

**Динамика генофондов**

УДК 636.4:575.174:591.4

doi: 10.15389/agrobiology.2014.6.86rus

**ИЗМЕНЕНИЕ ВЕКТОРОВ ОТБОРА ПО МАССЕ ПОРОСЯТ ПРИ РОЖДЕНИИ В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ В НОВЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ**С.П. КНЯЗЕВ<sup>1</sup>, С.В. НИКИТИН<sup>2</sup>

Изучение изменений в генофондах популяций домашних животных, вызываемых отбором и отражающих микроэволюционные процессы, представляет как практический, так и теоретический интерес. Как правило, в таких работах используются качественные признаки, контролируемые по принципу «один генотип — один фенотип», что существенно упрощает анализ. Мы исследовали динамические процессы в популяции домашних свиней (*Sus scrofa domesticus*) породы ландрас, оценив вариацию массы поросенка при рождении (один из непрерывных количественных признаков, для которых подобная связь неоднозначна). В частности, проведен статистический анализ данных зоотехнического учета более 26 тыс. поросят, родившихся на протяжении 23 лет в условиях Экспериментального хозяйства Сибирского отделения Академии наук (Новосибирская обл.) — регионального племенного репродуктора ландрасов. Предков животных для формируемой популяции завезли из Прибалтики в начале 1960-х годов. Это был племенной элитный молодняк, оцененный по стандартному комплексу селекционных признаков. Весь период существования популяции отбор ремонтного молодняка осуществляли по комплексу признаков в соответствии с действовавшей Инструкцией по бонитировке свиней. Так как Инструкция не содержала стандартов по крупноплодности (массе новорожденного поросенка), отбор по указанному признаку не проводился. Изменения статистических параметров массы новорожденной особи оценивали за каждый год периода наблюдений, поскольку анализируемое поголовье представляет собой не модельную популяцию вивария, а типичное племенное стадо, в котором непрерывная изменчивость признака сопряжена с постоянной «скользящей» сменой поколений и возрастного состава. При длительном анализе динамики признака, который не был селекционным, выявлен движущий отбор по генотипам для локусов, контролирующих скорость роста свиней в онтогенезе (в пре- и постнатальный периоды). В популяциях, где действует такой отбор, масса поросят при рождении может быть использована для ее прогнозирования и в постнатальный период. Применение регрессии родитель—потомок по признаку «масса при рождении» позволило оценить продолжительность адаптации генофонда популяции к новым условиям среды. Оказалось, что процесс адаптации продлился почти два десятилетия, что составляет пять полных смен генераций. В этой же популяции в то же время действовал стабилизирующий отбор, оптимизирующий массу особи при рождении, отсекая как минимальные, так и максимальные значения. Описанный механизм, когда на фоне стабилизирующего отбора происходят циклические изменения в направлениях векторов движущего отбора, способствует поддержанию в популяции полиморфизма по локусам, которые контролируют интенсивность пренатального роста и крупноплодность. Следует также отметить наблюдаемую неравномерность волнообразной смены этих циклов.

**Ключевые слова:** свиньи, *Sus scrofa domesticus*, ландрас, популяция, адаптация, масса поросят при рождении, крупноплодность, регрессия, вектор отбора, движущий отбор, стабилизирующий отбор, микроэволюционные процессы.

Изменения генофондов популяций, вызываемые как отбором, так и возникшие в результате случайного «дрейфа генов», неоднократно привлекали внимание исследователей (1-3). Среди статей, посвященных этому вопросу, присутствует немало число выполненных на домашних свиньях (4-12). Однако в таких работах, как правило, используют качественные признаки, удобные однозначностью связи генотипа с фенотипом (один генотип — один фенотип), что существенно упрощает анализ. Мы много лет продолжаем изучать особенности вариации качественных признаков и получили весьма интересные результаты (13-17). В то же время уже первая работа, в которой нами был проведен статистический анализ динамики изменений количественных признаков, вскрыла ряд генетических закономерностей, свойственных именно домашним животным (18). Кроме того, она показала, что признаки, используемые в селекции свиней, позволяют

выявлять главным образом закономерности, связанные с искусственным отбором и гораздо менее информативны в отношении отбора естественно-го. Поэтому был начат поиск признака, пригодного для оценок векторов естественного отбора. В таком качестве первоначально рассматривалось число сосков, но это показатель, хотя и позволял оценить роль случайности в формировании значений количественного признака (19), оказался малочувствителен к динамическим внутривидовым процессам ввиду дискретности и недостаточно широкого диапазона вариации (18, 19). Следующим включенным нами в анализ признаком была масса новорожденного поросенка. Это континуальный (непрерывный) количественный признак с неопределенностью связи генотипа с фенотипом: один фенотип может наблюдаться у разных генотипов, а одному генотипу соответствует множество значений признака (20). Так как масса поросенка при рождении — признак перинатального роста, вариация его значений у гетерозигот включает диапазоны вариации значений у гомозигот по аллелям, составляющим гетерозиготный генотип (21). Поэтому в настоящем исследовании для анализа динамических процессов в популяции свиней был использован непрерывный количественный признак (масса поросенка при рождении) с относительно широким диапазоном вариации и известным генетическим контролем (22-26).

Цель нашей работы — определить, каким формам отбора подвергается масса поросят при рождении в популяции домашних свиней, формируемой при адаптации к новым условиям.

*Методика.* Исследования проводили на свиньях породы ландрас, рожденных в период 1964-1965 и с 1967 по 1986 годы (Экспериментальное хозяйство, Новосибирская обл.). Предки свиней изучаемой популяции были завезены из Прибалтики в 1961 году как элитный племенной молодняк, соответствующий утвержденному комплексу селекционных признаков (27). В течение периода наблюдений технологии кормления и содержания животных оставались одинаковыми и соответствовали описанному в литературе (28, 29). Животные дважды в сутки получали запаренный стандартный комбикорм типа СК отечественного производства по рационам ВИЖ (30).

При разведении племенного молодняка направления селекции определялись действовавшей инструкцией по поддержанию комплекса признаков для стандарта породы и не предусматривали специального отбора на увеличение размеров животных (9) или отбора по массе при рождении. В процессе создания племенного стада молодняк отбирали 2-кратно — при отъеме (в возрасте 2 мес) и при формировании группы ремонта (5 мес), которая составляла до 25 % от численности репродуктивного ядра.

Для анализа изменений признака сравнивали его статистические параметры по годам наблюдения. Определяли среднее значение массы при рождении у поросят каждого года рождения и сопоставляли его со средними значениями у их отцов и матерей (основное исследование, всего 21 461 потомок от 312 отцов и 1181 матери). Для оценки возможных значений верхней границы показателя дополнительно изучили выборку из 2587 пометов, в которых взвешивали всех родившихся поросят ( $n = 26\ 086$ ).

Статистическую обработку данных проводили общепринятыми методами (31).

*Результаты.* Свиноферма Экспериментального хозяйства была племенным репродуктором ландрасов в регионе. При формировании популяции, адаптированной к условиям Сибири, специальный отбор на увеличение размеров животных выше стандарта породы не проводился. По-

сле завоза ландрасов в хозяйство средняя масса особи при рождении в созданной популяции увеличивалась на протяжении 23 лет, однако это было характерно в первую очередь для особей репродуктивного ядра (отцов и матерей) и лишь в незначительной степени касалось их потомков.

При изучении динамики показателя в качестве наименьшего отрезка времени выбрали календарный год в связи с тем, что поголовье свинофермы было типичным стадом племенного репродуктора сельскохозяйственных животных. В этом стаде (в отличие от модельной популяции из вивария) репродуктивное ядро составляло не группу ровесников из одного и того же поколения, а совокупность разновозрастных (проверяемых и основных) племенных хряков и свиноматок и постоянно переформировывалось за счет ежегодного ввода новых производителей и выбраковки части основного стада (по возрасту или другим причинам). Таким образом, смены поколений в стаде представляют собой непрерывный растянутый во времени процесс. При этом изменчивость изучаемого признака по годам оказывается сопряженной с непрерывной сменой поколений и возрастного состава маточного поголовья. Последний представлял собой из года в год практически стабильную величину, подверженную только случайной вариации, что и послужило главной причиной выбора календарного года как наименьшего отрезка времени при оценке динамики изучаемого показателя.

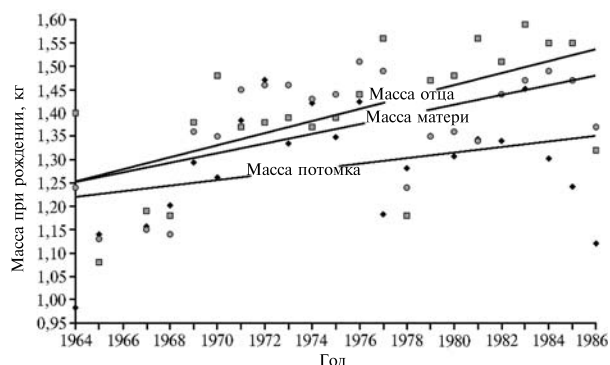
**Вариация массы при рождении (кг) у потомков и их родителей в популяции свиней породы ландрас в период длительной адаптации к разведению в измененных условиях (Экспериментальное хозяйство, Новосибирская обл.)**

Год	Потомки		Отцы		Матери		Коэффициент регрессии ( $b_{xy}$ )	
	<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$	отец—потомок	мать—потомок
1964	524	0,98±0,007	9 <sup>п</sup>	1,40±0,116	40 <sup>п</sup>	1,24±0,040	-0,006	0,091
1965	405	1,14±0,012	14	1,08±0,074	31	1,13±0,032	-0,140	-0,403
1967	262	1,16±0,013	10	1,19±0,038	28	1,15±0,041	-0,670	-0,163
1968	355	1,20±0,007	6	1,18±0,048	30	1,14±0,046	-0,111	-0,123
1969	592	1,29±0,019	10	1,38±0,092	56	1,36±0,046	0,212	0,098
1970	1027	1,26±0,004	22	1,48±0,063	100	1,35±0,030	-0,007	0,032
1971	1116	1,38±0,009	17	1,37±0,051	94	1,45±0,032	-0,189	0,231
1972	1506	1,47±0,007	24	1,38±0,074	106	1,46±0,030	-0,063	0,034
1973	1652	1,33±0,012	14	1,39±0,075	122	1,46±0,025	-0,067	0,018
1974	1255	1,42±0,005	15	1,37±0,064	98	1,43±0,025	-0,030	0,037
1975	1066	1,35±0,009	15	1,39±0,070	73	1,44±0,025	-0,070	-0,042
1976	748	1,42±0,010	16	1,44±0,055	74	1,51±0,025	-0,056	0,029
1977	1329	1,18±0,008	22	1,56±0,056	92	1,49±0,017	0,038	0,024
1978	1451	1,28±0,007	26	1,18±0,076	109	1,24±0,026	0,052	-0,028
1979	1720	1,35±0,007	30	1,47±0,040	115	1,35±0,023	0,007	0,029
1980	1187	1,31±0,008	32	1,48±0,047	101	1,36±0,023	-0,045	-0,141
1981	1663	1,34±0,007	33	1,56±0,063	128	1,34±0,024	-0,009	0,085
1982	1114	1,34±0,010	29	1,51±0,039	79	1,44±0,033	0,224	-0,059
1983	724	1,45±0,012	24	1,59±0,062	67	1,47±0,037	0,046	0,134
1984	562	1,30±0,014	15	1,55±0,061	53	1,49±0,046	0,110	0,191
1985	853	1,24±0,010	23	1,55±0,058	74	1,47±0,034	0,203	0,171
1986	350	1,12±0,009	10	1,32±0,053	31	1,37±0,038	-0,150	-0,022
Всего 21	461	1,32±0,002	312	1,44±0,017	1181	1,38±0,008		
<i>r</i>		0,33; н.д.		0,61; P < 0,01		0,57; P < 0,01		

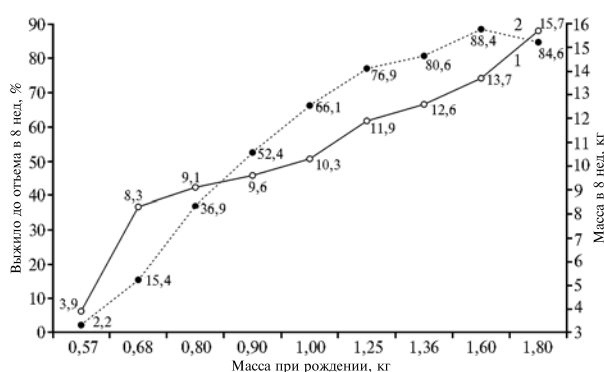
Примечание. 1964, 1969, 1973, 1977, 1981 и 1985 — годы полной смены генерации животных племенного ядра (отцов и матерей); п (в верхнем индексе) — дети животных, завезенных из Прибалтики;  $M \pm m$  — среднее значение признака и его ошибка; *r* — коэффициент корреляции между годом и массой особи при рождении; н.д. — недостоверно.

В основное исследование включили только поросят, для которых массу при рождении учитывали индивидуальным взвешиванием как их самих, так и обоих родителей (табл.). Такое сопоставление полученных средних значений позволяет точнее выявлять тренды изменений с учетом случайной вариации признака и ежегодного изменения состава племенного ядра.

Для значений признака положительный тренд оказался статистиче-



**Рис. 1.** Тренды по признаку «масса при рождении» в популяции свиней породы ландрас (потомки) и ее эффективной части (отцы — хряки-производители и матери-свиноматки) в период длительной адаптации к разведению в измененных условиях:  $\blacklozenge$  — потомки,  $\square$  — хряки-производители,  $\circ$  — свиноматки (Экспериментальное хозяйство, Новосибирская обл.).

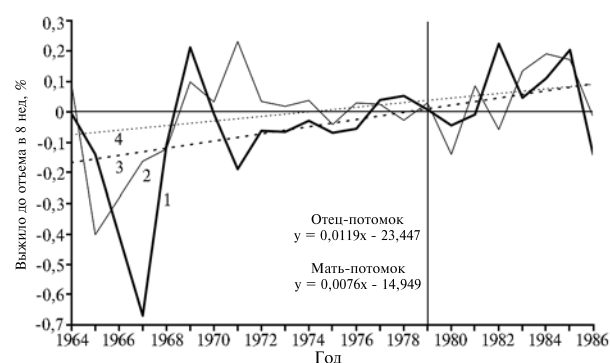


**Рис. 2.** Сохранность поросят в подсосный период (1) и их масса при отъеме в 8 нед (2) в зависимости от массы поросенка при рождении (графики построены по данным В.Д. Кабанова) (29).

Первые две компоненты существенно повышали вероятность попадания крупных при рождении особей в репродуктивное ядро популяции. При условии, что рост массы в пре- и постнатальный период могут контролировать одни и те же локусы, в сферу действия стандартизирующего отбора по живой массе попадает и масса новорожденного, несмотря на то, что искусственный отбор по массе при формировании поголовья ремонтного молодняка начинался с 2-месячного возраста (согласно действовавшей в изучаемый период времени Инструкции по бонитировке) (27). Следствием стандартизирующего отбора по массе тела стали наблюдаемые в популяции тренды для признака в родительских группах и статистически значимые различия по массе при рождении между самцами и самками воспроизводящего состава ( $t_{\Phi} = 3,06$ ,  $P < 0,01$ ). Более выраженный положительный тренд (см. рис. 1) и большая масса при рождении (см. табл.) в группе отцов были результатом того, что требования к массе самцов при отборе в воспроизводящий состав существенно выше, чем при отборе самок. Очевидно, что совокупность всех трех компонент отбора формировала в популяции итоговый вектор, направленный не собственно на массу новорожденной особи, а на высокую интенсивность роста как в пре-, так и в постнаталь-

ски значимым ( $P < 0,01$ ) в группах отцов и матерей, тогда как у потомков (популяции в целом) он был недостоверен и, вероятно, проявился вследствие трендов признака в родительских группах (рис. 1). Таким образом, в репродуктивном ядре имел место отбор на увеличение массы при рождении, тогда как на популяцию в целом его воздействие было незначительно. Отбор в эффективную часть популяции (племенное ядро) включал три компоненты — естественный отбор особей по жизнеспособности в ранний постнатальный период, положительную связь между массой поросенка при рождении и его массой при отъеме, что в явном виде показывают графики (рис. 2), построенные по данным, которые приведены в монографии В.Д. Кабанова (29), а также специфичный для домашних животных стандартизирующий отбор по живой массе (18).

ный период. Таким образом, в эффективную часть популяции попадали не просто крупные при рождении особи, но те из них, которые, родившись крупными, продолжали интенсивно расти и в постнатальный период.



**Рис. 3.** Изменение коэффициентов регрессии (родитель—потомок) для массы при рождении в популяции свиней породы ландрас, адаптируемой к разведению в непривычных условиях региона: 1 — отец—потомок, 2 — мать—потомок, 3 — тренд коэффициента регрессии отец—потомок, 4 — тренд коэффициента регрессии мать—потомок (Экспериментальное хозяйство, Новосибирская обл.).

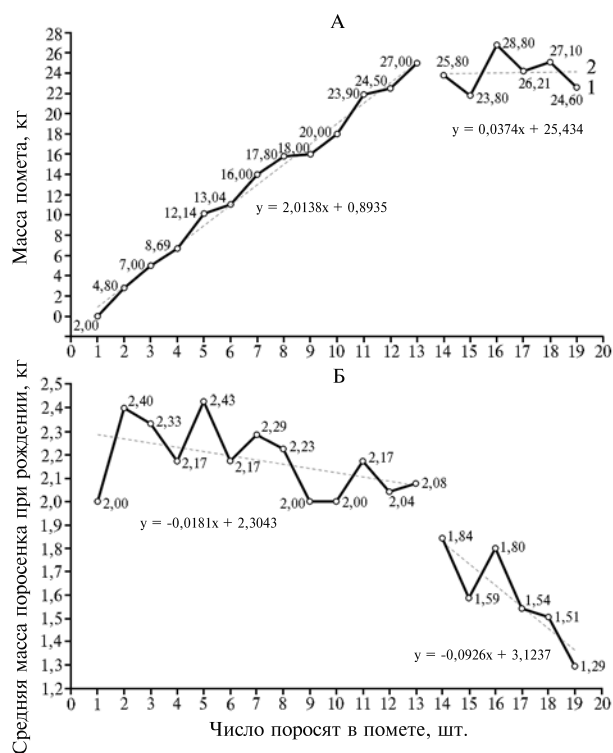
родителя и генотип—фенотип потомка. Свиньи породы ландрас были завезены из Прибалтики в Западную Сибирь, где оказались в непривычных условиях, адаптация к которым повлекла изменения в генофонде формирующейся популяции. Для анализируемого нами признака этот процесс отразила динамика коэффициентов регрессии родитель—потомок, которая для отцов и матерей соответствует (см. табл.) уравнениям линейных трендов (рис. 3).

При рассмотрении такой динамики следует учитывать, что на графиках имеется протяженный начальный отрезок с отрицательными значениями коэффициентов регрессии (см. рис. 3). Можно предположить, что в новых условиях кормления и содержания важное значение приобрело то, что у рождавшихся более крупными поросят сохранность в подсосный период была выше, а масса при отъеме больше (см. рис. 2) (29). В результате популяция оказалась под действием отбора на высокую интенсивность роста поросят в пре- и постнатальный период. Очевидно, в начальный период существования популяции неопределенность связи генотип—фенотип по исследуемому признаку была высокой. Как следствие, у крупных при рождении родителей в потомстве масса поросят при рождении не превышала среднего значения для популяции и, соответственно, регрессия родитель—потомок была отрицательной. Отбор на высокую скорость роста в период онтогенеза постепенно снижал неопределенность связи генотип—фенотип, и через полтора десятилетия (к 1979 году) сформировался генофонд, в котором неоднозначность снизилась до уровня положительной регрессии родитель—потомок (см. рис. 3). Это может означать, что доля особей с адаптированной к местным условиям относительно устойчивой связью генотип—фенотип превысила долю таковых с неустойчивой связью.

Как показывает исследование, в изучаемой популяции ландрасов действовал отбор, направленный на увеличение массы особи при рождении. Тем не менее, масса новорожденного поросенка оставалась относительно стабильной благодаря действию генетико-физиологических механизмов, которое направлено на удержание величины признака в рамках, выход за пределы которых несовместим с жизнью либо для потомка, либо для ма-

Масса новорожденного поросенка — полигенный признак (20, 21) с выраженной неопределенностью связи генотипа с фенотипом, что подразумевает не только элементы случайности, но и возможность адекватного ответа на внешние воздействия. Параметром, отражающим влияние обоих этих факторов, может служить регрессия между фенотипами родителя и потомка, которая учитывает одновременно два типа неопределенности — для связей генотип—фенотип ро-

тери. Иными словами, масса поросенка при рождении может варьировать в разных популяциях или в одной популяции по годам (см. табл.), но в определенных пределах, поэтому отбор по этому признаку, в сущности, неэффективен. Нижняя граница значений массы при рождении, очевидно, определяется высокой смертностью мелких поросят. Механизм, обеспечивающий снижение массы до оптимальной для популяции величины, очевидно, должен быть связан с какими-либо другими признаками. В частности, у свины как многоплодного животного неизбежен конфликт между массой поросенка при рождении и числом поросят в помете, что обуславливает отрицательную корреляцию между этими признаками (32). Такая корреляция ( $r = -0,82$ ;  $P < 0,001$ ) наблюдалась и в исследуемой популяции.



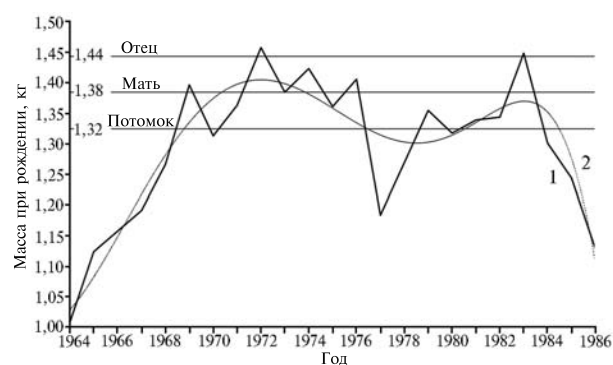
**Рис. 4.** Масса помета (А) и средняя масса поросенка при рождении (Б) в зависимости от числа поросят в помете в популяции свиней породы ландрас, адаптируемой к разведению в непривычных условиях региона: 1 — фактическое распределение показателя по классам многоплодия, 2 — тренд значений признака (Экспериментальное хозяйство, г. Новосибирск).

Возможно, одним из факторов, ограничивающих максимальную массу при рождении, служит общая масса всех поросят-однопометников (масса помета). Теоретически график ее зависимости от числа поросят в помете можно представить в виде двух отрезков. На первом график стремится к значению, предельному для популяции, на втором он колеблется несколько ниже этого уровня. То есть первый отрезок — растущая наклонная прямая линия, второй — горизонтальная прямая линия, лежащая ниже предельных значений. Для проверки этого предположения были привлечены дополнительные данные по новорожденным поросятам, у родителей которых (одного или обоих) по тем или иным причинам масса при рождении оказалась не зафиксированной в материалах зоотехнического учета. В результате

сформировали выборку из 2587 пометов (26 086 новорожденных поросят), в которых взвешивали всех родившихся поросят, включая мертворожденных. Обнаруженная в этой выборке максимальная масса помета при рождении равнялась 28,8 кг (рис. 4, А). Чтобы определить конечную точку первого (наклонного) отрезка графика, мы сравнили величину достоверности аппроксимации  $R^2$  из программы Microsoft Excel для трех наиболее вероятных значений величины помета. Для пометов из 12, 13 и 14 поросят значение  $R^2$  составило соответственно 0,9880; 0,9905 и 0,9823. То есть первый (наклонный) отрезок соответствует пометам из 1-13, второй (горизонтальный) — 14-19 особей. Коэффициенты корреляции между числом потомков в помете и массой помета для первого и второго отрезка графика

оказались равны соответственно  $+0,995$  ( $P < 0,001$ ) и  $+0,039$  (недостовверен), иными словами, в целом график адекватно описывал зависимость массы помета при рождении от числа потомков в нем (см. рис. 4, А). Масса помета при рождении связана как с числом особей в помете, так и с массой новорожденного, поэтому ограничения, которые организм самок налагает на максимальную величину общей массы помета, распространяются и на среднюю массу новорожденной особи, приобретая вид отрицательной корреляции между многоплодием и крупноплодностью. Второй график для зависимости между массой особи при рождении и числом потомков в помете, очевидно, должен повторять первый, но в обратном порядке: вначале горизонтальный отрезок, затем понижающийся наклонный (см. рис. 4, Б). Коэффициенты корреляции ( $r$ ) между числом потомков в помете и средней массой новорожденного были равны  $-0,467$  (недостовверен) и  $-0,856$  ( $P < 0,05$ ) соответственно для первого и второго отрезка графика, то есть результат согласуется с нашим предположением. Поэтому можно утверждать, что в изученной популяции действовал естественный стабилизирующий отбор, оптимизировавший соотношение массы и числа потомков в помете, компонентой которого служит вектор, направленный на уменьшение массы новорожденной особи.

Поскольку в популяциях свиней заводских пород идет постоянный стандартизирующий отбор по многоплодию, а между многоплодием и массой поросенка при рождении существует отрицательная корреляция, можно предположить, что при усилении отбора по многоплодию должен усиливаться естественный отбор, направленный на уменьшение размеров новорожденного. После того как в генофонде популяции закрепляются аллели, обеспечивающие такое многоплодие, снова должен начаться отбор на большую массу новорожденных поросят (потому что их сохранность в



**Рис. 5.** Изменение массы при рождении в популяции свиней породы ландрас за 23-летний период адаптации к разведению в непривычных условиях региона: 1 — фактическое, 2 — выровненный тренд значений признака (Экспериментальное хозяйство, Новосибирская обл.).

подсосный период выше), который будет продолжаться до тех пор, пока не приведет к снижению многоплодия. В результате начнется следующий цикл со сменой векторов отбора, и так весь период существования популяции. Как следствие конфликта между отбором на увеличение массы особи при рождении и ограничением верхнего значения этого показателя динамика массы новорожденного на достаточно продолжительном отрезке времени будет иметь вид неравномерных волнообразных колебаний вокруг оптимального для популяции значения. Именно такой процесс и наблюдался в исследуемой популяции (рис. 5). На протяжении 23 лет были выявлены две волны: среднее значение живой массы росло от 1,01 до 1,46 (с 1964 по 1972 год), затем снижалось до 1,18 кг (1977 год), затем вновь увеличивалось до 1,45 кг (1983 год) и падало до 1,13 кг (1986 год). В целом можно заключить, что давление отбора «сверху» (элиминация наиболее крупноплодных особей, которую отражают графики на рисунке 4 и пояснения к нему) даже несколько сильнее, чем давление «снизу», что, веро-

ятно, связано с наличием ряда других факторов, снижающих массу новорожденного поросенка до оптимальной.

Отметим, что при многолетнем мониторинге воспроизводства популяции в течение адаптации к новым условиям примененный нами классический метод популяционных исследований динамики признака по годам (33) оказался эффективнее, чем ряды, построенные по небольшому числу точек (см. табл.), представляющих годы полной смены поколений репродуктивного ядра. Причина, на наш взгляд, в том, что классический подход предназначен для работы именно с реально существующими, а не модельными популяциями. Полученные в настоящем исследовании выводы способствуют развитию представлений о генетико-селекционных аспектах крупноплодности у свиней (20, 34).

Итак, в популяции свиней породы ландрас, которая формировалась в процессе приспособления к новым условиям среды, выявлен движущий отбор по генотипам для локусов, контролирующих скорость роста свиней в целом, включая как пре-, так и постнатальный периоды. В популяциях, где действует такой отбор, масса поросят при рождении может быть использована при прогнозировании роста в постнатальный период. Применение регрессии родитель—потомок по признаку «масса при рождении» позволило оценить длительность адаптации генофонда популяции к новым условиям среды. Оказалось, что процесс адаптации генофонда продлился почти два десятилетия, что составляет пять полных смен генераций. В этот период выявлены два ключевых события: срок достижения «точки» преобладания особей с пониженной неопределенностью связи «генотип—фенотип» составил полтора десятилетия, а достижение популяционного оптимума (которое можно считать завершением процесса адаптации) произошло практически на 5 лет позже. В этой же популяции в то же время действовал и стабилизирующий отбор, оптимизирующий массу особи при рождении, отсекая как минимальные, так и максимальные значения. Представляется, что это должно способствовать поддержанию в популяции полиморфизма по локусам, контролирующим интенсивность пренатального роста и крупноплодность, за счет того, что на фоне стабилизирующего отбора неравномерно (волнообразно) происходят циклические изменения направления векторов движущего отбора.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.
2. Грант В. Эволюция организмов. М., 1980.
3. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982.
4. Ciobanu D.C., Day A.E., Nagy A., Wales R., Rothschild M.F., Plastow G.S. Genetic variation in two conserved local Romanian pig breeds using type I DNA markers. *Genet. Sel. Evol.*, 2001, 33: 417-432 (doi: 10.1186/1297-9686-33-4-417).
5. Allen M.S., Matisoo-Smith E., Horsburgh A. Pacific «Babes»: issues in the origins and dispersal of Pacific pigs and the potential of mitochondrial DNA analysis. *International Journal of Osteoarchaeology*, 2001, 11: 4-13 (doi: 10.1002/oa.541).
6. Fan B., Wang Z.-G., Li Y.-J., Zhao X.-L., Liu B., Zhao S.-H., Yu M., Li M.-H., Chen S.-L., Xiong T.-A., Li K. Genetic variation analysis within and among Chinese indigenous swine populations using microsatellite markers. *Anim. Genet.*, 2002, 33: 422-427 (doi: 10.1046/j.1365-2052.2002.00898.x).
7. Vega-Pla J.L., Martínez A.M., Cabello A., Rodríguez-Gallardo P.P., Delgado J.V. Preliminary study of individual assignment of Iberian pigs using DNA genetic markers. *Arch. Zootec.*, 2003, 52: 225-230.
8. Fan B., Yang S.-L., Liu B., Yu M., Zhao S.-H., Li K. Characterization of the genetic diversity on natural populations of Chinese miniature pig breeds. *Anim. Genet.*, 2003, 34: 465-476 (doi: 10.1046/j.0268-9146.2003.01057.x).
9. Li S.-J., Yang S.-H., Zhao S.-H., Fan B., Yu M., Wang H.-S., Li M.-H., Liu B.,



- Xiong T.-A., Li K. Genetic diversity analyses of 10 indigenous Chinese pig populations based on 20 microsatellites. *J. Anim. Sci.*, 2004, 82: 368-374.
10. Kim T.H., Kim K.S., Choi B.H., Yoon D.H., Jang G.W., Lee K.T., Chung H.Y., Lee H.Y., Park H.S., Lee W. Genetic structure of pig breeds from Korea and China using microsatellite loci analysis. *J. Anim. Sci.*, 2005, 83: 2255-2263.
  11. Князев С.П., Никитин С.В., Савина М.А., Юдина О.П., Ермолаев В.И., Горелов И.Г., Данильченко Н.В., Фадеева Н.С. Дрейф генов как фактор дифференциации внутривидовых популяций свиней. Доклады РАСХН, 2004, 2: 35-38.
  12. Thuy N.T.D., Melchinger-Wild E., Kuss A.W., Cuong N.V., Bartenschlager H., Geldermann H. Comparison of Vietnamese and European pig breeds using microsatellites. *J. Anim. Sci.*, 2006, 84: 2601-2608 (doi: 10.2527/jas.2005-641).
  13. Nikitin S.V., Knyazev S.P., Nikolaev A.G., Voloch A.M., Kirichenko A.V., Savina M.A., Yermolaev V.I., Yudin O.P., Bekenev V.A., Aytazarov R.B. Diversity of wild and domestic pig populations estimated by a set of serum allotypes. *Russian Journal of Genetics*, 2006, 42(3): 317-326 (doi: 10.1134/S1022795406030136).
  14. Nikitin S.V., Yudin N.S., Knyazev S.P., Aytazarov R.B., Kobzev V.F., Bekenev V.A., Savina M.A., Yermolaev V.I. Frequency of chromosomes carrying endogenous retroviruses in the populations of domestic pig and wild boar. *Russian Journal of Genetics*, 2008, 44(6): 686-693 (doi: 10.1134/S1022795408060082).
  15. Nikitin S.V., Knyazev S.P., Shvebel T.I., Goncharenko G.M. Dynamics of heterozygosity and its correlation with fitness in a population of domestic pigs. *Russian Journal of Genetics*, 2009, 45(10): 1238-1246 (doi: 10.1134/S1022795409100123).
  16. Nikitin S.V., Yudin N.S., Knyazev S.P., Aytazarov R.B., Bekenev V.A., Deeva V.S., Goncharenko G.M., Kobzev V.F., Savina M.A., Ermolaev V.I. Differentiation of wild boar and domestic pig populations based on the frequency of chromosomes carrying endogenous retroviruses. *Natural Science*, 2010, 2: 527-534 (doi: 10.4236/ns.2010.26066).
  17. Yermolaev V.I., Savina M.A., Knyazev S.P., Yudin N.S., Aytazarov R.B., Bekenev V.A., Deeva V.S., Nikitin S.V. Study of swine alpha macroglobulin gene family polymorphism in the context of some problems of animal breeding. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2013, 3(3): 225-232 (doi: 10.1134/S2079059713030040).
  18. Knyazev S.P., Nikitin S.T. Standardizing selection and its consequences for genetic population structure. *Russian Journal of Genetics*, 2011, 47(1): 90-99 (doi: 10.1134/S1022795411010030).
  19. Nikitin S.V., Knyazev S.P., Ermolaev V.I. Model of genetic control of the number and location of nipples in domestic Pig. *Russian Journal of Genetics*, 2012, 48(11): 1128-1140 (doi: 10.1134/S1022795412110075).
  20. Nikitin S.V., Knyazev S.P., Yermolaev V.I. Genetic components and the uncertainty of the phenotypic realization of the mass of newborns in domestic pigs *Sus scrofa*. *Russian Journal of Genetics*, 2014, 50(1): 61-70 (doi: 10.1134/S1022795414010086).
  21. Никитин С.В., Князев С.П., Орлова Г.В., Бекенёв В.А., Данильченко Н.В. Модель влияния гомо- или гетерозиготности животных на интенсивность их роста. *Генетика*, 2005, 41(2): 237-245.
  22. Quintanilla R., Milan D., Bidanel J.-P. A further look at quantitative trait loci affecting growth and fatness in a cross between Meishan and Large White pig populations. *Genet. Sel. Evol.*, 2002, 34: 193-210 (doi: 10.1186/1297-9686-34-2-193).
  23. Sato S., Oyamada Y., Atsugi K., Nade T., Sato Sh.-I., Kobayashi E., Mitsuhashi T., Nirasawa K., Komatsuda A., Saito Y., Terai S., Hayaishi T., Sugimoto Y. Quantitative trait loci analysis for growth and carcass traits in a Meishan x Duroc F<sub>2</sub> resource population. *J. Anim. Sci.*, 2003, 81: 2938-2949.
  24. Damgaard L.H., Rydmer L., Løvendahl P., Grandinson K. Genetic parameters for within-litter variation in piglet birth weight and change in within-litter variation during suckling. *J. Anim. Sci.*, 2003, 81: 604-610.
  25. Rothschild M.F., Hu Z.-L., Jiang Z. Advances in QTL mapping in pigs. *Int. J. Biol. Sci.*, 2007, 3(3): 192-197 (doi: 10.7150/ijbs.3.192).
  26. NCBI Map Viewer, 2011 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/projects/mapview/>).
  27. Инструкция по бонитировке свиней. М., 1976.
  28. Волкопялов Б.П. Свиноводство. Л., 1968.
  29. Кабанов В.Д. Повышение продуктивности свиней. М., 1983.
  30. Попов И.С. Кормовые нормы и кормовые таблицы. М., 1948.
  31. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990.
  32. Иоганссон И., Рендель Я., Граверт О. Генетика и разведение домашних животных. М., 1970.
  33. Любищев А.А. Дисперсионный анализ в биологии. М., 1986.
  34. Князев С.П., Никитин С.В., Ермолаев В.И. Генетика крупноплодности свиней: половой диморфизм и генетический контроль массы новорожденных поросят. *Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет)*, 2013, 1(26): 46-57.

## CHANGES OF VECTORS OF SELECTION FOR PIGLET'S NEWBORN WEIGHT DURING POPULATION FORMATION IN NEW ENVIRONMENT CONDITIONS

S.P. Knyazev<sup>1</sup>, S.V. Nikitin

<sup>1</sup>Novosibirsk State Agrarian University, 160, ul. Dobrolyubova, Novosibirsk, 630039 Russia, e-mail knyser@rambler.ru;

<sup>2</sup>Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, 10, prosp. Lavrentieva, Novosibirsk, 630090 Russia, e-mail nsv1956@mail.ru

Received August 13, 2013

doi: 10.15389/agrobiology.2014.6.86eng

### Abstract

Studying changes of gene pools of populations of the domestic animals caused by selection and reflecting micro evolutionary processes, represents both practical and theoretical interest. As a rule, in such works the qualitative traits controlled by the principle «one genotype — one phenotype» are used that significantly simplifies the analysis. We investigated dynamic processes in Landrace population of domestic pigs (*Sus scrofa domesticus*), having estimated a variation of one of continuous quantitative traits, the newborn piglet weight, for which similar relationship is not unambiguous. Statistical analysis of the zootechnical register data was carried out on more than 26 thousand pigs that were born within 23 years at an experimental farm (Novosibirsk Province), being the regional authorized Landrace breed nucleus. Ancestors of the formed population were delivered from Latvia in the early 1960s. They were the elite young animals estimated on a standard complex of selection traits. The entire period of existence of population the formation of its breeding nuclear was carried out on a complex of traits according to existing Instruction for estimation of breeding value of pigs. As the Instruction didn't contain standards on a large newborn weight, the selection on the specified trait wasn't made. The changes of statistical parameters of the newborn weight in piglets were estimated for each year of the observation, because the analyzed livestock was not a model laboratory population, but a typical breeding commercial herd in which continuous variability of a trait is interfaced to continuous «sliding» alternations of generations and the variability of age structure. During long-time analysis of the dynamics of this unselected trait, the directional (moving) selection on genotypes for the loci controlling growth rate of pigs in ontogenesis (in pre- and post-natal periods) is revealed. In the populations where such selection works, the newborn weight of piglets can be used for forecasting pig weight during the postnatal period. Application of «parent—descendant» regression on the newborn weight allowed to estimate the duration of a population gene pool adaptation to new environment. It appeared that process of adaptation lasted nearly two decades that maked five full changes of the generations. In the same population at the same time the stabilizing selection optimized an individual animal weight at birth, cutting both minimum and maximum values. The described mechanism includes cyclic vector changes towards driving selection against the stabilizing selection vectors and thus maintains the population polymorphism on loci which control pre-natal growth and large weight in the newborns. An observed unevenness of wavy change of these cycles should be also noted.

Keywords: pigs, *Sus scrofa domesticus*, Landrace, population, adaptation, piglet's newborn weight, regression, the vector of selection, directional (moving) selection, stabilizing selection, microevolution processes.

### Новые книги

Студенцов А.П., Шипилов В.С., Никитин В.Я. и др. **Акушерство, гинекология и биотехника репродукции животных**. М.: изд-во «КолосС», 2012, 439 с.

В учебнике рассмотрены анатомия и физиология органов размножения, способы осеменения животных, физиология и патология беременности, родов и послеродового периода. Изложены вопросы иммунологи-

ческих взаимоотношений при оплодотворении и беременности, взаимосвязи нервной, эндокринной и иммунной систем в регуляции гомеостаза. Даны сведения по акушерской терапии, болезням молочной железы, гинекологии домашних животных. Внесены изменения и дополнения в разделы трансплантации зародышей, физиологии размножения пушных зверей, импотенции производителей, профилактики бесплодия животных и т.д.