

**КРУПНОПЛОДНОСТЬ МИНИ-СВИНЕЙ ИЦиГ СО РАН:
ПОТЕНЦИАЛ НЕРЕАЛИЗУЕМЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ**

¹К.С. Шатохин, инженер-биотехнолог, кандидат
биологических наук

²С.В. Никитин, старший научный сотрудник, кандидат
биологических наук

²В.И. Запорожец, зоотехник

¹С.П. Князев, кандидат биологических наук, доцент

¹А.В. Ходакова, магистрант

²Д.С. Башур, лаборант

¹К.Д. Величко, студент

¹В.И. Ермолаев, доктор биологических наук

¹Новосибирский государственный аграрный
университет, Новосибирск, Россия

²Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия

E-mail: true_genetic@mail.ru

Ключевые слова: мини-свиньи, селекционная группа, масса новорождённого поросёнка, гомозиготность, естественный отбор, искусственный отбор, потенциал крупноплодности, дисперсия, коэффициент регрессии

Реферат. Настоящая публикация представляет результаты анализа динамик изменения показателей крупноплодности селекционной группы мини-свиней ИЦиГ СО РАН. Анализ показал, что четыре показателя крупноплодности делятся на две пары. Первую пару составляют выборочные значения признака: среднее и максимальное. Для этих показателей характерна стабильность на протяжении изучаемого периода. Во вторую пару вошли выборочные минимальные значения и стандартные отклонения признака. Эти два показателя являются динамическими: для выборочных минимальных значений характерно снижение, а для выборочных стандартных отклонений равномерное повышение, описываемое уравнениями линейной регрессии. Показано, что динамические характеристики связаны друг с другом. Определено, что в данном комплексе ведущим является минимальное значение, а ведомым – стандартное отклонение. Объясняется это тем, что увеличение стандартного отклонения сопряжено с уменьшением минимального значения и стабильностью максимального в изучаемый промежуток времени. Результатом этого процесса является рост в селекционной группе генетического потенциала, отвечающего за высокую массу новорожденной особи. Однако из-за малых по сравнению с коммерческими породами размеров свиноматок (60–70 кг) этот потенциал не может быть реализован. Тем не менее его избыточность обеспечивает стабилизацию максимального и среднего значения признака – массы новорождённой особи у мини-свиней ИЦиГ СО РАН. Возможный путь повышения реализации потенциала крупноплодности селекционной группы – это снижение многоплодия свиноматок, что вполне решаемо, но вряд ли целесообразно. Таким образом, в стаде присутствует естественный отбор, направленный против особей с малой массой при рождении, который в совокупности с искусственным отбором на живую массу поросят при рождении 700 г и более способствует стабилизации среднего значения признака на оптимальном для маточного поголовья уровне.

**LARGE-COPIOUS MINIPIGS OF ICG SB RAS:
POTENTIAL OF UNREALIZABLE OPPORTUNITIES**

¹**K.S. Shatokhin**, Biotechnological engineer, Candidate of Biological Sciences

²**S.V. Nikitin**, Senior researcher, Candidate of Biological Sciences

²**V.I. Zaporozhets**, Zootechnician

¹**S.P. Kniazev**, Candidate of Biological Sciences, Associate professor

¹**A.V. Khodakova** Master's student

²**D.S. Bashur**, Laboratory assistant

¹**K.D. Velichko**, Student

¹**V.I. Ermolaev**, Doctor of Biological Sciences

¹Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

²Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnology RAS, Novosibirsk, Russia

Key words: mini-pigs, breeding group, newborn piglet weight, homozygosity, natural selection, artificial selection, large-copious potential, variance, regression coefficient.

Abstract. This publication presents the results of the analysis of the dynamics of changes in the large-fruited indicators of the breeding group of minipigs of the ICG SB RAS. The analysis showed that the four large-copious indicators are divided into two pairs. The first pair is made up of sample values of the characteristic: average and maximum. These indicators are characterized by stability throughout the studied period. The second pair includes the sample minimum values and standard deviations of the trait. These two indicators are dynamic: the sample minimum values are characterized by a decrease, and the sample standard deviations are characterized by a uniform increase, described by linear regression equations. It is shown that the dynamic characteristics are related to each other. It is determined that in this complex, the leader is the minimum value, and the follower is the standard deviation. This is explained by the fact that an increase in the standard deviation is associated with a decrease in the minimum value and the stability of the maximum in the studied period of time. The result of this process is the growth of the genetic potential in the breeding group, which is responsible for the high weight of the newborn individual. However, due to the small size of sows in comparison with commercial breeds (60-70 kg), this potential cannot be realized. Nevertheless, its redundancy ensures the stabilization of the maximum and average values of the trait - the mass of a newborn individual in minipigs of the ICG SB RAS. A possible way to increase the realization of the potential of large-copious breeding group is to reduce the multiple fertility of sows, which is quite solvable, but hardly advisable. Thus there is natural selection directed against individuals with a low birth weight in the herd. Natural and artificial selection for live weight of piglets at birth of 700 g or more, both help to stabilize the average value of the trait at the level optimal for the broodstock.

В настоящее время известно около 40 селекционных групп мини-свиней [1], две из которых выведены в России [2, 3]. Методы селекции и разведения мини-свиней основаны на тех же принципах, что и продуктивных пород. При этом здесь присутствует специфика, определяемая малыми размерами объекта и низкой численностью популяций [4]. В частности, это масса новорожденной особи – достаточно интересный, подверженный влиянию множества факторов признак [5, 6]. Среди них выделяют количество поросят

в помёте, кормление, интерьер, живую массу и упитанность супоросных свиноматок [7–10]. При этом породная принадлежность не является общепризнанным фактором крупноплодности [11], что довольно странно с учётом того, что в некоторых исследованиях была показана значимость отцовской и материнской компонент [12]. У свиней продуктивных пород масса поросёнка при рождении имеет среднее значение 1200–1300 г [11, 13] и по современным стандартам весьма ограниченно используется как критерий оценки молодняка

[14]. Однако у мини-свиней крупноплодность как признак, связанный с жизнеспособностью [15, 16], приобретает селекционную значимость [4, 12]. При этом более ранние исследования показывают, что живая масса поросёнка при рождении имеет сильную отрицательную корреляцию с количеством поросят при рождении и в течение подсосного периода [13]. Объясняется это тем, что поросята, родившиеся с живой массой менее 600 г, практически не выживают к отъёму [11]. При этом уменьшение многоплодия снижает экономическую эффективность хозяйства [17]. С другой стороны, искусственный отбор на миниатюризацию животных действует и на замедление роста, в том числе пренатального, а следовательно, и против крупноплодности новорождённых. Таким образом, крупноплодность у лабораторных мини-свиней должна представлять собой признак, подверженный стандартизирующему отбору, который лимитирован живой массой свиноматок, их многоплодием и жизнеспособностью каждого отдельно взятого поросёнка [18, 19].

Независимые исследования показывают полигенную детерминацию живой массы поросёнка при рождении [5, 6, 20]. При этом не исключено, что в таких малочисленных популяциях, какой являются мини-свиньи ИЦиГ СО РАН, количество полиморфных локусов существенно минимизировано в сравнении с широко распространенными коммерческими заводскими породами [12].

В настоящей статье рассматривается крупноплодность (или масса поросёнка при рождении) у мини-свиней селекционной группы ИЦиГ СО РАН. Данная селекционная группа является малочисленной и высокоинбредной [4], что, теоретически, должно так или иначе отразиться на изменчивости признаков, связанных с приспособленностью, в том числе на крупноплодности. Цель настоящего исследования заключается в изучении динамики показателей крупноплодности у мини-свиней ИЦиГ СО РАН в процессе многолетней селекции в условиях инбридинга. Конкретные задачи были следующими:

1. Оценить динамику стандартного отклонения, средней выборочной, максимального и минимального значений крупноплодности.

2. Определить корреляцию между фактическими минимумами и рассчитанными при помощи уравнений линейной регрессии стандартными отклонениями, а также между фактическими отклонениями и рассчитанными минимумами крупноплодности.

3. Рассчитать факторы влияния естественного и искусственного отбора на крупноплодность.

Актуальность темы заключается в расширении представлений о процессе воспроизводства изолированного стада лабораторных мини-свиней ограниченной численности, что в дальнейшем можно будет использовать в селекционной работе.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Мини-свиньи ИЦиГ СО РАН представляют собой изолированную совокупность так называемых мелких тугорослых свиней [21]. Стадо происходит от скрещивания хряков светлогорских мини-свиней со свиноматками крупной белой породы с последующим «прилитием крови» ландрасских и вьетнамских хряков [2]. Селекция в стаде направлена на показатели живой массы взрослых особей 50–80 кг [4]. Животные содержатся в кирпичном отапливаемом зимой свинарнике в отвечающих нормам условиях кормления и микроклимата [17]. В анализ вошли данные о 2421 новорождённом поросенке мини-свиней ИЦиГ СО РАН из 346 гнёзд рождения с 2013 по 2019 г. Показатели крупноплодности оценивали общепринятыми методами описательной статистики, достоверность различий оценивали критерием Стьюдента [22]. Динамику крупноплодности оценивали методом регрессионного анализа [22, 23]. Фактор естественного отбора был рассчитан при помощи приложения One-way ANOVA, входящего в пакет программ STATISTICA 8.

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ
И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

Исследование показало, что динамики четырёх выборочных показателей крупноплодности: среднего значения, стандартного отклонения, минимальной и максимальной

величины признака – у мини-свиней ИЦиГ СО РАН распадаются на две пары. Первую составляют среднее и максимальное значения. Их коэффициенты регрессии малы и статистически незначимы (табл. 1), а годовые колебания на протяжении восьмилетнего периода бессистемны и случайны (рис. 1).

Таблица 1

**Показатели крупноплодности (масса поросёнка при рождении, г) у мини-свиней ИЦиГ СО РАН
Indicators of large-copiousness (weight of a piglet at birth, g) in minipigs of the ICG SB RAS**

Год рождения	Павшие до отъёма		Выжившие к отъёму				В среднем по выжившим	Разница		В целом по стаду				
			дорациванние		брак			павшие/выжившие	дорациванние/брак	n	$\bar{X} \pm \bar{S}_x$	Стандартное отклонение, $\bar{S} \pm \bar{S}_x$	min	max
	n	$\bar{X} \pm \bar{S}_x$	n	$\bar{X} \pm \bar{S}_x$	n	$\bar{X} \pm \bar{S}_x$								
2012	80	634,73 ±12,86	33	653,33 ±13,81	54	639,44 ±16,73	644,71 ±11,60	9,98 нд	13,89 нд	167	639,64 ±8,64	111,29 ±6,09	450	960
2013	139	628,27 ±9,30	211	740,54 ±7,44	133	715,34 ±12,91	730,79 ±6,84	102,52 P<0,001	25,20 нд	483	701,29 ±5,92	129,89 ±4,18	310	1200
2014	103	608,16 ±11,75	166	774,31 ±7,70	57	695,96 ±13,83	754,28 ±7,10	146,12 P<0,001	78,35 P<0,001	326	709,28 ±6,99	125,95 ±4,93	400	1100
2015	125	603,36 ±8,12	143	725,21 ±13,39	96	670,94 ±7,98	703,41 ±8,79	100,05 P<0,001	54,27 P<0,001	364	669,05 ±6,88	131,07 ±4,86	380	1500
2016	141	591,83 ±12,29	143	733,47 ±9,38	115	713,19 ±10,15	724,42 ±6,93	132,59 P<0,001	20,28 нд	399	682,31 ±7,21	143,75 ±5,09	370	1100
2017	49	602,65 ±22,47	29	750,00 ±22,18	95	747,24 ±15,42	747,89 ±12,82	145,24 P<0,001	2,76 нд	173	706,75 ±12,25	160,62 ±8,64	400	1200
2018	52	556,92 ±24,00	42	670,48 ±19,11	86	699,19 ±11,84	689,77 ±10,16	132,85 P<0,001	-28,71 нд	180	651,39 ±10,97	146,81 ±7,74	300	980
2019	–	–	57	729,26 ±18,93	–	–	–	–	–	329	682,76 ±9,16	166,18 ±6,48	250	1150
Коэффициент регрессии	-10,89±2,74 P<0,001		-4,36±2,89 нд		6,90±2,58 P<0,01		0,32±1,92 нд	–	–	–	0,69±4,26 нд	6,97±1,13 P<0,001	-17,38 ±7,10 P<0,05	1,55 ±27,99 нд
В среднем	689	606,74 ±4,85	767	736,44 ±4,40	636	702,67 ±4,96	721,13 ±4,68	114,39 P<0,001	33,77 P<0,001	2421	684,30 ±2,87	141,13 ±2,03	357,50 ±23,13	1148,75 ±59,38

Примечание. нд – недостоверно.

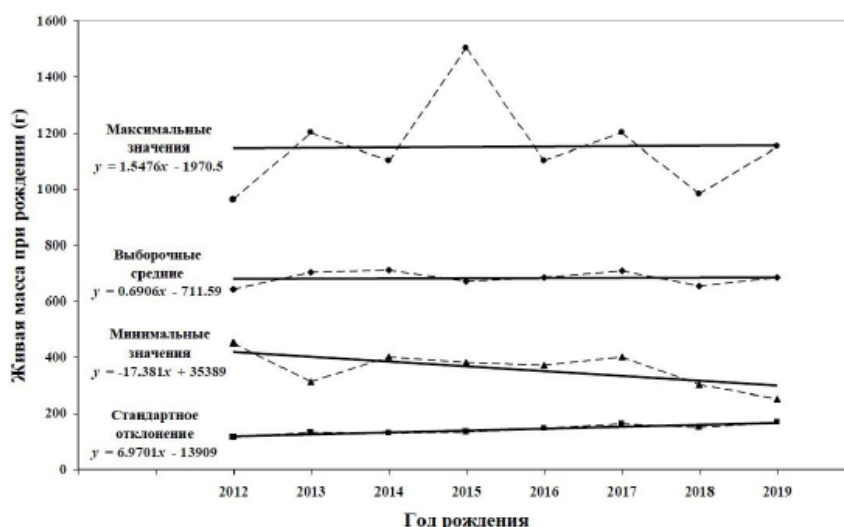


Рис. 1. Динамика основных показателей крупноплодности в стаде мини-свиней ИЦиГ СО РАН в период с 2012 по 2019 г.

Dynamics of the main indicators of large-copiousness in the herd of minipigs of the ICG SB RAS in the period from 2012 to 2019

Вторую пару показателей – стандартное отклонение признака и его минимальное значение – можно обозначить как динамическую. Динамика стандартного отклонения показывает равномерный статистически значимый рост в течение исследуемого периода, а минимального значения – напротив, снижение, описываемые уравнениями линейной регрессии (см. рис. 1). Ведущим в этой паре показателей, очевидно, является минимальное значение. Его снижение при фиксированном максимуме означает расширение диапазона вариации признака и, как следствие, увеличение стандартного отклонения.

Связь выборочных стандартных отклонений и минимальных значений признака может подтвердить отрицательная корреляция между их динамиками. Коэффициент корреляции между наблюдаемыми выборочными величинами равен $-0,62$, но статистически незначим. Недостоверность корреляции обусловлена как недостаточным числом пар сравнения (см. табл. 1), так и высокой случайной вариацией минимальных значений. В формировании стандартных отклонений участвует весь массив данных, что «сглаживает» эффект случайной вариации, в то же время минимальное значение определяют по единственной особи из каждой выборки, поэтому случайный разброс величин проявляется максимально. Результатом случайной вариации ми-

нимальных значений (дисперсия 4278,57), на которую дополнительно накладывается вариация выборочных стандартных отклонений (дисперсия 338,83), являются недостоверность и заниженная величина коэффициента корреляции.

Для оценки «шумового эффекта», вызываемого случайным рассеиванием, определили корреляцию между наблюдаемыми выборочными минимумами (см. табл. 1) и рассчитанными по уравнению линейной регрессии (см. рис. 1) стандартными отклонениями признака (табл. 2). Далее определили корреляцию между ожидаемыми согласно уравнению линейной регрессии (см. рис. 1), минимумами (см. табл. 2) и наблюдаемыми выборочными стандартными отклонениями (см. табл. 1). В первом случае, при устранении случайной вариации стандартных отклонений, коэффициент корреляции оказался равен $-0,65$, во втором, после устранения случайного разброса минимальных значений, $-0,93$. Таким образом, эффект случайной вариации минимальных значений занижает коэффициент корреляции на 31%, выборочных стандартных отклонений – на 3%.

Так как корреляция двух рядов, рассчитанных по уравнениям линейной регрессии, по определению равна $|1|$, коэффициент корреляции занижает неточность уравнений регрессии, обусловленную числом пар сравнения, на 4%. На основании выборочных мини-

Таблица 2

Рассчитанные по уравнениям линейной регрессии значения динамических показателей крупноплодности (г) мини-свиней ИЦиГ СО РАН
The values of the dynamic indicators of large-copiousness(g) of minipigs, ICG SB RAS, calculated by linear regression equations

Год	Рассчитанные		Центр диапазона вариации признака		
	стандартное отклонение	min	реализованного	рассчитанного по	
				уравнению регрессии	ожидаемым min и max=1148,75
2012	114,84	418,43	705	780,60	783,59
2013	121,81	401,05	755	772,68	774,90
2014	128,78	383,67	750	764,77	766,21
2015	135,75	366,29	940	756,85	757,52
2016	142,72	348,90	735	748,93	748,83
2017	149,69	331,52	800	741,02	740,14
2018	156,66	314,14	640	733,10	731,45
2019	163,63	296,76	700	725,18	722,76



Рис. 2. Динамика центров диапазона вариации массы особи при рождении в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ СО РАН
Dynamics of the centers of the range of variation in the weight of an individual at birth in the breeding group of minipigs of the ICG SB RAS

мальных и максимальных значений, по формуле $\frac{\min + \max}{2}$, можно рассчитать центр реализованного диапазона вариации признака (см. табл. 2). Однако данный показатель обладает ещё более высоким случайным разбросом, чем используемые для его вычисления минимальное и максимальное значения признака (дисперсия 7913,84).

Теоретически, при нормальном распределении признака и достаточном объёме выборки, центр реализованного диапазона вариации признака должен совпадать с генеральной средней. Среднее значение массы особи при рождении, полученное для выборки поросят рождения 2012–2019 гг. равно $684,30 \pm 2,87$ г (см. табл. 1), что статистически значимо ($P < 0,001$) меньше минимального (2019 г.) и максимального (2012 г.) значений рассчитанной динамики центров диапазона вариации (см. табл. 2). Следуя за все уменьшающимися выборочными минимумами, центр диапазона вариации признака постепенно приближается к среднему значению массы при рождении. В то же время среднее и максимальное значения признака не просто постоянны, но даже имеют склонность к увеличению (см. рис. 1). Подобное сочетание показателей в явном виде указывает на при-

сутствие механизма стабилизации средней и максимальной массы при рождении в изучаемой совокупности. Этим механизмом может быть естественный отбор, так или иначе присутствующий в популяциях domesticiрованных животных [24], в данном случае, по видимому, проявляющийся в низкой выживаемости поросят массой менее 600 г [11].

Для проверки данного предположения была произведена кластеризация массива данных по крупноплодности на три категории: не доживших до отъёма, а также доживших и определённых в группы дорастивания и брака (см. табл. 1). Основной идеей была проверка влияния фактора массы при рождении на определение дальнейшей судьбы новорождённого поросёнка. Как микроэволюционный фактор, значимость естественного отбора ($F=369,91$; $p=0$) существенно ($P < 0,001$) превосходила значимость отбора искусственного ($F=14,92$; $p=0,000118$), что вполне логично, так как искусственный отбор проводится с теми особями, которые дожили до отъёма. Смертность же в подсосный период практически целиком является следствием естественного отбора. Впрочем, искусственный отбор тоже имеет статистически доказанную значимость, что вполне объяснимо.

Подбор хряков и свиноматок во время случной кампании, а также формирование групп молодняка на доразивание осуществляется зоотехником-селекционером с учётом не массы при рождении (хотя она, как оказалось, тоже имеет значение), а массы поросят при отъёме, их внешнего вида, упитанности и происхождения.

Снижение минимального значения и рост стандартного отклонения живой массы поросят, не доживших до отъёма, довольно закономерны с учётом более ранних наблюдений измельчания разных видов сельскохозяйственных животных вообще [25] и снижения крупноплодности свиней в частности [26], зафиксированных при систематическом инбридинге. Мини-свиньи ИЦиГ СО РАН являются малочисленной изолированной группой с регулярными родственными скрещиваниями, что привело к интенсивному росту гомозиготности с 0,25 до 0,90 [2, 4]. Весьма вероятно, что этот процесс затронул в том числе и локусы, контролирующие пренатальный рост и, соответственно, массу при рождении, что было показано в некоторых других исследованиях [27]. Во время данного процесса, захватывающего всё большее и большее число локусов, выщепляется постепенно увеличивающееся количество более сложных (многолокусных) гомозиготных генотипов, что приводит к росту фенотипического разнообразия и, соответственно, стандартного отклонения признака – массы новорожденного поросёнка. Известно, что наибольшую угрозу для жизнеспособности особей в малочисленных популяциях представляют летальные рецессивные алели, а не снижение общей гетерозиготности [28], которого на самом деле может и не быть за счёт ускоренного мутагенеза сателлитной ДНК [29]. Если представить сохранность поросят в виде трёхфакторной системы (живая масса при рождении + общее число полулетальных аллелей + степень гомозиготности), пренебрегая материнскими качествами свиноматок, то снижение крупноплодности при росте гомозиготности будет возможно только с уменьшением количества гипотетических «вредоносных» аллелей. Однако в реаль-

ности за счёт стабильного отбора животных с массой при рождении 700 г и более в репродуктивную группу (см. табл. 1) среднее значение признака при этом не меняется.

Результаты настоящего исследования и данные литературы [30] дают основание полагать, что постоянство максимальной и средней массы при рождении у мини-свиной является следствием небольших размеров свиноматок (60–70 кг), которые допускают увеличение массы новорожденного поросёнка только до определённого предела. Средний максимум массы новорожденной особи, очевидно, показывает среднее граничное значение, до которого реализация генетического потенциала потомков может быть обеспечена ресурсами материнского организма. По всей видимости, стабильность крупноплодности в стаде мини-свиной ИЦиГ СО РАН является следствием достижения компромисса в системе «масса матери – масса новорожденного поросёнка – многоплодие», созданного совокупным действием естественного и искусственного отбора, причём первый является ведущим. В принципе такой компромисс неизбежен для любого многоплодного вида животных как следствие отбора на максимальное количество потомков, попавших в репродуктивную группу [31, 32]. Поэтому дальнейшая селекция мини-свиной ИЦиГ СО РАН должна быть направлена на стабилизацию крупноплодия в пределах 700–800 г при многоплодии свиноматок 5–6 поросят.

Всё же попытаемся представить, что произойдёт при реализации предельных значений потенциала крупноплодности. Величиной, отражающей ограниченность ресурсов материнского организма, может быть общая масса гнезда при рождении. При средней массе новорожденного поросёнка 684,30 г и среднем многоплодии 6,69 потомка на гнездо (рассчитано по 428 гнёздам 2012–2019 гг. рождения) средняя масса гнезда при рождении составит 4575,07 г. На основании интервальных оценок потенциала крупноплодности были рассчитаны величины среднего многоплодия мини-свиной при разной массе поросят при рождении:

Средняя масса новорождённого поросёнка, г	Число новорождённых в гнезде
644,84	7,09
800,19	5,72
1032,37	4,43
1265,13	3,62
1497,31	3,06
1652,66	2,77

Полученные оценки показывают возможность увеличения массы новорождённых у мини-свиней ИЦиГ СО РАН за счёт снижения их многоплодия. Однако несмотря на то, что такое решение в принципе возможно, вряд ли оно целесообразно. Повышать среднюю массу особи при рождении выше 800 г даже у мини-свиней экономически невыгодно, но сама по себе подобная работа может иметь определённый теоретический интерес как модель эволюции крупноплодности у копытных.

ВЫВОДЫ

1. Динамика стандартного отклонения массы новорождённого поросёнка показывает равномерный статистически значимый рост в течение исследованного семилетнего периода. Параллельно показано снижение ми-

нимального значения признака, описываемое уравнениями линейной регрессии. Ведущим в этой паре показателей, очевидно, является минимальное значение.

2. Коэффициент корреляции между наблюдаемыми выборочными минимумами и рассчитанными по уравнению линейной регрессии стандартными отклонениями признака оказался равен $-0,65$, между ожидаемыми согласно уравнению линейной регрессии минимумами и наблюдаемыми выборочными стандартными отклонениями $-0,93$.

3. Естественный отбор ($F=369,91$; $p=0$) оказывает существенно ($P<0,001$) более высокое влияние на живую массу поросёнка мини-свиней ИЦиГ СО РАН при рождении, чем отбор искусственный ($F=14,92$; $p=0,000118$).

Работа поддержана бюджетным финансированием по государственному заданию (проект No. АААА-А17-117071240065-4).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Rozkot M., Václavková E., Bělková J. Minipigs as laboratory animals – review // Res. Pig Breeding. – 2015. – Vol. 9, N 2. – P. 10–14.
2. Nikitin S. V., Knyazev S. P., Shatokhin K. S. Miniature pigs of ICG as a model object for morphogenetic research // Russ. J. Genet.: Appl. Res. – 2014. – Vol. 4, N 6. – P. 511–522. – DOI:10.1134/S207905971406015X
3. Станкова Н. В., Савина М. А., Капанадзе Г. Д. Формирование новых линий светлогорских мини-свиней // Биомедицина. – 2017. – № 3. – С. 95–101.
4. Разведение и селекция мини-свиней ИЦиГ СО РАН / С. В. Никитин, С. П. Князев, К. С. Шатохин, В. И. Запорожец, В. И. Ермолаев // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2018. – Т. 22, № 8. – С. 922–930.
5. A genome-wide single nucleotide polymorphism and copy number variation analysis for number of piglets born alive / N. B. Stafuzza, R. M. de Oliveira Silva, B. de Oliveira Fragomeni, Y. Masuda, Y. Huang, K. Gray, D. A. Lino Lourenco // BMC Genomics. – 2019. – Vol. 20. – P. 321. – DOI:10.1186/s12864-019-5687-0.
6. Genetic determinants of pig birth weight variability / X. Wang, X. Liu, D. Deng, M. Yu, X. Li // BMC Genet. – 2016. – Vol. 17, N 1. – P. 15. – DOI:10.1186/s12863-015-0309-6.
7. Никитин С. В., Князев С. П., Ермолаев В. И. Роль условий среды пренатального роста плодов в формировании массы новорожденной особи у домашних свиней // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, № 5. – С. 569–575. – DOI: 10.18699/VJ17.273.

8. Sow and piglet factors determining variation of colostrum intake between and within litters / I. Declerck, S. Sarrazin, J. Dewulf, D. Maes // *Animal*. – 2017. – Vol. 11, N 8. – P. 1336–1343. – DOI:10.1017/S1751731117000131.
9. *Knauer M.* Identifying strategies to enhance piglet birth weight. National hog farmer [Электронный ресурс]. – 2018. – Режим доступа: <https://www.nationalhogfarmer.com/nutrition/identifying-strategies-enhance-piglet-birth-weight>.
10. Piglet birth weight and litter uniformity: effects of weaning-to-pregnancy interval and body condition changes in sows of different parities and crossbred lines / J.G. Wientjes, N.M. Soede, E. F. Knol, H. van den Brand, B. Kemp // *J Anim Sci*. – 2013. – Vol. 91, N 5. – P. 2099–2107. – DOI: 10.2527/jas.2012–5659.
11. *Pond W., Haupt K.* The biology of the pig. – Ithaca: Comstock Publishing Associates, 1978. – 334 p.
12. *Никитин С. В., Князев С. П.* Отбор и адаптация в популяциях домашних свиней. – Lambert Academy Publishing, 2015. – 228 с.
13. *Кабанов В. Д.* Повышение продуктивности свиней. – М.: Колос, 1983. – 256 с.
14. *PigLeg: prediction of swine phenotype using machine learning / S. Bakoev, L. Getmantseva, M. Kolesova, O. Kostyunina, D. R. Chartier, T. V. Tatarinova // PeerJ*. – 2020. – Vol. 8. – e8764. – DOI:10.7717/peerj.8764.
15. *Estimation of direct and maternal genetic parameters for individual birth weight, weaning weight, and probe weight in Yorkshire and Landrace pigs / K. Alves, F. S. Schenkel, L. F. Brito, A. Robinson // J Anim Sci*. – 2018. – Vol. 96, N 7. – P. 2567–2578. – DOI: 10.1093/jas/sky172.
16. *Discrimination learning and judgment bias in low birth weight pigs / S. Roelofs, F.A.C. Alferink, A. F. Ipema, T. van de Pas, F.J. van der Staay, R. E. Nordquist // Animal Cognition*. – 2019. – Vol. 22. – P. 657–671. – DOI: 10.1007/s10071-019-01262-5.
17. *Бекенёв В. А.* Технология разведения и содержания свиней. – СПб.: Лань, 2012. – 416 с.
18. *Князев С. П., Никитин С. В.* Стандартизирующий отбор и его последствия для генетической структуры популяции // *Генетика*. – 2011. – Т. 47, № 1. – С. 103–114.
19. *Князев С. П., Никитин С. В., Ермолаев В. И.* Генетика крупноплодности свиней: половой диморфизм и генетический контроль массы новорожденных поросят // *Вестник НГАУ*. – 2013. – № 1. – С. 46–57.
20. *Hierarchical phenotypic and epigenetic variation in cloned swine. / G. Archer, S. Dinlot, T. H. Friend, S. Walker, G. Zaunbrecher, B. Lawhorn, J.A. Piedrahita // Biology of Reproduction*. – 2003. – Vol. 69, N 2. – P. 430–436. – DOI: 10.1095/biolreprod.103.016147.
21. *Shatokhin K., Nikitin S., Knyazev S.* Using digital technologies for classification of domestic pigs by the type of live weight growth // *Proceedings of the International Scientific and Practical Conference “Digital agriculture – development strategy” (ISPC 2019)*. – P. 27–30. – DOI:10.2991/ispc-19.2019.7.
22. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
23. *Айвазян С. А., Мхитарян В. С.* Прикладная статистика. Основы эконометрики: в 2 т. Т. 1: Теория вероятностей и прикладная статистика. – 2-е изд., испр. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. – 656 с.
24. *Марков А., Наймарк Е.* Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий. – М.: АСТ: CORPUS, 2015. – 656 с.
25. *Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л.* Генетика популяций и селекция. – М.: Наука, 1967. – 592 с.
26. *Россоха В. И.* Влияние различных степеней инбридинга на формирование генотипа свиней и их хозяйственно-биологических качеств: дис. ... канд. с.-х. наук. – Харьков, 1984. – 166 с.
27. *Loss of function mutations in essential genes cause embryonic lethality in pigs / M.F.L. Derks, A. B. Gjuvsland, M. Bosse, M. S. Lopes, M. van Son, B. Harlizius, B. F. Tan, H. Hamland, E. Grindflek, M.A.M. Groenen, H. – J. Megens // PLoS Genet*. – 2019. – Vol. 15, N 3. – e1008055. – DOI: 10.1371/journal.pgen.1008055.
28. *Latter B. D.* Mutant alleles of small effect are primarily responsible for the loss of fitness with slow inbreeding in *Drosophila melanogaster* // *Genetics*. – 1998. – Vol. 148, N 3. – P. 1143–1158.
29. *Microsatellite and major histocompatibility complex variation in an endangered rattlesnake, the Eastern Massasauga (Sistrurus catenatus) / C. P. Jaeger, M. R. Duvall, B. J. Swanson, C. A. Phillips, M. J. Dreslik, S. J. Baker, R. B. King // Ecol Evol*. – 2016. – Vol. 6, N 12. – P. 3991–4003. – DOI: 10.1002/ece3.2159.
30. *Тихонов В. Н.* Лабораторные мини-свиньи: генетика и медико-биологическое использование / *Ин-т цитологии и генетики СО РАН*. – Новосибирск, 2010. – 304 с.

31. Аксенович Т.И., Бородин П.М. Как наследуется плодовитость // Природа. – 2008.– № 4. – С. 7–8.
 32. Dawkins R. The Selfish Gene. – Oxford University Press, 1978. – 224 p.

REFERENCES

1. Rozkot M., Václavková E., Bělková J. Minipigs as laboratory animals – review. *Res. Pig Breeding*, 2015, Vol. 9, No.2, pp. 10–14.
2. Nikitin S. V., Knyazev S. P., Shatokhin K. S. Miniature pigs of ICG as a model object for morphogenetic research. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.*, 2014, Vol. 4, No. 6, pp. 511–522. DOI:10.1134/S207905971406015X.
3. Stankova N. V., Savina M. A., Kapanadze G. D. *Biomeditsina*, 2017, No. 3, pp. 95–101. (In Russ.)
4. Nikitin S. V., Knyazev S. P., Shatokhin K. S., Zaporozhets V. I., Ermolaev V. I. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2018, Vol. 22, No. 8, pp. 922–930. DOI: 10.18699/VJ18.434. (In Russ.)
5. Stafuzza N. B., de Oliveira Silva R. M., de Oliveira Fragomeni B., Masuda Y., Huang Y., Gray K., Lino Lourenco D. A. A genome-wide single nucleotide polymorphism and copy number variation analysis for number of piglets born alive. *BMC Genomics*, 2019, Vol. 20, 321 p., DOI:10.1186/s12864-019-5687-0.
6. Wang X., Liu X., Deng D., Yu M., Li X. Genetic determinants of pig birth weight variability. *BMC Genet.*, 2016, Vol. 17, No. 1, pp. 15, DOI:10.1186/s12863-015-0309-6.
7. Nikitin S. V., Knyazev S. P., Ermolayev V. I. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2017, Vol. 21, No. 5, pp. 569–575, DOI: 10.18699/VJ17.273. (In Russ.)
8. Declerck I., Sarrazin S., Dewulf J., Maes D. Sow and piglet factors determining variation of colostrum intake between and within litters. *Animal.*, 2017, Vol. 11, No. 8, pp. 1336–1343, DOI:10.1017/S1751731117000131.
9. Knauer M. Identifying strategies to enhance piglet birth weight. National hog farmer, 2018, available at: <https://www.nationalhogfarmer.com/nutrition/identifying-strategies-enhance-piglet-birth-weight>.
10. Wientjes J. G., Soede N. M., Knol E. F., van den Brand H., Kemp B. Piglet birth weight and litter uniformity: effects of weaning-to-pregnancy interval and body condition changes in sows of different parities and crossbred lines. *J Anim Sci.*, 2013, Vol. 91, No. 5, pp. 2099–2107, DOI: 10.2527/jas.2012-5659.
11. Pond W., Haupt K. *The biology of the pig*, Ithaca: Comstock Publishing Associates, 1978, 334 p.
12. Nikitin S. V., Knyazev S. P. *Otbor i adaptatsiya v populyatsiyakh domashnikh sviney* (Selection and Adaptation in domestic pig populations), Saarbrucken, Lambert Academy Publ., 2015, 228 p.
13. Kabanov V. D. *Povyshenie produktivnosti sviney* (Increasing pig productivity). Moscow: Kolos, 1983, 256 p.
14. Bakoev S., Getmantseva L., Kolosova M., Kostyunina O., Chartier D. R., Tatarinova T. V. PigLeg: prediction of swine phenotype using machine learning. *PeerJ*, 2020, Vol. 8, e8764, DOI:10.7717/peerj.8764.
15. Alves K., Schenkel F. S., Brito L. F., Robinson A. Estimation of direct and maternal genetic parameters for individual birth weight, weaning weight, and probe weight in Yorkshire and Landrace pigs. *J Anim Sci.*, 2018, Vol. 96, No. 7, pp. 2567–2578, DOI: 10.1093/jas/sky172.
16. Roelofs S., Alferink F. A. C., Ipema A. F., van de Pas T., van der Staay F. J., Nordquist R. E. Discrimination learning and judgment bias in low birth weight pigs. *Animal Cognition*, 2019, Vol. 22, pp. 657–671, DOI: 10.1007/s10071-019-01262-5.
17. Bekenev V. A. *Tekhnologiya razvedeniya i soderzhaniya sviney* (Technology of pig keeping and breeding). St. Petersburg: Lan, 2012, 416 p.
18. Knyazev S. P., Nikitin S. V. *Genetica*, 2011, Vol. 47, No. 1, pp. 103–114 (In Russ.)
19. Knyazev S. P., Nikitin S. V., Ermolaev V. I. *Vestnik NGAU*, 2013, No. 1, pp. 46–57. (In Russ.)
20. Archer G., Dinlot S., Friend T. H., Walker S., Zaunbrecher G., Lawhorn B., Piedrahita J. A. Hierarchical phenotypic and epigenetic variation in cloned swine. *Biology of Reproduction.*, 2003, Vol. 69, No. 2, pp. 430–436, DOI: 10.1095/biolreprod.103.016147.
21. Shatokhin K., Nikitin S., Knyazev S. Using digital technologies for classification of domestic pigs by the type of live weight growth. *Digital agriculture – development strategy*, Proceedings of the International Scientific and Practical Conference (ISPC 2019), pp. 27–30, DOI:10.2991/ispc-19.2019.7.
22. Lakin G. F. *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 352 p.

23. Aivazian S. A., Mkhitarian V. S. *Prikladnaya statistika. Osnovy ekonometriki. T.1.* (Probability theory and applied statistics. Vol.1.) Moscow, UNITY Publ. 2001.
24. Markov A., Naimark E. *Evolyutsiya. Klassicheskie idei v svete novykh otkrytiy* (Evolution. Classical Ideas in the Light of New Discoveries), Moscow: АСТ: CORPUS Publ., 656 p.
25. Dubinin N. P., Glembotskiy Ya.L. *Genetika populyatsiy i selektsiya* (Population genetics and selection). Moscow, Nauka Publ., 1967, 592 p.
26. Rossokha V.I. *Influence of various inbreeding stages on the formation of the pig genotype and their economic and biological qualities* (Influence of various degrees of inbreeding on the formation of the pig genotype and their economic and biological qualities). Candidate's thesis, Kharkiv, 1984, 166 p.
27. Derks, M.F.L., Gjuvsland, A.B., Bosse, M., Lopes M. S., van Son, M., Harlizius, B., Tan, B.F., Hamland, H., Grindflek, E., Groenen, M.A.M., Megens H. – J. Loss of function mutations in essential genes cause embryonic lethality in pigs. *PLoS Genet*, 2019, Vol. 15, No. 3, e1008055, DOI: 10.1371/journal.pgen.1008055.
28. Latter B.D. Mutant alleles of small effect are primarily responsible for the loss of fitness with slow inbreeding in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 1998, Vol. 148, No. 3, pp. 1143–1158.
29. Jaeger C. P., Duvall M. R., Swanson B. J., Phillips C. A., Dreslik M. J., Baker S. J., King R. B. Microsatellite and major histocompatibility complex variation in an endangered rattlesnake, the Eastern Massasauga (*Sistrurus catenatus*). *Ecol Evol.*, 2016, Vol. 6, No. 12, pp. 3991–4003, DOI: 10.1002/ece3.2159.
30. Tikhonov V.N. *Laboratornye mini-svin'i: genetika i mediko-biologicheskoe ispol'zovanie* (Laboratory mini-pig genetics and biomedical use). Novosibirsk, ICG SB RAS Publ., 2010. 304 p.
31. Aksenovich T. I., Borodin P.M. *Priroda*, 2008, Vol. 1112, No. 4, pp. 3–8. (In Russ.)
32. Dawkins R. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, 1978, 224 p.