

УДК 636.4:636.082.13

ВАРИАЦИЯ МАССЫ НОВОРОЖДЕННОЙ ОСОБИ У ДОМАШНИХ СВИНЕЙ И ПРОЦЕСС АДАПТАЦИИ

© 2014 г. С.В. Никитин¹, С.П. Князев², В.И. Ермолаев¹

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

Поступила в редакцию 7 июля 2013 г. Принята к публикации 1 октября 2013 г.

В статье показано, что динамика изменений массы новорожденной особи у домашних свиней отражает процесс адаптивных изменений генофонда популяции. Результаты исследования демонстрируют, что у домашних свиней приведение генофонда популяции в соответствие с изменившимися условиями среды может быть длительным процессом и включает по крайней мере два временных отрезка, на протяжении которых действуют разные векторы отбора. На первом отрезке происходит формирование положительной связи между массой особи при рождении и массой в зрелом возрасте, во время второго – разрушение этой связи.

Ключевые слова: масса новорожденной особи при рождении, материнский эффект, неоднозначность, генофонд, адаптация.

ВВЕДЕНИЕ

В работах, посвященных изменениям генофонда популяций, как правило, используют качественные признаки (Левонтин, 1978; Ли, 1978; Солбриг О., Солбриг D., 1982; Кайданов, 1996). Это предпочтение вполне понятно, так как качественным признакам присуща однозначность связи генотипа с фенотипом (один генотип – один фенотип), что существенно облегчает построение моделей и анализ фактического материала. При анализе микроэволюционных процессов, происходящих в популяциях свиней, основной упор также всегда делался на качественные признаки (генетические маркеры) (Laval *et al.*, 2000; Ciobanu *et al.*, 2001; Kaul *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2004; Kim *et al.*, 2005; Thuу *et al.*, 2006). В настоящем исследовании для этой цели был использован непрерывный количественный признак – масса новорожденной особи. Выбор данного признака обусловлен тем, что он не подвергается искусственному

тбору, так как стандарты для него не предусмотрены (Инструкция ..., 1976). При этом масса новорожденной особи у домашних свиней – признак, генетический контроль которого в настоящее время уже изучен: картировано около 100 QTL (локусов количественных признаков), отвечающих за массу особи, в том числе 7 из них – непосредственно за массу при рождении (www.ncbi.nlm.nih.gov/projects/mapview/).

Целью настоящего исследования является анализ динамики изменений генофонда популяции, связанный с контролем массы новорожденной особи, т. е. с контролем пренатального роста домашних свиней.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на свиньях породы ландрас, которых разводили в Экспериментальном хозяйстве СО АН СССР с 1961 г. по 1987 г. Родоначальниками популяции стали привезенные из Прибалтики 10 хряков и 89

свинок. На протяжении практически всего периода существования в популяции было принято индивидуальное взвешивание каждой особи при рождении. Для анализа были использованы выборки объемом не менее 100 особей, в которых признак (масса при рождении) был измерен у потомков и обоих родителей. Общий объем массива данных включает 21 461 особь, которые родились с 1964 г. по 1986 г. Статистическую обработку данных проводили методами дисперсионного и регрессионного анализа (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Вариация массы новорожденной особи в популяции на протяжении 23 лет имела положительный, хотя и недостоверный, линейный тренд (табл. 1), тогда как в ее эффективной части (репродуктивном ядре, воспроизводящем составе) эти тренды выражены существенно сильнее и значимы статистически (табл. 1). Следовательно, положительный тренд признака в популяции является результатом трендов в родительских группах.

Высокие по сравнению с популяцией значения признака в репродуктивном ядре указывают на отбор в воспроизводящий состав особей с массой при рождении большей, чем среднее для популяции значение, что может быть следствием трех основных причин:

- 1) естественный отбор по жизнеспособности в подсосный период (Понд, Хаупт, 1983);
- 2) положительная связь массы при рождении с массой при отъеме (Кабанов, 1983);
- 3) стандартизирующий отбор по массе при отъеме (Инструкция ..., 1976).

Совокупное действие перечисленных причин увеличивает вероятность попадания в эффективную часть популяции крупных при рождении особей, мелкие либо погибают в подсосный период, либо выбраковываются при отъеме как несоответствующие требованиям стандарта племенных свиней.

Анализ динамики изменения признака на протяжении исследуемого периода показывает, что связь между годом рождения и массой новорожденной особи отнюдь не линейна. Во всех трех группах (потомки, матери, отцы) достоверность аппроксимации (величина R^2 программы

Microsoft Excel) для параболы второго порядка выше, чем для линейной функции (рис. 1). В наибольшей степени это явление выражено в группе потомков (рис. 1, а), слабее – матерей (рис. 1, б) и еще слабее – отцов (рис. 1, в), что вполне согласуется с жесткостью отбора в эти группы:

1. Потомки (популяция) – группа особей без отбора;
2. Матери – группа особей, удовлетворяющих минимальным требованиям стандарта по живой массе после отъема;
3. Отцы – группа особей, соответствующих или превышающих максимальные требования стандарта.

Параболическая форма зависимости массы новорожденной особи от года рождения (рис. 1, а) указывает на то, что в популяции имело место событие, после которого положительный тренд признака сменился на отрицательный. Последствия этого события наиболее выражены у потомков (как у группы без отбора) и в меньшей степени – в эффективной части популяции. Для того чтобы понять, что же произошло в популяции, придется обратиться к истории ее создания. Родоначальники популяции были завезены в Западную Сибирь из Прибалтики в 1961 г. и оказались в новых для породы ландрас условиях окружающей среды. Молодняк домашних свиней наиболее чувствителен к неблагоприятным внешним воздействиям в подсосный период, а высокая масса при рождении дает особи ряд преимуществ, которые повышают вероятность выживания (Понд, Хаупт, 1983; Кабанов, 1983) и, соответственно, попадания в эффективную часть популяции. Благодаря этому естественный отбор крупных при рождении особей становится одним из элементов адаптации ландрасов к новым условиям существования. Сочетание этого отбора и стандартизации племенных животных по живой массе, начиная с двухмесячного возраста (Инструкция ..., 1976), должно было породить генетически обусловленную, устойчивую положительную связь высокой скорости пре- и постнатального роста. Формирование этой связи состоит из 2 этапов. На первом этапе в изменившихся условиях внешней среды те преимущества, которые в подсосный период имеет крупная при рождении особь, позволяют

Таблица 1

Динамика изменений массы новорожденной особи
в популяции домашних свиней породы ландрас

Год	Количество особей			Масса при рождении, кг		
	Популяция (потомки)	Репродуктивное ядро		Популяция (потомки)	Репродуктивное ядро	
		матери	отцы		матери	отцы
1964	524	40	9	0,98 ± 0,007	1,24 ± 0,040	1,40 ± 0,116
1965	405	31	14	1,14 ± 0,012	1,13 ± 0,032	1,08 ± 0,074
1967	262	28	10	1,16 ± 0,013	1,15 ± 0,041	1,19 ± 0,038
1968	355	30	6	1,20 ± 0,007	1,14 ± 0,046	1,18 ± 0,048
1969	592	56	10	1,29 ± 0,019	1,36 ± 0,046	1,38 ± 0,092
1970	1027	100	22	1,26 ± 0,004	1,35 ± 0,030	1,48 ± 0,063
1971	1116	94	17	1,38 ± 0,009	1,45 ± 0,032	1,37 ± 0,051
1972	1506	106	24	1,47 ± 0,007	1,46 ± 0,030	1,38 ± 0,074
1973	1652	122	14	1,33 ± 0,012	1,46 ± 0,025	1,39 ± 0,075
1974	1255	98	15	1,42 ± 0,005	1,43 ± 0,025	1,37 ± 0,064
1975	1066	73	15	1,35 ± 0,009	1,44 ± 0,025	1,39 ± 0,070
1976	748	74	16	1,42 ± 0,010	1,51 ± 0,025	1,44 ± 0,055
1977	1329	92	22	1,18 ± 0,008	1,49 ± 0,017	1,56 ± 0,056
1978	1451	109	26	1,28 ± 0,007	1,24 ± 0,026	1,18 ± 0,076
1979	1720	115	30	1,35 ± 0,007	1,35 ± 0,023	1,47 ± 0,040
1980	1187	101	32	1,31 ± 0,008	1,36 ± 0,023	1,48 ± 0,047
1981	1663	128	33	1,34 ± 0,007	1,34 ± 0,024	1,56 ± 0,063
1982	1114	79	29	1,34 ± 0,010	1,44 ± 0,033	1,51 ± 0,039
1983	724	67	24	1,45 ± 0,012	1,47 ± 0,037	1,59 ± 0,062
1984	562	53	15	1,30 ± 0,014	1,49 ± 0,046	1,55 ± 0,061
1985	853	74	23	1,24 ± 0,010	1,47 ± 0,034	1,55 ± 0,058
1986	350	31	10	1,12 ± 0,009	1,37 ± 0,038	1,32 ± 0,053
r_{xy}				0,33 _{нд}	0,57 $P < 0,01$	0,61 $P < 0,01$

Примечание. r_{xy} – коэффициент корреляции между годом (x) и массой при рождении (y).

ей стать кандидатом на попадание в эффективную часть популяции. Следовательно, за место в репродуктивном ядре будут конкурировать особи с высокой массой при рождении и, соответственно, действие аллелей, обеспечивающих высокую скорость пренатального роста, продлится на более поздние стадии развития вне зависимости от того, какие локусы будут контролировать постнатальный рост. Однако такой вариант связи высокой скорости пре- и постнатального роста, обусловленный естественным отбором крупных при рождении особей, действует только в начале процесса адаптации. Среди локусов, контролирующих

скорость пренатального роста, присутствуют и менее специфические, которые контролируют рост массы особи в целом, без разделения на пре- и постнатальный периоды (www.ncbi.nlm.nih.gov/projects/mapview/). Именно эти локусы и могут обеспечить устойчивую положительную связь скорости пре- и постнатального роста на втором этапе ее формирования, после того как выживание популяции уже обеспечено. Таким образом, положительная связь высокой скорости пре- и постнатального роста, формирующаяся на первом этапе сочетанием естественного и искусственного отборов, на втором этапе замещается аналогичной связью, но уже

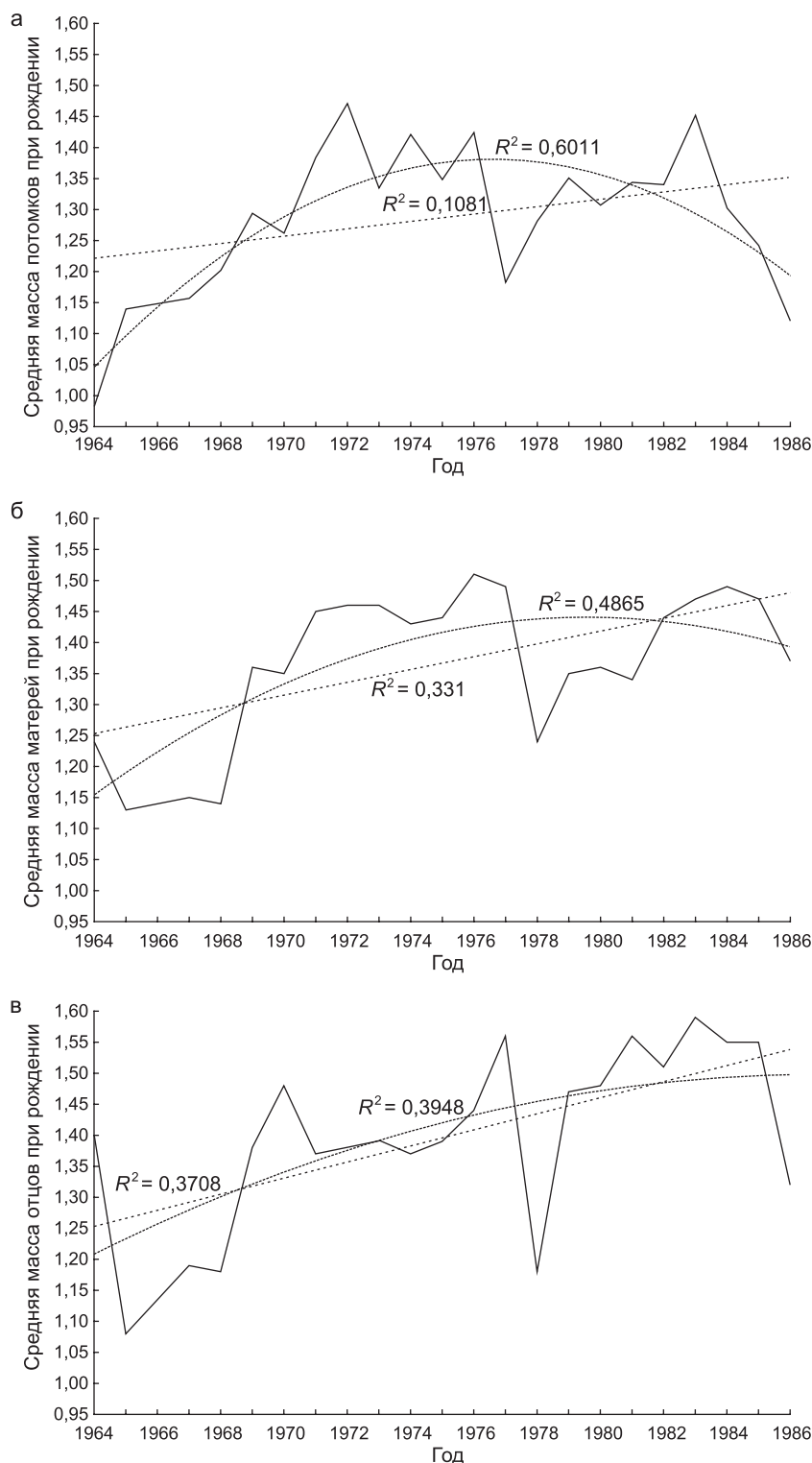


Рис. 1. Динамика изменений массы особи при рождении в популяции и репродуктивном ядре у свиней породы ландрас, привезенных из Прибалтики в Западную Сибирь в 1961 г.

а – изменения средней массы потомков при рождении (т. е. изменение средней массы новорожденной особи в популяции в целом); б – изменения средней массы при рождении матерей этих потомков; в – изменения средней массы при рождении отцов этих потомков; сплошная линия – фактические изменения; прямая пунктирная линия – линейный тренд, изогнутая пунктирная линия – парабола второго порядка.

обусловленной генетически. Необходимость в отборе по массе при рождении отпадает после приведения генофонда популяции в соответствие с условиями среды, крупные при рождении особи утрачивают свои преимущества, следовательно, утрачивает значение и разрушается положительная связь пре- и постнатальной скорости роста. В результате контролировать пре- и постнатальную скорость роста станут разные группы локусов, что повлечет снижение средней для популяции массы новорожденной особи до величины, оптимальной для данной группы пород. Вероятно, поэтому у заводских пород масса при рождении является величиной относительно стабильной и составляет около 1,2 кг (Понд, Хаупт, 1983).

Преобразование генофонда популяции, связанное с локусами, контролирующими рост массы в целом, без разделения на пре- и постнатальный периоды, отражает динамика изменения коэффициента регрессии родитель–потомок по массе особи при рождении. Допустим, что основатели популяции полиморфны по локусам, одни из которых контролируют рост массы непрерывно на протяжении пре- и постнатального периода, а другие – только в пренатальный период. Таким образом, в популяции будут присутствовать две группы особей. У первых положительная связь пре- и постнатальной скорости роста обусловлена генетически, соответственно, регрессия родитель–потомок по массе при рождении у таких особей положительна. У вторых эта связь случайна, коэффициент корреляции родитель–потомок по массе при рождении равен нулю. В эффективную часть популяции отбирают особей с высокой массой в зрелом возрасте, и она может включать обе эти группы, а их соотношение будет определять знак и величину коэффициента регрессии. При преобладании родителей со случайным сочетанием высокой пре- и постнатальной скорости роста коэффициент будет отрицательным потому, что средняя масса при рождении у потомков таких родителей стремится к значению, среднему для популяции, более низкому, чем в эффективной части. При преобладании родителей с генетически обусловленной положительной связью высокой пре- и постнатальной скорости роста коэффициент регрессии будет положительным. Момент, когда величина коэффициента рег-

рессии родитель–потомок по массе новорожденной особи преодолевает нулевое значение и становится положительным, представляется весьма важным. Так как масса особи при рождении – величина консервативная (Понд, Хаупт, 1983), смена коэффициентом регрессии знака «–» на знак «+» сигнализирует о том, что в популяции начались процессы, приводящие массу новорожденной особи в соответствие со стандартами породы по коррелирующим признакам. Чтобы получить представление об этих процессах, можно рассчитать оптимальное в данный момент для данной популяции значение признака (теоретически ожидаемый популяционный оптимум). Его сравнение с наблюдаемой в популяции фактической средней покажет вектор изменений признака и уровень реализации этого вектора. Для определения популяционного оптимума применили формулу $R = Sh^2$, где R – ответ на отбор, S – селекционный дифференциал (Мацеевский, Земба, 1988), которую в развернутом виде можно представить как $(x_n - x) = 2b_{pn}(x_p - x)$, где x_n – среднее значение признака у потомков; x_p – среднее значение признака у родителей; x – среднее значение признака в популяции, b_{pn} – коэффициент регрессии родитель–потомок. Следовательно, ожидаемое среднее, оно же оптимальное, значение признака равно $x = \frac{x_n - 2b_{pn}x_p}{1 - 2b_{pn}}$.

Были рассчитаны коэффициенты регрессии между значением признака у родителя (матери или отца) и средним значением признака у потомков (табл. 2). Вариация этих величин имеет положительные линейные тренды, которые, как и ожидалось, в начальный период содержат протяженные отрезки с отрицательными значениями (рис. 2). Линия тренда коэффициента регрессии мать–потомки пересекает ось X в 1973 г. (рис. 2, а), а точка пересечения тренда регрессии отец–потомки с осью X лежит между 1978 и 1979 годами (рис. 2, б).

Линии динамики популяционных оптимумов, рассчитанных по значениям коэффициентов регрессии мать–потомки и отец–потомки (табл. 2), соответствуют параболам второго порядка (рис. 3). Сопоставление парабол ожидаемых оптимумов с параболой фактических средних популяционных значений показывает, что они, независимо от того, использованы ли

Таблица 2

Динамика изменения регрессии родитель-потомки
и оптимальной массы новорожденной особи
в популяции домашних свиней породы ландрас

Год	Регрессия		Оптимальная масса новорожденного потомка, соответствующая регрессии		Год	Регрессия		Оптимальная масса новорожденного потомка, соответствующая регрессии	
	Мать– потомки	Отец– потомки	Мать– потомки	Отец– потомки		Мать– потомки	Отец– потомки	Мать– потомки	Отец– потомки
1964	0,084	–0,006	0,93	0,99	1976	0,023	–0,056	1,42	1,43
1965	–0,386	–0,140	1,14	1,13	1977	0,100	0,038	1,17	1,15
1967	–0,218	–0,670	1,16	1,18	1978	–0,034	0,052	1,28	1,29
1968	–0,090	–0,111	1,19	1,20	1979	–0,021	0,007	1,35	1,35
1969	0,193	0,212	1,28	1,23	1980	–0,106	–0,045	1,32	1,32
1970	0,030	–0,007	1,26	1,26	1981	0,079	–0,009	1,34	1,35
1971	0,234	–0,189	1,33	1,38	1982	–0,077	0,224	1,35	1,20
1972	0,018	–0,063	1,47	1,46	1983	0,142	0,142	1,45	1,44
1973	0,029	–0,067	1,33	1,34	1984	0,195	0,110	1,19	1,23
1974	0,051	–0,030	1,42	1,42	1985	0,209	0,203	1,12	1,03
1975	–0,022	–0,070	1,36	1,35	1986	–0,019	–0,150	1,13	1,17

для расчета показателя матери или отца, проходят ниже линии фактических средних (рис. 3, а). Следовательно, обусловленный генотипами родителей вектор изменений массы новорожденной особи направлен на ее уменьшение.

Обращает на себя внимание то, что параболы оптимумов соприкасаются с параболой фактических средних в 1973 г. (рис. 3, а), т. е. в точке пересечения оси X линией тренда регрессии мать–потомки (рис. 2, а), несмотря на то что точка пересечения линии тренда регрессии отец–потомки с осью X лежит существенно дальше (рис. 2, б). Кроме того, 1973 год является еще и точкой пересечения оптимумов (рис. 3, б). Графики изменения коэффициентов регрессии и популяционных оптимумов признака (рис. 2, 3) указывают на то, что событие, которое привело к появлению нисходящей ветви динамики изменений массы новорожденной особи в популяции и ее эффективной части (рис. 1), произошло в 1973 г. Заключалось оно, очевидно, в том, что значение массы при рождении достигло предельной для популяции величины, при которой отбор стал неэффективен. На этом первый этап адаптивного преобразования генофонда

завершился. Окончание периода первичной адаптации изменило внутренний смысл связи высокой массы при рождении с высокой массой в зрелом возрасте. До 1973 г. эта связь выглядела следующим образом: высокая масса особи при рождении (предмет отбора) → высокая вероятность попадания в эффективную часть популяции в связи с недостатком или отсутствием конкурентов; после 1973 г.: высокая масса особи в зрелом возрасте (предмет отбора) → генетически обусловленная связь пре- и постнатальной скорости роста массы → высокая масса особи при рождении. Таким образом, на первом этапе действует естественный отбор и его следствием являются крупные при рождении особи в эффективной части популяции. На втором этапе действует искусственный отбор и его следствием являются крупные в зрелом возрасте особи, которые в результате положительной связи пре- и постнатальной скорости роста были крупными и при рождении.

Разделение исследуемого периода на два временных отрезка, 1964–1973 гг. и 1973–1986 гг., показало, что на первом из них в выборке потомков наблюдается достоверный рост массы особи

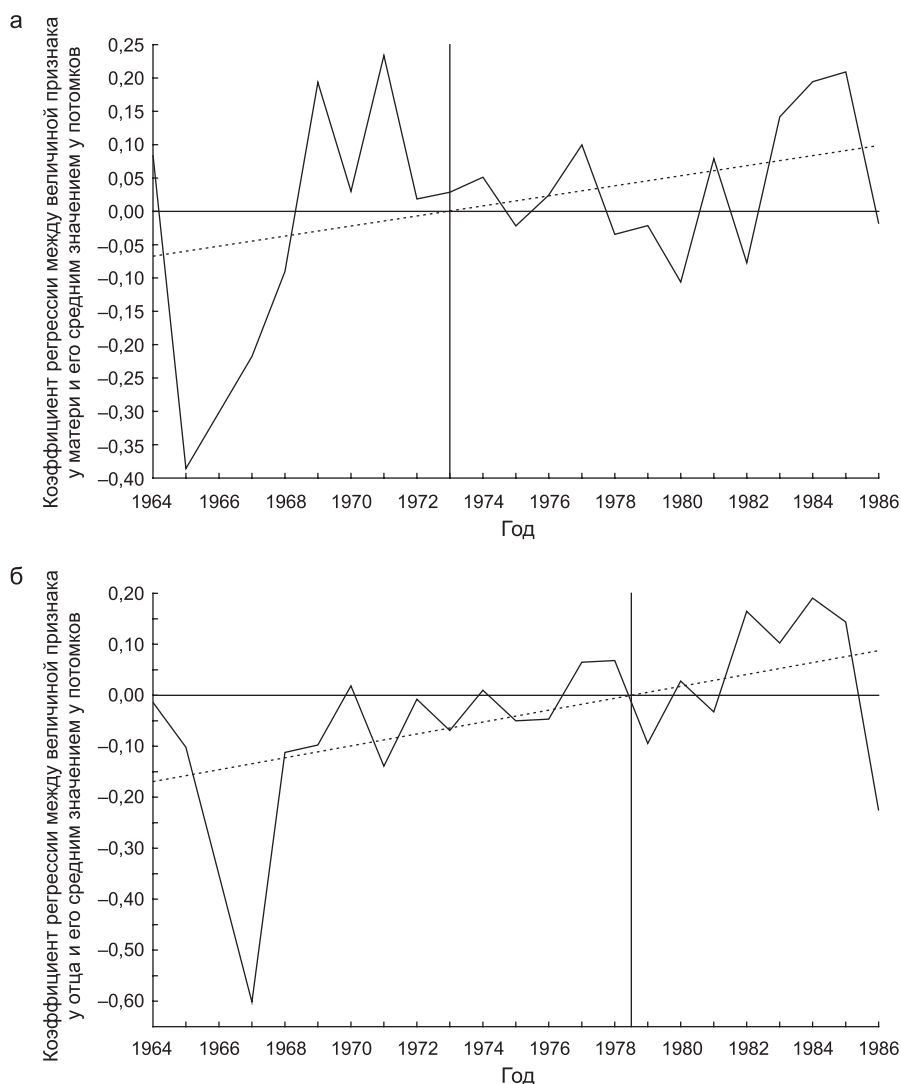


Рис. 2. Изменение коэффициентов регрессии родитель–потомок в популяции свиней породы ландрас в процессе адаптации к условиям Западной Сибири.

Сплошная ломаная линия – фактические изменения, прямая пунктирная линия – линейный тренд.

при рождении ($r_{1964-1973} = 0,92$, $P < 0,001$), на втором – статистически незначимое снижение величины признака ($r_{1973-1986} = -0,41$) (рис. 4, а). В выборке отцов положительный тренд признака присутствует на обоих временных отрезках (рис. 4, в) и хотя в каждом отдельном случае он недостоверен ($r_{1964-1973} = 0,51$ и $r_{1973-1986} = 0,32$), в целом за весь исследуемый период он статистически значим (табл. 1). В группе матерей картина подобна наблюдаемой у потомков (рис. 4, б): статистически значимый положительный тренд на первом отрезке ($r_{1964-1973} = 0,84$, $P < 0,01$) и недостоверный отрицательный – на втором ($r_{1973-1986} = -0,06$). В целом с 1964 г. по 1973 г.

в популяции присутствует отбор, направленный на повышение массы особи при рождении, с 1973 г. по 1986 г., несмотря на то что репродуктивное ядро по-прежнему содержит особей с массой при рождении большей, чем популяционная средняя, этот отбор не эффективен (рис. 4). Таким образом, в 1973 г. масса особи при рождении достигла максимального, предельного для исследуемой популяции, значения, после чего действие естественного отбора, направленного на ее повышение, прекратилось. Начали действовать процессы, приводящие величину признака в соответствие с показателями продуктивности заводских европейских пород,

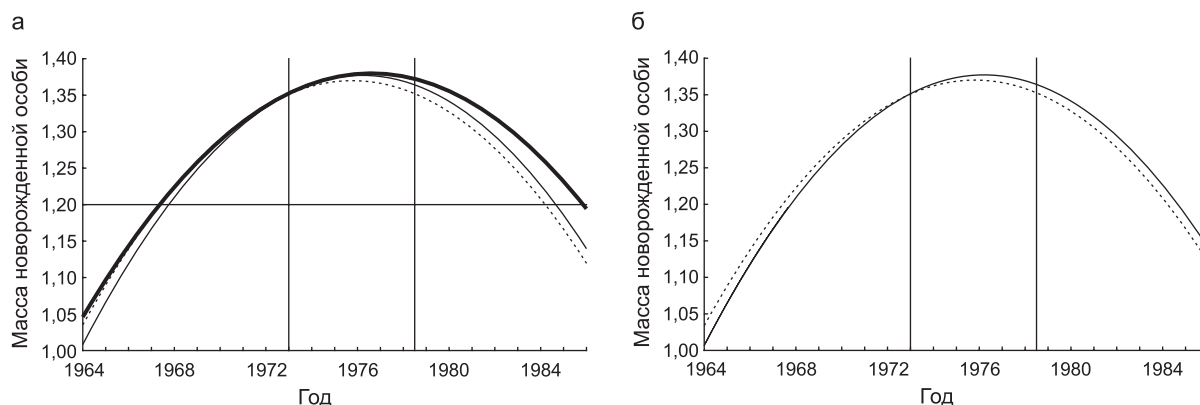


Рис. 3. Изменения популяционного оптимума массы особи при рождении в процессе адаптации ландрасов к условиям Западной Сибири.

Жирная линия – парабола фактических изменений среднего для популяции значения; тонкая сплошная линия – оптимумы, рассчитанные по показателям матерей; пунктирная линия – оптимумы, рассчитанные по показателям отцов.

т. е. к значению, равному 1,2 кг (Кабанов, 1983; Понд, Хаупт, 1983).

Представление об изменениях в генофонде популяции можно получить по динамике изменений силы влияния генотипов и фенотипов родителей на величину признака у потомков. В настоящем исследовании силу влияния факторов: отец (генотип отца), мать (генотип матери), фенотип отца (масса отца при рождении) и фенотип матери (масса матери при рождении) оценивали дисперсионным методом по формуле Снедекора (Лакин, 1990). Для этой цели использовали однофакторные дисперсионные комплексы, в которых в качестве факторов поочередно выступали отцы, матери, фенотипы отцов (масса отца при рождении в килограммах, округленная до одного знака после нуля), фенотипы матерей (аналогичные фенотипам отцов), а в качестве результирующего признака – масса потомка при рождении. Исследование показало, что на протяжении всего изучаемого периода сила влияния отца меньше силы влияния матери (табл. 3, рис. 5, а). Таким образом, присутствует материнский эффект, при котором кроме непосредственного вклада материнского генотипа в генотип потомков имеет место влияние материнского фенотипа на проявление признака у потомков. Значение результирующего признака формируют две компоненты влияния генотипа матери на фенотип потомка:

1. Генотип матери → генотип потомка → фенотип потомка.

2. Генотип матери → фенотип матери → фенотип потомка.

Первая компонента материнского влияния на фенотип потомка идентична влиянию генотипа отца. За нее отвечают локусы, непосредственно контролирующие пренатальный рост массы. Вторая компонента представляет собственно материнский эффект и обусловлена влиянием организма матери на внутриутробное развитие потомков. Она, очевидно, обусловлена локусами, контролирующими особенности поступления питательных веществ от матери к плоду, размеры тела матери и т. п. Вторая компонента влияет не на отдельного потомка, а на всю группу однопометников. С 1964 г. по 1986 г. сила влияния отца на массу потомков при рождении остается величиной относительно стабильной, подверженной лишь случайным выборочным колебаниям (рис. 5, а), со слабо выраженным, статистически незначимым положительным линейным трендом (табл. 3). В этот же период сила влияния генотипа матери имеет достоверный отрицательный линейный тренд (табл. 3). Разделение периода существования популяции на два временных отрезка: 1964–1973 гг. и 1973–1986 гг. показало, что превышение силы влияния матери над силой влияния отца на первом отрезке относится к превышению на втором отрезке приблизительно как 3 : 2 (рис. 5, а). На первом отрезке динамики сил влияния обоих генотипических факторов имеют статистически незначимый отрицательный тренд,

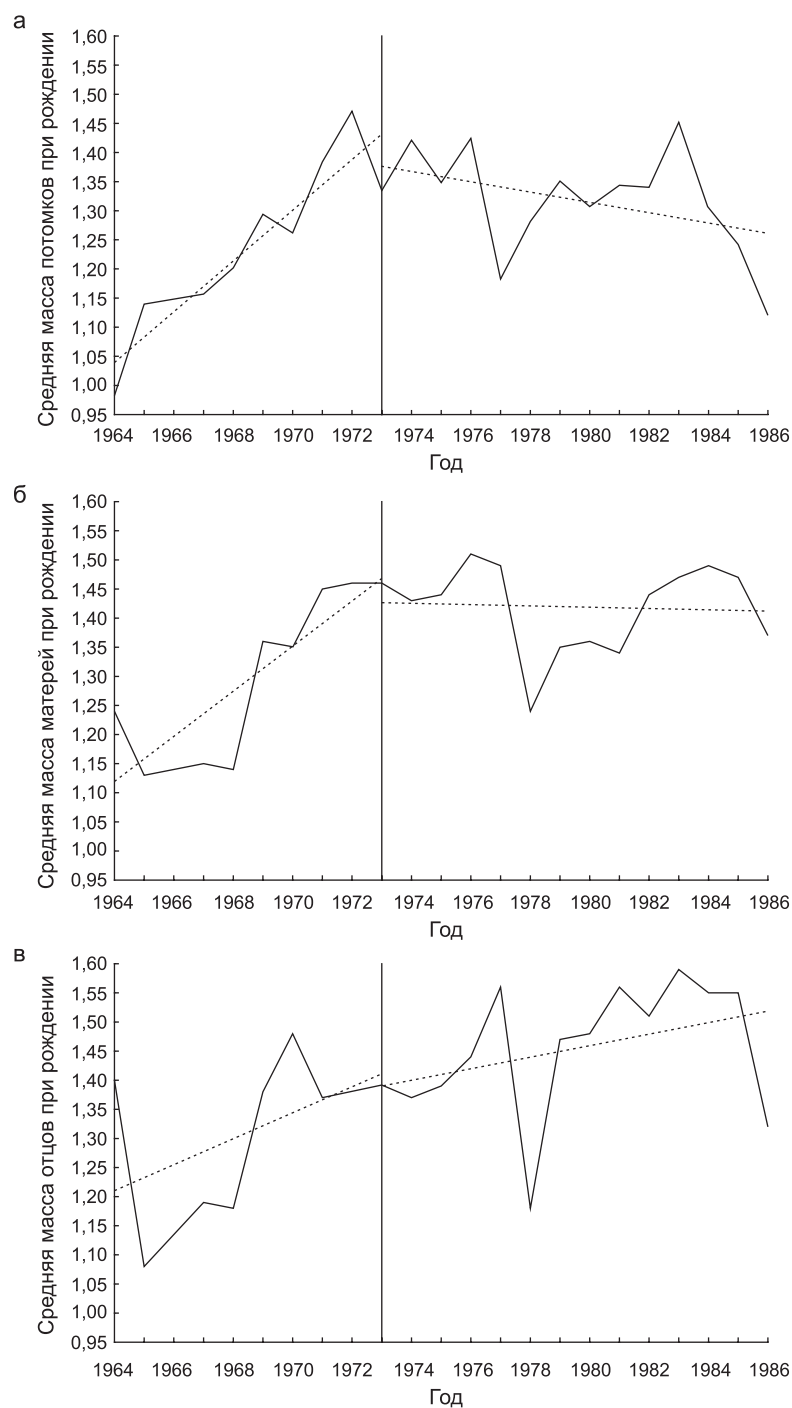


Рис. 4. Динамика изменений массы особи при рождении в популяции и репродуктивном ядре в два периода адаптации, различающихся по эффективности отбора по данному признаку.

Сплошная ломаная линия – фактические изменения, пунктирная линия – линейный тренд.

на втором – статистически незначимый тренд положителен. Параллельность линий тренда сил влияния отца и матери на каждом из отрезков (рис. 5, а) дает основание полагать, что их наклон обусловлен изменениями компоненты,

формируемой локусами, отвечающими за пренатальный рост. Ступенчатость же изменения силы влияния матери (рис. 5, а) является результатом изменения силы влияния материнского эффекта.

Таблица 3

Динамика изменений силы влияния факторов на массу новорожденной особи
в популяции домашних свиней породы ландрас

Год	Генотип		Фенотип		Материнский эффект	Неоднозначность связи генотипа с фенотипом	
	отца	матери	отца	матери		у отцов	у матерей
1964	0,045	0,427	0,047	0,029	0,382	–0,002	0,397
1965	0,166	0,431	0,059	0,203	0,265	0,108	0,228
1967	0,171	0,669	0,188	0,127	0,498	–0,016	0,542
1968	0,029	0,405	0,008	0,089	0,376	0,021	0,316
1969	0,217	0,560	0,081	0,185	0,343	0,136	0,376
1970	0,133	0,525	0,083	0,042	0,392	0,050	0,483
1971	0,123	0,594	0,055	0,120	0,471	0,068	0,474
1972	0,065	0,372	0,025	0,110	0,308	0,040	0,263
1973	0,003 ^{нд}	0,320	0,006	0,028	0,317	–0,003	0,292
1974	0,085	0,251	0,026	0,012	0,166	0,059	0,239
1975	0,130	0,354	0,075	0,038	0,224	0,054	0,316
1976	0,046	0,393	0,021	0,038	0,347	0,025	0,355
1977	0,113	0,200	0,068	0,025	0,087	0,046	0,175
1978	0,074	0,243	0,044	0,027	0,169	0,030	0,215
1979	0,107	0,258	0,044	0,028	0,151	0,063	0,231
1980	0,124	0,365	0,029	0,121	0,241	0,095	0,244
1981	0,109	0,361	0,038	0,030	0,252	0,071	0,331
1982	0,121	0,395	0,037	0,038	0,274	0,084	0,357
1983	0,152	0,342	0,022	0,074	0,190	0,130	0,268
1984	0,106	0,427	0,053	0,129	0,321	0,052	0,298
1985	0,120	0,353	0,090	0,116	0,232	0,031	0,237
1986	0,105	0,300	0,083	0,041	0,195	0,022	0,259
<i>r</i>	0,02 ^{нд}	–0,51 ^{P < 0,05}	–0,15 ^{нд}	–0,28 ^{нд}	–0,58 ^{P < 0,05}	0,17 ^{нд}	–0,47 ^{P < 0,05}

П р и м е ч а н и е . *r* – коэффициент корреляции между годом и силой влияния фактора на массу; ^{нд} – недостоверно. Все остальные оценки генотипических и фенотипических факторов статистически значимы.

Так как оценка сил влияния факторов в каждом случае проводилась на одной и той же выборке, силу влияния материнского эффекта можно оценить как разность сил влияния матери и отца. Динамика изменений силы влияния материнского эффекта (рис. 5, б) подобна динамике силы влияния генотипа матери (рис. 5, а). Она имеет статистически значимый отрицательный тренд за весь период в целом (табл. 3) и ступенчатый характер при разделении периода на два отрезка. При этом линии трендов на обоих отрезках практически параллельны оси X

(рис. 5, б). Данное явление может указывать на то, что постепенные изменения генофонда популяции в конечном счете привели к качественному изменению проявления материнского эффекта. Причиной этого качественного изменения, вероятно, является достижение максимальной для популяции массы особи при рождении в 1973 г., что и ограничило материнский эффект. Воздействие материнского организма, которое в начальный период существования популяции приводило к увеличению массы группы однопометников при рождении, после достижения максимального для

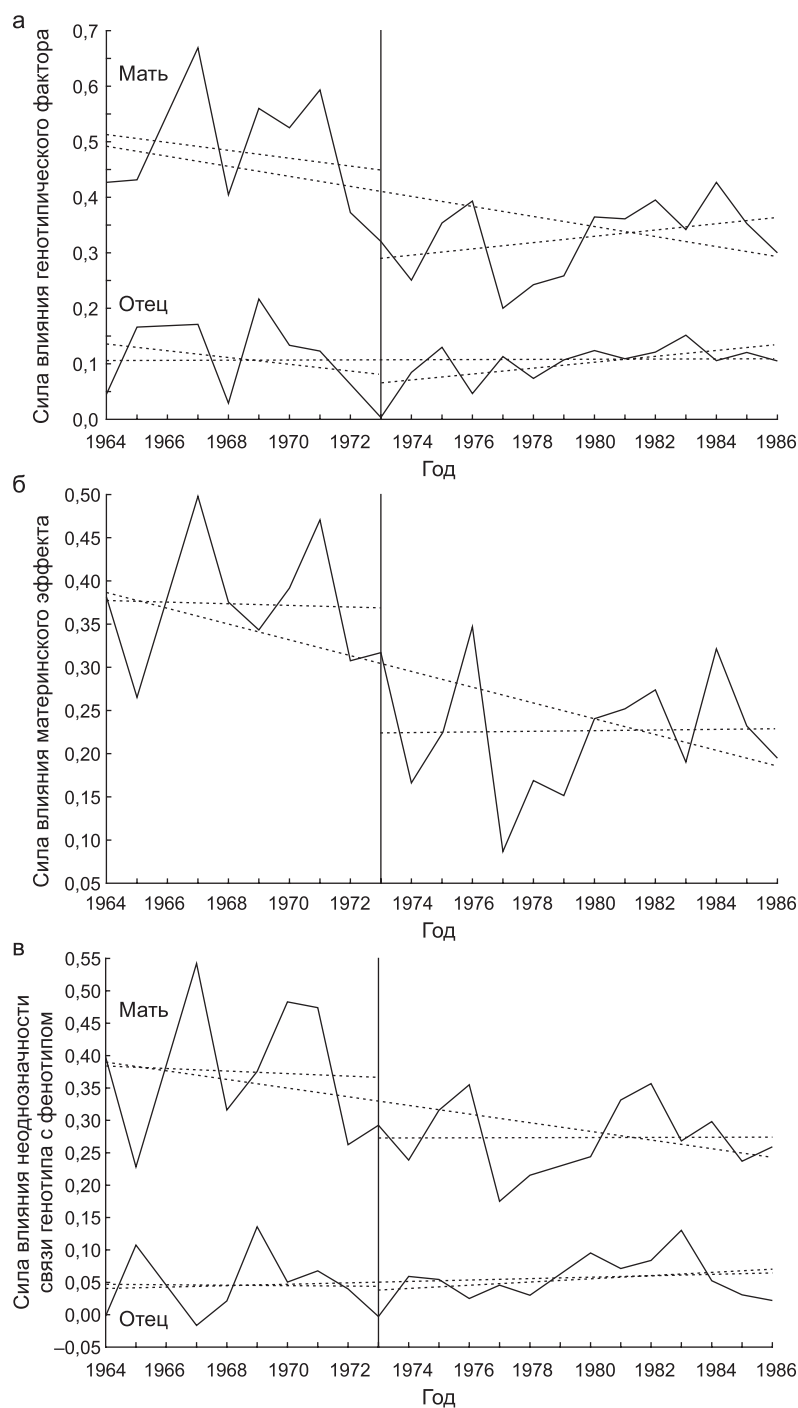


Рис. 5. Динамика изменений силы влияния генотипических факторов и их компонент в популяции свиней породы ландрас.

Сплошная ломаная линия – фактические изменения, пунктирная линия – линейный тренд.

популяции значения массы при рождении стало неэффективным – предельная величина уже достигнута реализацией собственных генотипов потомков.

Масса новорожденной особи у домашних свиней является признаком, которому свой-

ственна неоднозначность связи генотипа с фенотипом. То есть конкретному генотипу соответствует множество значений признака (фенотипов), а конкретному значению признака соответствует множество генотипов, при этом для разных генотипов число возможных к реализа-

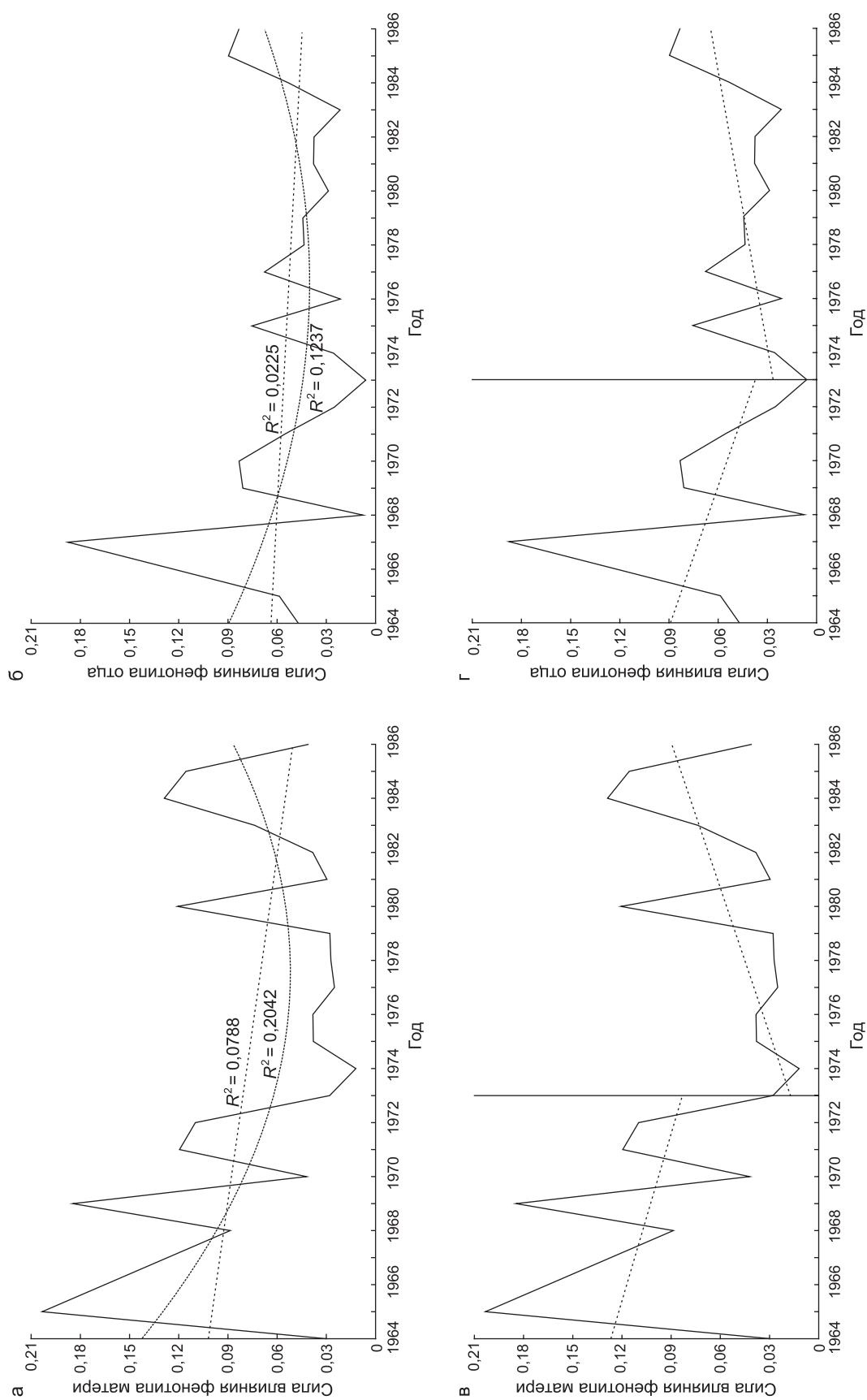


Рис. 6. Динамика изменений соответствия фенотипа генотипу в эффективной части популяции свиней породы ландрас.

Сплошная ломаная линия – фактические изменения; прямая пунктирная линия – линейный тренд; изогнутая пунктирная линия – парабола второго порядка.

ции фенотипов может быть разным (Никитин и др., 2005). Сила влияния неоднозначности связи генотипа с фенотипом на вариацию признака в группах родителей можно численно оценить как разность сил влияния генотипа и фенотипа родителей на результирующий признак (табл. 3). Динамика изменения неоднозначности связи генотипа с фенотипом показала существенные различия между отцами и матерями (рис. 5, в). На протяжении всего исследуемого периода сила влияния неоднозначности в выборках отцов существенно ниже, чем в выборках матерей, и является относительно стабильной величиной (положительный тренд статистически незначим). В выборках матерей сила влияния неоднозначности связи генотипа с фенотипом не только выше, чем в выборках отцов, но и в течение исследуемого периода достоверно снижается (табл. 3). Деление времени существования популяции на два отрезка (рис. 5, в): 1964–1973 гг. и 1973–1986 гг. показывает непрерывность ряда у отцов и ступенчатость у матерей. Неоднозначность связи генотипа с фенотипом у отцов может относиться только к локусам, контролирующим непосредственно массу особи при рождении, и сила ее влияния у отцов и матерей должна быть одинакова. Следовательно, резкое падение силы влияния неоднозначности связи генотипа с фенотипом у матерей относится к локусам материнского эффекта. Утрата частью локусов контроля над материнским эффектом или утрата всеми локусами части функций, контролирующих результат материнского воздействия на потомков после достижения популяцией максимальной массы особи при рождении, собственно говоря, и должны привести к резкому падению неопределенности связи генотипа и фенотипа у матерей (рис. 5, в).

Дисперсионный анализ также позволяет рассмотреть динамику изменений соответствия фенотипа генотипу в эффективной части популяции, которую отражают динамики изменений силы влияния фенотипов родителей на фенотипы потомков (табл. 3). Исследование показало, что сила влияния фенотипов родителей ожидаемо ниже силы влияния их генотипов, а сила влияния фенотипов матерей несколько выше, чем сила влияния фенотипов отцов (рис. 6). В течение исследуемого периода наблюдается

статистически незначимое (табл. 2) понижение силы влияния фенотипов родителей на массу новорожденных потомков, при этом парабола второго порядка более пригодна для описания этих динамик, нежели линейная функция (рис. 6, а, б). Незначительное превышение динамики силы влияния фенотипов матерей над динамикой силы влияния фенотипов отцов указывает на то, что вклад локусов, контролирующих пренатальный рост, в материнский эффект незначителен и, вероятно, зависит от локусов, контролирующих рост массы непрерывно в пре- и постнатальный периоды. Разделение динамик на два временных отрезка показывает, что на первом отрезке сила влияния фенотипов родителей снижается, а на втором – растет (рис. 6, в, г). Таким образом, соответствие фенотипов генотипу снижается в период эффективного отбора по массе при рождении и увеличивается, когда этот отбор становится неэффективным.

На первый взгляд кажется, что результаты, полученные для неоднозначности связи генотипа с фенотипом и соответствия фенотипа генотипу, противоречат друг другу (рис. 5, в, б), однако это не так. Неоднозначность связи генотипа с фенотипом и соответствие фенотипа генотипу относятся к разным элементам модели, в которой конкретному генотипу соответствует множество фенотипов, а конкретному фенотипу – множество генотипов и поэтому они различно реагируют на отбор.

Рассмотрим это на примере. Предположим, в популяции присутствуют P групп из n генотипов, каждый из которых может быть реализован в виде одного из m фенотипов. После отбора часть генотипов одной из групп, равная k , элиминирована из популяции. В результате осталось $n - k$ генотипов, каждый из которых по-прежнему может быть реализован в виде одного из m фенотипов. Неоднозначность связи генотипа с фенотипом в популяции осталась прежней и будет оставаться таковой до тех пор пока в ней будет присутствовать хоть один из принадлежащих группе генотипов. Изменение неоднозначности связи генотипа с фенотипом в популяции возможно только при изменении числа групп генотипов, контролирующих группу фенотипов. Таким образом, неоднозначность связи генотипа с фенотипом – характеристика, относящаяся к группам генотипов; ее изменения

ближе к качественным и носят ступенчатый, дискретный характер (рис. 5, в).

Рассмотрим, что при тех же условиях произойдет с соответствием генотипа фенотипу. В популяции присутствуют P групп из n генотипов, каждый из которых может быть реализован в виде одного из m фенотипов. Численно соответствие фенотипа генотипу для группы может быть представлено как отношение $\frac{n}{m}$,

а для популяции в целом как $\frac{1}{P} \sum \frac{n_i}{m_i}$. После отбора осталось $n - k$ генотипов, каждый из которых по-прежнему может быть реализован в виде одного из m фенотипов. Соответствие фенотипа генотипу уменьшилось и представляет для группы отношение $\frac{n-k}{m}$. То есть соответствие фенотипа генотипу – непрерывная, количественная величина, ее изменения прямо пропорциональны числу генотипов в группе и происходят постепенно. Таким образом, формализация понятий неопределенности связи генотипа с фенотипом и соответствия фенотипа генотипу показывает, что изменение неопределенности связано с радикальными качественными изменениями, обусловленными полной утратой или блокировкой действия группы генотипов, контролирующих группу фенотипов. Соответствие же фенотипа генотипу изменяется плавно, в зависимости от числа генотипов, контролирующих данный фенотип. Результаты исследования полностью соответствуют приведенным выше аргументам. В популяции после достижения в результате отбора максимального значения массы новорожденной особи действие части генотипов, формируемых локусами, контролирующими материнский эффект, было блокировано. Как следствие, неопределенность связи генотипа с фенотипом в группе матерей упала (рис. 5, в). Соответствие фенотипа генотипу в популяции изменялось постепенно (рис. 6). В период эффективного отбора по живой массе особи при рождении соответствие фенотипа генотипу снижалось в связи с уменьшением числа генотипов в эффективной части популяции, так как в нее отбираются особи с генотипами, обеспечивающими положительную связь высокой скорости роста в пре- и постнатальный периоды. После достижения популяцией максимального значения

массы особи при рождении отбор по данному признаку стал неэффективен. Соответственно, число генотипов в эффективной части популяции стало расти, так как стали актуальными генотипы, приводящие массу новорожденной особи в соответствие со стандартами продуктивных признаков породы ландрас.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование показало, что при анализе микроэволюционных процессов правильно выбранный количественный признак более информативен, чем традиционные качественные генетические маркеры. Динамика изменений массы новорожденной особи в популяции домашних свиней адекватно отразила тот факт, что адаптация свиней к новым условиям – процесс длительный, занимающий не одно десятилетие и включающий, по крайней мере, два этапа. Так, адаптация ландрасов к условиям Западной Сибири в целом заняла 27 лет и на момент ликвидации поголовья в 1987 г. еще не закончилась. Она включала два периода, первый из которых можно обозначить как период первичной адаптации – выживания в новых условиях, и его главным элементом является естественный отбор, а второй – как период приведения генофонда популяции в соответствие со стандартом продуктивных признаков породы, и его главной движущей силой является искусственный отбор. Период первичной адаптации длился до 1973 г. Порода ландрас приспособлена к определенному климату и технологии содержания, которые отличались от тех, в которых она оказалась в Экспериментальном хозяйстве, расположенном в Западной Сибири. Ответом на эти изменения стал естественный отбор, направленный на повышение массы новорожденной особи, так как такие особи имеют большую вероятность дожить до конца подсосного периода и при отъеме от матери имеют большую живую массу (Кабанов, 1983). При таком «удачном старте» они, как правило, и в дальнейшем сохраняют преимущество, которое существенно повышает вероятность попадания их в эффективную часть популяции. Первичная адаптация закончилась через 13 лет, в 1973 г., когда популяция достигла максимального для нее значения массы новорожденной особи. Следует заметить, что отбор крупных при рож-

дении особей у продуктивных пород свиней сам по себе не представляет селекционной ценности, поэтому для данного признака нет официально утвержденных породных стандартов. Однако, как оказалось, при смене условий существования он способен дать популяции время, необходимое для адаптации генофонда к текущим реалиям. С 1973 г. начинается второй период адаптации. Масса новорожденной особи достигла максимального, порогового, значения, и отбор по данному признаку утратил эффективность. В этот период начинается процесс, направленный на приведение массы новорожденной особи в соответствие со стандартом породы и возможностями генофонда популяции. Происходит снижение средней величины признака, так как достигнутое значение не только предельно, но и явно избыточно. Его дальнейшее увеличение возможно только при изменении признаков, связанных с ним коррелятивно, одним из которых является многоплодие (число потомков в помете). Связь между многоплодием и массой особи при рождении отрицательна, и дальнейшее увеличение массы особи при рождении может быть достигнуто только при снижении многоплодия. Однако на этом пути непреодолимым препятствием является стандартизация племенных животных. В стандартах племенных свиней заводских пород указан минимально допустимый размер помета, поэтому увеличение массы особи при рождении за счет уменьшения многоплодия ниже минимально допустимого стандартом значения невозможно: малоплодные особи подлежат выбраковке. Таким образом, стандартизирующий отбор стал препятствием для отбора естественного, направленного на увеличение массы новорожденной особи, что в конечном счете означает приведение величины признака к оптимальному для заводских пород среднему значению, равному 1,2 кг (Понд, Хаупт, 1983).

Исследование выявило, что между двумя периодами адаптации существует принципиальное качественное различие, связанное с изменением силы влияния материнского эффекта на массу потомков при рождении. В период первичной адаптации (до достижения популяцией предельного максимального значения массы особи при рождении) эффект материнского влияния на признак не ограничен (или, что более верно, нам

ничего не известно об этих ограничениях). Во второй период влияние материнского эффекта ограничено достигнутым популяцией предельным, максимальным, значением признака, которое частично блокирует материнский эффект. Таким образом, накопление в генофонде количественных изменений привело к переходу популяции на качественно новый уровень.

Работа выполнена при финансовой поддержке по базовому бюджетному проекту № VI.53.1.2.

ЛИТЕРАТУРА

- Инструкция по бонитировке свиней. Главное управление животноводства (с Государственной инспекцией по племенному делу). М.: Колос, 1976. 16 с.
- Кабанов В.Д. Повышение продуктивности свиней. М.: Колос, 1983. 256 с.
- Кайданов Л.З. Генетика популяций. М.: Высш. шк., 1996. 320 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 352 с.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.
- Мацевский Я., Земба Ю. Генетика и методы разведения животных. М.: Высш. шк., 1988. 448 с.
- Никитин С.В., Князев С.П., Орлова Г.В. и др. Модель влияния гомо- и гетерозиготности животных на интенсивность их роста // Генетика. 2005. Т. 41. № 2. С. 237–245.
- Понд У.Дж., Хаупт К.А. Биология свиньи. М.: Колос, 1983. 336 с.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Chen M., Wang A., Fu J., Li N. Different allele frequencies of MC4R gene variants in Chinese pig breeds // Arch. Tierz. 2004. V. 47. No. 5. P. 463–468.
- Ciobanu D.C., Day A.E., Nagy A. *et al.* Genetic variation in two conserved local Romanian pig breeds using type 1 DNA markers // Genet. Sel. Evol. 2001. V. 33 P. 417–432.
- Kaul R., Singh A., Vijh R K. *et al.* Evaluation of the genetic variability of 13 microsatellite markers in native Indian pigs // J. Genet. 2001. V. 80. No. 3. P. 149–153.
- Kim T.H., Kim K.S., Choi B.H. *et al.* Genetic structure of pig breeds from Korea and China using microsatellite loci analysis // J. Anim. Sci. 2005. V. 83. P. 2255–2263.
- Laval G., Iannuccelli N., Legault C. *et al.* Genetic diversity of eleven European pig breeds // Genet. Sel. Evol. 2000. V. 32. P. 187–203.
- Li S.-J., Yang S.-H., Zhao S.-H. *et al.* Genetic diversity analyses of 10 indigenous Chinese pig populations based on 20 microsatellites // J. Anim. Sci. 2004. V. 82. P. 368–374.
- Thuy N.T.D., Melchinger-Wild E., Kuss A.W. *et al.* Comparison of Vietnamese and European pig breeds using microsatellites // J. Anim. Sci. 2006. V. 84. P. 2601–2608.

WEIGHT VARIATIONS IN NEWBORN DOMESTIC PIGS AND THE ADAPTATION PROCESS

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

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

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

Summary

This article shows that weight dynamics in newborn domestic pig individuals reflects adaptive changes in the gene pool of the population. Our results show that the coordination of the gene pool with altered ambient conditions in domestic pigs may be long. It includes at least two time spans in which different selection vectors act. The first period forms a positive link between weight at birth and weight in maturity, and the second period destroys that link.

Key words: weight of a newborn individual, maternal effect, wobble, gene pool, adaptation.