирует в организме определенные жизненно-важные признаки. Яркий пример тому — так называемая «галотановая» группа сцепленных локусов (S-Phi-Hal-H-PO₂-PGD), контролирующих у свиней предрасположенность к стрессу и большинство продуктивных признаков. Данная группа сцепленных полиморфных локусов находится на 6-той хромосоме генома свиньи и охватывает HaL (RYR-1) локус, два локуса группы крови (EAS и EAH), два эритроцитарных ферментных локуса (Phi-фосфогексоизомераза и PGD-6-фосфоглюконатдегидрогеназа) и один плазменный белковый локус (PO₂-постальбумин-2) [15, 16, 17].

Кроме того, как установлено в последние годы, в данную группу сцепленных локусов входят и ряд других локусов: LiPE (гормон-чувствительная липаза), ENO1 (энолаза), TGFB1 (β -субъединица трансформирующего фактора роста), APOE (аполипротеин E), ALPL (щелочная фосфотаза), SLC2A1 (кодирует одну из форм глюкозных транспортеров), LHB (лютеинизирующий гормон). Другие локусы группы крови свиней (EAJ, EAC, EAL, EAK, EAM и др.) также находятся в линейной группе сцепления нескольких локусов [18, 19].

Вот такие блоки сцепленных локусов, куда входят и группы крови, указывают на то, что иммуногенетический маркер не влияет непосредственно на количественный признак, однако входит в единый комплекс различных по функциональной деятельности генов, ответственных за определенный признак продуктивности или устойчи-

вость к заболеваниям. При этом полиморфный локус группы крови не целиком входит в комплекс генов контролирующий определенный количественный признак, а только отдельные его аллели, которые в сочетании с аллелями других локусов, входящих в комплекс, обеспечивают характер проявления признака. Так, например, из числа линейной группы сцепленных локусов: S-Phi-RYR1-H-PO₂-Pgd, чувствительны к стрессу свиньи только с аллелями EAS^s-Phi^B-RYRⁿ-EAH^a-PO₂^S-Pgd^B, а с противоположными аллелями данного гаплотипа: EAS^S-Phi^A-RYR^N-EAH^(-,cd)-PO₂^F-Pgd^A устойчивы к стрессу [16, 20 и др.].

На наш взгляд, именно такой механизм является наиболее реальным объяснением возникающих связей между маркерными генами, в том числе и групп крови, и количественными признаками, а также устойчивостью к определенным заболеваниям.

Заключение. Совершенно очевидно, что использование ДНК-маркеров открывает более широкие возможности особенно для генетического картирования и маркирования локусов, сцепленных с болезнями или хозяйственными полезными признаками. То есть решать такие вопросы, ответ на которые нельзя получить на основе только полиморфизма групп крови.

Совместное же использование иммуногенетических и ДНК-маркеров позволяет получать качественно новую информацию, особенно о внутривидовой генетической дифференциации, в оценке роли естественного отбора в поддержании генетического полиморфизма и решении многих других вопросов.

*Исследования проведены при поддержке ФАНО России,
регистрационный номер темы №AAAA-A18-118021590138-1*

Литература

1. Алтухов Ю. П. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике / Ю. П. Алтухов, Е. А. Салменкова // Генетика. — 2002. — Т. 38. — № 9. — С. 1173–1195.
2. Аяяла Ф. Современная генетика / Ф. Аяяла, Дж. Кайгер // М:Мир. — 1988. — Т. 2. — с. 349.
3. Тихонов В. Н. Иммуногенетика и биохимический полиморфизм домашних и диких свиней / Тихонов В. Н. — Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1991. — 304 с.
4. Сердюк Г. Н. Иммуногенетика свиней: теория и практика/Изд-во «Лекс-Стар». — СПб. — 2002. — 390 с.
5. Vogeli P. Genes for the AO inhibition (S-locus) are closely linked to the genes specifying receptors of F107 fimbriated *Esherichia coli* strains, causing oedema disease and post-weaning diahnorexia in the pig / P. Vogeli, R. Fries, G. Leeman, H. Bertshinger, G. Strainzinger // Animal Genetics. — 1994. — V. 25–2. — p. 66.
6. Leveziel H. Linkage in cattle between the major histocompatibility complex (BoLA) and the M blood group system / H. Leveziel, H. C. Hinws // Gen., Selec., ed. — 1984. — № 4. — p. 405–415.
7. Henes N. S. Serological relationships among antigens of the BoLA and the bovine M blood group system / N. S. Henes, M. J. Ross // Anim. Genet. — 1987. — № 4. — p. 361–369.
8. Larsen B. Association of the M blood group system with bovine mastitis / B. Larsen, N. E. Jensen, P. Madsen, S. M. Nielsen, O. Klastrup, P. S. Madsen // Anim. Blood Groups and Biochem. Genet. — 1985. — V. 16. — P. 165–173.

9. Толпеко Г. А. Формирование иммуногенетической структуры популяций свиней в связи с методами разведения и отбором по продуктивности / Автореф. докт. диссертации — Краснодар: Кубанский с.-х.ин-т.-1985. — 25 с.
10. Сташ В. Л. Анализ связи локусов групп крови и селекционируемых количественных признаков свиней / Автореф. канд. диссертации. — Ленинград-Пушкин. — 1988. — 21 с.
11. Гончаренко Г. М. Генетическая структура популяций сельскохозяйственных животных Западной Сибири и использование маркеров в селекции / Автореф. докт. диссертации — Новосибирск. — 2009. — 37 с.
12. Рудишин О. В. Повышение генетического потенциала продуктивности и его реализация в свиноводстве // Автореф. докт. диссертации — С-Петербург-Пушкин. — 2010.
13. Новиков А. А. Воспроизводительные способности свиноматки в зависимости от генотипа хряков по группам крови / А. А. Новиков // Животноводство. — 1984. — № 2. — С. 62-63.
14. Сердюк Г. Н. Продуктивные признаки свиней в зависимости от уровня их гетерозиготности по группам крови / Г. Н. Сердюк, Л. В. Карпова, Ю. В. Иванов // Ж. «Разведение и генетика». — СПб. — 2014. — № 3. — С. 11–14.
15. Rasmussen B. A. Halothane sensitivity and linkage of genes for H red blood cell antigens, phosphohexose variants in pigs / B. A. Rasmussen, C. K. Beece, L. L. Christian // Animal blood groups and Biochemical genetics. — 1980. — 11. — P. 93–107.
16. Andersen E. Population studies of Phi, Hal, H haplotype frequencies and linkage disequilibria in Danish Landrace pigs / E. Andersen, P. Jensen, P. Johnson // Ibiol. — 1981. — № 98. — P. 45–54.
17. Kurit J. The comparative analysis of RYR1 and Hal genotypes designed on the basis of PCR / PLPH test and Hal-GPI-A1BG-PGD haplotyping respectively / J. Kurit, A. Kossakowska // Animal Genetic. — 1994. — V. 25. — p. 63.
18. Ellergren H. A. Abundant (A)n (T)n mononucleotide repeats in the pig genome: Linkage mapping of the porcine APOB, FSA, ALOX12, PEPN and RLN Loci / H. A. Ellergren // Animal Genetics. — 1993. — № 24. — P. 367–372.
19. Rothschild M. F. Conserved synteny between human chromosome 6 and pig chromosomes 1 and 7 / M. F. Rothschild, D. Vaske, S. Larson, H. Liu, C. Tuggle, C. Warner, P. R. Tisser, C. Moran, L. Anderson, I. Edfors-Lilja, M. Johansson, A. Srchibald, C. Haley // Animal Genetics. — 1994. — № 25. — 53 p.
20. Hojny J. Gene order and recombination rates in the linkage group S-Phi-RYR1-H-PO2-Pgd in pigs / J. Hojny, S. Cepica, J. Hradecky // Anim. Blood Groups and Biochem. Genet. — 1985. — № 16. — P. 307–318.

G. Serdyuk

Blood groups and their importance in the mammals (review)

Abstract. The article gives an overview achievements in immunogenetics and their application in medicine and livestock practices. The data on the various functions of blood group antigens, mechanisms of their formation, the importance of blood groups in the medical and agricultural practices, their connection with the hosts-tively-useful signs of animals and disease resistance. The purpose of the study-summarize the achievements of immunogenetics and identify opportunities for their further use in the practice of animal breeding.

For a long time, erythrocytes were considered as inert cells-containers filled with hemoglobin and intended only for the delivery of oxygen to the tissues of the body. However, the studies led to a deeper understanding of the functions of the blood groups in the body and the mechanisms of their formation. The functions of the erythrocyte are not limited only to the delivery of oxygen to the tissues of the body, its outer shell carries a huge number of molecules, the set of which is genetically predetermined and they perform a variety of functions in the body. Moreover, the set of such molecules in different people and animals varies due to the great genetic diversity, both human population and animal populations. The ones that define blood groups are called antigens of blood groups. Most often, such antigens are present only on red blood cells, but there are those that are found on lymphocytes and even in non-rove tissue: liver, kidney, heart, sperm and even in body fluids, and their role in the body is unclarified. A number of these protein antigens serve as transmembrane transporters (for example, the Diego system in human body), transferring water molecules, HCO_3^- anions, urea, etc. through the erythrocyte membrane. The other part of blood group antigens located on lymphocytes and in a soluble form in body fluids perform protective functions in the body. Some antigens (in humans — the Cromer system, in cattle — EAN-system, in pigs — AO system) serve as receptors for physiological substances, as well as for pathogenic microflora. Many antigens of blood groups perform structural functions in the body (in humans, the

antigens of the MHS system). Another series of antigens is molecules of intercellular interactions. In addition, the antigens of a number of blood group loci, together with a complex of genes of other protein loci, participate in the formation of economically-useful signs and the stability or predisposition of an organism to diseases.

It is the set of different functions that the antigens of blood groups perform in the body that explain their striking diversity in humans — among different peoples, in animals — among different species, breeds and populations.

Key words: erythrocytes, blood groups, loci, connections, cohesion, productivity, chromosomes.

Author:

Serdyuk G. — Doctor Habil. (Biol. Sci.), chief researcher of the laboratory of DNA polymorphism, Professor; Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding — Branch of the L. K. Ernst Federal Science Center for Animal Husbandry, 196601, Russia, St. Petersburg, Moscow highway, 55a; e-mail: labimmge@mail.ru.

Supported by Federal Agency of Scientific Organizations, №AAAA-A18-118021590138-1

References

1. Altuhov Yu. P. Polimorfizm DNK v populyacionnoj genetike / YU. P. Altuhov, E. A. Salmenkova // Genetika. — 2002. — T. 38. — № 9. — P. 1173–1195.
2. Ajyala F. Sovremennaya genetika / F. Ajyala, Dzh. Kajger // M:Mir. — 1988. — V. 2. — P. 349.
3. Tihonov V. N. Immunogenetika i biohimicheskij polimorfizm domashnih i dikih svinej / Tihonov V. N. — Novosibirsk: Nauka. Sib. otdelenie, 1991. — 304 p.
4. Serdyuk G. N. Immunogenetika svinej: teoriya i praktika/Izd-vo «Leks-Star». — SPb. — 2002. — 390 p.
5. Vogeli P. Genes for the AO inhibition (S-locus) are closely linked to the genes specifying receptors of F107 fimbriated *Esherichia coli* strains, causing oedema disease and post-weaning diahorea in the pig / P. Vogeli, R. Fries, G. Leeman, H. Bertshinger, G. Strainzinger // Animal Genetics. — 1994. — V. 25–2. — P. 66.
6. Levezeil H. Linkage in cattle between the major histocompatibility complex (BoLA) and the M blood group system / H. Levezeil, H. C. Hinws // Gen., Selec., ed. — 1984. — № 4. — P. 405–415.
7. Henes N. S. Serological relationships among antigens of the BoLA and the bovine M blood group system / N. S. Henes, M. J. Ross // Anim. Genet. — 1987. — № 4. — P. 361–369.
8. Larsen B. Association of the M blood group system with bovine mastitis / B. Larsen, N. E. Jensen, P. Madsen, S. M. Nielsen, O. Klastrup, P. S. Madsen // Anim. Blood Groups and Biochem. Genet. — 1985. — V. 16. — P. 165–173.
9. Tolpeko G. A. Formirovanie immunogeneticheskoy struktury populyacij svinej v svyazi s metodami razvedeniya i otborom po produktivnosti / Avtoref. dokt. dissertacii — Krasnodar: Kubanskij s.-h.in-t.-1985. — 25 p.
10. Stash V. L. Analiz svyazi lokusov grupp krovi i selekcioniruemyh kolichestvennyh priznakov svinej / Avtoref. kand. dissertacii. — Leningrad-Pushkin. — 1988. — P. 21.
11. Goncharenko G. M. Geneticheskaya struktura populyacij sel'skohozyajstvennyh zhivotnyh Zapadnoj Sibiri i ispol'zovanie markerov v selekcii / Avtoref. dokt. dissertacii — Novosibirsk. — 2009. — 37 p.
12. Rudishin O. V. Povyshenie geneticheskogo potenciala produktivnosti i ego realizaciya v svinovodstve // Avtoref. dokt. dissertacii — S-Peterburg-Pushkin, — 2010.
13. Novikov A. A. Vospriozvoditel'nye sposobnosti svinomatki v zavisimosti ot genotipa hryakov po gruppam krovi / A. A. Novikov // ZHivotnovodstvo. — 1984. — № 2. — P. 62–63.
14. Serdyuk G. N. Produktivnye priznaki svinej v zavisimosti ot urovnya ih geterozigotnosti po gruppam krovi / G. N. Serdyuk, L. V. Karpova, YU. V. Ivanov // ZH. «Razvedenie i genetika». — SPb. — 2014. — № 3. — P. 11–14.
15. Rasmussen B. A. Halothane sensitivity and linkage of genes for H red blood cell antigens, phosphohexoze variants in pigs / B. A. Rasmussen, C. K. Beece, L. L. Christian // Animal blood groups and Biochemical genetics. — 1980. — 11. — P. 93–107.
16. Andersen E. Population studies of Phi, Hal, H haplotype frequencies and linkage disequilibria in Danish Landrace pigs / E. Andersen, P. Jensen, P. Johnson // Ibiol.-1981. — № 98. — P. 45–54.
17. Kurit J. The comparative analysis of RYR1 and Hal genotypes designed on the basis of PCR / PLPH test and Hal-GPI-A1BG-PGD haplotyping respectively / J. Kurit, A. Kossakowska // Animal Genetic. — 1994. — V. 25. — p. 63.
18. Ellergen H. A. Abundant (A)n (T)n mononucleotide repeats in the pig genome: Linkage mapping of the porcine APOB, FSA, ALOX12, PEPN and RLN Loci / H. A. Ellergen // Animal Genetics. — 1993. — № 24. — P. 367–372.
19. Rothschild M. F. Conserved synteny between human chromosome 6 and pig chromosomes 1 and 7 / M. F. Rothschild, D. Vaske, S. Larson, H. Liu, C. Tuggle, C. Warner, P. R. Tisser, C. Moran, L. Anderson, I. Edfors-Lilja, M. Johansson, A. Srchibald, C. Haley // Animal Genetics. — 1994. — № 25. — 53 p.
20. Hojny J. Gene order and recombination rates in the linkage group S-Phi-RYR1-H-PO2-Pgd in pigs / J. Hojny, S. Cepica, J. Hradecky // Anim. Blood Groups and Biochem. Genet. — 1985. — № 16. — P. 307–318.