

Сергей Вячеславович Никитин^{1✉}, Сергей Павлович Князев², Кирилл Сергеевич Шатохин³,
Вера Ивановна Запорожец⁴, Елена Викторовна Коршунова⁵

^{1,2,4,5}ФИЦ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия

³Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

¹nsv1956@mail.ru

ГОМО- И ГЕТЕРОЗИГОТНОСТЬ В СЕЛЕКЦИОННОЙ ГРУППЕ МИНИ-СВИНЕЙ ИЦИГ СО РАН

Цель исследования – анализ динамики двух условных аллелей предковых форм (A_k и A_m). Задачи: изучение частот аллелей A_k и A_m в ряде поколений на основании анализа родословных; изучение их динамики методами регрессионного анализа; анализ гетерозиготности и относительной приспособленности. Изучены особенности такого показателя, как «доля крови». Данный показатель можно рассматривать как индивидуальную количественную характеристику отдельной особи. С другой стороны – это вероятность передачи аллеля абстрактного локуса в ряду поколений от родителя потомку. В этом случае «доля крови» является качественным признаком, что было использовано в данном исследовании. В качестве рабочей гипотезы приняли, что крупная и мелкая формы домашней свиньи, которые являются предками селекционной группы мини-свиней ИЦИГ СО РАН, были носителями двух разных аллелей (A_k и A_m) условного локуса A , под которым понимается генный комплекс, определяющий живую массу и размеры тела взрослой особи. В репродуктивном ядре стада распределение генотипов условного локуса A не соответствует закону Харди – Вайнберга (8–16-е поколения). Расхождение наблюдаемых и ожидаемых частот растет до середины изучаемого периода (12-е поколение). После прохождения точки максимума (начиная с 13-го поколения) расхождение постепенно уменьшается. Различие ожидаемой структуры от наблюдаемой вызвано избытком гетерозигот. При этом сильно выражен недостаток гомозигот по аллелю крупной формы домашней свиньи. Стабильное соотношение частот аллелей условного локуса A на протяжении девяти поколений дает основание полагать, что исследуемая популяция находится в состоянии устойчивого равновесия, обусловленного преимуществом гетерозигот при отборе в репродуктивное ядро. Очевидно, именно благодаря преимуществу гетерозиготного генотипа аллель крупной формы сохраняется в селекционной группе.

Ключевые слова: мини-свиньи ИЦИГ СОРАН, крупная форма свиньи, мелкая форма домашней свиньи, «доля крови», гетерозиготность, приспособленность, гетерозис

Для цитирования: Никитин С.В., Князев С.П., Шатохин К.С., и др. Гомо- и гетерозиготность в селекционной группе мини-свиней ИЦИГ СО РАН // Вестник КрасГАУ. 2026. № 2. С. 121–138. DOI: 10.36718/1819-4036-2026-2-121-138.

Финансирование: работа поддержана бюджетным проектом № FWNR-2022-0023.

Sergey Vyacheslavovich Nikitin^{1✉}, Sergey Pavlovich Knyazev², Kirill Sergeevich Shatokhin³,
Vera Ivanovna Zaporozhets⁴, Elena Viktorovna Korshunova⁵

^{1,2,4,5}FRC Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

³Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

¹nsv1956@mail.ru

HOMO- AND HETEROZYGOSITY IN THE MINI-PIGS BREEDING GROUP OF THE INSTITUTE OF CYTOLOGY AND GENETICS SB RAS

The aim of the study is to analyze the dynamics of two conditional alleles of ancestral forms (A_k and A_m). Objectives: to study the frequencies of the A_k and A_m alleles over several generations based on pedigree analysis; to study their dynamics using regression analysis methods; to analyze heterozygosity and relative fitness. The characteristics of such an indicator as "blood share" were studied. This indicator can be considered as an individual quantitative characteristic of an individual. On the other hand, it is the probability of transmitting an allele of an abstract locus over several generations from parent to offspring. In this case, the "blood share" is a qualitative trait, which was used in this study. The working hypothesis was that the large and small forms of domestic pigs, which are the ancestors of the minipigs breeding group of the Institute of Cytology and Genetics SB RAS, were carriers of two different alleles (A_k and A_m) of the conditional locus A, which is understood as a gene complex that determines the live weight and body size of an adult individual. In the reproductive core of the herd, the distribution of genotypes for the conditional locus A does not conform to the Hardy-Weinberg law (generations 8–16). The discrepancy between observed and expected frequencies increases until the middle of the study period (the 12th generation). After passing the maximum point (starting with the 13th generation), the discrepancy gradually decreases. The discrepancy between the expected and observed patterns is caused by an excess of heterozygotes. Moreover, there is a pronounced deficiency of homozygotes for the large-form allele of domestic pigs. The stable ratio of allele frequencies at the conditional locus A over nine generations suggests that the study population is in a state of stable equilibrium, driven by the advantage of heterozygotes during selection into the reproductive core. Apparently, it is precisely due to the advantage of the heterozygous genotype that the large-form allele is preserved in the breeding group.

Keywords: ICG SB RAS minipigs, large-form pigs, small-form domestic pigs, "blood share", heterozygosity, fitness, heterosis

For citation: Nikitin SV, Knyazev SP, Shatokhin KS, et al. Homo- and heterozygosity in the mini-pigs breeding group of the Institute of Cytology and Genetics SB RAS. *Bulletin of KSAU*. 2026;(2):121-138. (In Russ.). DOI: 10.36718/1819-4036-2026-2-121-138.

Funding: this work was supported by budget project № FWNR-2022-0023.

Введение. Происходящие в популяциях динамические процессы всегда привлекали внимание исследователей [1]. Для их описания создавались математические модели и разрабатывались методы анализа [2–7]. До 1990–2000-х гг. исследования популяций проводились с использованием эритроцитарных антигенов групп крови, сывороточных белков [8]. Начиная с 2000 г. популяционно-генетический анализ проводят на основании частот различных молекулярно-генетических маркеров, таких как SNP, STR, мтДНК и т. д. [9–15]. В настоящем исследовании в качестве индикатора, отражающего динамику происходящих в популяции процессов, использован такой зоотехнический показатель, как «доля крови». Этот показатель уже доказал свою эффективность при оценке генеалогической однородности селекционной группы мини-свиней ИЦиГ СО РАН [16]. Однако только этим его возможности не исчерпываются.

В настоящем исследовании использованы мини-свиньи ИЦиГ СО РАН, которые являются

малочисленной группой (племенное ядро включает 25–30 свиноматок, 8–10 хряков), происходящей от родоначальников – семи хряков и пяти свиноматок, представлявших крупную и мелкую формы домашней свиньи [17]. С 8-го по 16-е поколение группа существовала без притока генов из внешних источников. Теоретически в такой малочисленной «закрытой» группе должны повышаться гомозиготность, снижаться аллельное разнообразие и проявляться скрытые рецессивные мутации [18, 19]. Последнее – проявление рецессивных мутаций наблюдается в селекционной группе достаточно регулярно [20, 21]. Однако эти факты не дают представления ни о динамике роста гомозиготности в селекционной группе, ни о причинах этого роста.

«Доли крови» обладают интересной особенностью – ими можно оперировать и как количественным, и как качественным признаком. Как количественный признак они являются показателем отдельной особи, показывающим вероятную долю генома предка в геноме потомка. Од-

нако «долю крови» предка можно рассматривать и как вероятность передачи единичного аллеля какого-либо единичного локуса от предка по ряду поколений его потомков. В этом случае это уже качественный признак, показывающий вероятную частоту предкового аллеля в поколениях потомков. Такая двойственность признака наделяет его весьма полезным свойством – подсчитанные как для количественного признака средние значения гомо- и гетерозиготности «долей крови» одновременно являются частотами генотипов предкового аллеля в данном поколении [22].

Цель исследования – анализ динамики взаимоотношений двух условных аллелей предковых форм (крупной и мелкой) в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ СО РАН на протяжении девяти поколений ее «закрытого» воспроизведения – периода, во время которого селекционная группа была изолирована от притока генов из других источников.

Задачи: изучение частот аллелей (A_k и A_m) условного локуса A в стаде мини-свиней ИЦиГ СО РАН с 8-го по 16-е поколение на основании записей о происхождении животных; оценка динамики аллелей (A_k и A_m) методами регрессионного анализа; расчет гомо- и гетерозиготности на основании данных о частотах аллелей (A_k и A_m); анализ относительной приспособленности генотипов условного локуса A .

Объекты и методы. Объекты исследования – 247 особей репродуктивного ядра мини-свиней ИЦиГ СО РАН (8–16-го поколения). Для каждой особи были подсчитаны «доли крови» крупной и мелкой формы домашней свиньи по формуле

$$P_i = \frac{P_m + P_f}{2}, \quad (1)$$

где P_i – «доля крови» крупной/мелкой формы у особи; P_f и P_m – «доли крови» крупной/мелкой формы у отца и матери этой особи. «Доли крови» отражают вклады исходных форм в геном потомков, не разделяя гомо- и гетерозиготную части. Поэтому гомозиготность каждой особи (вероятность того, что данная особь гомозиготна по одному из предковых аллелей) рассчитывали по формуле

$$F_i = \frac{P_m(1+F_m)}{2} \cdot \frac{P_f(1+F_f)}{2}, \quad (2)$$

где F_i – гомозиготность особи по аллелю крупной/мелкой формы; F_m и F_f – соответственно

гомозиготность отца и матери особи. Гетерозиготность (вероятность того, что данная особь гетерозиготна по предковым аллелям) считали по формуле

$$H_i = 1 - \sum F_i. \quad (3)$$

В качестве рабочей гипотезы приняли, что родоначальники (крупная и мелкая формы домашней свиньи) передали поколениям мини-свиней ИЦиГ СО РАН разные аллели (A_k и A_m) условного локуса размера тела. Как следствие, у мини-свиней средняя гомозиготность доли генома крупной формы домашней свиньи соответствует частоте класса A_k/A_k , средняя гомозиготность доли генома мелкой формы – частоте класса A_m/A_m , средняя гетерозиготность – частоте класса A_m/A_k . Принятые в настоящем исследовании аллели условного локуса (A_k и A_m) различаются исключительно по происхождению от предка крупной или мелкой формы свиней, поэтому любой родоначальник, независимо от его реального генотипа, принимается как гомозиготный по аллелям условного локуса.

Приняв в соответствии с рабочей гипотезой «долю крови» как вероятность передачи аллеля от родоначальника потомку, идентифицируем средние значения гомо- и гетерозиготности в группах особей как частоты генотипов условного диаллельного локуса, частоты аллелей которого рассчитывают по формуле

$$p = \frac{2D+H}{2}, \quad (4)$$

где p – частота аллеля; D – частота гомозигот по данному аллелю; H – частота гетерозигот [4].

Соответствие частот генотипов условного локуса ожидаемым по закону Харди – Вайнберга оценивали критерием χ^2 по формуле

$$\chi^2 = \sum N \frac{(P-P')^2}{P'}, \quad (5)$$

где N – объем выборки; P – наблюдаемая частота генотипа; P' – частота генотипа, ожидаемая по закону Харди – Вайнберга. Принадлежность поколений к одной генеральной совокупности оценивали критерием разнородности по формуле

$$\chi^2 = \chi_{\Sigma}^2 - \sum \chi_i^2, \quad (6)$$

где χ^2 – критерий разнородности выборок; χ_{Σ}^2 – критерий χ^2 объединенной выборки; χ_i^2 – критерий χ^2 отдельного поколения. Для

количественной оценки уровня отклонений от распределения Харди – Вайнберга применили величину

$$\frac{\chi^2}{N} = \sum N \frac{(P-P')}{P'} \quad (7)$$

где N – объем выборки; P – наблюдаемая частота генотипа; P' – частота генотипа, ожидаемая по закону Харди – Вайнберга [23].

Относительную приспособленность генотипа рассчитывали по формуле

$$\omega = \frac{P'}{P} \quad (8)$$

где P' – частота генотипа в репродуктивном ядре; P – частота генотипа, рассчитанная по закону Харди – Вайнберга. Среднюю приспособленность репродуктивного ядра рассчитывали по формуле

$$\bar{\omega} = \sum \omega_i P'_i \quad (9)$$

где $\bar{\omega}$ – средняя приспособленность; i – приспособленность отдельного генотипа; P'_i – частота данного генотипа в репродуктивном ядре [4].

Результаты и их обсуждение. В рамках рабочей гипотезы для каждого поколения (с 8-го по 16-е) репродуктивного ядра рассчитали средние значения гомо- и гетерозиготности (F_k , F_m и H), которые приняли как частоты генотипов условного локуса (A_k/A_k , A_m/A_m и A_k/A_m). В результате оказалось, что частота гетерозигот A_k/A_m стабильно превышает предельную для диаллельного локуса величину, равную 0,5 (табл. 1). Наблюдаемые значения гомо- и гетерозиготности сравнили с величинами (см. табл. 1), рассчитанными на основании данных родительского поколения по формулам (2), (3). Сравнение с помощью критерия Стьюдента (t_ϕ) показало во всех поколениях статистически значимое ($P < 0,001$) превышение наблюдаемых значений гетерозиготности над расчетными. Соответственно, наблюдаемые значения гомозиготности по аллелям крупной/мелкой формы домашней свиньи условного локуса оказались ниже расчетных (ожидаемых) величин.

В каждом поколении и объединенной выборке определили частоты аллелей A_k и A_m . При $P = 0,95$ доверительные интервалы этих частот в объединенной выборке составили для A_k – 0,366–0,452, для A_m – 0,548–0,634. По все-

му ряду поколений оценки частот не выходят за эти пределы (см. табл. 1). Таким образом, наблюдаемая вариация частот аллелей является следствием случайных отклонений от генеральных значений. Для каждого поколения и объединенной выборки рассчитали частоты генотипов, ожидаемые по закону Харди – Вайнберга, то есть реконструировали генотипическую структуру селекционной группы до отбора в репродуктивное ядро (табл. 1). Следует заметить, что различие между частотами генотипов, рассчитанных по уравнению Харди – Вайнберга и по формуле из раздела Методы, оказалось незначительно (см. табл. 1). Затем оценили значимость различия между наблюдаемыми и ожидаемыми по закону Харди – Вайнберга частотами генотипов. Учитывая малочисленность большинства исследованных нами выборок, для этой цели применили сумму критериев χ^2 . Сравнение показало значимое отличие генотипической структуры репродуктивного ядра мини-свиней от распределения, соответствующего уравнению Харди – Вайнберга ($\sum \chi_i^2 = 94,81$, $d.f. = 18$, $P < 0,001$). Объединенная выборка подтвердила этот результат ($\chi_\Sigma^2 = 95,18$, $d.f.=2$, $P < 0,001$).

Сравнение выборок с использованием показало, что все поколения отобранных в репродуктивное ядро особей относятся к генеральной совокупности ($2 = 0,37$, $d.f. = 16$), в которой частоты гетерозигот стабильно превышают предельную величину 0,5 (см. табл. 1). Таким образом, полученные результаты показывают, во-первых, что при отборе в репродуктивное ядро гетерозиготы имеют явное преимущество и, во-вторых, что из множества локусов, по аллелям которых различались родоначальники, относившиеся к крупной и мелкой формам домашней свиньи, по крайней мере один локус не является селекционно-нейтральным. Гетерозиготы по аллелям данного локуса при отборе в репродуктивное ядро имеют явное преимущество. Относительная стабильность частот аллелей при стабильно высокой частоте гетерозигот указывает, что селекционная группа находится в состоянии устойчивого равновесия, которое обеспечивает повышенная приспособленность гетерозигот к требованиям отбора в репродуктивное ядро.

Динамика изменений частот генотипов условного локуса в репродуктивном ядре мини-свиней ИЦИГ СО РАН
Dynamics of changes in the frequencies of genotypes of the conditional locus in the reproductive nucleus of mini-pigs of ICiG SB RAS

Поколение	N	Наблюдаемые частоты генотипов условного локуса						Частоты аллелей		Ожидаемые частоты			χ^2_i	$\frac{\chi^2}{N}$
		A_k/A_k		A_m/A_m		A_k/A_m								
		$F_k \pm SE$	F_k'	$F_m \pm SE$	F_m'	$H \pm SE$	H'	A_k	A_m	A_k/A_k	A_m/A_m	A_k/A_m		
8	21	0,017±0,0020	–	0,212±0,0127	–	0,771±0,0110	–	0,403	0,597	0,162	0,357	0,481	7,63	0,363
9	20	0,019±0,0015	0,161	0,196±0,0072	0,355	0,785±0,0057	0,484	0,411	0,589	0,169	0,347	0,484	7,72	0,386
10	25	0,017±0,0009	0,168	0,204±0,0061	0,344	0,779±0,0052	0,488	0,406	0,594	0,165	0,352	0,483	9,41	0,376
11	19	0,017±0,0008	0,164	0,201±0,0051	0,350	0,782±0,0043	0,486	0,408	0,592	0,166	0,351	0,483	7,28	0,383
12	17	0,018±0,0008	0,165	0,194±0,0042	0,348	0,788±0,0035	0,487	0,412	0,588	0,170	0,345	0,485	6,65	0,391
13	28	0,018±0,0006	0,168	0,196±0,0031	0,344	0,786±0,0026	0,488	0,411	0,589	0,169	0,347	0,484	10,89	0,389
14	63	0,017±0,0003	0,167	0,198±0,0017	0,345	0,785±0,0014	0,488	0,410	0,590	0,168	0,348	0,484	24,42	0,388
15	39	0,017±0,0003	0,166	0,198±0,0015	0,347	0,785±0,0013	0,487	0,410	0,590	0,168	0,348	0,484	15,12	0,388
16	15	0,016±0,0004	0,166	0,204±0,0025	0,347	0,780±0,0021	0,487	0,407	0,593	0,165	0,352	0,483	5,69	0,379
8–16	247	–	–	–	–	–	–	0,409	0,591	0,167	0,350	0,483	95,18	□

Примечания: N – объем выборки; F_k и F_m – средняя гомозиготность по долям генома крупной и мелкой форм домашних свиней; H – средняя гетерозиготность; SE – ошибка выборки; F_k' , F_m' и H' – значения частот генотипов, рассчитанные на основании данных предыдущего поколения (на основании показателей родителей); 8–16 – объединенная выборка.

Критерий χ^2 , констатируя сам факт различий, не позволяет оценить их уровень количественно. Поэтому для каждого поколения рассчитали величину $\frac{\chi^2}{N}$ и количественно оценили разницу генотипических структур селекционной группы мини-свиней ИЦИГ СО РАН до и после отбора в репродуктивное ядро (см. табл. 1). Динамика изменений $\frac{\chi^2}{N}$ оказалась нелинейной: уровень отклонений от распределения Харди – Вайнберга в репродуктивном ядре растет до 12-го поколения и после прохождения точки максимума снижается (рис. 1, 1). Соответственно, для описания данного процесса, имеющего восходящую и нисходящую ветви, более подходит уравнение параболы второго порядка.

Как восходящая, так и нисходящая ветвь динамики имеют выраженную склонность к линейности (рис. 1, 2). Поэтому динамику разделили на два равных, соприкасающихся в точке максимума, отрезка. Коэффициент регрессии восходящей ветви равен 0,0053 и статистически незначим (коэффициент корреляции между поколением и величиной $\frac{\chi^2}{N}$ равен 0,78). Коэффициент регрессии нисходящей ветви достоверен ($r_{xy} = -0,88$, $P < 0,95$) и равен $-0,0025$. Причиной недостоверности коэффициента регрессии восходящей ветви динамики может быть выпадающее из ряда значение $\frac{\chi^2}{N}$ в 9-м поколении (рис. 1, 2), которое, вероятно, обусловлено малочисленностью выборки.

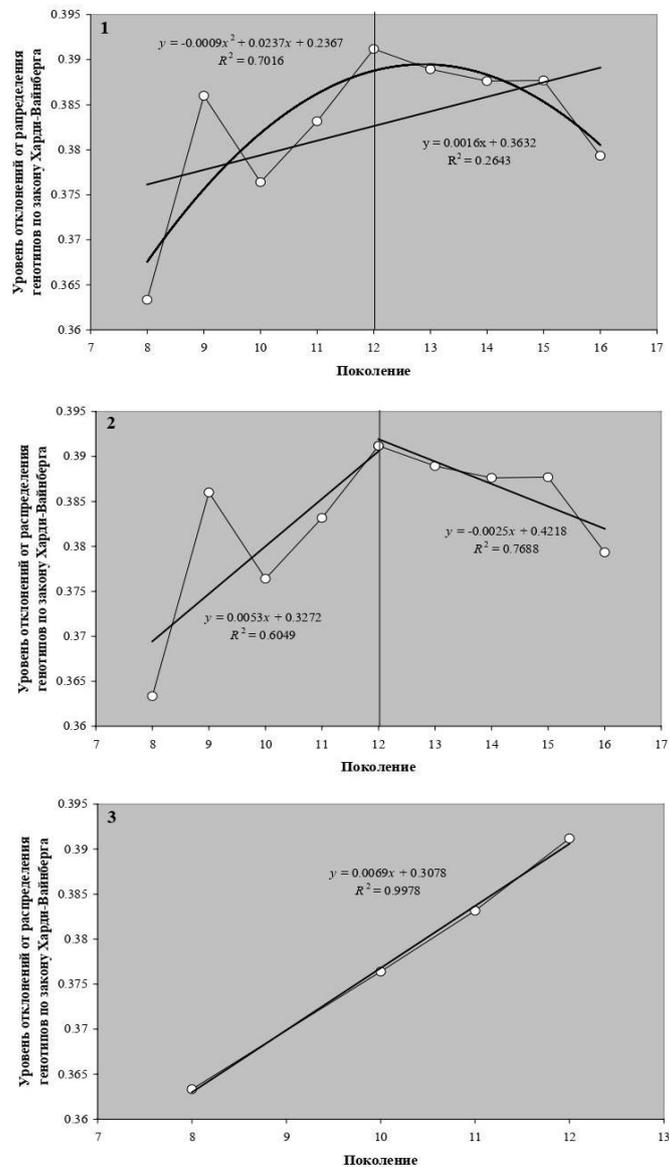


Рис. 1. Динамика изменений величины $\frac{\chi^2}{N}$
Dynamics of magnitude changes $\frac{\chi^2}{N}$

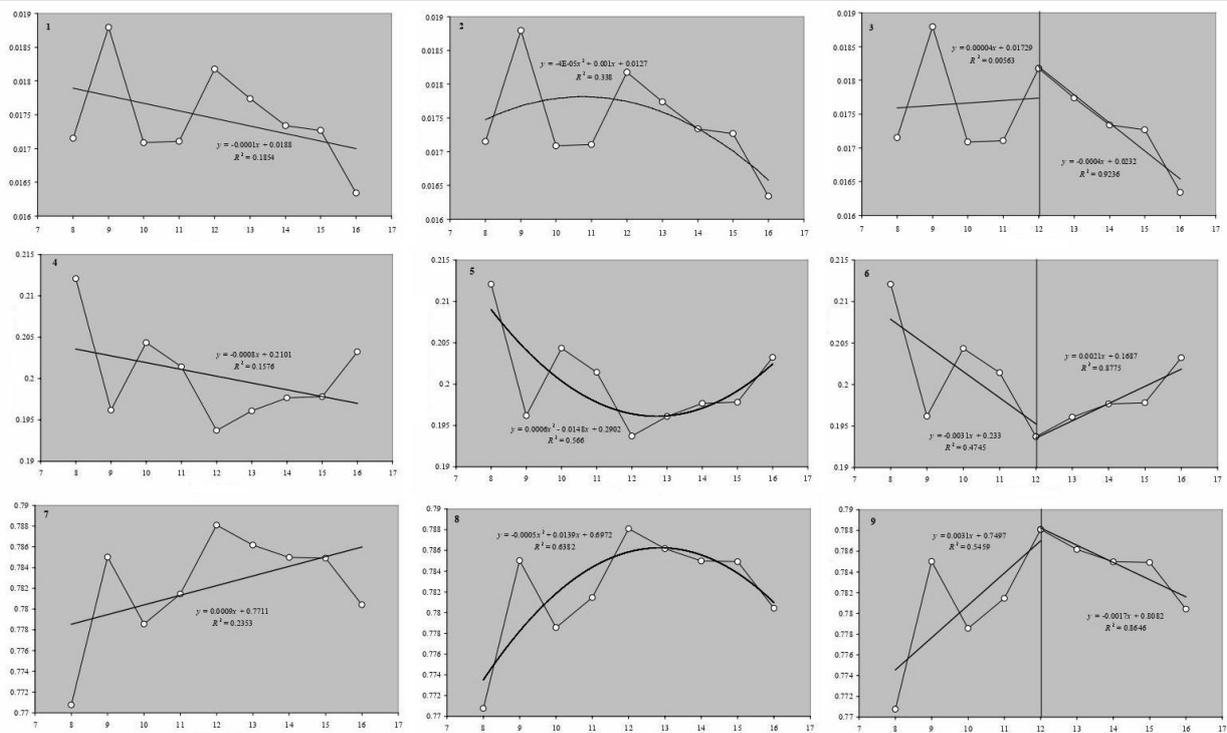


Рис. 2. Динамики частот генотипов условного локуса А в репродуктивном ядре селекционной группы мини-свиней ИЦиГ СО РАН: 1–3 — Частоты генотипа A_k/A_k ; 4–6 – частоты генотипа A_m/A_m ; 7–9 – частоты генотипа A_k/A_m ; ось x – поколение, ось y – частота генотипа; 1, 4, 7 – динамики частот с линейным трендом; 2, 5, 8 – динамики частот с экспоненциальным трендом; динамики частот с разбивкой на линейные тренды (8–12-х и 12–16-х поколения) Designations 1–3 — Frequencies of the A_k/A_k genotype, 4–6 – frequencies of the A_m/A_m genotype, 7–9 – frequencies of the A_k/A_m genotype; x —axis – generation, y -axis – frequency of the genotype; 1, 4, 7 – frequency dynamics with a linear trend; 2, 5, 8 – frequency dynamics with an exponential trend; frequency dynamics broken down into linear trends (8th –12th and 12th–16th generations)

При исключении этого значения на отрезке с 8-го по 12-е поколение наблюдается практически полное совпадение линейного тренда с линией динамики (рис. 1, 3). Таким образом, можно заключить, что в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ СО РАН протекает процесс, который до 12-го поколения обеспечивал линейный рост уровня отклонений от распределения Харди – Вайнберга, а после 12-го – линейное снижение уровня этих отклонений.

Для детализации процессов, происходящих в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ СО РАН, были построены динамики изменения частот генотипов условного локуса. Как и в предыдущем случае, процессы изменения гомо- и гетерозиготности в репродуктивном ядре селекционной группы наиболее адекватно описывают

уравнения парабол второго порядка, а возрастающие и нисходящие ветви динамик имеют склонность к линейности, особенно выраженную с 12-го по 16-е поколение (см. рис. 2). Поэтому динамики частот генотипов условного локуса были также разделены на соприкасающиеся в 12-м поколении отрезки (рис. 2, 3, 6, 9).

Разделение динамик изменения частот генотипов условного локуса показало следующие результаты. Оказалось, что на отрезке с 8-го по 12-е поколение коэффициенты регрессии всех трех показателей гомо- и гетерозиготности статистически незначимы (табл. 2). Очевидная причина данного явления – широкий разброс частот генотипов (рис. 2, 3, 6, 9), что и привело к низкой достоверности аппроксимации (R^2) линий трендов.

Различие динамики изменений гомо- и гетерозиготности между 8–12-м и 12–16-м поколениями мини-свиней ИЦиГ СО РАН

The difference in the dynamics of changes in homo- and heterozygosity between the 8th-12th and 12th-16th generations of mini-pigs of ICiG SB RAS

Показатель	Поколение			
	8–12		12–16	
	$b_{yx} \pm std.er$	$t_{\phi} (d.f. = 4)$	$b_{yx} \pm std.er$	$t_{\phi} (d.f. = 4)$
$F_k (A_k/A_k)$	0,00004±0,00028	0,14, нд	-0,0004±0,00009	4,44, $P < 0,05$
$F_m (A_m/A_m)$	-0,0031±0,00191	1,62, нд	0,0021±0,00044	4,77, $P < 0,01$
$H_i (A_k/A_m)$	0,0031±0,00164	1,89, нд	-0,0017±0,00035	4,86, $P < 0,01$

Примечание: F_k – гомозиготность доли генома крупной формы домашней свиньи; F_m – гомозиготность доли генома мелкой формы домашней свиньи; H_i – гетерозиготность; b_{yx} – коэффициент линейной регрессии; $std.er$ – ошибка коэффициента регрессии t_{ϕ} – критерий Стьюдента; $d.f.$ – число степеней свободы; нд – недостоверно.

Учитывая выявленные причины недостоверности коэффициентов регрессии, можно принять, что линии трендов изменения частот генотипов все же отражают течение реальных процессов, происходивших в репродуктивном ядре с 8-го по 12-е поколение. Так, линия тренда изменений частоты генотипа A_k/A_k практически параллельна оси X графика (рис. 2, 3). Это может указывать и на стабильность частоты данного генотипа в репродуктивном ядре, и на стабильность силы давления отбора на этот генотипический класс. Линии трендов изменения частот генотипических классов A_m/A_m и A_k/A_m симметричны по отношению друг к другу – абсолютные значения коэффициентов регрессии у них равны (см. табл. 2). Подобная симметричность явно указывает, что с 8-го по 12-е поколение гетерозиготы A_k/A_m вытесняли из репродуктивного ядра гомозиготы A_m/A_m при нейтральном отношении к гомозиготам A_k/A_k .

Картина взаимоотношений между генотипическими классами условного локуса меняется в 12–16-м поколении (табл. 2). Все коэффициенты регрессии меняют свой знак на противоположный и становятся статистически значимыми. Наблюдается постепенное снижение частот генотипов A_k/A_k и A_k/A_m при пропорциональном росте частоты гомозиготного генотипа A_m/A_m (рис. 2, 8, 9). Эта пропорциональность выражается в том, что сумма абсолютных значений коэффициентов регрессии частот генотипов A_k/A_k и A_k/A_m равна абсолютному значению коэффициента регрессии частоты генотипа A_m/A_m (см. табл. 2). Подобное равенство совершенно

определенно указывает, что в этот период разведения мини-свиней происходит вытеснение из репродуктивного ядра носителей аллеля A_k , независимо от его гомо- или гетерозиготного состояния.

На основании динамик изменения частот генотипов условного локуса A можно заключить, что до 12-го поколения преимущество имели гетерозиготные особи. Начиная с 12-го поколения это преимущество стало ослабевать, и все больше гомозигот по аллелю мелкой формы домашней свиньи стало попадать в репродуктивное ядро. Такое развитие ситуации вполне соответствует предположению, что на начальной стадии формирования генофонда гибридной популяции преимущество имели гетерозиготы. Затем их постепенно заменяют гомозиготы по аллелю мелкой формы [24].

Далее в исследовании использовали относительную приспособленность генотипов условного локуса (табл. 3). Во всех случаях минимальную приспособленность имели гомозиготы A_k/A_k (в среднем 0,104), максимальную (в среднем 0,573) – гетерозиготы A_k/A_m . А гомозиготы A_m/A_m заняли промежуточное положение, ближе к генотипу A_k/A_k при средней приспособленности репродуктивного ядра, равной 1,383. Наблюдаемая разница в относительной приспособленности трех A -генотипов к требованиям отбора в репродуктивное ядро указывает на возможность конкурентных взаимоотношений между ними, более полное представление о которых могут дать динамики изменений данного показателя.

Относительная приспособленность генотипов условного диаллельного локуса А к требованиям отбора, проводимого в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ СО РАН
Relative fitness of the genotypes of the conditional diallelic locus A to the selection requirements carried out in the breeding group of mini-pigs of ICiG SB RAS

Поколение	Относительная приспособленность генотипов (ω_i)			
	A_k/A_k	A_m/A_m	A_k/A_m	X
8	0,106	0,594	1,602	1,363
9	0,111	0,566	1,621	1,386
10	0,103	0,580	1,614	1,377
11	0,103	0,574	1,618	1,382
12	0,107	0,561	1,626	1,392
13	0,105	0,565	1,624	1,389
14	0,103	0,568	1,623	1,388
15	0,103	0,568	1,623	1,388
16	0,099	0,577	1,617	1,381
8–16	0,104	0,573	1,619	1,383

Примечание: X – средняя приспособленность к требованиям отбора мини-свиней ИЦиГ СО РАН; 8–16 – объединенная выборка по девяти поколениям.

Динамики относительной приспособленности оказались специфичны для каждого из трех генотипов (рис. 3). Относительная приспособленность гомозигот A_k/A_k статистически значимо ($r_{xy} = -0,67$, $P < 0,05$) снижается на протяжении всего изучаемого периода (рис. 3, 1). Относительная приспособленность другого гомозиготного генотипа A_m/A_m снижается до 12-го поколения, а затем начинает расти (рис. 3, 2). Снижение показателя в первый период недостоверно, тогда как его рост во второй статистически значим ($r_{xy} = 0,94$, $P < 0,05$). Динамика относительной приспособленности гетерозиготного генотипа A_k/A_m зеркально отражает динамику генотипа A_m/A_m (рис. 3, 3). Наблюдается недостоверный рост с 8-го по 12-е поколение ($r_{xy} = 0,78$) и статистически значимое снижение с 12-го по 16-е поколение ($r_{xy} = -0,89$, $P < 0,05$).

Динамика относительной приспособленности генотипа A_k/A_k требует более детального рассмотрения, так как частота данного генотипа в

репродуктивной группе экстремально мала – 9 (см. табл. 1). Как это было сделано для двух других генотипов, динамику относительной приспособленности генотипа A_k/A_k разделили на два отрезка: 8–12-е и 12–16-е поколения. Кроме того, изменения относительной приспособленности генотипа A_k/A_k сопоставляли с изменениями его частоты в репродуктивном ядре (рис. 4).

Разделение динамики относительной приспособленности генотипа A_k/A_k показало недостоверность снижения показателя с 8-го по 12-е поколение ($r_{xy} = -0,29$) и статистическую значимость с 12-го по 16-е ($r_{xy} = -0,96$, $P < 0,05$). Таким образом, достоверное снижение приспособленности генотипа A_k/A в течение всего изучаемого периода (8–16-е поколения) обеспечивает достоверность его снижения с 12-го по 16-е поколение. С 8-го по 12-е поколение относительная приспособленность генотипа A_k/A_k постоянна.

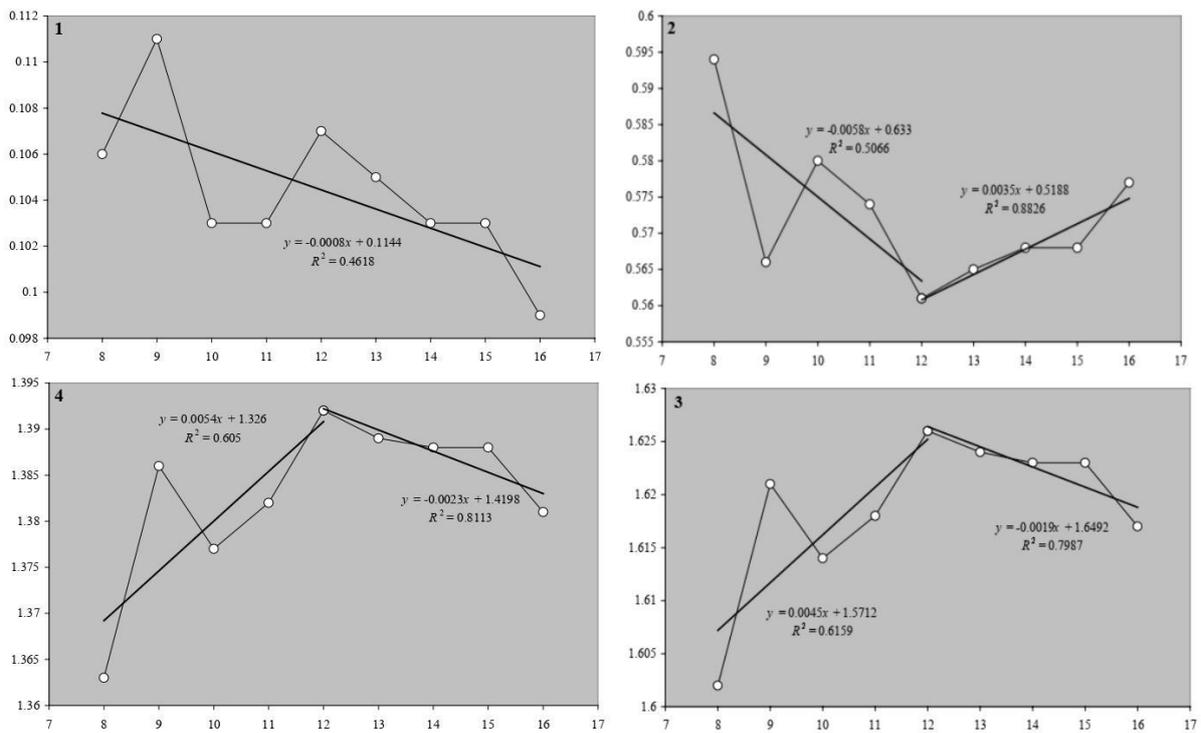


Рис. 3. Динамики частот генотипов условного локуса A в репродуктивном ядре селекционной группы мини-свиней ИЦиГ СО РАН: 1 – относительная приспособленность генотипа A_k/A_k ; 2 – относительная приспособленность генотипа A_m/A_m ; 3 – относительная приспособленность генотипа A_k/A_m ; 4 – средняя приспособленность мини-свиней ИЦиГ СО РАН. Ось x – поколение; ось y – относительная приспособленность
 Designations: 1 – Relative fitness of the A_k/A_k genotype; 2 – Relative fitness of the A_m/A_m genotype, 3 – Relative fitness of the A_k/A_m genotype; 4 – average fitness of mini-pigs of ICiG SB RAS.
 The x – axis is generation, the y – axis is relative fitness

Очевидно, что чем ниже частота генотипа в исходной популяции, тем большую роль играет случайность при отборе по комплексу признаков, связанных и не связанных с ним. Частоты гомозигот A_m/A_m и гетерозигот A_k/A_m достаточно высоки как в репродуктивном ядре, так и в исходной популяции (см. табл. 1). Графики влияния частот этих генотипов в распределении Харди – Вайнберга на частоты в репродуктивном ядре показывают практически полное совпадение эмпирических рядов с их линейными трендами при высокой достоверности аппроксимации (рис. 5, 1, 2). Положительные корреляции между частотами генотипов до и после отбора в обоих случаях статистически значимы: $r_{xy} = 0,99$, $P < 0,001$ и $r_{xy} = 0,98$, $P < 0,001$ соответственно для A_m/A_m и A_k/A_m . В то же время для генотипа A_k/A_k характерен заметно больший разброс точек эмпирического ряда при сохранении общей тенденции к положительной связи, отражаемой линейным трендом, имеющим

вдвое меньшую достоверность аппроксимации, чем тренды частот генотипов A_m/A_m и A_k/A_m (рис. 5, 3). Коэффициент корреляции между частотами генотипа до и после отбора недостоверен ($r_{xy} = 0,64$), но близок к первому порогу достоверности ($P < 0,05$). При малом числе пар коэффициент корреляции дает несколько заниженные оценки, поэтому есть смысл его пересчитать, введя поправку по формуле

$$r'_{xy} = \left[1 + \frac{1-r_{xy}^2}{2(n-3)} \right], \quad (10)$$

где r'_{xy} – поправленный коэффициент корреляции; n – число пар [25]. Поправленный коэффициент корреляции оказался равен 0,67 и статистически значим ($P = 0,05$). Таким образом, и в этом случае присутствует положительная, хотя и ослабленная, связь между частотами генотипа до и после отбора.

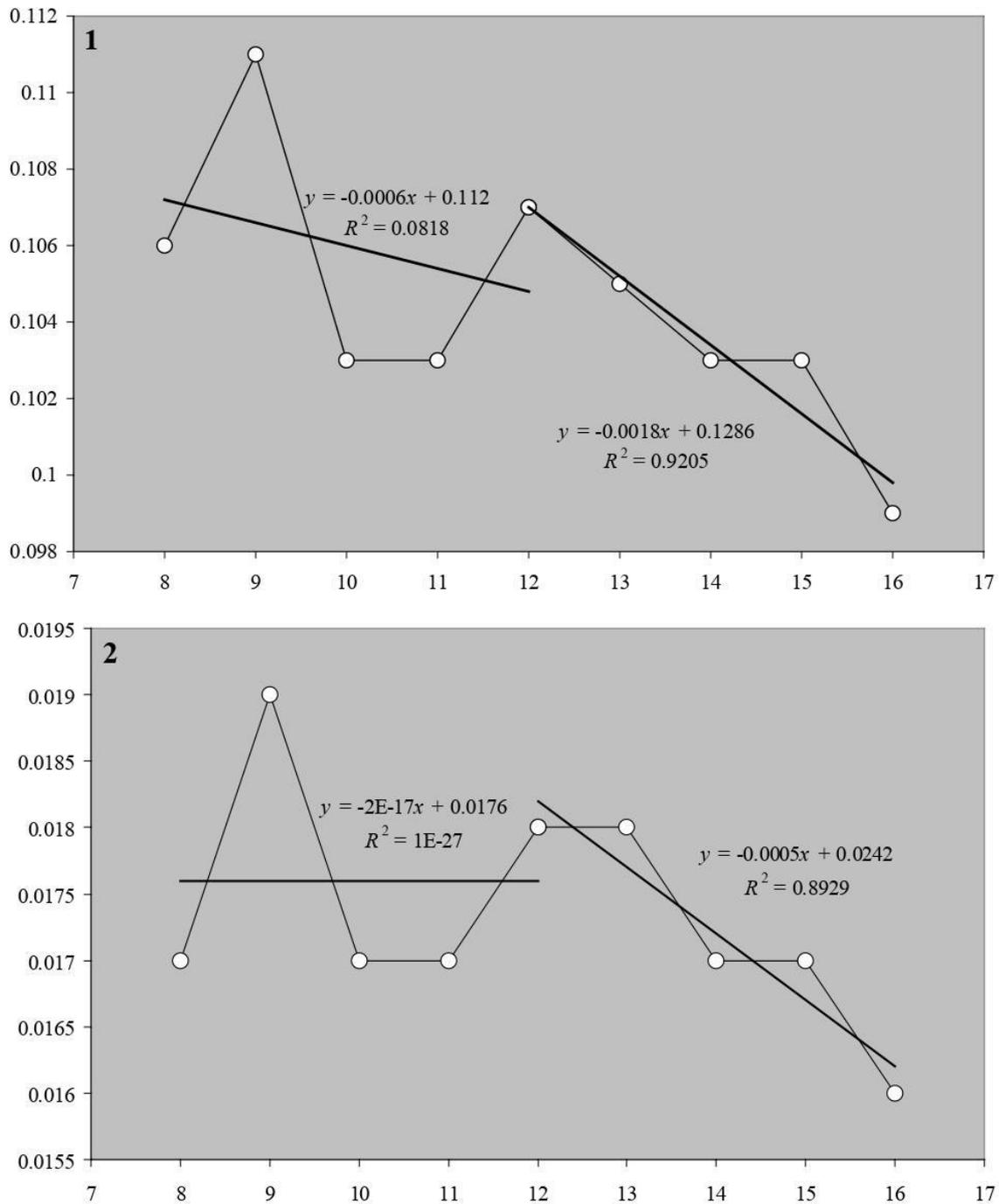


Рис. 4. Особенности динамики относительной приспособленности гомозиготного генотипа A_k/A_k ; 1 – в целом по стаду; 2 – в репродуктивном ядре (ось x – поколение; ось y – относительная приспособленность)
 Designations: 1 – in the whole herd; 2 – in the reproductive core (the x – axis is generation, the y – axis is relative fitness).

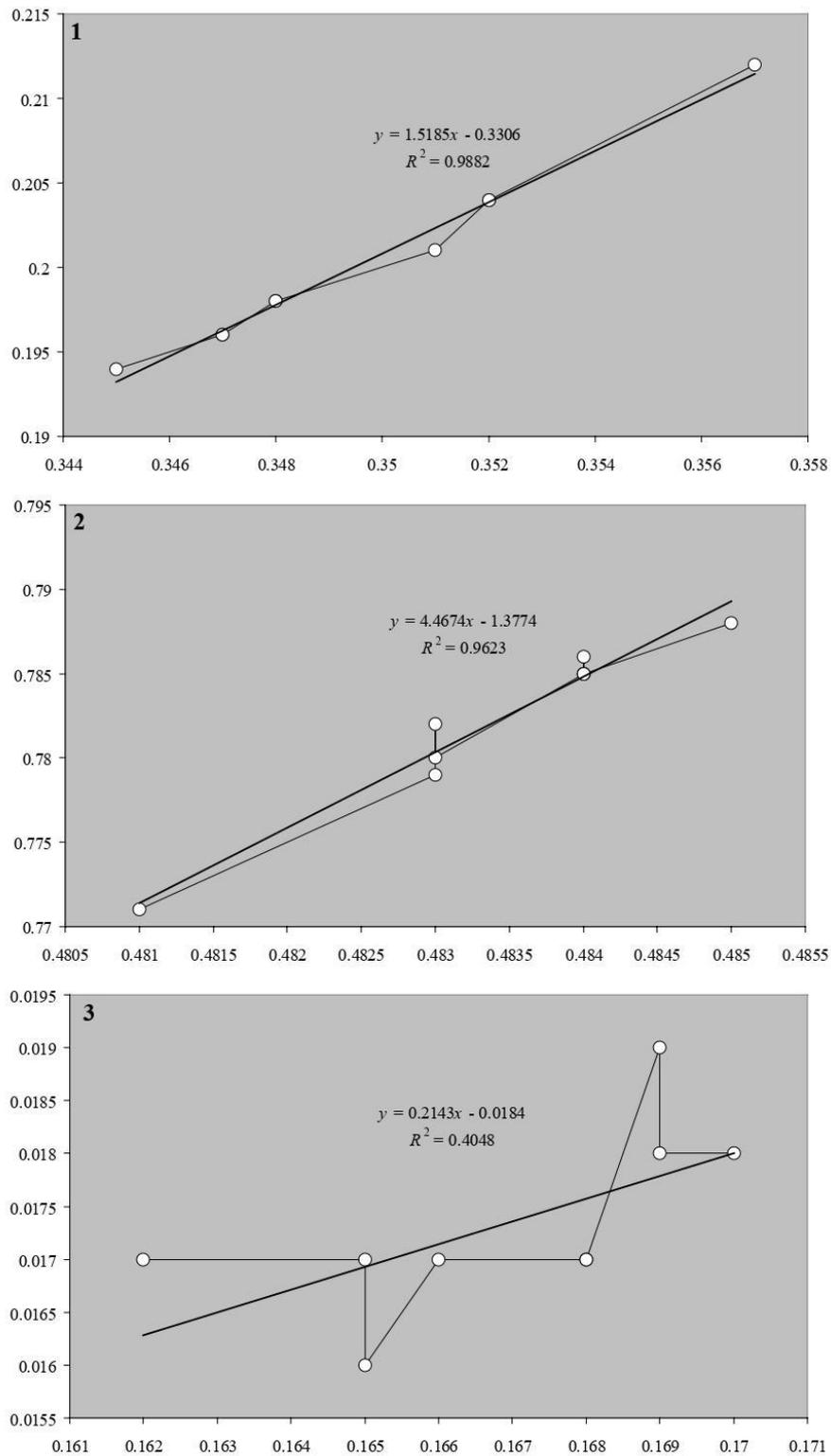


Рис. 5. Зависимость частот генотипов условного локуса А в репродуктивном ядре от их частот в исходной популяции по Харди – Вайнбергу (8-е поколение, см. табл. 1)
 1 – генотип A_m/A_m ; 2 – генотип A_k/A_m ; 3 – генотип A_k/A_k
 (ось x – частота аллеля до отбора; ось y – частота генотипа в репродуктивном ядре)
 Dependence of the genotype frequencies of the conditional locus A in the reproductive core on their frequencies in the original population according to Hardy – Weinberg (8th generation, see Table 1)
 Designations: 1 – genotype A_m/A_m ; 2 – genotype A_k/A_m ; 3 – genotype A_k/A_k
 (x -axis – allele frequency before selection; y -axis – genotype frequency in the reproductive nucleus)

Как известно, сумма частот генотипов любого локуса в выборке всегда равна единице. Как следствие, между этими частотами должна существовать отрицательная корреляция. Была проведена оценка взаимосвязи между частотами генотипов условного локуса как всего ряда поколений, так и для каждого из выделенных ранее отрезков динамик (табл. 4). Корреляционный анализ показал достоверную отрицательную взаимосвязь между частотами гетерозиготного генотипа A_k/A_m и гомозиготного A_m/A_m во всех трех случаях. Отрицательная корреляция между частотами гомозиготных генотипов A_k/A_k и A_m/A недостоверна, если рассматривать весь изучаемый период (8–16-е поколения). Однако при его разделении на два отрезка (8–12-е и 12–16-е поколения) корреляция остается недос-

товерной на первом отрезке и становится достоверной на втором (см. табл. 4). Полной неожиданностью оказалась положительная корреляция между частотами генотипов A_k/A_m и A_k/A_k . Она недостоверна как в полном ряду поколений, так и на первом отрезке динамики (8–12-е поколения), однако на втором отрезке динамики (12–16-е поколения) она усиливается до статистически значимой величины. В целом картина взаимосвязей частот генотипов условного локуса указывает на возможность конкуренции между гетерозиготами A_k/A_m и гомозиготами A_m/A_m при отборе в репродуктивное ядро. На фоне этой конкуренции положительная связь класса A_k/A_m и малочисленного класса A_k/A_k может быть вторичным явлением, обусловленным их вытеснением гомозиготами A_m/A_m .

Таблица 4

Конкурентные взаимоотношения генотипов условного локуса А (величины тела) у мини-свиней ИЦиГ СО РАН, выраженные через корреляцию Пирсона
Competitive relationship of genotypes of conditional locus A (body size) in mini-pigs, ITsIG SB RAS, expressed through the Pearson correlation

Показатель		Частота генотипов			Относительная приспособленность		
		Поколение					
		8–16	8–12	12–16	8–16	8–12	12–16
A_k/A_m	A_m/A_m	-0,99± 0,053	-0,99± 0,081	-0,99± 0,081	-0,98± 0,075	-0,99± 0,081	-0,99± 0,081
Достоверность (t_{ϕ})		18,68, $P<0,001$	12,22, $P<0,01$	12,22, $P<0,01$	13,06, $P<0,001$	12,22, $P<0,01$	12,22, $P<0,01$
A_k/A_k	A_m/A_m	-0,60± 0,462	-0,75± 0,382	-0,99± 0,081	-0,25± 0,366	-0,42± 0,524	-0,99± 0,081
Достоверность (t_{ϕ})		1,30, нд	1,96, нд	12,22, $P<0,01$	0,68, нд	0,80, нд	12,22, $P<0,01$
A_k/A_m	A_k/A_k	0,51± 0,497	0,70± 0,412	0,99± 0,081	0,08± 0,377	0,29± 0,553	0,97± 0,140
Достоверность (t_{ϕ})		1,03, нд	1,70, нд	12,22, $P<0,01$	0,21, нд	0,52, нд	6,93, $P<0,01$

Результаты корреляционного анализа взаимосвязей частот генотипов условного локуса величины тела позволяют предположить возможность конкурентных отношений. Между этими частотами – естественная отрицательная корреляция. Соответственно, следует выбрать показатель, между значениями которого такая автоматическая связь отсутствует. Таким показателем может быть относительная приспособленность генотипа, представляющая отношение его частоты после отбора к частоте в распределении Харди – Вайнберга (см. табл. 4). Корреляции между значениями относительной прис-

пособленности генотипов условного локуса величины тела подтвердили полученные при использовании частот направления связей, исключив компоненту, обусловленную взаимозависимостью частот генотипов (см. табл. 4).

Причина положительной связи относительной приспособленности гетерозиготного генотипа A_k/A_m и гомозиготного A_k/A_k , вероятно, заключается в том, что генотип A_k/A_k по сути является паразитом, присутствующим в селекционной группе, исключительно за счет гетерозиготного генотипа A_k/A_m – носителя аллеля A_k . В объединенной выборке, включающей все 9 поколений

особей репродуктивного ядра, частота генотипа A_k/A_k равна 0,017 (см. табл. 1). В соответствии с законом Харди – Вайнберга, скрещивания входящих в репродуктивное ядро гомозигот A_k/A_k могут произвести только 0,173 % от общего числа гомозигот данного типа. Остальные 99,827 % обеспечивают скрещивания гетерозигот A_k/A_m между собой и с генотипом A_k/A_k . Таким образом, частота генотипа A_k/A_k полностью зависит от частоты генотипа A_k/A_m , и ее изменения будут следовать за изменениями частоты гетерозиготного генотипа. Относительная приспособленность будет себя вести аналогичным образом, что и создаст положительную связь между ее значениями у генотипов A_k/A_m и A_k/A_k . Весьма интересной представляется недостоверность связи генотипа A_k/A_k с двумя другими генотипами с 8-го по 12-е поколение, которую сменяет статистическая значимость с 12-го по 16-е (табл. 4). Возможное объяснение может заключаться в том, что с 8-го по 12-е поколение гетерозиготный генотип A_k/A_m подавляет гомозиготный A_m/A_m , который, будучи ограничен этим давлением, не может существенно влиять на частоту и, соответственно, относительную приспособленность генотипа A_k/A_k . Поэтому эти два показателя варьируют относительно свободно. Результатом этих свободных вариаций является недостоверные связи относительной приспособленности генотипа A_k/A_k с показателями двух других генотипов. С 12-го поколения уже генотип A_m/A_m начинает подавлять генотип A_k/A_m , ограничивая этим вариацию полностью зависимо от него паразитического генотипа A_k/A_k . Как следствие, диапазон вариации частот и относительной приспособленности генотипа A_k/A_k сужается, а положительная связь относительной приспособленности генотипа A_k/A_k с приспособленностью генотипа A_k/A_m и отрицательная с приспособленностью генотипа A_m/A_m приобретают достоверность (см. табл. 4).

В настоящей работе показана эффективность использования в популяционно-генетических исследованиях такого архаичного зоотехнического показателя, как «доля крови», что согласуется с зарубежными работами [26]. Используемый в рабочей гипотезе условный диаллельный локус является своего рода собирательным образом, сводящим в единое целое динамику множества процессов, формируемых взаимодействием множества аллелей с множеством локусов. Нечто подобное применялось за

рубежом, когда динамики множества локусов пытались описать при помощи метода главных компонент [6]. Если представленные в работе динамики частот и относительной приспособленности генотипов условного локуса рассматривать с этой точки зрения, их особенности становятся вполне объяснимыми.

В основе селекционной группы мини-свиней ИЦиГ СО РАН лежит относительно недавнее скрещивание крупной и мелкой форм домашней свиньи [16]. Результатом этого скрещивания является смешение двух генофондов, адаптированных к разным требованиям отбора, и последующая оптимизация этого несбалансированного гибридного генофонда, т. е. его приведение в соответствие с требованиями естественного и искусственного отбора. Оптимизация генофонда, очевидно, включает два параллельных процесса. В первом конкурируют гетерозиготные генотипы, обладающие эффектом гетерозиса по приспособленности к требованиям отбора. Во втором происходит накопление гомозиготных генотипов, суммарное аддитивное действие которых также повышает приспособленность. Данное предположение опирается на результаты проводившегося ранее анализа динамики изменений генофонда свиней кемеровской породы в племзаводе «Юргинский» [24].

В соответствии с рабочей гипотезой два аллеля условного локуса (A_k и A_m) различаются только по происхождению независимо от реальной гомо- или гетерозиготности генотипов родоначальников. Развивая высказанное в начале раздела положение о множественности условного локуса, констатируем аналогичную множественность его аллелей и, соответственно, генотипов. На начальном этапе существования гибридной популяции в ней неизбежно присутствует множество локусов, находящихся в гетерозиготном состоянии [27]. В рамках используемой в работе гипотезы все эти гетерозиготы объединены в генотип A_k/A_m . В составе этого генотипического класса могут быть, а в настоящем исследовании точно присутствуют, и те, что способны обеспечить гетерозис по приспособленности. Сопровождающий гетерозиготность разных локусов эффект гетерозиса не может быть одинаковым, и в итоге в репродуктивное ядро популяции попадают наиболее эффективные [28, 29]. Следствием этого является рост частоты и относительной приспособленности генотипа A_k/A_m . Вместе с тем множественность

генотипов, формирующих генотип A_k/A_m , в сочетании с малочисленностью репродуктивного ядра приводит к резким колебаниям гетерозисного эффекта и в конечном счете – к наблюдаемой в исследовании недостоверности его роста.

Во время второго, параллельного процесса оптимизации генофонда происходит постепенное накопление гомозигот, суммарное действие которых также направлено на увеличение приспособленности популяции к требованиям отбора. Этот процесс незаметен до тех пор, пока аддитивный эффект множества гомозигот разных локусов не сравнивается с эффектом гетерозиса, производимого гетерозиготами. Этот момент является переломным в оптимизации генофонда – гетерозисный эффект достигает своего максимума и начинает снижаться вследствие продолжающегося увеличения, повышающих приспособленность гомозиготных локусов. В настоящем исследовании, это событие произошло в 12-м поколении. Начиная с 12-го поколения частота и относительная приспособленность гетерозиготного генотипа A_k/A_m начали снижаться, а частота и относительная приспособленность условного гомозиготного генотипа A_m/A_m , напротив, расти. Мини-свиньи ИЦиГ СО РАН являются продуктом скрещивания мелкой и крупной форм домашней свиньи, поэтому рост гомозиготности по аллелям мелкой формы в популяции мини-свиней ИЦиГ СО РАН закономерен. Фрагмент этого процесса и демонстрирует рост частоты и относительной приспособ-

ленности гомозиготного генотипа A_m/A_m в период с 12-го по 16-е поколение.

Заключение. На основании проведенного исследования можно сделать следующие основные выводы.

1. В репродуктивном ядре селекционной группы мини-свиней ИЦиГ СО РАН наблюдается устойчивое отклонение от равновесия Харди – Вайнберга на протяжении 8–16-х поколений, выражающееся в значительном избытке гетерозигот и недостатке гомозигот по аллелю крупной формы свиньи (A_k/A_k).

2. Установлено, что гетерозиготный генотип A_k/A_m обладает повышенной относительной приспособленностью, что обеспечивает его стабильное преобладание в репродуктивном ядре. Это свидетельствует о действии отбора в пользу гетерозигот, что возможно, связано с эффектом гетерозиса.

3. Наблюдается нелинейная динамика отклонений от равновесия Харди – Вайнберга с пиком в 12-м поколении, после которого начинается постепенное снижение уровня отклонений. Это указывает на смену селекционного давления: если до 12-го поколения доминировали гетерозиготы, то после начинается рост доли гомозигот по аллелю мелкой формы (A_m/A_m).

4. Частоты аллелей A_k и A_m остаются относительно стабильными в течение всего периода исследования, что говорит о достижении популяцией временного равновесного состояния, поддерживаемого балансом между преимуществом гетерозигот и давлением отбора.

Список источников

1. Кузнецов В.М. Информационно-энтропийный подход к анализу генетического разнообразия популяций (аналитический обзор) // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2022. Т. 23, № 2. С. 159–173. DOI: 10.30766/2072-9081.2022.23.2.159-173.
2. Животовский Л.А. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола : Вертикаль, 2021. 600 с.
3. Кайданов Л.З. Генетика популяций. М.: Высшая школа, 1996.
4. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978.
5. Casillas S., Barbadilla A. *Molecular Population Genetics // Genetics*. 2017. Vol. 205, N 3. P. 1003–1035. DOI: 10.1534/genetics.116.196493.
6. Diaz-Parkovich A., Anderson-Trocmé L., Gravel S. A review of UMAP in population genetics // *J Hum Genet*. 2021. Vol. 66, N 1. С. 85–91. DOI: 10.1038/s10038-020-00851-4.
7. Robinson J., Kyriazis C., Yuan S.C., et al. Deleterious Variation in Natural Populations and Implications for Conservation Genetics // *Annu. Rev. Anim. Biosci.* 2023. Vol. 11, N 1. С. 93–114. DOI: 10.1146/annurev-animal-080522-093311.
8. Тихонов В.Н., Жучаев К.В. Микроэволюционная теория и практика породообразования свиней. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2008.

9. Соколова Е.А., Филиппенко М.Л., Воронина Е.Н., и др. Изучение частот однонуклеотидного полиморфизма Ser638Arg гена CAST у свиней кросса PIC // Ветеринария И Кормление. 2019. № 7. С. 6–8. DOI: 10.30917/АТТ-ВК-1814-9588-2019-7-1.
10. Харзинова В.Р., Акопян Н.А., Доцев А.В., и др. Генетическое разнообразие и филогенетические взаимосвязи пород свиней, разводимых в России, на основе анализа полиморфизма d-петли мтДНК // Генетика. 2022. Т. 58, № 8. С. 920–932. DOI: 10.31857/S0016675822080045.
11. Aitnazarov R.B., Mishakova T.M., Yudin N.S. Assessment of genetic diversity and phylogenetic relationships in Black Pied cattle in the Novosibirsk Region using microsatellite markers // Vestn. VOGiS. 2022. Vol. 25, N 8. С. 831–838. DOI: 10.18699/VJ21.096.
12. Álvarez I., Fernández I., Traoré A., et al. Population Structure Assessed Using Microsatellite and SNP Data: An Empirical Comparison in West African Cattle. // Animals (Basel). 2021. Vol. 11, N 1. P. 151. DOI: 10.3390/ani11010151.
13. Cortes O., Cañon J., Gama L.T. Applications of Microsatellites and Single Nucleotide Polymorphisms for the Genetic Characterization of Cattle and Small Ruminants: An Overview // Ruminants. 2022. Vol. 2, N 4. С. 456–470. DOI:10.3390/ruminants2040032.
14. Lee Y.L., Bosse M., Mullaart E., et al. Functional and population genetic features of copy number variations in two dairy cattle populations // BMC Genomics. 2020. Vol. 21, N 1. P. 89. DOI: 10.1186/s12864-020-6496-1.
15. Muñoz M., Bozzi R., García F., et al. Diversity across major and candidate genes in European local pig breeds // PLoS ONE. 2018. Vol. 13, N 11. P. e0207475. DOI: 10.1371/journal.pone.0207475.
16. Nikitin S.V., Knyazev S.P., Shatokhin K.S., et al. Breeding and selection of mini-pigs in the ICG SB RAS // Vestn. VOGiS. 2018. Vol. 22, N 8. С. 922–930. DOI: 10.18699/VJ18.434.
17. Shatokhin K., Nikitin S., Knyazev S. Using digital technologies for classification of domestic pigs by the type of live weight growth. In: International Scientific and Practical Conference “Digital agriculture – development strategy” (ISPC 2019). Atlantis Press, 2019. P. 27–30. DOI: 10.2991/ispc-19.2019.7.
18. Derks M.F.L., Lopes M., Bosse M., et al. Balancing selection on a recessive lethal deletion with pleiotropic effects on two neighboring genes in the porcine genome // PLoS Genet. 2018. Vol. 14, N 9. P. e1007661. DOI: 10.1371/journal.pgen.1007661.
19. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003.
20. Князев С.П., Никитин С.В., Шмидт Ю.Д., и др. Изучение процесса формирования уникальной врожденной полидактилии у мини-свиней // Инновации и продовольственная безопасность. 2023. Т. 42, № 4. С. 102–118. DOI: 10.31677/2311-0651-2023-42-4-102-118.
21. Nikitin S.V., Shatokhin K.S., Knyazev S.P., et al. Polymorphic loci of coat color in mini-pigs // Vestn. VOGiS. 2016. Vol. 20, N 5. P. 584–595. DOI: 10.18699/VJ16.180.
22. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.
23. Saadat M. The importance of examining the Hardy-Weinberg Equilibrium in genetic association studies. // Mol Biol Res Commun. Iran, 2024. Vol. 13, N 1. P. 1–2. DOI: 10.22099/mbrc.2023.48386.1872.
24. Nikitin S.V., Kntazev S.P., Shvebel T.I. Dynamics of heterozygosity and its correlation with fitness in a population of domestic pigs // Russ J Genet. 2009. Vol. 45, N 10. P. 1238–1246. DOI: 10.1134/S1022795409100123.
25. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990.
26. Arias K.D., Fernández I., Gutiérrez J.P., et al. Population dynamics of potentially harmful haplotypes: a pedigree analysis // BMC Genomics. 2024. Vol. 25, N 1. P. 487. DOI: 10.1186/s12864-024-10407-x.
27. Adavoudi R., Pilot M. Consequences of Hybridization in Mammals: A Systematic Review // Genes. 2022. Vol. 13, N 1. P. 50. DOI: 10.3390/genes13010050.
28. Peripolli E., Munari D.P., Silva M.V.G.B., et al. Runs of homozygosity: current knowledge and applications in livestock // Animal Genetics. 2017. Vol. 48, N 3. P. 255–271. DOI: 10.1111/age.12526.
29. Setiaji A., Lestari D.A., Pandupuspitasari N.S., et al. Crossbreeding experiment on Indonesian local rabbits: the heterosis effect on growth performance // Archives Animal Breeding. 2024. Vol. 67, N 2. С. 231–236. DOI: 10.5194/aab-67-231-2024.

References

1. Kuznetsov VM. Information-entropy approach to the analysis of genetic diversity of populations (analytical review). *Agricultural Science Euro-North-East*. 2022;23(2):159–73. DOI: 10.30766/2072-9081.2022.23.2.159-173.
2. Zhivotovsky LA. *Genetics of natural populations*. Yoshkar-Ola: Vertical; 2021.
3. Kaidanov LZ. *Population genetics*. Moscow: Higher School; 1996.
4. Li CC. *First course in population genetics*. Moscow: Mir; 1976.
5. Casillas S, Barbadilla A. Molecular Population Genetics. *Genetics*. 2017.205(3):1003-1035. DOI: 10.1534/genetics.116.196493.
6. Diaz-Papkovich A, Anderson-Trocme L, Gravel S. A review of UMAP in population genetics. *J Hum Genet*. 2021;66(1):85-91. DOI: 10.1038/s10038-020-00851-4.
7. Robinson J, Kyriazis CC, Yuan SC, et al. Deleterious Variation in Natural Populations and Implications for Conservation Genetics. *Annu Rev Anim Biosci*. 2023;11(1):93-114. DOI: 10.1146/annurev-animal-080522-093311.
8. Tikhonov VN, Zhuchaev KV. *Mikroevolyucionnaya teoriya i praktika porodoobrazovaniya svinej*. Novosibirsk: Institute cytology and genetics SB RAS; 2008.
9. Sokolova EA, Filipenko ML, Voronona EN, et al. Study of the frequencies of the singlenucleotide polymorphism ser638arg of the cast gene in pigs of the crossbred pic. *Veterinaria I Kormlenie*. 2019;(7):6-8. DOI: 10.30917/ATT-VK-1814-9588-2019-7-1.
10. Kharzinova VR, Akopyan NA, Akopyan AV, et al. Genetic diversity and phylogenetic relationships of russian pig breeds based on the analysis of mtdna d-loop polymorphism. *Russian Journal of Genetics*. 2022;58(8):944-54. DOI: 10.31857/S0016675822080045.
11. Aitnazarov RB, Mishakova TM, Yudin NS. Assessment of genetic diversity and phylogenetic relationships in Black Pied cattle in the Novosibirsk Region using microsatellite markers. *Vestn VOGiS*. 2022;25(8):831-8. DOI: 10.18699/VJ21.096.
12. Álvarez I, Fernández I, Traoré A, et al. Population Structure Assessed Using Microsatellite and SNP Data: An Empirical Comparison in West African Cattle. *Animals (Basel)*. 2021;11(1):151. DOI: 10.3390/ani11010151.
13. Cortes O, Cañon J, Gama LT. Applications of Microsatellites and Single Nucleotide Polymorphisms for the Genetic Characterization of Cattle and Small Ruminants: An Overview. *Ruminants*. 2022;2(4):456-70. DOI:10.3390/ruminants2040032.
14. Lee YL, Bosse M, Mullaart E, et al. Functional and population genetic features of copy number variations in two dairy cattle populations. *BMC Genomics*. 2020;21(1):89. DOI: 10.1186/s12864-020-6496-1.
15. Muñoz M, Bozzi R, García F, et al. Diversity across major and candidate genes in European local pig breeds. *PLoS ONE*. 2018;13(11):e0207475. DOI: 10.1371/journal.pone.0207475.
16. Nikitin SV, Knyazev SP, Shatokhin KS, et al. Breeding and selection of mini-pigs in the ICG SB RAS. *Vestn VOGiS*. 2018;22(8):922-30. DOI: 10.18699/VJ18.434.
17. Shatokhin K, Nikitin S, Knyazev S. Using digital technologies for classification of domestic pigs by the type of live weight growth. In: *International Scientific and Practical Conference "Digital agriculture – development strategy" (ISPC 2019)*. Atlantis Press; 2019. P. 27–30. DOI: 10.2991/ispc-19.2019.7.
18. Derks MFL, Lopes MS, Bosse M, et al. Balancing selection on a recessive lethal deletion with pleiotropic effects on two neighboring genes in the porcine genome. *PLoS Genet*. 2018;14(9):e1007661. DOI: 10.1371/journal.pgen.1007661.
19. Altukhov YuP. *Genetic processes in populations*. Moscow: Akademkniga; 2003.
20. Knyazev SP, Nikitin SV, Schmidt YuD, et al. Study of the process of formation of a unique congenital polydactyly in mini-pigs. *Innovations and Food Safety*. 2023;42(4):102-118. DOI: 10.31677/2311-0651-2023-42-4-102-118.
21. Nikitin SV, Shatokhin KS, Knyazev SP, et al. Polymorphic loci of coat color in mini-pigs. *Vestn VOGiS*. 2016;20(5):584-95. DOI: 10.18699/VJ16.180.
22. Lewontin RG. *The genetic basis of evolutionnary change*. New York and London: Columbia University Press; 1974.

23. Saadat M. The importance of examining the Hardy-Weinberg Equilibrium in genetic association studies. *Mol Biol Res Commun*. 2024;13(1):1-2. DOI: 10.22099/mbrc.2023.48386.1872.
24. Nikitin SV, Knyazev SP, Shvebel TI, et al. Dynamics of heterozygosity and its correlation with fitness in a population of domestic pigs. *Russ J Genet*. 2009;45(10):1238-46. DOI: 10.1134/S1022795409100123.
25. Lakin GF. *Biometriya*. Moscow: Higher School; 1990.
26. Arias KD, Fernández I, Gutiérrez JP, et al. Population dynamics of potentially harmful haplotypes: a pedigree analysis. *BMC Genomics*. 2024;25(1):487. DOI: 10.1186/s12864-024-10407-x.
27. Adavoudi R, Pilot M. Consequences of Hybridization in Mammals: A Systematic Review. *Genes*. 2022;13(1):50. DOI: 10.3390/genes13010050.
28. Peripolli E, Munari DP, Silva MVGB, et al. Runs of homozygosity: current knowledge and applications in livestock. *Animal Genetics*. 2017;48(3):255-71. DOI: 10.1111/age.12526.
29. Setiaji A, Lestari DA, Pandupuspitasari NS et al. Crossbreeding experiment on Indonesian local rabbits: the heterosis effect on growth performance. *Archives Animal Breeding*. 2024;67(2):231-6. DOI: 10.5194/aab-67-231-2024.

Статья принята к публикации 30.10.2025 / The article accepted for publication 30.10.2025.

Информация об авторах:

Сергей Вячеславович Никитин, старший научный сотрудник лаборатории молекулярной генетики и селекции пушных и сельскохозяйственных животных, кандидат биологических наук

Сергей Павлович Князев, доцент кафедры частной зоотехнии и кормления животных, кандидат биологических наук

Кирилл Сергеевич Шатохин, старший научный сотрудник лаборатории прикладной биоинформатики, кандидат биологических наук

Вера Ивановна Запорожец, зоотехник лаборатории молекулярной генетики и селекции пушных и сельскохозяйственных животных

Елена Викторовна Коршунова, старший лаборант лаборатории молекулярной генетики и селекции пушных и сельскохозяйственных животных

Information about the authors:

Sergey Vyacheslavovich Nikitin, Senior Researcher, Laboratory of Molecular Genetics and Breeding of Fur and Farm Animals, Candidate of Biological Sciences

Sergey Pavlovich Knyazev, Associate Professor, Department of Private Animal Science and Animal Nutrition, Candidate of Biological Sciences

Kirill Sergeevich Shatokhin, Senior Researcher, Laboratory of Applied Bioinformatics, Candidate of Biological Sciences

Vera Ivanovna Zaporozhets, Animal Science Specialist, Laboratory of Molecular Genetics and Breeding of Fur and Farm Animals

Elena Viktorovna Korshunova, Senior Laboratory Assistant, Laboratory of Molecular Genetics and Breeding of Fur and Farm Animals

