

Роль условий среды пренатального роста плодов в формировании массы новорожденной особи у домашних свиней

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

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
² Новосибирский государственный аграрный университет, кафедра разведения, кормления и частной зоотехнии, Новосибирск, Россия

В настоящее время массу новорожденной особи у домашних свиней не причисляют к селекционно-значимым хозяйственно ценным континуальным количественным признакам сельскохозяйственных животных, хотя она и обладает всеми необходимыми для этого атрибутами. Последнее, в совокупности с тем, что масса новорожденного поросенка не подвергается стандартизирующему отбору, делает ее удобной моделью для изучения особенностей данной группы признаков. Настоящее исследование показало, что относительный вклад условий среды пренатального роста плодов в вариацию массы новорожденных поросят составляет 0.4717, генотипической компоненты – 0.4032, взаимодействия условий среды с неоднозначностью связи генотип–фенотип – 0.0846, неопределенности фенотипической реализации генотипов однопомётников – 0.0405. Вероятно, среди факторов, формирующих условия среды пренатального роста, главную роль играет материнский ресурс, направляемый на рост и развитие плодов. Ресурс этот ограничен, а так как делится он между всеми плодами, то, чем их больше, тем меньше доля отдельного индивидуума. Как следствие, должен существовать верхний предел значений признака, который и будет определять среднюю массу новорожденной особи в помёте. Зависимость массы новорожденной особи у домашних свиней от условий пренатального роста плодов существенно сказывается на оценке успешности прогнозирования параметров данного признака. Оказывается, что для прогнозирования среднего значения и стандартного отклонения массы новорожденной особи у домашних свиней, соблюдение идентичности условий среды имеет большее значение, чем идентичность генотипов в исходной и результирующей (прогнозируемой) группах особей. Положительный эффект идентичности условий среды превосходит в четыре раза эффект идентичности среднего генотипа группы при прогнозе среднего значения и в полтора раза – при прогнозе стандартного отклонения. Поскольку многие количественные продуктивные признаки, подобно массе новорожденной особи у домашних свиней, имеют одностороннее ограничение диапазона вариации, неудивительно, что соблюдению условий содержания сельскохозяйственных животных уделяется внимания не меньше, чем собственно селекции.

Ключевые слова: условия среды; пренатальный рост; масса новорожденной особи; домашние свиньи; коэффициент повторяемости; успешность прогнозирования.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Никитин С.В., Князев С.П., Ермолаев В.И. Роль условий среды пренатального роста плодов в формировании массы новорожденной особи у домашних свиней. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(5):569-575. DOI 10.18699/VJ17.273

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Nikitin S.V., Knyazev S.P., Ermolayev V.I. The influence of prenatal environmental conditions on the weight of newborn domestic pigs. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(5):569-575. DOI 10.18699/VJ17.273 (in Russian)

УДК 575.174:636.082

Поступила в редакцию 22.06.2016 г.

Принята к публикации 28.02.2017 г.

© АВТОРЫ, 2017

✉ e-mail: nsv1956@mail.ru

The influence of prenatal environmental conditions on the weight of newborn domestic pigs

S.V. Nikitin¹, S.P. Knyazev², V.I. Ermolayev¹

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

The weight of newborn piglets in domestic pigs depends on the maternal environment. Using an original algorithm based on the comparison of the coefficients of correlation between the half-nests (the same average genotype and the same conditions of the embryonic environment) and the twin sockets (the same genotype, different conditions of the embryonic environment), it was possible to estimate the relative contribution of the various components to the weight of the newborn in the domestic pigs. Our investigation found that the relative contribution of environmental conditions during prenatal development into newborn weight variation is equal to 0.4717, the contribution of genotypic component is 0.4032; the contribution of interaction between environmental conditions and ambivalence of the "genotype–phenotype" relationships is 0.0846, indeterminacy of phenotypic realization of the littermate's genotypes is 0.0405. Maternal resource plays the main role amongst factors forming the environmental conditions of prenatal development. The gene pool will remain unchanged in any number of generations, despite a change in the population parameters of the trait. In principle, it can be assumed that when a population reaches a certain level, when the mean value of the trait and the gene pool are optimal (the selection pressure vectors are mutually balanced), selection becomes less effective in transforming the average phenotype than changing environmental conditions. Obviously, therefore, livestock maintenance and feeding are paid as much attention as breeding, and breeds of farmed animals are zoned.

Key words: environment conditions; prenatal development; newborn weight; domestic pigs; coefficient of repeatability; forecast's successfulness.

Масса новорожденной особи у домашних свиней – типичный для данного вида сельскохозяйственных животных континуальный количественный полилокусный признак роста, в генетическом контроле которого могут участвовать от семи до двадцати трех или более локусов (Rottschild et al., 2007; NCBI Map Viewer, 2011). Молекулярно-генетические исследования, направленные на обнаружение все новых локусов, контролирующих вариацию массы новорожденного поросенка, успешно продолжают и в настоящее время (Wang et al., 2016). Помимо того, на массу новорожденного поросенка существенно влияют условия внутриутробной среды материнского организма и неопределенность фенотипической реализации генотипа, обусловленная неоднозначностью связи генотип–фенотип (Nikitin et al., 2014a, b). Очевидно поэтому, несмотря на возможность участия в формировании признака значительного числа локусов (NCBI Map Viewer, 2011), непосредственный вклад генотипов родительской пары обеспечивает менее половины его вариации у потомков (Nikitin et al., 2014a). При этом данная оценка не зависит ни от принадлежности к крупной или мелкой форме домашней свиньи, ни от числа полиморфных локусов, контролирующих массу новорожденных в изучаемой популяции (Князев и др., 2013; Никитин, Князев, 2015). Это несомненный результат условий внутриутробной среды, неоднозначности связи генотип–фенотип, неопределенности фенотипической реализации генотипов и взаимодействия этих факторов. Неоднозначность связи генотип–фенотип означает, что каждому отдельному генотипу соответствует множество фенотипов, а отдельному фенотипу – множество генотипов (Князев, Nikitin, 2011; Nikitin et al., 2012). Неопределенность фенотипической реализации генотипа заключается в том, что любой из генотипов по локусам, контролирующим признак, способен случайным образом реализоваться в виде любого из его биологически возможных в данных условиях значений (Nikitin et al., 2014b; Никитин, Князев, 2015). Таким образом, фенотип особи в первую очередь будет зависеть от условий среды, определяющих границы диапазона вариации признака (в нашем исследовании – массы новорожденной особи), и только во вторую – от генотипа особи и, соответственно, числа полиморфных локусов, контролирующих признак в популяции.

Целью настоящего исследования является оценка относительного вклада условий внутриутробной среды в формирование массы новорожденной особи у домашних свиней.

Материалы и методы

Исследование проводилось на выборке гнезд свиней породы ландрас с числом взвешенных при рождении особей не менее восьми, родившихся в период с 1964 по 1986 г. в Экспериментальном хозяйстве СО АН СССР. (Гнездо – специальный термин, обозначающий в свиноводстве группу однопомётников.) При принятой в хозяйстве системе воспроизводства это составило 46 туров опоросов – по два опороса в год на свиноматку. Общее число гнезд равно 2680, число новорожденных особей – 29481. В каждом гнезде определили среднее значение массы особи при рождении и стандартное отклонение от него.

Далее каждое гнездо было случайным образом разделено на две части и построен корреляционный ряд из 2680 пар полугнезд. Во второй корреляционный ряд вошли 270 пар гнезд, в каждой из которых повторялись оба родителя. В полугнездах и парных гнездах были вычислены средние значения и стандартные отклонения признака и определены коэффициенты корреляции для каждого из этих параметров.

Стандартное отклонение и среднее значение признака – параметры, первый из которых описывает ширину диапазона вариации признака, а второй – указывает положение «центра тяжести» этого диапазона на шкале возможных для данного признака значений. Используя генетическую терминологию, среднее значение признака можно определить как *средний фенотип* группы особей. Однако существование среднего фенотипа автоматически подразумевает и существование такого абстрактного, чисто формального понятия, как *средний генотип* группы особей. Сопоставляя эти два понятия, можно сказать, что средний генотип группы описывает то, что может быть (потенциальное значение признака), а средний фенотип – то, что из этого получилось (реализованное значение признака). Стандартное отклонение признака является величиной, описывающей ширину области, в которой находятся индивидуальные фенотипы, формирующие средний фенотип группы. Тогда разнообразию выборочных фенотипов будет соответствовать разнообразие выборочных генотипов, формирующих средний генотип группы.

Пары полугнезд и парные гнезда являются сопряженными группами с одинаковыми или почти одинаковыми средними генотипами. Различие между ними заключается в том, что пренатальный рост особей, составляющих пары полугнезд, проходил в идентичных условиях, а парных гнезд – в различных.

Чтобы уравновесить и, таким образом, нивелировать погрешности, обусловленные неравномерным распределением генотипов и влиянием других случайных факторов, исходные ряды преобразовали в симметричные. Для этого в исходной последовательности пар меняли местами ряды, после чего исходную и обратную ей измененную последовательность объединяли в один ряд вдвое большей численности. В результате генетическая корреляция в парных группах sibсов равна единице, расположение значений на графике симметрично относительно линии генетической корреляции, коэффициент линейной регрессии равен коэффициенту корреляции (рис. 1). В сущности, все это просто графическая интерпретация формулы $r = \sqrt{b_{yx}b_{xy}}$, где r – коэффициент корреляции, b_{yx} и b_{xy} – коэффициенты регрессии. Достоверность коэффициентов корреляции и статистическую значимость различий между ними оценивали критерием Стьюдента после z-преобразования Фишера (Лакин, 1990). При оценке достоверности коэффициентов корреляции в симметричных рядах использовали исходное (не удвоенное) число пар сравнения.

Оценка успешности прогнозирования внутригнездового среднего значения и стандартного отклонения массы новорожденной особи основывается на предположении о том, что полученный результат, при соблюдении определенных условий, может быть воспроизведен повторно.

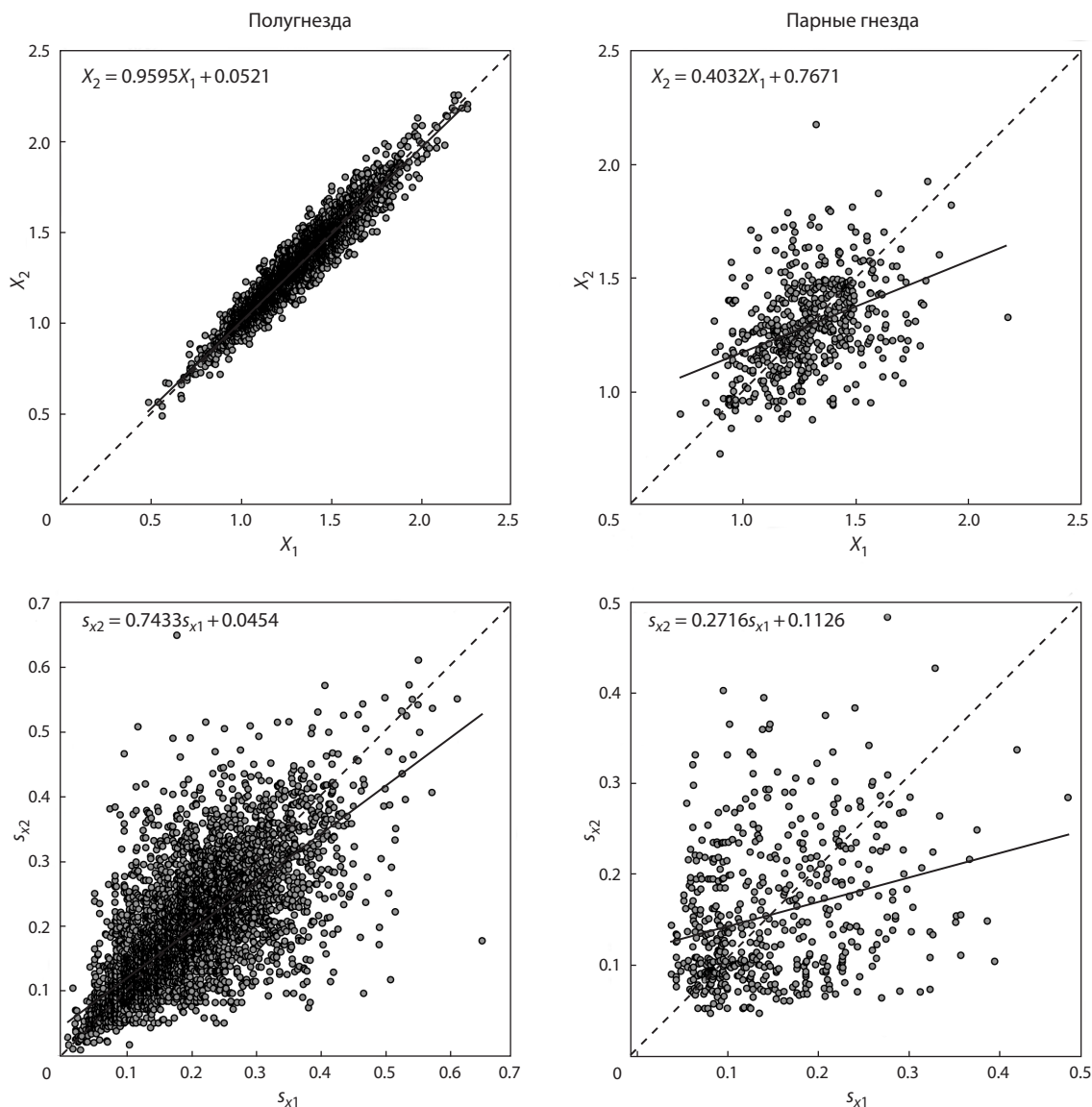


Рис. 1. Отклонение линий фенотипической корреляции средних значений (X_1 и X_2) и стандартных отклонений (s_{x1} и s_{x2}) массы новорожденного поросенка в полугнездах и парных гнездах (сплошные линии) от линий генетической корреляции (штриховая линия).

Для такой оценки можно использовать уже известные эмпирические параметры признака в сравниваемых группах особей. Одну из этих групп (любую) можно принять как условно исходную – ее данные принимаются в качестве прогноза, другую – как условно результативную, в ней этот прогноз должен осуществиться (или не осуществиться). В качестве оценки исполнения прогноза использовали 5%-й порог достоверности различий в парах сравнения. Если различие недостоверно – статистически незначимо ($P > 0.05$), прогноз исполнен, если различие достоверно ($P < 0.05$), прогноз не исполнен. В данном случае «достоверность» сама по себе не имеет какого-либо значения, а соответствующий критерий применяется как показатель, по которому результат прогноза может быть отнесен к одной из двух групп.

Успешность прогнозирования параметров признака оценивали по частоте пар, разница между которыми была

статистически незначимой, в представительной выборке пар сравнения. В анализе были использованы три такие выборки: 1) контроль – в паре сравнения различны и средние генотипы, и условия пренатального роста (в контрольной выборке гнезда были объединены в пары случайным образом); 2) парные гнезда – в паре сравнения идентичны средние генотипы, но различны условия пренатального роста; 3) пары полугнезд – в паре сравнения идентичны и средние генотипы, и условия пренатального роста.

Достоверность различий в парах сравнения оценивали для средних значений критерием Стьюдента, для стандартных отклонений, после преобразования в дисперсии, – критерием Фишера (Лакин, 1990). Ошибку доли при значении равно единице считали по формуле $m_{p=0} = m_{p=1} = \frac{1}{n+1}$, где n – объем выборки (Плохинский, 1969). В остальных случаях ошибки считали общепри-

нятыми методами (Лакин, 1990). Частоты успешных прогнозов близкие к 0.5 (вероятность успешного прогноза равна вероятности неуспешного прогноза) сравнивали с этой величиной, используя ее как генеральную долю. Для оценки достоверности различия частот применяли критерий Стьюдента (Лакин, 1990).

Результаты

Коэффициенты регрессии–корреляции внутригнездовых средних значений и стандартных отклонений массы новорожденной особи являются коэффициентами повторяемости, а это означает, что они представляют собой верхнюю границу наследуемости – генетически детерминированной доли вариации в общей вариации указанных параметров признака (Никоро и др., 1968). Таким образом, коэффициенты повторяемости внутригнездовых средних значений и стандартных отклонений могут быть использованы для получения оценок относительного вклада факторов, участвующих в формировании массы новорожденной особи у домашних свиней.

В полугнездах влияние условий среды пренатального роста на повторяемость средних значений и стандартных отклонений массы новорожденной особи исключено, так как эти условия в каждой паре идентичны. В парных гнездах это влияние присутствует, следовательно, коэффициенты повторяемости внутригрупповых параметров в парных гнездах будут ниже, чем в парах полугнезд. Стандартное отклонение признака более чувствительно к флуктуациям, вносимым единичными особями, чем среднее значение, так как значение признака у отдельной особи зависит от неопределенности фенотипической реализации ее генотипа значительно сильнее, чем средний фенотип группы особей с идентичными генотипами. Поэтому повторяемость стандартных отклонений как в полугнездах, так и в парных гнездах должна быть ниже повторяемости средних значений.

Исследование показало статистическую значимость положительных коэффициентов повторяемости средних значений и стандартных отклонений массы новорожденной особи в полугнездах и парных гнездах, а также их достоверное отличие от коэффициента генетической корреляции (табл. 1). Как и ожидалось, в полугнездах коэффициенты повторяемости оказались достоверно выше, чем в парных гнездах, а повторяемость средних значений достоверно выше повторяемости стандартных отклонений (см. табл. 1).

Применение симметричных рядов нивелировало все источники случайной неравномерности в корреляционных парах, в том числе и неравномерность распределения генотипов. Поэтому разность коэффициентов повторяемости среднего значения и стандартного отклонения можно трактовать как вклад генотипического разнообразия в вариацию признака. Превосходство величины, полученной в полугнездах, над величиной, полученной в парных гнездах, является следствием влияния условий среды на ширину реализованного диапазона вариации признака. Массе новорожденной особи у домашних свиней свойственна неоднозначность связи генотип–фенотип: разные генотипы могут быть реализованы в виде одного и того же фенотипа, а один и тот же генотип – в виде разных

фенотипов (Knyazev, Nikitin, 2011). Вызванное условиями среды сужение диапазона вариации признака, снижая число возможных для реализации фенотипов, имитирует снижение генотипического разнообразия, тогда как увеличение диапазона вариации будет, наоборот, имитировать его увеличение. Таким образом, полученная в полугнездах (где влияние среды исключено) величина $\Delta_r = 0.2162$ (см. табл. 1) объединяет в себе две компоненты: генетического разнообразия и взаимодействия неоднозначности связи генотип–фенотип с условиями среды. В то же время величина $\Delta_r = 0.1316$ (см. табл. 1), полученная в парных гнездах (где влияние среды присутствует), содержит только компоненту генотипического разнообразия. Следовательно, разность этих величин, равная 0.0846, показывает относительный вклад взаимодействия неоднозначности связи генотип–фенотип и условий среды в вариацию массы новорожденной особи у домашних свиней. В свою очередь, коэффициент повторяемости стандартных отклонений парных гнезд, равный 0.2716 (см. табл. 1), может быть принят как относительная величина собственно генетической компоненты вариации массы новорожденной особи.

В выборке полугнезд разность коэффициентов генетической корреляции и повторяемости среднего значения признака $1-r = 0.0405$ (см. табл. 1) представляет собой компоненту неопределенности фенотипической реализации среднего генотипа или, другими словами, средний для группы генотипов вклад неопределенности фенотипической реализации в вариацию признака. В парных гнездах коэффициенты повторяемости средних значений и стандартных отклонений статистически значимо меньше, чем в полугнездах (см. табл. 1), а их разности с коэффициентом генетической корреляции соответственно больше, так как содержат компоненту влияния условий среды. Приняв, что полученные на парах полугнезд оценки относительного вклада различных компонент в вариацию массы новорожденной особи применимы и для парных гнезд, вычисляем вклад условий среды в вариацию массы новорожденной особи у домашних свиней как разность коэффициентов повторяемости стандартных отклонений в полугнездах и парных гнездах, равную 0.4717 (см. табл. 1).

Таким образом, наибольшее воздействие на массу новорожденной особи оказывают условия пренатального роста. Это влияние содержит две компоненты: первую, определяющую границы доступного для реализации диапазона вариации признака (0.4717), и вторую, представляющую взаимодействие этих условий с неоднозначностью связи генотип–фенотип (0.0846) и определяющую фенотипическую реализацию конкретных генотипов. Второе место занимает влияние генотипов однопомётников, которое также включает две компоненты: собственно генетическую информацию группы индивидуумов (0.2716) и генотипическое разнообразие этой группы (0.1316). На последнем месте находится независимая от условий среды неопределенность фенотипической реализации среднего генотипа (0.0405).

Важным прикладным аспектом генетических исследований сельскохозяйственных животных является оценка прогнозируемости хозяйственно полезных признаков. Собственно говоря, это главное, а возможно, и единст-

Таблица 1. Повторяемость параметров массы новорожденной особи при идентичных и неидентичных условиях пренатального роста

Коэффициент повторяемости	Полугнезда		Парные гнезда		Разность (Δ_r)
	r	$1-r$	r	$1-r$	
Средних значений	0.9595, $P < 0.001$	0.0405, $P < 0.01$	0.4032, $P < 0.001$	0.5968, $P < 0.001$	0.5563, $P < 0.001$
Стандартных отклонений	0.7433, $P < 0.001$	0.2567, $P < 0.001$	0.2716, $P < 0.001$	0.7284, $P < 0.001$	0.4717, $P < 0.001$
Разность (Δ_r)	0.2162, $P < 0.001$		0.1316, $P < 0.01$		0.0846

Таблица 2. Оценка успешности прогнозирования для среднего значения и стандартного отклонения массы новорожденных особей у домашних свиней

Группа	Число пар	Частота пар с недостоверным различием	
		Среднее значение	Стандартное отклонение
Контроль	2680	0.446 ± 0.0096	0.428 ± 0.0096
Парные гнезда	270	0.552 ± 0.0303	0.630 ± 0.0294
Полугнезда	2680	1.000 ± 0.0004	0.976 ± 0.0030

венное, что интересует селекционеров-практиков в исследованиях такого рода. Масса новорожденной особи у домашних свиней обладает атрибутами, присущими хозяйственно полезным количественным признакам, но, в отличие от них, не подвергается стандартизирующему отбору. Последнее особенно важно, так как позволяет избежать искажений, вносимых этой формой отбора в результаты исследований селекционно-значимых продуктивных признаков (Князев, Никитин, 2011; Бекенёв и др., 2012; Никитин и др., 2014; Никитин, Князев, 2015). Именно поэтому мы использовали массу новорожденной особи у домашних свиней в качестве модели, на которой оценивали успешность прогноза для среднего значения и стандартного отклонения количественного, полилокусного признака, подверженного влиянию условий внешней среды.

Исследование показало, что в контрольной группе, где пары составлены из неродственных гнезд, частота пар с недостоверным различием наименьшая, а различие по данному показателю между средним значением и стандартным отклонением признака незначимо (табл. 2). Частота пар с недостоверным различием статистически значимо больше нуля (критерий Стьюдента t_ϕ равен 46.47 и 44.58 для среднего значения и стандартного отклонения соответственно), но статистически значимо меньше генеральной доли, равной 0.5 (5.4 %, $t_\phi = 5.59$, $P < 0.001$ и 7.2 %, $t_\phi = 7.45$, $P < 0.001$ для среднего значения и стандартного отклонения соответственно).

В выборке парных гнезд частота пар с недостоверным различием статистически значимо выше, чем в контрольной группе: $t_\phi = 3.33$ ($P < 0.001$) для среднего значения и $t_\phi = 7.46$ ($P < 0.001$) для стандартного отклонения признака. Для стандартных отклонений частота пар с недостоверным различием несколько выше, чем для средних значений, однако это превышение недостоверно ($t_\phi = 1.85$). Таким образом, идентичность средних генотипов в исходной и результативной группе может обеспечить определенный успех в прогнозировании признака, но это

успех только по сравнению с контрольной группой (см. табл. 2). Сравнение с генеральной долей, равной 0.5, показывает, что для среднего значения превышение частоты пар с недостоверным различием составляет всего 5.2 %, что статистически незначимо ($t_\phi = 1.74$). Для стандартного отклонения это превышение достоверно ($t_\phi = 4.35$, $P < 0.001$) и составляет 13.0 %. Таким образом, положительное влияние идентичности средних генотипов на эффективность прогнозов средних значений невелико. Частота пар с недостоверным различием в выборке полугнезд для среднего значения равна, а для стандартного отклонения близка к единице (см. табл. 2). Она достоверно выше, чем в парных гнездах, для обоих параметров массы новорожденной особи ($t_\phi = 14.78$, $P < 0.001$ и $t_\phi = 11.71$, $P < 0.001$ соответственно для среднего значения и стандартного отклонения признака), в связи с чем нет необходимости в сравнениях с контрольной группой и генеральной долей.

В целом исследование показывает, что у домашних свиней успешность прогнозирования внутригруппового среднего значения и стандартного отклонения массы новорожденной особи в большей степени зависит от идентичности условий среды пренатального роста, чем от идентичности средних генотипов (рис. 2). При прогнозировании среднего значения эффект идентичности условий среды в четыре раза превосходит эффект идентичности средних генотипов. Для стандартного отклонения это превосходство менее существенно – всего в полтора раза.

В связи со спецификой изучаемого признака в исследовании отсутствует выборка пар, где в исходной и результативной группе разные средние генотипы, но идентичные условия пренатального роста. Попытаемся оценить возможную частоту пар с недостоверным различием средних значений и стандартных отклонений в такой гипотетической выборке. В качестве эффекта идентичности условий среды может быть принята разность частот пар с недостоверным различием между полугнездами и парными гнездами. Вместе с вычисленной обще-

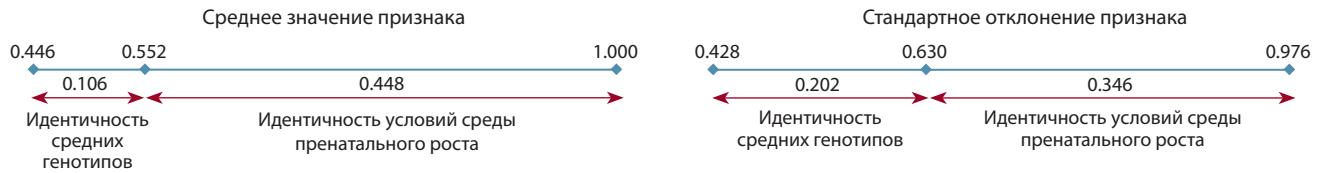


Рис. 2. Влияние идентичности средних генотипов и условий среды пренатального онтогенеза на частоту пар с недостоверным различием среднего значения и стандартного отклонения массы новорожденной особи у домашних свиней.

Показан относительный вклад в долях единицы.

принятым методом ошибкой она составит: для средних значений 0.448 ± 0.0303 , для стандартных отклонений – 0.346 ± 0.0296 . Приняв, что характеристикам базовой совокупности, в которой отсутствуют идентичность средних генотипов и условий среды, соответствует контрольная выборка, вычисляем характеристики совокупности, где в сопряженных группах разные средние генотипы, но идентичные условия пренатального роста. В такой совокупности частота пар с недостоверным различием средних значений составит 0.894 ± 0.0318 , а с недостоверным различием стандартных отклонений – 0.774 ± 0.0311 . То есть эти показатели статистически значимо превосходят показатели выборки парных гнезд, в которой идентичны средние генотипы, но различны условия пренатального роста ($t_{\phi} = 7.79, P < 0.001$ и $t_{\phi} = 3.36, P < 0.001$ соответственно для среднего значения и стандартного отклонения).

Проведенное моделирование позволяет сделать два предположения. Первое из них, чисто утилитарное, заключается в том, что для признаков, подобных массе новорожденной особи у домашних свиней, стабильности в ряду поколений проще и легче добиться соблюдением постоянства технологических условий содержания и кормления, что, собственно, и происходит в промышленном свиноводстве. Второе предположение носит теоретический характер. Заключается оно в том, что в процессе пренатального онтогенеза оптимизация массы новорожденной особи у домашних свиней осуществляется материнским организмом, а генетический потенциал потомков имеет второстепенное значение. Это предположение вполне согласуется с полученными ранее результатами, показывающими, что на вклад родительской пары в генотипы потомков не влияет ни принадлежность к крупной или мелкой форме домашних свиней, ни число полиморфных локусов, контролирующих признак в популяции (Князев и др., 2013; Nikitin et al., 2014a; Назарова и др., 2015; Nikitin, Князев, 2015). Таким образом, вектор отбора, направленный на совершенствование материнского механизма оптимизации массы новорожденных потомков, подавляет действие описанного ранее вектора отбора, направленного на увеличение массы новорожденных поросят у домашних свиней (Назарова и др., 2015), что и приводит к стабильности данного признака в популяциях домашней формы *S. s. domesticus* вида *Sus scrofa*.

Обсуждение

Масса новорожденной особи у домашних свиней – признак, зависимый от условий материнской среды (Knott et al., 1998; Wada et al., 2000; Bidanel et al., 2001), который имеет полилокусную детерминацию (Rothschild et al.,

2007; NCBI Map Viewer, 2011) и выраженное приспособительное значение (Князев, Никитин, 2014; Nikitin et al., 2014b; Никитин, Князев, 2015). Кроме того, данному признаку свойственны неоднозначность связи генотип–фенотип и неопределенность фенотипической реализации генотипов (Nikitin et al., 2014a, b; Никитин, Князев, 2015). Перечисленными качествами могут обладать и другие селекционно-значимые адаптивные количественные признаки животных. В ситуациях, связанных с изменением условий среды, взаимодействие случайности фенотипической реализации и обусловленного средой диапазона доступных значений признака способно уже в первом поколении, рожденном в новых условиях, обеспечить появление адаптированных к ним фенотипов (Князев, Никитин, 2014; Никитин, Князев, 2015), а изменения генофонда могут произойти и позднее. Или не произойти, если неопределенность фенотипической реализации полностью компенсирует ущерб, нанесенный изменением среды обитания. В первом случае вероятности реализации генотипов в виде конкретного фенотипа не равны, поэтому доля генотипов, которые чаще реализуются в центральной части нового диапазона значений признака, будет увеличиваться со сменой поколений до момента достижения оптимальной в данных условиях величины. На возможность такого варианта в отношении массы новорожденной особи у домашних свиней указывают выполненные ранее исследования (Князев, Никитин, 2014; Nikitin et al., 2014b; Никитин, Князев, 2015). Во втором случае вероятности реализации генотипов в виде любого фенотипа равны, поэтому генофонд останется неизменным любое число поколений, несмотря на изменение популяционных параметров признака.

Исследование выявило корреляции, отражающие влияние среды пренатального роста плодов на массу новорожденных поросят у домашних свиней. Положительная корреляция между внутригнездовыми средними значениями и стандартными отклонениями обусловлена наличием верхнего предела вариации признака, который синхронно снижает указанные параметры (Князев и др., 2016). Отрицательная корреляция между числом потомков в помёте и минимальной массой новорожденной особи указывает на то, что фактором, ограничивающим внутригнездовые средние значения признака, является материнский ресурс, направляемый на рост и развитие плодов. Поскольку этот ресурс ограничен и делится на всех однопомётников, то, чем их больше, тем меньше «достается» каждому, и тем меньше будет средняя масса новорожденной особи. Очевидно, этим и объясняется описанное в литературе влияние числа новорожденных поросят в гнезде на их

массу, жизнеспособность и рост в ранний постнатальный период (Иоганссон и др., 1970; Кабанов, 1983; Andersen et al., 2011; Князев, Никитин, 2014). Обнаруженные в настоящем исследовании корреляции, вероятно, отражают действие механизма оптимизации средней массы новорожденных поросят, который подавляет действие вектора естественного отбора, направленного у домашних свиней на увеличение массы новорожденной особи (Назарова и др., 2015).

Оценка успешности прогнозирования внутригнездовых средних значений и стандартных отклонений массы новорожденной особи у домашних свиней показала важную роль условий среды, которые могут иметь большее значение, чем генетическое сходство исходной и прогнозируемой групп особей. В принципе, можно предположить, что при достижении популяцией определенного уровня, когда среднее значение признака и генофонд оптимальны (векторы селекционного давления взаимно уравновешены), отбор становится менее эффективным преобразователем среднего фенотипа, чем изменение условий среды. Очевидно поэтому, в животноводстве соблюдению условий содержания и кормления уделяется не меньшее внимание, чем селекции, а породы сельскохозяйственных животных районированы.

Благодарности

Работа частично поддержана бюджетным финансированием по государственному заданию (проект № 0324-2015-0004).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Бекенёв В.А., Дементьев В.Н., Ермолаев В.И., Гончаренко Г.М., Деева В.С., Никитин С.В., Князев С.П., Савина М.А., Орлова Г.В., Айтназаров Р.Б., Юдин Н.С., Заболотная А.А., Фролова В.И. Генетические методы в селекции свиней. Новосибирск: Сиб. НИИ животноводства, 2012.

Иоганссон И., Рендель Я., Граверт О. Генетика и разведение домашних животных. М.: Колос, 1970.

Кабанов В.Д. Повышение продуктивности свиней. М.: Колос, 1983.

Князев С.П., Никитин С.В. Изменение векторов отбора по массе поросят при рождении в процессе формирования популяции в новых условиях среды. С.-х. биология. 2014;6:86-95.

Князев С.П., Никитин С.В., Ермолаев В.И. Генетика крупноплодности свиней: половой диморфизм и генетический контроль массы новорожденных поросят. Вестн. НГАУ. 2013;1:46-57.

Князев С.П., Никитин С.В., Ермолаев В.И. Роль биологического ограничения максимальной массы новорожденного поросенка

в вариации признака. Актуальные проблемы агропромышленного комплекса: Сб. трудов науч.-практ. конф. Том С.-х. науки. Биол. науки. Ветер. науки. Новосибирск: Новосиб. аграр. ун-т, 2016;175-179.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990.

Назарова Г.Г., Проскурняк Л.П., Князев С.П., Никитин С.В. Генетические компоненты массы новорожденных у двух видов многоплодных млекопитающих. Науч. обозрение. 2015;20:26-36.

Никитин С.В., Князев С.П. Отбор и адаптация в популяциях домашних свиней. Saarbrücken: Lambert Acad. Publ., 2015.

Никитин С.В., Князев С.П., Ермолаев В.И. Популяции сельскохозяйственных животных: модель и реальность. Науч. обозрение. 2014;9(2):335-342.

Никоро З.С., Стакан Г.А., Харитоновна З.Н., Васильева Л.А., Гинзбург Э.Х., Решетникова Н.Ф. Теоретические основы селекции животных. М.: Колос, 1968.

Плохинский Н.А. Руководство по биометрии для зоотехников. М.: Колос, 1969.

Andersen I.L., Nævdal E., Bøe K.E. Maternal investment, sibling competition, and offspring survival with increasing litter size and parity in pigs (*Sus scrofa*). Behav. Ecol. Sociobiol. 2011;65(6):1159-1167.

Bidanel J.-P., Milan D., Iannuccelli N., Amigues Y., Boscher M.-Y., Bourgeois F., Caritez J.-C., Gruand J., Le Roy P., Lagant H., Quintanilla R., Renard C., Gellin J., Ollivier L., Chevalet C. Detection of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. Genet. Sel. Evol. 2001;33:289-309.

Knott S.A., Marklund L., Haley C.S., Andersson K., Davies W., Ellegren H., Fredholm M., Hansson I., Hoyheim B., Lundstrom K., Moller M., Andersson L. Multiple marker mapping of quantitative trait loci in a cross between outbred wild boar and Large White pigs. Genetics. 1998;149(2):1069-1080.

Knyazev S.P., Nikitin S.V. Standardizing selection and its consequences for genetic population structure. Rus. J. Genetics. 2011;47(1): 90-99.

NCBI Map Viewer. 2011. www.ncbi.nlm.nih.gov/projects/mapview/.

Nikitin S.V., Knyazev S.P., Ermolaev V.I. Model of genetic control of the number and location of nipples in domestic pig. Rus. J. Genetics. 2012;48(11):1128-1140.

Nikitin S.V., Knyazev S.P., Ermolaev V.I. Genetic components and the uncertainty of the phenotypic realization of the mass of newborns in domestic pigs *Sus scrofa*. Rus. J. Genetics. 2014a;50(1):61-70.

Nikitin S.V., Knyazev S.P., Yermolaev V.I. Weight variations in newborn domestic pigs and the adaptation process. Rus. J. Genetics: Appl. Res. 2014b;4(6):498-510.

Rothschild M.F., Hu J.-L., Jiang Z. Advances in QTL mapping in pigs. Int. J. Biol. Sci. 2007;3(3):192-197.

Wada Y., Akita T., Awata T., Furukawa T., Sugai N., Inage Y., Ishii K., Ito Y., Kobayashi E., Kusumoto H., Matsumoto T., Mikawa S., Miyake M., Murase A., Shimanuki S., Sugiyama T., Uchida Y., Yanai S., Yasue H. Quantitative trait loci (QTL) analysis in a Meishan × Gottingen cross population. Anim. Genetics. 2000;31:376-384.

Wang X., Liu X., Deng D., Yu M., Li X. Genetic determinants of pig birth weight variability. BMC Genet. 2016;17(1):15. DOI 10.1186/s12863-015-0309-6.