

УДК 636.4.082.12

МИНИАТЮРНЫЕ СВИНЬИ ИЦиГ – МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА

© 2014 г. С.В. Никитин¹, С.П. Князев², К.С. Шатохин³

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: nsv1956@mail.ru;

² Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования Новосибирский государственный аграрный университет, кафедра разведения и кормления животных, Новосибирск, Россия,
e-mail: knyser@rambler.ru

³ Государственный научное учреждение Сибирский научно-исследовательский институт животноводства Россельхозакадемии, Новосибирск, Россия

Поступила в редакцию 12 августа 2013 г. Принята к публикации 15 октября 2013 г.

В настоящей статье впервые дано относительно полное описание происхождения, условий формирования, генеалогической и генетической структуры популяции миниатюрных свиней ИЦиГ СО РАН. Показано, что представляет собой эта группа животных в настоящее время и какими уникальными (по сравнению с другими мини-свиньями) особенностями она обладает. Для решения этой задачи были использованы данные литературы и экспериментальный материал, собранный в популяции мини-свиней ИЦиГ СО РАН в 1990–1992 гг. (основание популяции) и 2012–2013 гг. (настоящее время).

Ключевые слова: миниатюрные свиньи, доместикация кабана, фенотипы окраски.

ВВЕДЕНИЕ

Непатологическая миниатюрность, являясь породным признаком у домашних свиней, интересна тем, что может отражать не только вектор формообразования, но и эволюционно-генетический смысл карликовости и гигантизма. Домашняя свинья представлена крупной (продуктивные породы, масса до 500 кг) и мелкой (мини-свиньи, масса до 150 кг) формами, при этом исходная предковая форма – дикий кабан – по своим размерам занимает промежуточное положение (масса до 300 кг). Масса современных лабораторных миниатюрных свиней не должна превышать 80 кг, а декоративных «мини-пигов» – 25 кг (Стриовски, 2008; Тихонов, 2010; www.zoowet.ru). Однако это, скорее, желаемые габариты мини-свиней, так как реально допускаются и более крупные особи.

При выведении миниатюрных свиней используют несколько селекционных стратегий:

1. Селекция уже сложившихся форм – мелких одичавших или нативных свиней – на еще более мелкие размеры.

2. Скрещивание двух контрастных по размеру пород: крупной европейской и мелкой азиатской. Из полученных помесей в каждом поколении для дальнейшего разведения отбирают самых мелких особей (Тихонов, 2010).

3. Скрещивание миниатюрных свиней из разных популяций (Капанадзе, 2011).

4. В Институте цитологии и генетики СО РАН был использован новый подход – скрещивание крупной европейской заводской породы, обладающей выдающимися материнскими качествами (крупная белая порода), с уже консолидированными миниатюрными свиньями (светлогорские мини-свиньи) и последующая

селекция помесей, направленная на уменьшение размеров тела (Горелов и др., 2001).

МИНИАТЮРНОСТЬ – НАСЛЕДИЕ ПРЕДКОВОЙ ДОМЕСТИЦИРОВАННОЙ ФОРМЫ; ГИГАНТИЗМ – СЛЕДСТВИЕ НАКОПЛЕНИЯ ДОМИНАНТНЫХ АЛЛЕЛЕЙ В ПРОЦЕССЕ ЕЕ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ

Присутствие в популяциях домашних свиней генной компоненты, контролирующей миниатюрные размеры

В основе каждого из 4 перечисленных методов лежит родственное разведение потомков небольшого числа родоначальников. Можно допустить, что инбридинг вскрывает потенциал миниатюрности, присущий этим родоначальникам. Примером является история формирования американо-эссекских свиней, ставших миниатюрными в результате 48-летнего родственного разведения без отбора, направленного на уменьшение размеров тела (Тихонов, 2010). Здесь следует оговориться, что одичавшие свиньи и нативные породы, ведущие свое начало от небольшого числа родоначальников (например кангарусские свиньи происходят от одной пары), также имеют мелкие размеры (Тихонов, 2010; Иванчук, 2011).

Однако какова природа формирования скрытого «потенциала миниатюрности»? Ответ довольно прост. До появления современной крупной заводской формы домашних свиней на территории Евразии была широко распространена целая группа пород, у которых живая масса и экстерьер полновозрастных особей соответствовали требованиям, предъявляемым к современным лабораторным мини-свиньям. Такими породами были известная еще Аристотелю однокопытная свинья; «простая» европейская домашняя свинья; курчавые молдавская и анатолийская породы; сибирская короткоухая свинья; вьетнамские и южнокитайские короткоухие породы, а также множество других (Народная энциклопедія, 1910; Кузьмин, 1934; Кабанов, Терентьева, 1985; Иванчук, 2011). Таким образом, миниатюрные или, как их называли в прошлом (и, очевидно, более правильно), мелкие свиньи, появились гораздо раньше

крупных европейских заводских пород и были для них не просто предшественниками, но и прямыми предками. Поэтому созданные всего 200–250 лет назад (Народная энциклопедія, 1910; Волкопялов и др., 1934; Кузьмин, 1934) современные крупные европейские породы вполне могут быть носителями рецессивных аллелей, унаследованных от мелких предков, которые и проявляются при выведении миниатюрных свиней.

Рецессивность аллелей, отвечающих за мелкие размеры (миниатюрность) у домашних свиней

Если обратиться к истории современных заводских пород, то оказывается, что все они являются потомками примитивных европейских домашних свиней, которых подразделяют на две группы: длинноухие и короткоухие. Длинноухие (маршевые) свиньи, разводимые в XIX в. в Англии, отличались поистине громадными размерами: они могли иметь массу до 500 кг, но их недостатком был очень медленный рост – на откорм их можно было ставить не ранее чем в двух-, а то и в трехлетнем возрасте. Поэтому для того чтобы приблизить время постановки на откорм, длинноухих английских свиней стали скрещивать с более мелкими (масса до 110 кг), но скороспелыми средиземноморскими и азиатскими (китайскими или сиамскими) короткоухими свиньями. Эти скрещивания и стали основой для формирования крупных, но при этом скороспелых английских заводских пород: беркширской, крупной белой и др. (Народная энциклопедія, 1910; Волкопялов и др., 1934; Кузьмин, 1934; Кабанов, Терентьева, 1985). Таким образом, современные заводские породы унаследовали от длинноухой английской маршевой свиньи крупные размеры, а высокую скорость роста – от короткоухих средиземноморских и, возможно, китайских свиней.

Процесс формирования первых английских пород (беркширской и крупной белой) занял всего около 50 лет. Такая быстрота формирования и способность передавать свои продуктивные качества уже первому поколению помесей (Волкопялов и др., 1934; Кузьмин, 1934; Кудрявцев, 1948) указывают на накопление у английских пород доминантных аллелей, отвеча-

ющих за комплекс ценных селекционируемых признаков. С момента возникновения первых заводских пород и по сегодняшний день основной вектор отбора направлен на получение животных, достигающих максимальной массы за минимальный период времени, для чего применяют отбор по собственной скорости роста и оценку производителей по скорости роста их потомков (Порядок и условия проведения бонитировки племенных свиней, 2009). Кроме того, при планировании скрещиваний рекомендуется избегать инбридинга (Волкопялов и др., 1934; Кузьмин, 1934; Кудрявцев, 1948; Лэсли, 1982). В целом такая селекционная стратегия просто не может не привести к накоплению в популяциях заводских пород именно доминантных аллелей, контролирующих высокую скорость роста и большие конечные размеры животных.

Если принять, что за большие размеры животных заводских пород отвечают доминантные аллели, унаследованные от длинноухой формы, то за малые размеры должны отвечать рецессивные аллели короткоухих свиней. В таком случае процесс выведения миниатюрных свиней можно рассматривать как восстановление короткоухой формы из современной заводской формы домашних свиней.

Возможные плейотропные эффекты генов, отвечающих за размеры тела у домашних свиней

Вполне возможно, что отдельные локусы, контролирующие рост и конечную массу свиней, могут иметь плейотропный эффект или быть тесно сцепленными с локусами, контролирующими другие признаки.

Примитивные породы, некогда существовавшие в Европе, и породы, существующие в Юго-Восточной Азии в настоящее время, представлены двумя различающимися по целому комплексу признаков формами: длинноухой и короткоухой. Причем эти комплексы у европейских и азиатских пород аналогичны. Длинноухие свиньи, кроме длинных свисающих ушей, имеют крупные размеры тела, длительный период роста, позднее созревание и высокое многоплодие; короткоухие – мелкие размеры, скороспелость, раннее половое созревание,

низкое многоплодие (Народная энциклопедія, 1910; Волкопялов, 1934; Кабанов, Терентьева, 1985; Иванчук, 2011). Возможно, короткоухая форма способна лучше адаптироваться к неблагоприятным средовым условиям. По крайней мере, все или большинство одичавших свиней и нативных пород имеют короткие уши и меньшие, чем у дикого кабана, размеры (Mayer, Brisbin, 1993; McCann *et al.*, 2003; Lemus *et al.*, 2003; Иванчук, 2011). Поэтому есть основания предполагать, что с доминантными аллелями, отвечающими за крупные размеры, связаны такие признаки, как длинноухость, высокое многоплодие и продолжительный период роста. В то же время с рецессивными аллелями, отвечающими за малые конечные размеры, очевидно, связаны короткоухость, скороспелость, раннее половое созревание, низкое многоплодие и способность быстро адаптироваться к неблагоприятным условиям.

Возможный сценарий доместикации дикого кабана

Можно предположить, что на раннем этапе доместикации дикого кабана главной, а скорее всего, единственной, мишенью отбора было взаимодействие человека и предка домашней свиньи, дающее выигрыш от совместного проживания на общей территории. Логика подсказывает выгоду от присутствия вблизи человеческого жилища кабана, который был для человека ближним источником пищевых ресурсов. В свою очередь, кабан получал в этой своеобразной экологической нише пищевые отходы человека и, возможно, некоторую защиту от хищников. Длительный период стихийного отбора к пребыванию в синантропной среде, ограничение свободы скрещивания и связанный с этим инбридинг в конечном счете должны были привести и, очевидно, привели к формированию поведенческого и морфологического фенотипа примитивной формы одомашненной свиньи. Очевидно, что такой формой была мелкая короткоухая малоплодная свинья. Ее короткоухость – наследие дикого кабана. Мелкой и малоплодной стихийно доместицируемая форма стала потому, что при ограниченном пищевом ресурсе большой помет невыгоден: он, скорее всего, погибнет полностью, так как материн-

ское молоко делится на всех и, соответственно, недоедают все. Особи из малых пометов имеют больше шансов выжить в период лактации. К этому добавлялся еще и проводимый человеком бессознательный отбор: забивали в первую очередь крупных особей (потому что мяса больше) и склонных к агрессии (могли представлять опасность или доставлять беспокойство). Возможно, в этот же период произошел сдвиг полового созревания на более ранние сроки по сравнению с диким кабаном. Причина, очевидно, в забое более крупных и, соответственно, более взрослых животных, поэтому рано созревающие особи успевали оставить больше потомков. Так как такие особи более мелкие и маломолочные, это также способствовало отбору малоплодных особей. В этот период особи с реакцией страха на человека покидали территорию синантропной популяции, где формировался пул генов, контролирующих доместикационное поведение.

Можно предположить, что независимо, в разное время и в разных регионах в канале отбора на приспособленность к жизни вблизи человеческих поселений и формировалась короткоухая примитивная форма домашней свиньи. Короткоухие свиньи, вероятно, в дальнейшем послужили основой для создания селекционно более продвинутых форм: курчавой и длинноухой. На этой стадии, вероятно, уже применялся сознательный отбор наиболее выдающихся животных для племенных целей. И если для курчавых свиней можно предположить единый центр возникновения – средиземноморский, то длинноухая форма встречалась как в Европе, так и в Юго-Восточной Азии. Именно от них в дальнейшем произошли современные породы свиней, полученные при целенаправленном скрещивании европейских, средиземноморских и южноазиатских пород (Волкопялов и др., 1934; Кабанов, Терентьева, 1985).

МИНИАТЮРНЫЕ ФОРМЫ ДОМАШНЕЙ СВИНИ, ВЫВЕДЕННЫЕ В РОССИИ

В России последовательно были выведены три группы миниатюрных свиней: минисибс, светлогорские мини-свиньи и миниатюрные (мелкие) свиньи ИЦиГ.

Первая попытка – создание минисибс

Первой миниатюрной формой домашних свиней были минисибс, созданные по инициативе В.Н. Тихонова в Институте цитологии и генетики СО АН СССР. Основой для выведения этих животных послужили помеси вьетнамских масковых свиней породы Й с европейской заводской породой ландрас, которых затем скрестили с диким среднеазиатским кабаном *Sus scrofa nigripes* и получили собственно минисибс (Тихонов, 2010).

Инбридинг и селекция на уменьшение размеров, при которой в репродуктивное ядро популяции отбирали самых мелких особей, игнорируя все остальные зоотехнические показатели, привели к тому, что в популяции минисибс закрепилась мутация, замедляющая пренатальный рост. Гомозиготные по этой мутации особи при рождении имели массу менее 600 г, что в условиях содержания на стандартной свиноферме приводило к их гибели в первую неделю после рождения. Некоторые гетерозиготные носители мутации выживали и из них формировали репродуктивное ядро, а гомозигот по нормальному аллелю выбраковывали как чрезмерно крупных. В результате все особи репродуктивного ядра в период с 1981 г. по 1987 г. были носителями данной сублетальной мутации (Князев и др., 2013).

Отбор мелких особей в ущерб всем остальным признакам приблизил фенотип минисибс к фенотипу мелких азиатских свиней (рис. 1).

Односторонний отбор и нарастающая инбрердность у минисибс привели к резким нарушениям воспроизводительной функции: хряки вяло и неохотно шли в случку, свиноматки плохо приходили в охоту, снизилась оплодотворяемость, ухудшилась лактация, прогрессировало нарушение материнского поведения, доходящее до инфантицида, – самки давили, загрызали, а иногда и пожирали собственное потомство (табл. 1).

Большинство особей минисибс проявляли не свойственную домашним свиньям трусливо-оборонительную реакцию на человека: активно избегали контакта с ним, часто выпрыгивали из клеток. Имели место случаи, когда супоросные свиноматки убегали со свинофермы в соседний



Рис. 1. Последний чистокровный хряк минисибс Трисс № 1/10.

Родился 16.02.87, выбыл в конце 1988 г. Обращает на себя внимание выраженный «южноазиатский» тип сложения: «мягкая», провислая спина, короткие ноги, компактное плотное широкое туловище с объемистым «травяным» брюхом (Фото С.П. Князева).

Таблица 1
Жизнеспособность молодняка породы
минисибс по данным 1986 г.

Показатели	Количество особей	Доля особей, %
Родилось всего	530	100
Мертворожденные и нежизнеспособные	89	16,8
Инфантицид	82	15,5
Пало в 1-й месяц после рождения	259	48,9
Пало в возрасте от 1 до 2 месяцев	37	7
Живых в 1 месяц	100	18,9
Живых в 2–4 месяца	63	11,9

лесной массив, где в укромном месте приносили потомство.

В 1988 г. группа минисибс полностью прекратила свое существование.

Вторая группа российских миниатюрных свиней – светлогорские мини-свиньи

В 1974 г. в Научно-исследовательской лаборатории экспериментальных биомоделей АМН СССР было создано стадо миниатюрных свиней, основой для которого послужили минисибс (Тихонов, 2010). В дальнейшем было проведено скрещивание минисибс с геттингенскими мини-свиньями и после отбора была

создана новая форма, получившая название светлогорские мини-свиньи (Капанадзе, Ашуев, 2007; Капанадзе, 2011). Можно допустить, что на эффективность отбора, направленного на уменьшение размеров тела, повлияла унаследованная от минисибс сублетальная мутация, снижающая скорость пренатального роста. Однако смертность 600-граммовых новорожденных носителей этой мутации существенно снижается в условиях вивария, что позволило выделить и селекционировать у светлогорских мини-свиней группу особо мелких животных (Капанадзе, Ашуев, 2007; Капанадзе, 2011).

Особенностью светлогорских миниатюрных свиней является обратный половой диморфизм по размерам и массе тела – самцы мельче самок. Популяция полиморфна по масти и типам поведения. Присутствуют особи с агрессивным и пугливым по отношению к человеку поведением. Конституция животных нежная, адаптированная к условиям вивария, присутствуют особи как с компактным, так и с «прогонистым» типом сложения (Осипов, Варлаков, 1988; Капанадзе, Ашуев, 2007; Капанадзе, 2011; Станкова, Капанадзе, 2012а, б).

Мини-свиньи Института цитологии и генетики СО РАН – третья группа российских миниатюрных свиней

Происхождение и генеалогическая структура популяции. Современная форма миниатюрных свиней ИЦиГ создана по инициативе

И.Г. Горелова и является результатом поглотительного скрещивания светлогорских мини-свиней с крупной белой породой (Горелов и др., 2001; Князев, Никитин, 2006), проведенного в 1990–1992 гг. После получения животных F_{2B} (3/4 генома светлогорских мини-свиней) приступили к разведению помесей «в себе». Позднее для обогащения генофонда популяции были проведены вводные скрещивания с хряками породы ландрас (1998 г.) и хряками вьетнамской черной вислобрюхой травоядной породы (2005 и 2010 гг.). В итоге родоначальниками всех мини-свиней ИЦиГ являются 5 свиноматок крупной белой породы, 2 хряка породы ландрас, 3 светлогорских миниатюрных хряка и 2 хряка вьетнамской породы.

Структура стада мини-свиней ИЦиГ в настоящее время включает 4 генеалогические линии хряков: 2 – от светлогорских мини-свиней (MC2853 и MC2987), 1 – от породы ландрас (Л7), 1 – от вьетнамской породы (В300). Три семейства свиноматок (генеалогические линии самок) ведут начало от крупной белой породы (КБ1902, КБ1906 и КБ1910). Доля аллелей светлогорских мини-свиней в популяции мини-свиней ИЦиГ составляет более половины, крупной белой и вьетнамской пород – около 1/5 каждой,

породы ландрас – меньше 1/10. При этом около трети генетического пула популяции мини-свиней ИЦиГ составляют аллели светлогорского хряка № 2987 (рис. 2).

Отсюда закономерно возникает вопрос: каков в этой ситуации уровень гомозиготности отдельных особей и популяции в целом?

Для получения ответа на этот вопрос модифицировали формулу Райта–Кисловского (Меркульева, Шангин–Березовский, 1983), которая приобрела вид: $I_0 = P_1 P_2 (1 + I_1 + I_2 - I_1 I_2)$, где P_1 и P_2 – «доля крови» общего предка у первого и второго родителя особи, I_0 – гомозиготность оцениваемой особи, I_1 и I_2 – гомозиготность первого и второго родителя особи по общему предку. Среднюю гомозиготность оценивали общепринятыми методами (Животовский, 1991).

В 2013 г. гомозиготность популяции составила 0,235, и это главным образом гомозиготность по аллелям светлогорских мини-свиней, в частности хряка № 2987 (рис. 3).

Динамика изменения средней гомозиготности эффективной части популяции (репродуктивного ядра) в период с 1994 г. по 2012 г. показывает, что скрещивания с ландрасскими и вьетнамскими хряками слабо отразились на вариации этой величины: вне зависимости от

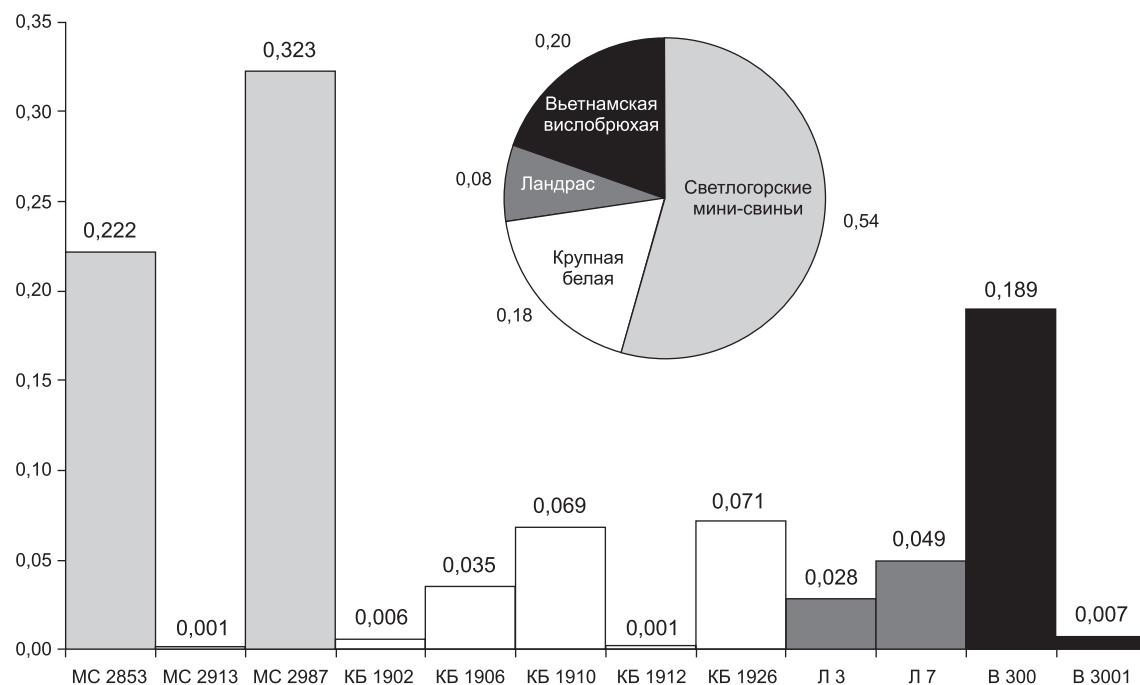


Рис. 2. Генеалогический профиль миниатюрных свиней ИЦиГ СО РАН: доля аллелей различных родоначальников и пород в аллелофонде популяции (объем выборки 109 особей).

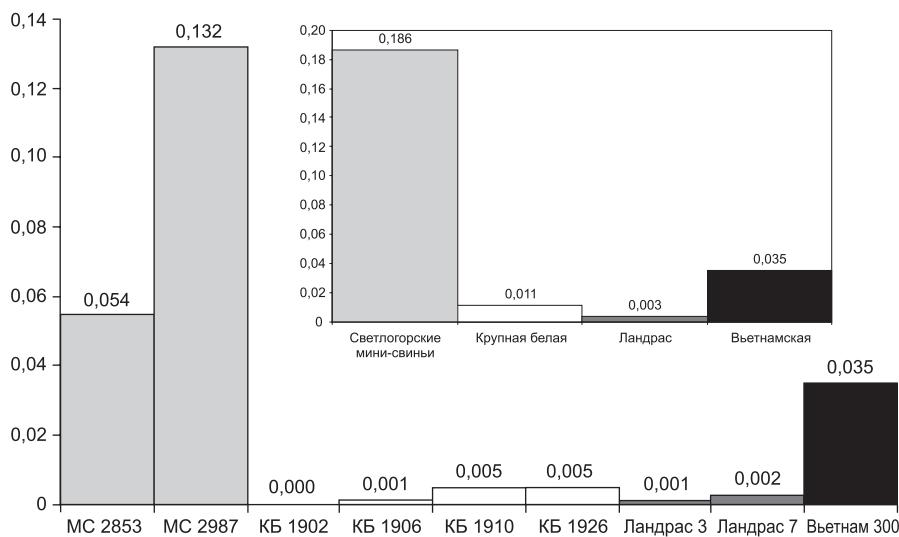


Рис. 3. Гомозиготность популяции миниатюрных свиней ИЦиГ СОРАН по аллелям, унаследованным от разных родоначальников и пород (2013 г., объем выборки 109 особей).

этих скрещиваний гомозиготность колеблется случайным образом вокруг характерного для мини-свиней ИЦиГ значения с постепенно уменьшающимся размахом колебаний (рис. 4).

Вообще уровень гомозиготности, специфический для данной популяции в данных условиях, можно рассматривать как механизм ее самоочищения от аллелей, снижающих приспособленность, потому что носители таких аллелей редко имеют потомков, способных попасть в репродуктивное ядро.

В состав репродуктивного ядра миниатюрных свиней ИЦиГ за период с 1994 г. по 2010 г.

входило 820 особей, но из них только 117 «оставили след» в генофонде популяции (генеалогические линии этих особей продолжились до 2013 г.). Таким образом, аллели 86 % особей репродуктивного ядра были элиминированы и лишь 14 % особей оказались генетически эффективными.

Самоочищение популяции от аллелей, снижающих жизнеспособность, подтверждается тем, что у мини-свиней ИЦиГ доля мертворожденных в период с 2009 г. по 2012 г. составила 1,96 % (33 из 1 687). Это статистически значимо ($\chi^2 = 57,94$; $P < 0,001$; $d.f. = 1$) меньше, чем в контрольной

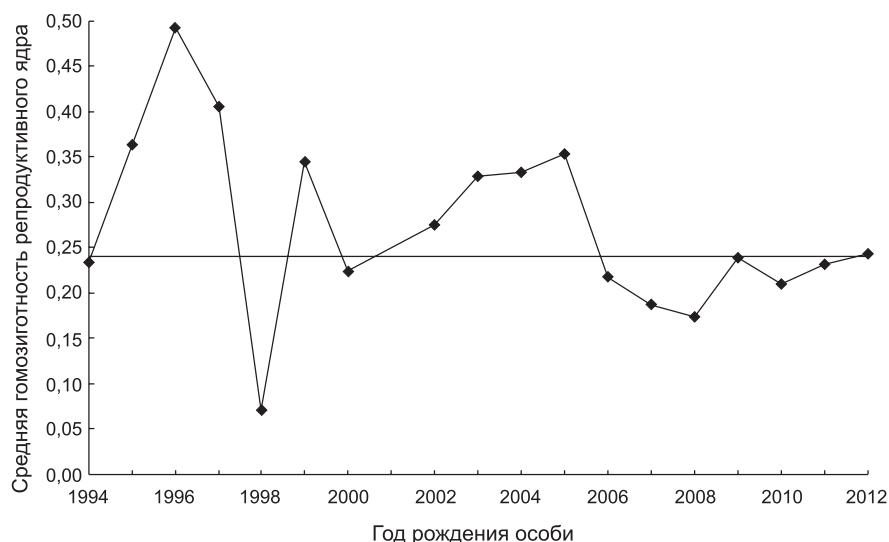


Рис. 4. Динамика изменения гомозиготности в репродуктивном ядре – эффективной части популяции мини-свиней ИЦиГ СО РАН.

выборке ландрасов, где доля мертворожденных равна 6,6 % (1 829 из 27 678), что соответствует приведенному в литературе нормальному для домашних свиней уровню пренатальной смертности – 6 % (Понд, Хаупт, 1983).

Таким образом, у мини-свиней ИЦиГ частота аллелей, обусловливающих пренатальную смертность, ниже, чем у домашних свиней в целом. С этой точки зрения интродукция новых аллелей в уже сложившийся генетический пул – действие достаточно рискованное, так как могут возникнуть новые, снижающие жизнеспособность, комбинации аллелей. Популяция миниатюрных свиней ИЦиГ, очевидно, достигла оптимального уровня гомозиготности и способна существовать самостоятельно, без привлечения животных извне, что свойственно нативным породам и одичавшим свиньям.

Экстерьерная характеристика. Для мини-свиней ИЦиГ характерным является длинное плотное туловище с прямой спиной на умеренно высоких ногах, уплощенная грудная

клетка, легкая, не грубая голова (рис. 5). Однако присутствуют и животные, напоминающие примитивных короткоухих свиней (рис 6). Отсутствуют особи с признаками изнеженности, рыхости, чрезмерной грубости или с выраженной склонностью к патологическому ожирению. По результатам бонитировки 11 основных хряков и 58 основных и проверяемых свиноматок, проведенной в январе 2013 г., животные соответствуют требованиям, предъявляемым к лабораторным мини-свиньям (Тихонов, 2010). Преобладающая масть мини-свиней ИЦиГ белая (49,6 %). Среди пигментированных животных встречаются особи с серыми, бурными и черными пятнами, черно-пестрые по белому, золотисто-песочному, серому и бурому фонам, черные с черной кожей и черные с белыми отметинами и белой кожей, бурые (дикий тип) и серые (рис. 5, 6, Приложение).

Подобное разнообразие окрасок в популяции с высоким уровнем гомозиготности, обусловленным систематическим инбридингом,



Рис. 5. Племенной хряк № 403/2, генеалогическая линия Л7 в возрасте 2 года. Масть белая с присутствием щетинок красноватого цвета (Фото К.С. Шатохина).



Рис. 6. Племенная свиноматка № 754, генеалогическая линия КБ 1906 в возрасте 1,5 года. Масть черная с белыми отметинами на ногах и белой кожей (Фото К.С. Шатохина).

весьма примечательно. Следует отметить, что у нативных пород и одичавших свиней также наблюдается разнообразие окрасок. Вполне вероятно, что данное явление обусловлено высоким уровнем гомозиготности популяции, при котором «выходят в фенотип» окраски, обусловленные рецессивными аллелями. Однако нельзя исключить, что для мелкой примитивной (нативной) формы домашней свиньи полиморфизм по генам окраски может быть связан с приспособленностью и поддерживается в популяциях естественным отбором.

Репродуктивные показатели. Репродуктивные качества мини-свиней ИЦиГ СО РАН не уступают показателям аналогичных групп мини-свиней (Капанадзе, Ашуев, 2007; Тихонов, 2010; Капанадзе, 2011). Динамика возрастного изменения многоплодия, построенная по данным 23 основных свиноматок 2013 г. (рис. 7), показывает, что пик многоплодия (9–10 поросят в помете) приходится на 4–6-й опоросы (второй–третий год жизни свиноматки), т. е. совпадает с динамикой многоплодия продуктивных пород. Это означает, что для получения многочисленного потомства у мини-свиней следует, как это и принято в племенном свиноводстве, использовать свиноматок в возрасте старше года, т. е. основных свиноматок (Кудрявцев, 1948).

Возможный генетический контроль многоплодия. Вариация многоплодия мини-свиней ИЦиГ была оценена на соответствие модели с моногенным dialльным контролем признака. Для такого анализа формируют выборку свиноматок с числом опоросов не менее четырех. Свиноматок разбивают на классы по максимальному размеру помета и оценивают достоверность различия несмещенных средних

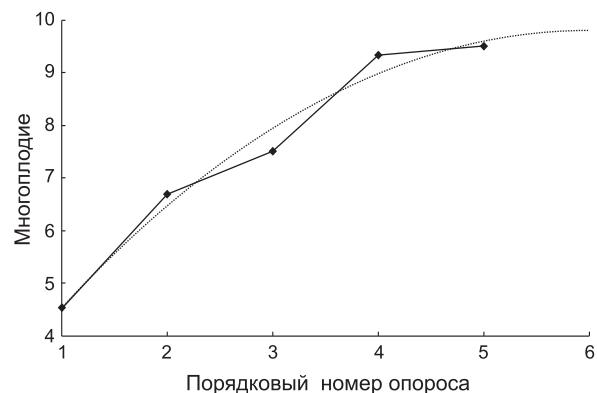


Рис. 7. Динамика многоплодия у миниатюрных свиней ИЦиГ СО РАН.

Сплошная линия – фактическая динамика изменения многоплодия; пунктирная линия – возрастная динамика изменения признака.

значений признака между соседними по максимальному многоплодию классами (Швебель и др., 2006). К сожалению, с 4 и более опоросами оказалось всего 11 свиноматок, поэтому результаты анализа можно использовать только для оценки перспективности этого направления исследований.

Последовательное сравнение классов показало, что присутствует статистически значимое различие между классами с максимальным многоплодием 8 и 10 поросят (табл. 2). Отсюда следует, что моногенный контроль многоплодия у мини-свиней ИЦиГ возможен и исследования можно продолжать.

Рост и развитие. Динамику роста живой массы миниатюрных свиней ИЦиГ рассматривали для хряков и свиноматок отдельно (рис. 8), так как у домашних свиней хорошо выражен половой диморфизм по этому признаку (Чижик, 1979).

Среднее многоплодие свиноматок с различным максимальным многоплодием

Максимальное многоплодие	Число свиноматок	Число опоросов	Несмешенное среднее многоплодие	Критерий Стьюдента
8	2	7	$5,3 \pm 0,7$	2,28, $P < 0,05$
10	3	10	$7,2 \pm 0,5$	0,53
11	1	3	$6,7 \pm 0,9$	0,39
12	1	3	$7,3 \pm 1,4$	0,74
13	3	11	$8,5 \pm 0,7$	1,01
14	1	4	$6,5 \pm 1,9$	

Таблица 2

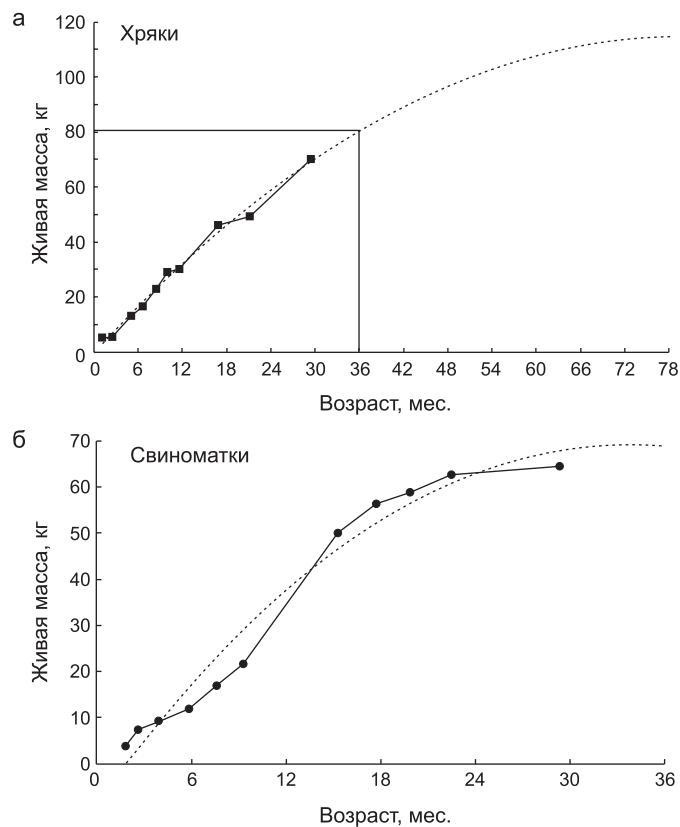


Рис. 8. Возрастная динамика роста массы мини-свиней ИЦиГ СО РАН.

а – хряки; б – свиноматки; сплошная линия – фактическая динамика роста массы; пунктирная линия – линия экстраполяции.

Исследование показало, что рост хряков представляет относительно равномерный процесс, который продолжается до возраста 6,5 лет и конечной живой массы 110–120 кг. Динамика роста массы свиноматок имеет выраженную S-образную форму, и в возрасте от 11 до 22 месяцев они тяжелее самцов. Рост массы свиноматок заканчивается в возрасте 3 года при конечной массе около 70 кг. Полученные оценки продолжительности роста мини-свиней ИЦиГ совпадают с продолжительностью роста самцов и самок дикого кабана (Соколов, 1979).

Ответ на средовое воздействие (кормление высококалорийными кормами). Мини-свиньи ИЦиГ являются мелкой тугорослой формой, у которой отсутствует склонность к избыточному патологическому жироотложению. Тем не менее при смене стандартного рациона на высококалорийный их среднесуточный прирост увеличивается двукратно (табл. 3).

Таким образом, мини-свиньи ИЦиГ по типу накопления энергетических запасов близки к примитивной короткоухой форме домашней свиньи, которая, несмотря на небольшие раз-

Среднесуточный прирост мини-свиней ИЦиГ СО РАН
при кормлении кормами разной калорийности

Таблица 3

Группа животных	Кормление	Число особей	Среднесуточный прирост, г	Коэффициент Стьюдента
Кастры, масса на начало испытания ≈ 28 кг	Корм повышенной калорийности	5	510,0 ± 45,1	7,37 (P < 0,01)
	Обычный рацион	5	173,8 ± 7,0	
Свинки, масса на начало испытания ≈ 20 кг	Корм повышенной калорийности	10	428,8 ± 19,2	9,96 (P < 0,001)
	Обычный рацион	10	219,0 ± 8,7	

меры, была способна при откорме интенсивно набирать массу.

Особенности поведения (оборонительная реакция на человека). Для миниатюрных свиней ИЦиГ характерна положительная реакция на человека. Молодняк адекватно реагирует на присутствие незнакомых людей: поросыта группируются в одном из углов клетки и наблюдают, не проявляя каких-либо признаков психоэмоционального стресса.

Следует заметить, что реакция на человека у мини-свиней ИЦиГ резко отличается от реакции минисибс, впадавших в состояние стресса не только при виде незнакомого человека, но и при неосторожных резких движениях обслуживающего персонала. Более того, у отдельных лактирующих свиноматок *минисибс* наблюдалась агрессивная реакция, они бросались на подошедших к клетке людей и стремились их укусить.

Отличительные особенности формирования популяции миниатюрных свиней ИЦиГ. Популяция миниатюрных свиней ИЦиГ развивалась в других условиях взаимоотношения «генотип–среда», чем популяция их родоначальников – светлогорских мини-свиней.

Исходные для мини-свиней ИЦиГ – светлогорские мини-свиньи формировались в комфортных условиях вивария при сбалансированном кормлении, безвыгульном содержании, при оптимальных зоогигиенических параметрах окружающей среды, в которой агрессивная микрофлора подавлялась бактерицидными лампами и дезинфицирующими растворами. Поросыта в ранний постнатальный период для профилактики анемии получали внутримышечно препарат биологически активного трехвалентного железа (ферроглюкина) (Осипов, Кострюков, 1988). Иными словами, миниатюрные размеры светлогорских мини-свиней формировались в средовых условиях, обеспечивающих выживание мелких и слабых особей.

Мини-свиньи ИЦиГ создавались на протяжении более чем 20 лет в условиях жесткого отбора по приспособленности. Колебания температуры в помещении составляли от +5–10 °C зимой, до +30 °C летом; отсутствовало искусственное подавление агрессивной микрофлоры бактерицидными лампами; нормой являлось

скученное групповое содержание – до 10 и более голов в станке в зависимости от размеров животных; кормление проводилось два раза в день обедненным по белку рационом. Это в некоторой степени напоминает процесс формирования мелких американо-эссекских свиней, с той лишь разницей, что у последних не было искусственного отбора на миниатюрные размеры. Однако фенотипический параллелизм был достигнут: у американо-эссекских свиней присутствует терпимое по отношению к человеку поведение, мелкие размеры тела (в возрасте 5 лет живая масса – 113,5 кг), внешнее сходство с нативными породами (Тихонов, 2010); у мини-свиней ИЦиГ также положительное поведение по отношению к человеку, мелкие размеры (живая масса до 125 кг), внешнее сходство с нативными породами. Таким образом, за 20 лет существования популяции сложился тип миниатюрных свиней, обладающих высокой жизнеспособностью, резко отличающихся от своих непосредственных предков – светлогорских мини-свиней и свиней породы крупная белая, а также и от предков более удаленных – минисибс и вьетнамских масковых свиней. Относительно недавнее скрещивание с хряками вьетнамской породы не приблизило их по фенотипу к свиньям Юго-Восточной Азии: спина осталась прямой, ноги высокими, склонности к избыточному жироотложению не появилось. В настоящий момент мини-свиньи ИЦиГ по фенотипу близки к мелким одичавшим свиньям или нативным породам, а более крупные особи приближаются по фенотипу к породе крупная белая.

Можно предположить, что малые размеры мини-свиней ИЦиГ обусловлены гомозиготностью по рецессивным аллелям короткоухих форм домашней свиньи, независимо от того, были эти аллели получены от крупной белой породы, светлогорских мини-свиней, свиней породы ландрас или вьетнамской породы. Главное, что эти аллели повышали шансы их носителям выжить в жестких средовых условиях экспериментальной свинофермы, одновременно приближая их по размерам тела к нативным породам. Но в отличие от нативных пород, о процессе формирования которых практически нет данных, образование мини-свиней ИЦиГ хорошо документировано.

Перспективы использования мини-свиней ИЦиГ в генетических исследованиях. В настоящее время на свиноферме ИЦиГ СО РАН сложился тип мини-свиней, близкий к примитивной короткоухой мелкой форме домашней свиньи. В то же время он близок к типу, который используют за рубежом как мини-свиней либо «в чистом виде», либо скрещивая с крупной заводской породой.

Предварительные исследования, проводившиеся в 2012–2013 гг., показывают, что мини-свиньи ИЦиГ имеют высокий полиморфизм по фенотипам окраски. Они полиморфны по размерам тела, некоторым остеологическим признакам и многоплодию.

Таким образом, изучение генетических и фенотипических особенностей мини-свиней ИЦиГ может оказаться весьма интересным для понимания процесса доместикации и формирования адаптационных качеств как по отношению к условиям среды, так и по отношению к человеку – тех качеств, которые превратили дикого кабана в домашнюю свинью. Кроме того, уже выявленный полиморфизм по окраске и морфологическим признакам, а также возможный полиморфизм по многоплодию позволяют начать формирование линий по этим признакам в результате сопоставления селекции с изменениями поведенческих характеристик и частот генетических маркеров.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (научный проект № 13-04-00968-а), СО РАН (экспедиционный проект № 3Э) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Фундаментальные науки – медицине» (проект № ФНМ-2012-05).

ЛИТЕРАТУРА

- Волкопялов Б.П., Лус Я.Я., Шульженко И.Ф. Породы, генетика и селекция свиней. М., Л.: Гос. изд-во с.-х. и колх. лит-ры, 1934. 268 с.
- Горелов И.Г., Савина М.А., Ермолаев В.И. Сибирские миниатюрные свиньи – новая биомодель для медико-биологических исследований // Сиб. вестн. с.-х. науки. 2001. № 3/4. С. 81–87.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 272 с.
- Иванчук В.А. Биогенетические особенности редких и исчезающих пород свиней // Ветеринария с.-х. животных. 2011. № 2. С. 55–60.
- Кабанов В.Д., Терентьева А.С. Породы свиней. М.: Агропромиздат, 1985. 336 с.
- Капанадзе Г.Д. Биологические и зоотехнические особенности светлогорских мини-свиней, их совершенствование и рациональное использование: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2011. 47 с.
- Капанадзе Г.Д., Ашуев Ж.А. Светлогорская популяция мини-свиней // Биомедицина. 2007. № 6. С. 70–80.
- 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., Ермолаев В.И. Генетика крупноплодности свиней: половой диморфизм и генетический контроль массы новорожденных поросят // Вестн. НГАУ. 2013. № 1. С. 46–57.
- Кудрявцев П.Н. Племенное дело в свиноводстве. М.: ОГИЗ–Сельхозгиз, 1948. 360 с.
- Кузьмин С.Л. Разведение и породы свиней с основами генетики. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. и колх. лит-ры, 1934. 226 с.
- Лэсли Дж.Ф. Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1982. 392 с.
- Меркурьева Е.К., Шангин-Березовский Г.Н. Генетика с основами биометрии. М.: Колос, 1983. 400 с.
- Народная энциклопедія науковыхъ и прикладныхъ знаній. Т. 4. 1-й полутомъ: Животноводство. М.: Типографія Т-ва И.Д. Сытина, 1910. 356 с.
- Осипов В.В., Варлаков В.С. Этологическая характеристика светлогорских мини-свиней // Актуальные вопросы стандартизации лабораторных животных для медико-биологических исследований: Тез. Всесоюз. конф. Ч. II. М.: НИЛЭБМ, 1988. С. 145–148.
- Осипов В.В., Кострюков Г.Н. Технология содержания мини-свиней светлогорской популяции // Актуальные вопросы стандартизации лабораторных животных для медико-биологических исследований: Тез. Всесоюз. конф. Ч. II. М.: НИЛЭБМ, 1988. С. 85–86.
- Понд У.Дж., Хаупт К.А. Биология свиньи. М.: Колос, 1983. 336 с.
- Порядок и условия проведения бонитировки племенных свиней. М., 2009. 15 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Т. 3. М.: Вышш. шк., 1979. 528 с.
- Станкова Н.В., Капанадзе Г.Д. Селекционно-генетическая и экспериментальная работа с мини-свиньями светлогорской популяции // Биомедицина. 2012а. № 1. С. 49–53.
- Станкова Н.В., Капанадзе Г.Д. Новые специализированные линии и семейства лабораторных мини-свиней // Биомедицина. 2012б. № 3. С. 68–71.
- Стриовски Э. Мини-пиги (декоративные свинки). Содержание и уход. Аквариум-Принт, 2008. 95 с.
- Тихонов В.Н. Лабораторные мини-свиньи. Генетика и медико-биологическое использование. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. 304 с.
- Чижик И.А. Конституция и экстерьер сельскохозяйственных животных. Л.: Колос, 1979. 376 с.
- Швебель Т.И., Князев С.П., Тараканов Е.А. и др. Компоненты репродуктивного потенциала свиноматок кемеровской породы // Докл. РАСХН. 2006. № 1. С. 38–40.

- Lemus F.C., Alonso M.R., Alonso-Spilsbury M. et al. Morphologic characteristics in Mexican native pigs // Arch. Zootec. 2003. V. 52. P. 105–108.
- Mayer J.J., Brisbin I.L. Distinguishing feral hogs from introduced wild boar and their hybrids: a review of past and present efforts // A Compendium for Resource Managers / Ed. C.W. Hanselka, J.F. Cadenhead. San Angelo, TX. Texas Agric. Extension Serv. 1993. P. 28–49.
- McCann B., Davie D.K., Feldhamer G.A. Distribution, Habitat Use, and Morphotypes of Feral Hogs (*Sus scrofa*) in Illinois // Trans. Illinois State Acad. Sci. 2003. V. 96. No. 4. P. 301–311.
- www.zoowet.ru

Приложение

НЕКОТОРЫЕ ВАРИАНТЫ ОКРАСОК У МИНИ-СВИНЕЙ ИЦиГ (Фото К.С. Шатохина)



Ремонтный хрячок светло-серой масти и ремонтная свинка темной пепельно-серой масти.



Ремонтная свинка черно-пестрая по серому фону и ремонтный хрячок черно-пестрый по оранжево- песочному фону.



Ремонтные свинки: белая с серыми пятнами и окраски дикого типа – агути с барсучьей мордой.



Основные хряки: чисто-черный и чисто-белый.



Основная свиноматка и основной хряк черно-пестрые по белому фону.



Ремонтные хрячки черные с белой кожей и белыми отметинами:
левый – белые ноги, правый – белый низ – окрас «ласточка».

MINIATURE PIGS OF ICG AS A MODEL OBJECT FOR MORPHOGENETIC RESEARCH

S.V. Nikitin¹, S.P. Knyazev², K.S. Shatokhin³

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

² Novosibirsk State Agrarian University, Department of Animal Breeding, Novosibirsk, Russia;

³ Siberian Research Institute of Animal Husbandry, Russian Agricultural Academy,
Novosibirsk, Russia

Summary

The article provides a full description of genesis, formation conditions, genealogic and genetic structure of the ICG minipig population. It shows the present state of the population and its unique features (in comparison to other minipigs) that can be interesting for breeders and geneticists. Experimental material of 1990–1992 (population foundation) and 2012–2013 (recent) is invoked.

Key words: miniature pigs, hog domestication, type of color.