

МОДЕЛЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ДЕТЕРМИНАЦИИ ЧИСЛА СОСКОВ У ДОМАШНИХ СВИНЕЙ

С.В. Никитин¹, С.П. Князев², В.И. Ермолаев¹

¹ Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: nsv1956@mail.ru;

² Новосибирский государственный аграрный университет, кафедра разведения и кормления животных, Новосибирск, Россия, e-mail: knyser@rambler.ru

В статье рассматривается гипотеза, основанная на положении о том, что число сосков у домашней свиньи является сложным признаком, состоящим из 10 субпризнаков, которыми являются отдельные пары сосков. Проверка гипотезы на 5 представительных (более 500 особей) выборках домашних свиней показала ее адекватность. Полученный результат позволяет рассматривать данную гипотезу как модель фенотипической детерминации числа сосков у домашних свиней.

Ключевые слова: домашние свиньи, число сосков, хозяйственно значимые признаки, селекция.

Введение

Число сосков у домашних свиней является признаком, имеющим определенное хозяйственное значение. Повсеместно принятая форма его регистрации имеет вид записи $n_L + n_R$, где n_L и n_R – число сосков с левой и правой стороны тела особи. Племенные, предназначенные для воспроизводства, свиньи и хряки должны иметь не менее 12 сосков (Инструкция ..., 1978).

Несмотря на то что к настоящему времени известно 27 QTL (локусов количественных признаков), которые могут участвовать в контроле числа сосков у домашней свиньи (Rothschild *et al.*, 2007), особенности формирования признака на уровне фенотипа изучены недостаточно. Зачатки молочных желез появляются у эмбриона свиньи в конце первой четверти беременности (на 28-й день) при его размере 1,5–2,0 см (Понд, Хаупт, 1983). То есть, фенотипически признак начинает проявляться довольно рано, когда эмбрионы находятся в матке свиньи, внутренняя среда которой приблизительно одинакова у всех материнских особей. Таким образом, можно предположить, что влияние окружающей среды на формирование признака отсутствует или незначительно. Соски у свиней расположены двумя параллельными рядами, проходящими

от грудной до паховой области. До 40 % особей могут иметь неполные (представленные только одним соском) пары, соответственно число сосков у них на левой и правой стороне тела различно, а общее количество нечетно (Понд, Хаупт, 1983). Интересно отметить, что увеличение среднего числа сосков в популяции может сопровождаться снижением среднего количества неполных пар (Князев и др., 2010, Князев, Никитин, 2011).

Число сосков у свиней является сложным признаком, состоящим из отдельных фенотипов (Яблоков, 1980) или субпризнаков (Мазер, Джинкс, 1985), которыми являются пары сосков. Вариация числа и расположения сосков несет в себе случайную компоненту: среди животных одного клона (идентичные генотипы) присутствуют особи с различным числом и расположением сосков (Archer *et al.*, 2003). В первой половине прошлого века было высказано предположение, что если за норму для домашних свиней принять 8 пар сосков, то пары № 2 и № 6 могут отсутствовать или в них может быть развит только один сосок, остальные же пары развиты всегда полностью (Волкопялов и др., 1934). Данное предположение явно устарело. Сейчас известно, что число пар сосков у свиней может варьировать от 4 (8 сосков) у дикого кабана

Sus scrofa (Данилкин, 2002) до 10 (20 сосков) у домашней свиньи *S. s. domesticus* (Понд, Хаупт, 1983). Следовательно, проявление признака может варьировать не в 2 парах, а в 6 (из 10) или, если за норму принять 8 пар, – в 4 парах сосков. Таким образом, признак содержит стабильную (4 пары сосков) и вариабельную (6 пар сосков) компоненты. Данное утверждение не только основано на литературных данных, но и подтверждается нашими собственными наблюдениями, сделанными не только на использованных в настоящей статье выборках. Известное нам минимальное число пар сосков равно 4, максимальное – 10 (9 полных, 1 неполная), максимальное число неполных пар – 6.

Число сосков является признаком, в котором присутствуют количественность и дискретность (число сосков), альтернативность (каждый отдельный сосок может присутствовать или отсутствовать), сегментация (разделение сосков на пары), билатеральность (число сосков на левой и правой стороне). Однако стандартное описание признака в зоотехническом учете содержит далеко не полную информацию о нем. Все, что касается топографии признака, – местоположения отдельных пар сосков – отсутствует.

В настоящем исследовании рассматривается только число сосков у особи. Это связано с тем, что именно этот суммарный показатель используют в селекции свиней и отбор по нему оказывается эффективным (Князев и др., 2010, Князев, Никитин, 2011).

Литературные данные и наши собственные наблюдения послужили основой для гипотезы, описывающей детерминацию числа сосков у домашних свиней на фенотипическом уровне. Гипотеза предполагает, что вариация числа сосков у домашних свиней является результатом случайной комбинации 3 фенотипов 6 пар сосков.

Гипотеза содержит три положения.

1. Стабильная компонента признака «число сосков» у домашних свиней представлена 4 полными парами (8 сосками), а вариабельная, соответственно, 6 парами сосков.

2. Для каждой из вариабельных пар сосков возможны 3 фенотипа: 0 – отсутствие 2 сосков (отсутствие пары), 1 – присутствие только 1 соска (неполная пара), 2 – присутствие 2 сосков (полная пара).

3. Проявление признака в каждой отдельной паре не зависит от его проявления в других парах, т. е. взаимодействия между парами сосков отсутствуют.

Цель настоящего исследования заключается в проверке этой гипотезы на 5 представительных выборках домашних свиней. Конкретная задача заключается в выяснении того, насколько могут быть близки ожидаемые согласно гипотезе распределения особей по классам признака к фактическим, без введения каких-либо дополнительных факторов и параметров. В случае получения результатов, позволяющих принять тестируемую гипотезу, ее можно рассматривать как модель фенотипической детерминации числа сосков у домашних свиней, т. е. как модель формирования сложного признака из отдельных субпризнаков на фенотипическом уровне.

Материал и методы

В исследовании использовали 5 выборок домашних свиней общей численностью 18160 особей (табл. 1). 2 из них представлены свиньями породы ландрас: это 10501 особь из стада Экспериментального хозяйства СО РАН и 989 особей из первого тома Государственной племенной книги свиней породы ландрас (Государственная..., 1971). Выборку свиней кемеровской породы представляют 2975 особей из племзавода «Юргинский» Кемеровской области. Две выборки представлены мини-свиньями Экспериментального хозяйства СО РАН. Первая выборка – 3181 особь из первоначального стада минисибсов. Эта группа мини-свиней прекратила существование в 1988 г. из-за массовой вспышки бруцеллеза на свиноферме Экспериментального хозяйства. Вторая выборка – 514 особей из созданного в 1992 г. кандидатом биологических наук И.Г. Гореловым нового стада мини-свиней. Основой для этого стада послужили гибриды, полученные скрещиванием в Экспериментальном хозяйстве СО РАН 4 лично отобранных и привезенных из Подмоскovie И.Г. Гореловым светлогорских мини-хряков с 13 свиноматками крупной белой породы из племзавода «Большевик» Новосибирской области (Князев, Никитин, 2006). В настоящее время потомками этих животных являются мини-свиньи Экспериментального хозяйства СО РАН,

Таблица 1

Распределение особей по числу сосков в выборках домашних свиной

Число сосков	Ландрас ЭХ	Ландрас ГПК	Кемеровская порода	Минисибс	Гибридные мини-свиньи
8	0	0	0	1	0
9	0	0	0	2	0
10	47	0	9	407	14
11	147	1	26	670	34
12	1454	119	394	1219	159
13	1792	74	560	487	123
14	4789	679	1774	328	163
15	1393	75	126	61	17
16	757	35	80	5	4
17	90	4	5	0	0
18	30	2	1	1	0
19	2	0	0	0	0
Всего	10501	989	2975	3181	514
$(\bar{X} \pm s_x)$	13,81 ± 0,012	13,85 ± 0,029	13,61 ± 0,017	11,96 ± 0,022	12,88 ± 0,051
$(\mu \pm s_\mu)$	5,95 ± 0,059	4,21 ± 0,182	4,61 ± 0,107	5,70 ± 0,106	5,29 ± 0,263

Обозначения: $(\bar{X} \pm s_x)$ – среднее значение признака и его ошибка, $(\mu \pm s_\mu)$ – среднее число фенотипов (классов признака) и его ошибка; ЭХ – Экспериментальное хозяйство СО РАН, ГПК – государственная племенная книга.

так же именуемые минисибсы (Тихонов, 2010). В дальнейшем во избежание путаницы первая выборка мини-свиной в тексте статьи именуется «минисибсы», вторая – «гибридные мини-свиньи». Выборки животных Экспериментального хозяйства (ландрасы и две группы мини-свиной) представлены новорожденными поросятами. В выборку животных из Государственной племенной книги входят прошедшие отбор племенные свиньи, поэтому в соответствии со стандартными требованиями среди них отсутствуют особи с числом сосков менее 12. В выборку кемеровской породы входят 1746 новорожденных поросят и 1229 племенных свиной, среди последних особи с числом сосков менее 12 также отсутствуют.

Статистическую обработку данных, построение ожидаемых по закону нормального распределения вариационных рядов и сравнение выборок проводили общепринятыми методами (Лакин, 1990). Разнообразие выборок по изучаемому признаку оценивали на основании среднего числа фенотипов (морф. классов признака) $\mu = (\sqrt{p_1} + \dots + \sqrt{p_m})^2$ со стандартной ошибкой $S_\mu = \sqrt{\frac{\mu(m - \mu)}{N}}$, где $p_1 \dots p_m$ – частоты фено-

типов, m – число фенотипов, N – объем выборки (Животовский, 1991). Достоверность различия средних значений признака, среднего числа фенотипов и отличие показателя r от единицы оценивали критерием Стьюдента (Лакин, 1990). При расчете критерия χ^2 классы признака с числом особей менее 5 объединялись. Адекватность гипотезы в целом оценивали суммарным критерием χ^2 по данным 5 выборок (Животовский, 1991).

В соответствии с гипотезой число сосков у особи описывает формула $NT = 8 + n_0 + n_1 + n_2$, где NT (number of teats) – число сосков, n_0 – число пар с фенотипом 0 (отсутствие пары), n_1 – число пар с фенотипом 1 (неполная пара), n_2 – число пар с фенотипом 2 (полная пара). NT – целые числа от 8 до 20, а n_0 , n_1 и n_2 – целые числа от 0 до 6. Таким образом, в 13 возможных классах признака может быть от 1 до 141 фенотипического сочетания (табл. 2). Гипотеза не содержит в явном виде неравных вероятностей рождения животных с четным и нечетным числом сосков: число фенотипических сочетаний, формирующих четное и нечетное число сосков у особи, соответственно равно 365 и

Таблица 2

Фенотипическая неоднородность классов признака «число сосков»

Класс признака	Группы фенотипических сочетаний, формирующих значение признака	Число фенотипических сочетаний
8	$1(8+6nt_0+0nt_1+0nt_2)$	1
9	$6(8+5nt_0+1nt_1+0nt_2)$	6
10	$6(8+4nt_0+0nt_1+1nt_2)+15(8+4nt_0+2nt_1+0nt_2)$	21
11	$30(8+3nt_0+1nt_1+1nt_2)+20(8+3nt_0+3nt_1+0nt_2)$	50
12	$15(8+2nt_0+0nt_1+2nt_2)+60(8+2nt_0+2nt_1+1nt_2)+15(8+2nt_0+4nt_1+0nt_2)$	90
13	$60(8+3nt_0+1nt_1+2nt_2)+60(8+2nt_0+3nt_1+1nt_2)+6(8+1nt_0+5nt_1+0nt_2)$	126
14	$20(8+3nt_0+0nt_1+3nt_2)+90(8+2nt_0+2nt_1+2nt_2)+30(8+1nt_0+4nt_1+1nt_2)+1(8+0nt_0+6nt_1+0nt_2)$	141
15	$60(8+2nt_0+1nt_1+3nt_2)+60(8+1nt_0+3nt_1+2nt_2)+6(8+0nt_0+5nt_1+1nt_2)$	126
16	$15(8+2nt_0+0nt_1+4nt_2)+60(8+1nt_0+2nt_1+3nt_2)+15(8+0nt_0+4nt_1+2nt_2)$	90
17	$30(8+1nt_0+1nt_1+4nt_2)+20(8+0nt_0+3nt_1+3nt_2)$	50
18	$6(8+1nt_0+0nt_1+5nt_2)+15(8+0nt_0+2nt_1+4nt_2)$	21
19	$6(8+0nt_0+1nt_1+5nt_2)$	6
20	$(8+0nt_0+0nt_1+6nt_2)$	1
Всего	28 групп фенотипических сочетаний	729 сочетаний

Обозначения: nt_0 – пары с фенотипом 0 (отсутствие сосков), nt_1 – пары с фенотипом 1 (неполная пара), nt_2 – пары с фенотипом 2 (полная пара).

364 (табл. 2). Однозначная связь между значением признака и конкретным фенотипическим сочетанием существует в минимальном (8 сосков) и максимальном (20 сосков) классах. 11 значениям признака соответствует множество фенотипических сочетаний. Следствием этого внутриклассового фенотипического полиморфизма является то, что при увеличении в популяции доли особей с числом сосков большим или меньшим 14 среднее число неполных пар снижается (табл. 2). Данное явление, собственно, и имело место при отборе, направленном на увеличение среднего числа сосков в популяции (Князев и др., 2010, Князев, Никитин, 2011).

Распределение частот фенотипов для отдельной пары сосков представляет сумму $a_i + b_i + c_i = 1$, где i – условный номер пары сосков, a_i – частота особей с отсутствием сосков i -той пары, b_i – частота особей с одним соском в i -й паре, c_i – частоты особей с двумя сосками в i -й паре. Признак «число сосков» формируют 10 пар сосков, которым были присвоены условные номера от 1 до 10. Номера с 1-го по 4-й присвоены парам, относящимся к стабильной компоненте признака, номера с 5-го по 10-й – парам, детерминирующим изменчивость

признака. Эти условные номера не связаны с расположением обозначаемых ими пар сосков, порядок их расположения может быть любым. Гипотеза предполагает случайную комбинацию фенотипов 6 переменных пар сосков, поэтому распределение популяционных частот фенотипических сочетаний рассчитывается как произведение сумм $a_i + b_i + c_i$ по формуле $(a_5 + b_5 + c_5)(a_6 + b_6 + c_6)(a_7 + b_7 + c_7) \times (a_8 + b_8 + c_8)(a_9 + b_9 + c_9)(a_{10} + b_{10} + c_{10}) = 1$, где $a_5 \dots a_{10}$ – частоты особей с отсутствием пары, обозначенной в индексе; $b_5 \dots b_{10}$ – частоты особей с неполной парой (один сосок), обозначенной в индексе; $c_5 \dots c_{10}$ – частоты особей с полной парой, обозначенной в индексе. После умножения сумм формула содержит 729 членов, которые соответствуют фенотипическим сочетаниям, формирующим у особи конкретное количественное значение признака – число сосков (табл. 2). Фенотипический полиморфизм внутри классов признака «число сосков», т. е. распределение по классам признака фенотипических сочетаний субпризнаков, описывает система уравнений, в которой $f_8 \dots f_{20}$ – популяционные частоты особей с числом сосков от 8 до 20.

$$\left\{ \begin{aligned}
 f_8 &= a_5 a_6 a_7 a_8 a_9 a_{10} \\
 f_9 &= a_5 a_6 a_7 a_8 a_9 b_{10} + \dots + b_5 a_6 a_7 a_8 a_9 a_{10} \\
 f_{10} &= (a_5 a_6 a_7 a_8 a_9 c_{10} + \dots + c_5 a_6 a_7 a_8 a_9 a_{10}) + (a_5 a_6 a_7 a_8 b_9 b_{10} + \dots + b_5 b_6 a_7 a_8 a_9 a_{10}) \\
 f_{11} &= (a_5 a_6 a_7 a_8 b_9 c_{10} + \dots + c_5 b_6 a_7 a_8 a_9 a_{10}) + (a_5 a_6 a_7 b_8 b_9 b_{10} + \dots + b_5 b_6 b_7 a_8 a_9 a_{10}) \\
 f_{12} &= (a_5 a_6 a_7 a_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 a_7 a_8 a_9 a_{10}) + (a_5 a_6 a_7 b_8 b_9 c_{10} + \dots + c_5 b_6 b_7 a_8 a_9 a_{10}) + \\
 &\quad + (a_5 a_6 b_7 b_8 b_9 b_{10} + \dots + b_5 b_6 b_7 b_8 a_9 a_{10}) \\
 f_{13} &= (a_5 a_6 a_7 b_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 b_7 a_8 a_9 a_{10}) + (a_5 a_6 b_7 b_8 b_9 c_{10} + \dots + c_5 b_6 b_7 b_8 a_9 a_{10}) + \\
 &\quad + (a_5 b_6 b_7 b_8 b_9 b_{10} + \dots + b_5 b_6 b_7 b_8 b_9 a_{10}) \\
 f_{14} &= (a_5 a_6 a_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 a_8 a_9 a_{10}) + (a_5 a_6 b_7 b_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 b_7 b_8 a_9 a_{10}) + \\
 &\quad + (a_5 b_6 b_7 b_8 b_9 c_{10} + \dots + c_5 b_6 b_7 b_8 b_9 a_{10}) + b_5 b_6 b_7 b_8 b_9 b_{10} \\
 f_{15} &= (a_5 a_6 b_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 b_8 a_9 a_{10}) + (a_5 b_6 b_7 b_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 b_7 b_8 b_9 a_{10}) + \\
 &\quad + (b_5 b_6 b_7 b_8 b_9 c_{10} + \dots + c_5 b_6 b_7 b_8 b_9 b_{10}) \\
 f_{16} &= (a_5 a_6 c_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 c_8 a_9 a_{10}) + (a_5 b_6 b_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 b_8 b_9 a_{10}) + \\
 &\quad + (b_5 b_6 b_7 b_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 b_7 b_8 b_9 b_{10}) \\
 f_{17} &= (a_5 b_6 c_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 c_8 b_9 a_{10}) + (a_5 b_6 b_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 b_8 b_9 b_{10}) \\
 f_{18} &= (a_5 c_6 c_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 c_8 c_9 c_{10}) + (b_5 b_6 c_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 c_8 b_9 a_{10}) \\
 f_{19} &= b_5 c_6 c_7 c_8 c_9 c_{10} + \dots + c_5 c_6 c_7 c_8 c_9 b_{10} \\
 f_{20} &= c_5 c_6 c_7 c_8 c_9 c_{10} \\
 f_8 + f_9 + f_{10} + f_{11} + f_{12} + f_{13} + f_{14} + f_{15} + f_{16} + f_{17} + f_{18} + f_{19} + f_{20} &= 1
 \end{aligned} \right.$$

В более компактной форме эта система выглядит следующим образом:

$$\left\{ \begin{aligned}
 f_8 &= a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} a_{j_4} a_{j_5} a_{j_6} \\
 f_9 &= \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} a_{j_4} a_{j_5} b_{j_6} \\
 f_{10} &= \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} a_{j_4} a_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} a_{j_4} b_{j_5} b_{j_6} \\
 f_{11} &= \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} a_{j_4} b_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} a_{j_4} b_{j_5} b_{j_6} \\
 f_{12} &= \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} a_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} b_{j_4} b_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} a_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} b_{j_5} b_{j_6} \\
 f_{13} &= \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} b_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} a_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} b_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} b_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} b_{j_5} b_{j_6} \\
 f_{14} &= \sum a_{j_1} a_{j_2} a_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} a_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} b_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} b_{j_5} c_{j_6} + b_{j_1} b_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} b_{j_5} b_{j_6} \\
 f_{15} &= \sum a_{j_1} a_{j_2} b_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} b_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum b_{j_1} b_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} b_{j_5} b_{j_6} \\
 f_{16} &= \sum a_{j_1} a_{j_2} c_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum a_{j_1} b_{j_2} b_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum b_{j_1} b_{j_2} b_{j_3} b_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} \\
 f_{17} &= \sum a_{j_1} b_{j_2} c_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum b_{j_1} b_{j_2} b_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} \\
 f_{18} &= \sum a_{j_1} c_{j_2} c_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} + \sum b_{j_1} b_{j_2} c_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} \\
 f_{19} &= \sum b_{j_1} c_{j_2} c_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} \\
 f_{20} &= c_{j_1} c_{j_2} c_{j_3} c_{j_4} c_{j_5} c_{j_6} \\
 \sum f_i &= 1
 \end{aligned} \right.$$

при условии $\begin{cases} j_1 + j_2 + j_3 + j_4 + j_5 + j_6 = 45 \\ j_1 \neq j_2 \neq j_3 \neq j_4 \neq j_5 \neq j_6 \end{cases}$, где

j_1, j_2, j_3, j_4, j_5 и j_6 – целые числа, каждое из которых может принимать значения от 5 до 10; f_i – популяционные частоты особей с числом сосков от 8 до 20 ($f_8 \dots f_{20}$).

Система уравнений содержит 18 параметров (частот фенотипов переменных пар сосков), что для проверяемой гипотезы является ми-

нимумом. Выборочные значения параметров a_i , b_i и c_i определяли методом максимального правдоподобия. Для этого использовали полученную на основании принципов, изложенных в литературе (Гмурман, 1999; Ли, 1978), формулу $L = \sum n_i \ln f_i$, где n_i – фактическая численность особей в i -м классе признака, f_i – ожидаемая частота особей в i -м классе признака (Князев и др., 2003). Так как метод максимального правдоподобия способен обеспечить сходство

ожидаемого и фактического распределений, наилучшее только в рамках тестируемой гипотезы, ожидалось следующие возможные результаты его применения:

1. Полученные методом максимального правдоподобия ожидаемые распределения особей по классам признака не отличаются значимо от выборочных. Положения гипотезы верны, число параметров достаточно.

2. Частоты каких-либо параметров во всех выборках равны нулю. Гипотеза избыточна, число параметров следует сократить.

3. Достоверное сходство ожидаемых и фактических распределений в отдельных выборках отсутствует. Число параметров гипотезы недостаточно.

4. Достоверное сходство ожидаемых и фактических распределений отсутствует во всех выборках. Гипотеза неверна.

Сходство ожидаемых и фактических распределений оценивали показателем сходства $r = \sum_{i=1}^m \sqrt{p_i q_i}$, где r – показатель сходства, p_i и q_i – частоты морф (классов признака) в сравниваемых распределениях, m – число морф. Ошибка этого показателя

$$s_r = \sqrt{\frac{1}{4} \left[\frac{1 - q_0 - r^2}{2N_1} + \frac{1 - p_0 - r^2}{2N_2} \right]},$$

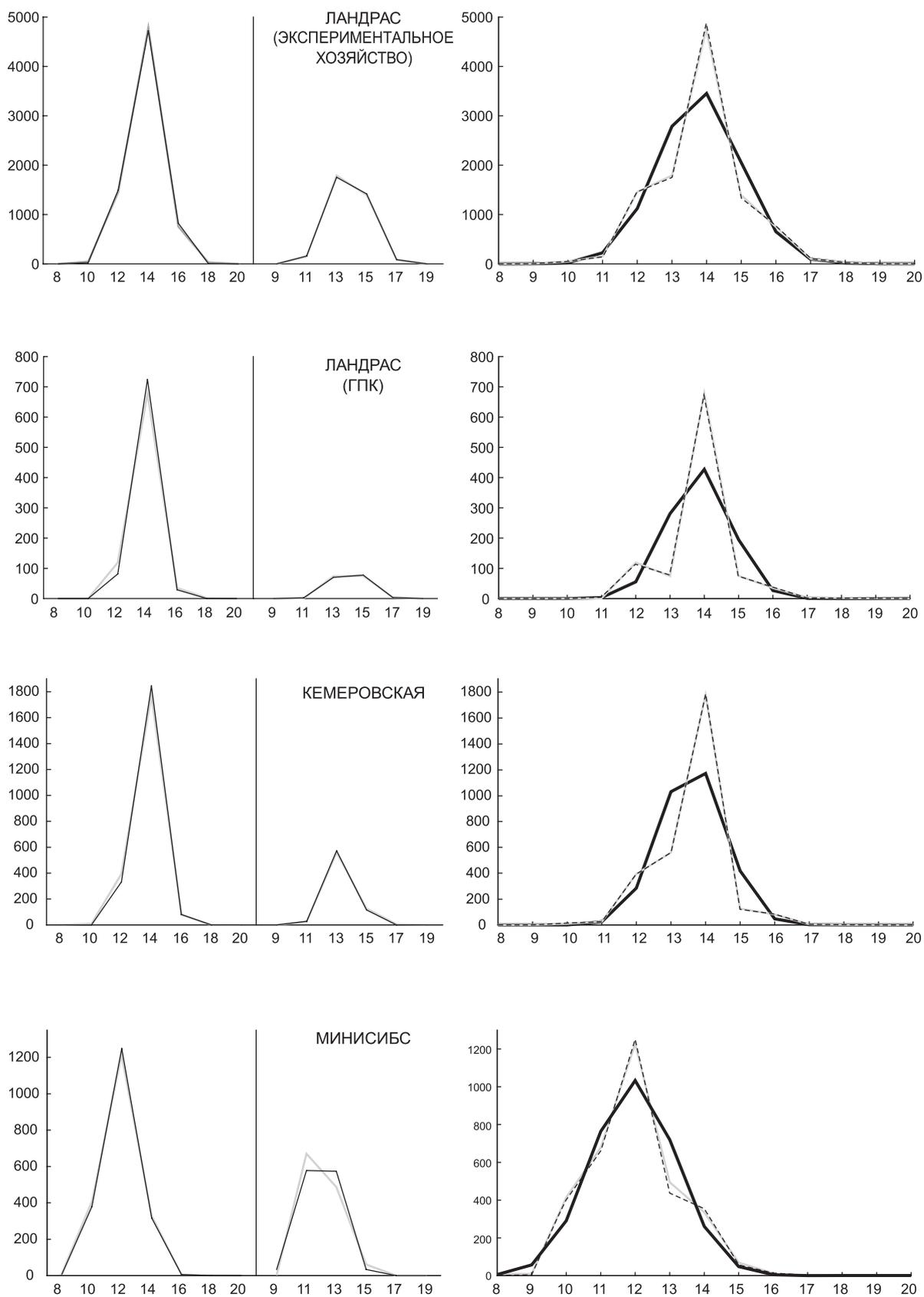
где p_0 – суммы частот морф первой группировки, не представленных во второй, q_0 – сумма частот морф второй группировки, не представленных в первой, N_1 и N_2 – объемы первой и второй группировок (Животовский, 1991). При $r = 1$ распределения идентичны, при $r = 0$ между распределениями нет ничего общего. Поэтому достоверность сходства ожидаемых и эмпирических распределений оценивали как значимость отличия показателя r от 1.

Результаты исследования

Прежде чем приступить к непосредственной проверке гипотезы, был проведен анализ особенностей выборок, предназначенных для этой цели. Интервал изменчивости числа сосков в массиве данных 5 выборок лежит от 8 до 19 сосков (табл. 1). Минимальное число сосков, соответствующее 4 полным парам, наблюдается в выборке минисибсов, максимальное, соответствующее 10 парам (9 полным и 1 неполной), –

в выборке ландрасов Экспериментального хозяйства СО РАН. Анализ выборок показал существенные различия между ними как по среднему значению признака, так и по среднему числу его фенотипов (классов с разным числом сосков у особи). Эти различия отчасти могут быть обусловлены особенностями выборочных распределений признака (табл. 1, рис. 1). В 3 выборках свиней продуктивных пород модальным является класс особей с числом сосков, равным 14. В выборке свиней минисибс модальный класс представляют особи с 12 сосками. В выборке гибридных мини-свиней наблюдаются два пика – на классах особей с 12 и 14 сосками (второй пик несколько выше, соответственно 159 и 163 особи). По среднему значению признака выборки могут быть ранжированы в порядке убывания следующим образом: ландрасы ГПК, ландрасы Экспериментального хозяйства, кемеровская порода, гибридные мини-свиньи, минисибсы. Все различия между выборками за единственным исключением (выборки свиней породы ландрас) статистически значимы ($p < 0,001$). Результаты сравнения выборок по среднему числу фенотипов интересны тем, что достоверные различия отсутствуют между ландрасами ГПК и кемеровской породой, а также между двумя выборками мини-свиней (табл. 3). В остальных случаях различия статистически значимы ($p < 0,05 - p < 0,001$).

Картина, наблюдаемая для выборок свиней породы ландрас, вполне закономерна. Обе выборки относятся к одной генеральной совокупности (порода ландрас), и поэтому отсутствие значимых различий средних значений признака естественно. Их различие по среднему числу фенотипов обусловлено тем, что ландрасы Экспериментального хозяйства СО РАН представлены новорожденными поросятами, а ландрасы, внесенные в Государственную племенную книгу, в соответствии со стандартом имеют число сосков не менее 12. То есть в первом случае это животные, не прошедшие искусственного отбора, а потому выборка содержит все возможные или большинство возможных для данной популяции фенотипов. Во втором случае часть фенотипов из выборки исключена. Выборка свиней кемеровской породы на 41,31 % состоит из племенных животных с числом сосков не менее 12. Очевидно, поэтому ее отличие по среднему



Начало рис. 1.

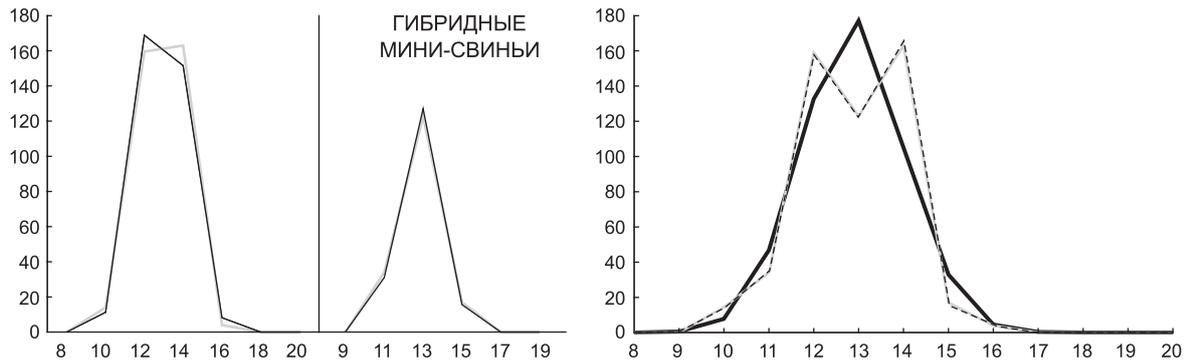


Рис. 1. Эмпирические и ожидаемые распределения особей по числу сосков в выборках домашних свиней.

На графиках левой стороны рисунка вариационный ряд разделен на две группы с четными и нечетными значениями признака; на графиках правой стороны вариационный ряд представлен без разделения на четные и нечетные группы значений.

Обозначения: серая линия – эмпирическое распределение особей; черная жирная линия – распределение, ожидаемое по закону нормального распределения; черная тонкая линия – распределения, ожидаемые по закону нормального распределения для рядов с четными и нечетными значениями признака; черная пунктирная линия – распределение, ожидаемое согласно модели. Ось x – класс признака по числу сосков; ось y – число особей в классе.

Таблица 3

Оценка сходства ожидаемых распределений с фактическими в выборках домашних свиней

Выборка	Нормальное распределение		Чередование значений двух нормальных распределений		Фенотипическая детерминация признака	
	$r \pm s_r$	t_{1-r}	$r \pm s_r$	t_{1-r}	$r \pm s_r$	t_{1-r}
Ландрас ЭХ	$0,9837 \pm 0,00088$	18,52***	$0,9994 \pm 0,00017$	3,54***	$0,9999 \pm 0,00007$	1,43 ^{нд}
Ландрас ГПК	$0,9308 \pm 0,00581$	11,91***	$0,9977 \pm 0,00107$	2,15*	$0,9998 \pm 0,00031$	0,65 ^{нд}
Кемеровская порода	$0,9600 \pm 0,00257$	15,56***	$0,9979 \pm 0,00059$	3,56***	$0,9999 \pm 0,00012$	0,83 ^{нд}
Минисибс	$0,9936 \pm 0,00100$	6,40***	$0,9982 \pm 0,00053$	3,40***	$0,9994 \pm 0,00003$	1,94 ^{нд}
Гибридные мини-свиньи	$0,9852 \pm 0,00378$	3,92**	$0,9994 \pm 0,00076$	0,79 ^{нд}	$1,0000 \pm 0,00000$	–

Обозначения: *** $p < 0,001$; * $p < 0,05$; ^{нд} – различие недостоверно; r – показатель сходства; s_r – ошибка показателя сходства; t_{1-r} – критерий Стьюдента для отличия показателя сходства от единицы.

числу фенотипов от выборки ландрасов ГПК незначимо, и она, подобно последней, достоверно отличается от выборок, представленных новорожденными поросятами. Отсутствие различий по среднему числу фенотипов между выборками мини-свиней может быть обусловлено двумя причинами: во-первых, отсутствием отбора по числу сосков, во-вторых, тем, что светлогорские мини-свиньи являются потомками скрещивания минисибсов с геттингенскими мини-свиньями (Тихонов, 2010).

Так как число сосков у домашних свиней является количественным дискретным признаком,

была проверена гипотеза о соответствии выборочных распределений закону нормального распределения признака. Проверка показала, что в целом данная гипотеза статистически значимо отвергается ($\sum \chi^2 = 2950,72$, $\sum d.f. = 31$, $p < 0,001$). Совпадений ожидаемых и эмпирических распределений в выборках не наблюдается (рис., табл. 2). Отклонения от нормальности, обусловленные выбраковкой животных с числом сосков меньше 12, в данном случае, очевидно, не имеют существенного значения. Распределение признака не нормально в выборке новорожденных ландрасов Экспериментального хозяйства,

где этот отбор еще не проводился, и в двух выборках мини-свиней, у которых отбор по числу сосков не проводился и среди племенных животных. Причина наблюдаемой в выборках ненормальности распределений заключается в самом признаке, для которого характерна неравная вероятность четных и нечетных значений (Понд, Хаупт, 1983). В исследуемых выборках доля особей с нечетными значениями признака составляет: 15,57 % у ландрасов ГПК, 24,10 % у кемеровских свиней, 32,61 % у ландрасов Экспериментального хозяйства, 33,85 % у гибридных мини-свиней и 38,35 % у минисибсов. Очевидно, что наложение неравной вероятности четных и нечетных значений признака на ряды выборочных распределений и приводит к их ненормальности, а также обуславливает «бимодальность» распределения в выборке гибридных мини-свиней. В связи с этим было предположено, что особенности выборочных распределений вызваны чередованием величин, относящихся к двум нормальным распределениям, одно из которых представлено четными, а второе нечетными значениями признака. Проверка показала, что хотя совпадение ожидаемых и эмпирических распределений существенно улучшилось (рис., табл. 2), в целом данная гипотеза также отвергается ($\sum\chi^2 = 460,36$, $\sum d.f. = 31$, $p < 0,001$).

После проведения всех необходимых предварительных статистических сравнений и проверки гипотез о нормальности распределения признака – числа сосков переходим непосредственно к цели настоящего исследования. Эта цель заключается в проверке гипотезы о том, что число сосков у домашней свиньи может быть результатом случайного сочетания трех фенотипов 6 субпризнаков (пар сосков). Аппроксимация параметров гипотезы показала, что полученные методом максимального правдоподобия ожидаемые выборочные распределения особей по классам признака не отличаются статистически значимо от наблюдаемых фактически (табл. 3) и визуально практически полностью с ними совпадают (рис.). В целом по распределениям 5 выборок данная гипотеза не отвергается ($\sum\chi^2 = 24,72$, $\sum d.f. = 31$), т. е. может быть принята в качестве модели фенотипической детерминации числа сосков у домашних свиней. Исключение из репродуктивного ядра

особей с числом сосков менее 12, несомненно, вносит искажения как в выборочные, так и в ожидаемые распределения. Однако ими можно пренебречь, так как частота рождения таких особей у свиней продуктивных пород крайне мала. Доля новорожденных с числом сосков менее 12 составляет 1,85 % у ландрасов Экспериментального хозяйства и 2,00 % у свиней кемеровской породы.

Принципиальное значение, очевидно, имеет использование параметров, избыточных для совокупности, из которой взята выборка. При использовании всех 18 параметров метод максимального правдоподобия показывает в выборке ландрасов ГПК возможность полиморфизма 5-й условной пары (табл. 4). Преимущество этого варианта над вариантом, в котором 5-я пара всегда полная (15 параметров), весьма незначительно: $L_{18} = -1093,40$ и $L_{15} = -1093,52$. Однако его оказалось достаточно, чтобы максимально правдоподобным оказался вариант, допускающий у ландрасов возможность рождения особей всего с 4 парами сосков, что для этой породы абсолютно нереально. В выборке свиней кемеровской породы метод максимального правдоподобия показал возможность полиморфизма 10-й условной пары сосков (табл. 4). Однако за все время существования юргинской популяции (более 60 лет) животных с числом сосков более 18 зафиксировано не было. Правдоподобие полного варианта гипотезы в данном случае также лишь незначительно превосходит правдоподобие варианта с отсутствием 10-й пары, соответственно, $L_{18} = -3619,35$ и $L_{15} = -3619,48$. Аналогичная картина наблюдается у минисибсов: $L_{18} = -5306,22$ и $L_{15} = -5306,94$, в выборке которых особи с 10 парами отсутствуют. Однако в последнем случае нельзя исключить, что полный вариант гипотезы дал корректный результат. Минисибсы были выведены на основе скрещивания ландрасов с вьетнамской масковой породой (Тихонов, 2010). В процессе совершенствования они неоднократно скрещивались с ландрас-кабаньими гибридами и собственно ландрасами, поэтому вероятность полиморфизма 10-й пары сосков хотя и мала, но все же существует. В двух других случаях вероятности полиморфизмов, показанных методом максимального правдоподобия (в 5-й паре у ландрасов и в 10-й паре у кемеровских сви-

Таблица 4

Полученные методом максимального правдоподобия
параметры гипотезы фенотипической детерминации числа сосков у домашних свиней

Частота	Ландрас ЭХ	Ландрас ГПК	Кемеровская порода	Минисибс	Гибридные мини-свиньи
a_5	0,000	0,000	0,000	0,002	0,000
b_5	0,000	0,019 (0,000)	0,000	0,002	0,000
c_5	1,000	0,981 (1,000)	1,000	0,996	1,000
a_6	0,038	0,000	0,036	0,206	0,087
b_6	0,064	0,019 (0,037)	0,010	0,288	0,153
c_6	0,898	0,981 (0,63)	0,54	0,06	0,60
a_7	0,79	0,39	0,24	0,44 (0,50)	0,45
b_7	0,63	0,48 (0,50)	0,01	0,59	0,23
c_7	0,58	0,13 (0,11)	0,75	0,97 (0,91)	0,32
a_8	0,11	0,12	0,78 (0,64)	0,72 (0,65)	0,02
b_8	0,05	0,75	0,00	0,3 (0,112)	0,73
c_8	0,084	0,013	0,022 (0,036)	0,015 (0,023)	0,025
a_9	0,923	0,956	0,948 (0,939)	0,972 (0,946)	1,000
b_9	0,056	0,024	0,051	0,16 (0,032)	0,000
c_9	0,021	0,020	0,001 (0,010)	0,012 (0,022)	0,000
a_{10}	0,923	0,977	0,978 (1,000)	0,973 (1,000)	1,000
b_{10}	0,056	0,000	0,000	0,015 (0,000)	0,000
c_{10}	0,021	0,023	0,22 (0,000)	0,012 (0,000)	0,000

Обозначения: $a_5...a_{10}$ – частоты особей с отсутствием пары, обозначенной в индексе; $b_5...b_{10}$ – частоты особей с неполной парой, обозначенной в индексе; $c_5...c_{10}$ – частоты особей с полной парой, обозначенной в индексе. В скобках приведены значения параметров для ограниченных вариантов гипотезы.

ней), можно считать равными нулю. Очевидно, при анализе выборок правдоподобие варианта гипотезы с 18 параметрами следует сравнивать с правдоподобием вариантов, учитывающих минимальное и максимальное число полных пар в породах и популяциях, из которых взяты исследуемые выборки. В тех случаях, когда нет достоверного преимущества полного варианта гипотезы, следует выбирать вариант, по числу параметров соответствующий совокупности, из которой происходит выборка.

Обсуждение результатов

Исследование подтвердило гипотезу о том, что число сосков у домашних свиней может быть результатом случайной комбинации трех фенотипов шести субпризнаков (пар сосков). Гипотеза достаточно точно описывает распределение особей по данному признаку в породах

и популяциях, а обнаруженное ранее (Князев и др., 2010, Князев, Никитин, 2011) снижение среднего числа неполных пар, которое происходит при отборе, направленном на увеличение числа сосков, является одним из ее следствий. Гипотеза показывает, что для описания разнообразия домашних свиней по числу сосков может быть достаточно 6 полиморфных генов. Кроме того, в соответствии с гипотезой для числа сосков характерна фенотипическая (и, соответственно, связанная с ней генотипическая) неоднородность классов, которая может оказаться причиной низких коэффициентов наследуемости признака (Понд, Хаупт, 1983).

В дальнейшем гипотеза может быть использована в качестве модели формирования значений признака (числа сосков у домашних свиней) на фенотипическом уровне. В нее могут вноситься дополнения, учитывающие билатеральность признака, взаимодействия между

субпризнаками, влияние на признак внешних факторов и генетический контроль признака. В последнем случае становится возможным прогнозирование среднего числа сосков у потомков скрещиваний родителей с разным числом сосков, а также распределения этих потомков по классам признака.

Работа частично финансово поддержана программами Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

- Волкопялов Б.П., Лус Я.Я., Шульженко И.Ф. Порода, генетика и селекция свиней. М.: Л.: Гос. изд-во с.-х. и колхозной лит-ры, 1934. 268 с.
- Государственная племенная книга свиней породы ландрас. Т. I. М.: Колос, 1971. 440 с.
- Гмурман В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика. М.: Высш. шк., 1999. 480 с.
- Данилкин А.А. Свиньи (Suidae). Сер. «Млекопитающие России и сопредельных регионов». М.: Геос, 2002. 309 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 272 с.
- Инструкция по бонитировке свиней. Главное управление животноводства (с Государственной инспекцией по племенному делу). М.: Колос, 1978. 16 с.
- Князев С.П., Дубровская Р.М., Фадеева Н.С. и др. Генетическая структура популяций лошадей рысистых пород по аллелям D-системы групп крови // С.-х. биология. 2003. № 4. С. 31–34.
- Князев С.П., Никитин С.В. Пренатальная приспособленность свиней и гетерозиготность по генам систем групп крови D, E, F, G // С.-х. биология. 2006. № 2. С. 95–102.
- Князев С.П., Никитин С.В. Стандартизирующий отбор и его последствия для генетической структуры популяции // Генетика. 2011. Т. 47. № 1. С. 103–114.
- Князев С.П., Никитин С.В., Швобель Т.И. Число и расположение сосков у свиней как показатель стабильности развития популяции // С.-х. биология. 2010. № 2. С. 25–28.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Наука, 1990. 352 с.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с. (Li Ch. First course in Population Genetics. The Boxwood Press. Pacific Grove, California. 1976).
- Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 464 с. (Mather K., Jinks J.L. Biometrical genetics. The study of continuous variation)
- Понд У.Дж., Хаупт К.А. Биология свиньи. М.: Колос, 1983. 336 с.
- Тихонов В.Н. Лабораторные мини-свиньи. Генетика и медико-биологическое использование. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. 304 с.
- Яблоков А.В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 136 с.
- Archer G., Dinlot S., Friend T.H. *et al.* Hierarchical phenotypic and epigenetic variation in cloned swine // Biol. of Reprod. 2003. V. 69. P. 430–436.
- Rothschild M.F., Hu J.-L., Jiang Z. Advances in QTL mapping in pigs // Intern. J. Biol. Sci. 2007. V. 3. № 3. P. 192–197.

MODEL OF PHENOTYPIC DETERMINATION OF THE NUMBER OF NIPPLES IN DOMESTIC PIGS

S.V. Nikitin¹, S.P. Knyazev², V.I. Ermolaev¹

¹ Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: nsv1956@mail.ru;

² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia, e-mail: knyser@rambler.ru

Summary

The article discusses the hypothesis based on the statement that the number of nipples in the domestic pig is a complex trait consisting of 10 subtraits, each of which is a separate pair of nipples. Test of the hypothesis in five representative (above 500 individuals) samples of domestic pigs confirmed it. This result allows the hypothesis to be considered a model of phenotypic determination of the number of nipples in domestic pigs.

Key words: domestic pig, number of nipples, economically important trait, breeding.