

УДК: 636.294: 575.21

DOI: 10.52419/issn2072-2419.2024.3.429

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯЦИЙ МЕЖДУ ЗООТЕХНИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ У ДОМАШНИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ

**Южаков А.А.**<sup>1</sup> – д-р с.-х. наук, отдел животноводства и рационального природопользования Арктики (ORCID 0000-0002-3584-8381); **Свищёва Г.Р.**<sup>2</sup> – канд. биол. наук, лаборатория сравнительной генетики животных (ORCID 0000-0001-9478-267X); **Сёмина М.Т.**<sup>2</sup> – лаборатория сравнительной генетики животных, (ORCID 0000-0002-9276-0407); **Столповский Ю.А.**<sup>2</sup> – д-р биол. наук, лаборатория сравнительной генетики животных (ORCID 0000-0003-2537-1900); **Лайшев К.А.**<sup>1\*</sup> – д-р ветеринар. наук, отдел животноводства и рационального природопользования Арктики (ORCID 0000-0003-2490-6942).

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский федеральный исследовательский центр РАН;

<sup>2</sup> Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова.

\* layshev@mail.ru

**Ключевые слова:** северные олени, селекция, фенотип, фенотипические корреляции, генетические корреляции, коэффициент наследования.

**Key words:** reindeer, selection, phenotype, phenotypic correlations, genetic correlations, heritability coefficient.

**Финансирование:** Материалы подготовлены в рамках регионального конкурса Российского научного фонда № 22-16-00062 и, частично, в рамках при финансовой поддержке Министерства образования и науки, проект FFZF-2022-0016. «Разработка фундаментальных, методологических и технологических основ увеличения производства сельскохозяйственной продукции на Северо-Западе и в Арктической зоне РФ, обеспечивающие продовольственную и экологическую безопасности регионов» – 122041900025-6.

**Благодарности:** Авторы благодарят директора Максимчика М.А. и оленеводов Ямальской опытной станции – обособленного структурного подразделения ФГБУН ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН за помощь в проведении фенотипических измерений и сборе генетического материала при проведении настоящего исследования.

Поступила: 25.09.2023

Принята к публикации: 20.09.2024

Опубликована онлайн: 01.10.2024



### РЕФЕРАТ

Исследования проводились с целью определения возможности использования фенотипических корреляций между признаками в качестве косвенного показателя генетических корреляций у домашних северных оленей (*Rangifer tarandus* L.). Оценка фенотипических показателей экстерьера и живой массы северных оленей была проведена на Ямальской опытной станции - обособленном структурном подразделении ФГБУН ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН. Объектом исследования была популяционная выборка из 94 взрослых

самок ненецкой породы, отобранных случайным образом, без пороков телосложения и имевших теленка. в октябре 2020 года. Всего было обследовано 94 важенки (взрослых самок) в возрасте от 3 до 9 лет. Животные были упитанными, имели теленка и не имели видимых пороков телосложения. В выборке наблюдались высокие положительные фенотипические корреляции между «высотой в холке» и «высотой в локте» ( $\approx 0.84$ ), «высотой в холке» и «глубиной груди» ( $\approx 0.71$ ), «живой массой» и «обхватом груди» ( $\approx 0.63$ ), а также между «живой массой» и «глубиной груди» ( $\approx 0.6$ ). Генетические корреляции между признаками, вычисленные по генотипам микросателлитных маркеров, показали сопоставимые результаты. Для пары промеров «высота в холке» и «высота в локте» генетическая корреляция составила около 0.83, а для пары «высота в холке» и «глубина груди» - около 0.71. Результаты сравнительного анализа между фенотипическими и генетическими корреляционными матрицами продемонстрировали высокую степень согласованности. Было показано, что для селекции северных оленей по живой массе и линейным размерам тела фенотипические корреляции потенциально могут использоваться в качестве косвенного показателя генетических корреляций.

#### ВВЕДЕНИЕ / INTRODUCTION

В исследованиях наследственности и изменчивости организмов система селекции в животноводстве и растениеводстве строится на изучении и применении взаимосвязи между генотипом и фенотипом [1]. Однако задачи селекции осложняются тем, что практически любой селекционируемый признак находится в генетической взаимосвязи с другими фенотипическими признаками, которая обусловлена сцеплением генов или плейотропией. Это означает, что эволюция признаков внутри популяции зависит не только от генетической основы каждого признака, но и от взаимодействия между признаками. Следовательно, в селекции животных одним из важных статистических методов оценки силы (тесноты) и направления взаимосвязи между признаками является корреляционный анализ.

При наличии фенотипических и генотипических данных, фенотипическую корреляцию между признаками, которая показывает зависимость между изменчивостью этих признаков в популяции, можно разложить на генетическую и негенетическую составляющие. Это позволяет оценить корреляции между признаками на генетическом уровне и определить силу и направленность селекции, действующей на популяцию. Очевидно, что следствием генетической корреляции между признаками является коррелированный ответ на отбор. «Благоприятная»

корреляция между признаками приводит к тому, что отбор по одному признаку улучшает другой. И наоборот, неблагоприятная корреляция между признаками увеличивает сложность одновременного улучшения этих признаков.

Генетическая корреляция между двумя признаками — это мера генетических факторов, общих для двух признаков. Точная оценка генетических корреляций между двумя признаками является сложной задачей из-за необходимости больших размеров выборок животных и доступности генотипических данных. Поэтому часто предполагается, что фенотипические корреляции могут отражать генотипические корреляции между признаками. [2]. Наблюдение того, что генетические корреляции близко соответствуют фенотипическим корреляциям, известно как гипотеза Шеверуда [3]. Эмпирическое подтверждение этой гипотезы было найдено у разных видов растений, насекомых и животных [4-6]. Полученные результаты свидетельствуют о том, что между генетическими и фенотипическими корреляциями действительно существует хорошая согласованность.

В оленеводческих стадах стандартной практикой селекционно-племенной работы являются глазомерная (визуальная) оценка экстерьера и племенных кондиций, снятие линейных размеров (промеров) и определение живой массы. Однако работ по использованию инфор-

мации о фенотипических и генетических корреляциях между измеренными показателями экстерьера и живой массы в практической селекции северных оленей очень мало.

При изучении хозяйственно-полезных признаков пород и географических групп этого вида животных предпринимались попытки внедрить метод корреляционно-анализа [7, 8]. Следует отметить работу, в которой у северных оленей различных пород была обнаружена более высокая изменчивость промеров по сравнению с пропорциями телосложения [9]. Ранее в наших исследованиях была выявлена статистически достоверная фенгеографическая изменчивость северных оленей ненецкой породы и проведен анализ эффективности отбора по живой массе путем определения повторяемости и наследуемости её у домашних северных оленей в Ямало-Ненецком автономном округе [10]. Установлен невысокий, но статистически значимый коэффициент фенотипической корреляции между живой массой матерей и живой массой их потомства в 6-месячном возрасте. Кроме того, выявлено, что у северных оленей положительно и статистически значимо коррелируют живая масса в 6-месячном возрасте и живая масса в возрасте 1.5 года ( $\approx 0.6$ ); коэффициент фенотипической корреляции между живой массой оленей в 1.5- и 2.5-летнем возрасте сохраняется на среднем уровне ( $\approx 0.5$ ) [10-12].

Применение мультиплексных панелей микросателлитов для оценки происхождения и генетического разнообразия между популяциями северного оленя позволило увеличить объем генетической информации [13-17]. В то же время в практической селекции оценка животных по фенотипическим показателям до сих пор не утратила своей актуальности, но требует дополнительной верификации генетическими методами. Наличие фенотипических корреляций между признаками, подтвержденных на генетическом уровне, позволит сократить количество селекционируемых признаков и/или скорректировать их, сохранив эффективность

селекции.

Цель исследования - определить возможность использования фенотипических корреляций в качестве прокси генетических корреляций у домашних северных оленей.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ / MATERIALS AND METHODS

Оценка фенотипических показателей экстерьера и живой массы северных оленей была проведена на Ямальской опытной станции в октябре 2020 года. Всего было обследовано 94 важенки (взрослых самок) в возрасте от 3 до 9 лет. Животные были упитанными, имели теленка и не имели видимых пороков телосложения. Живую массу животных и зоотехнические промеры северных оленей определяли путем взвешивания на динамометрических весах с точностью до 1 кг (Рисунок 1) в соответствии с рекомендациями по племенной работе в северном оленеводстве [18]. Промеры животных проводили с помощью мерных инструментов (палка, лента и циркуль) с точностью 1.0 см. В качестве морфологических видоспецифических признаков были использованы такие зоотехнические промеры как «высота в холке», «высота в локте», «глубина груди», «ширина груди за лопатками», «косая длина туловища», «обхват груди», «ширина в маклоках» и «длина головы» (Рисунок 2).

Кроме того, у зоотехнически обследованных северных оленей были взяты образцы хрящевой ткани ушной раковины и законсервированы в 70% этиловом спирте для дальнейших генетических исследований. Для оценки генетического разнообразия все животные были генотипированы по 16 микросателлитным маркерам (BMS1788, RT30, RT1, RT9, C143, RT7, ONEQ, FCB193, RT6, C217, RT24, C32, BMS745, NVHRT16, T40 и C276), описание которых дано в [17, 19].

Статистический анализ промеров и генотипов микросателлитов проводился в программной среде R (R Core Team, 2017) с использованием статистических пакетов, предназначенных для генетического анализа: adegenet [20], pegas [21], poppr

[22], PopGenReport [23], pvcust [24] и Hierfstat [25]. С помощью функции *poppr::genotype\_curve* с 10 000 пермутаций было определено минимальное количество локусов, необходимое для того, чтобы животные были различимы. Таким образом, в выборку животных были включены только те самки, у которых амплифицировалось более 14 локусов. Для сформированной выборки животных мы оценили неравновесие по сцеплению между микросателлитами, используя

стандартизированный индекс ассоциации *rd* [26], вычисленный с помощью функции *poppr::pair.ia* (10 000 перестановок). Кроме того, мы проверили отклонение от равновесия Харди-Вайнберга, используя точный тест хи-квадрат, основанный на методе Монте-Карла (*pegas::hw.test*; 10 000 перестановок). Полученные статистики были поправлены для контроля частоты ложноположительных результатов (false discovery rate, FDR) с помощью функции *stats: p.adjust*.



Рисунок 1 – Определение живой массы животного.



Рисунок 2 – Измерение фенотипических промеров животного.

### РЕЗУЛЬТАТЫ / RESULTS

Мы проиллюстрировали распределения абсолютных значений 9 анализируемых признаков в выборке животных, расположив их в соответствии со средними арифметическими значениями (рис.3). Как видно, наибольший разброс значений в анализируемой выборке животных наблюдался по весу. Нормальность рас-

пределения анализируемых признаков проверяли, используя тест Шапиро. Предварительно все признаки были поправлены на возраст и интерсепт. Для всех поправленных признаков р-значения теста нормальности были не меньше 0.05, что указывает на нормальное распределение признаков.

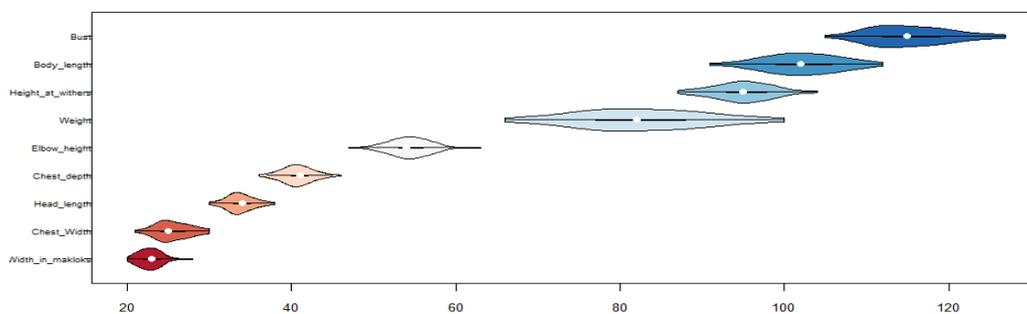


Рисунок 3 – Распределения абсолютных значений фенотипических признаков по типу “скрипка” (violin plot). Белая точка внутри графика указывает медиану.

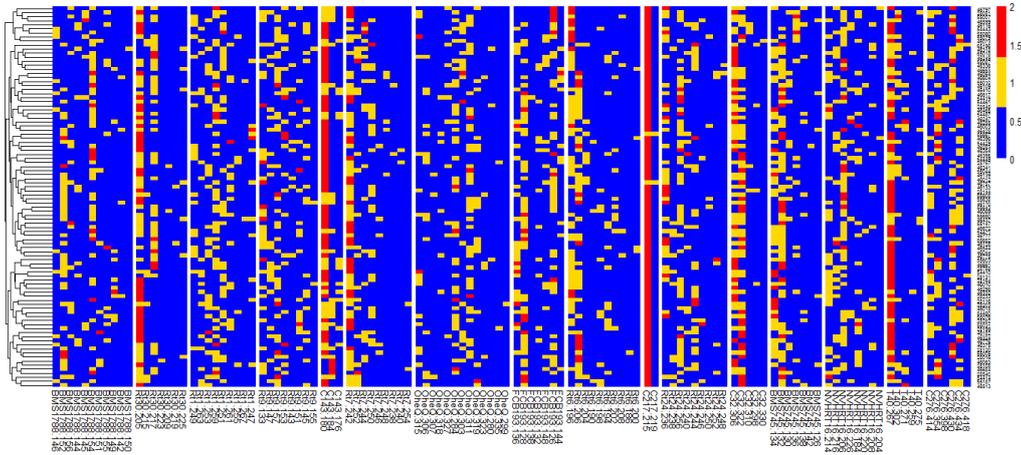


Рисунок 4 – Тепловая карта распределения аллелей по микросателлитным маркерам и животным. Карта разделена на вертикальные полосы, каждая из которых соответствует одному микросателлитному локусу. Каждая полоса содержит квадраты, которые соответствуют парам аллель-особь. Цвет квадрата указывает на количество определенного аллеля, присутствующего в генотипе конкретной особи. Красный цвет означает, что самка содержит два аллеля, желтый – один аллель и синий – ни одного.

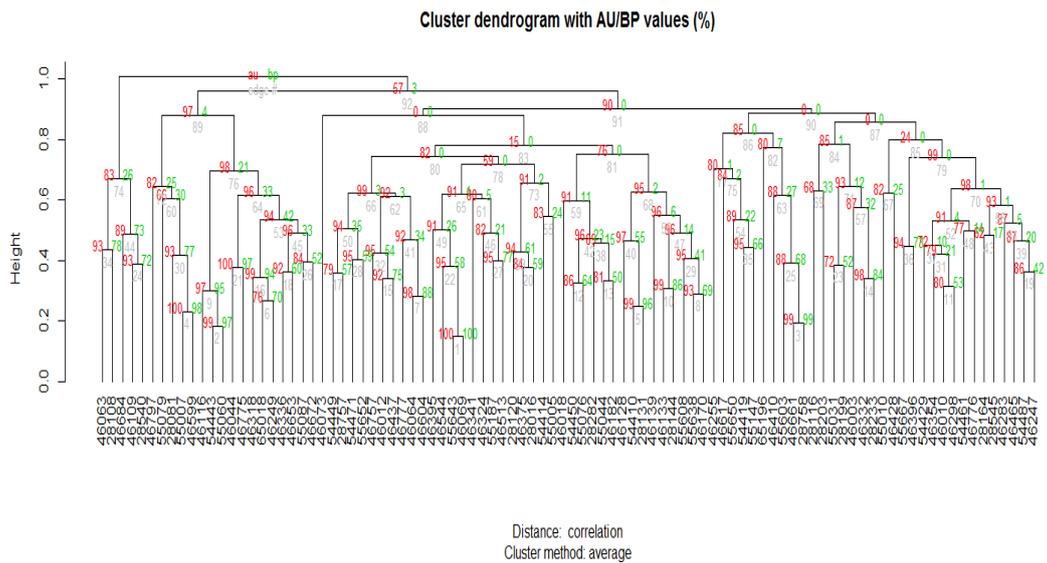


Рисунок 5 – Дендрограмма для животных. AU – приблизительно несмещенные р-значения (красный цвет), а BP – бутстрепные р-значения (зеленый цвет).

Распределения аллелей 16 микросателлитных маркеров среди животных представлены на рисунке 4, упорядоченные по среднему значению длины аллеля. Всего было идентифицировано 119 аллелей. Наибольшее число аллельных вариаций наблюдалось в локусе OheQ, а наименьшее – в локусе C217.

*Иерархическая кластеризация животных.*

С помощью функции *adegen::inbreeding* при бутстреп-поддержки 10 000 пермутаций мы оценили коэффициенты инбридинга для каждого животного, которые оказались невысокими и составили в среднем  $0.165 \pm 0.007$ . Для определения генетического родства между животными в выборке был проведен иерархический кластерный анализ с помощью R-пакета *pvclust* на основании генотипов. Полученная кластеризация была оценена на устойчивость путем расчета бутстреп-поддержки ветвей дендрограммы. Дерево со значениями бутстреп-поддержки показано на рисунке 5, где AU – приблизительно несмещенные р-значения (красный цвет), а BP – бутстрепные р-значения (зеленый цвет). В этом методе кластеризации используется многомасштабный бутстреп. О генетическом родстве между животными (или кластерами) можно судить по значению BP. Как можно заметить, четыре самки в выборке демонстрировали высокую степень генетического родства, и поэтому были исключены из последующего анализа, чтобы обеспечить надежность полученных генетических корреляций между признаками.

*Анализ генетической структуры.*

Для выборки животных мы оценили неравновесие по сцеплению между микросателлитами с помощью стандартизованного индекса ассоциации *rd*. Этот индекс ассоциации первоначально был предложен в [27] и реализован в R-пакете *rorrr* [22] с использованием пермутационного подхода для оценки р-значений [26]. На основе 10 000 пермутаций было обнаружено, что  $p = 0.773$  для *rd* = 0.00247 (рис. 6). Следовательно, мы не можем отвергнуть нулевую гипотезу об

отсутствии сцепления между локусами (рекомбинация аллелей происходит свободно с образованием новых генотипов при половом размножении).

Кроме того, мы проверили отклонение от равновесия Харди-Вайнберга, используя точный тест хи-квадрат, основанный на методе Монте-Карла (*pegas::hw.test*; 10 000 перестановок). Анализ выявил единственный локус, *Rt24*, в котором наблюдалось отклонение от равновесия Харди-Вайнберга. Однако после применения функции *stats::p.adjust* для корректировки полученных статистических данных с целью контроля частоты ложных обнаружений (FDR), отклонений от равновесия Харди-Вайнберга не наблюдалось (Таблица 1).

Был проведен тест (тест Бартлетта на однородность дисперсий). Было отмечено, что гетерозиготность по локусам варьирует, однако заметной разницы между ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностью не наблюдалось (статистика Бартлетта = 0.00969,  $p$ -value = 0.9216) (Таблица 1).

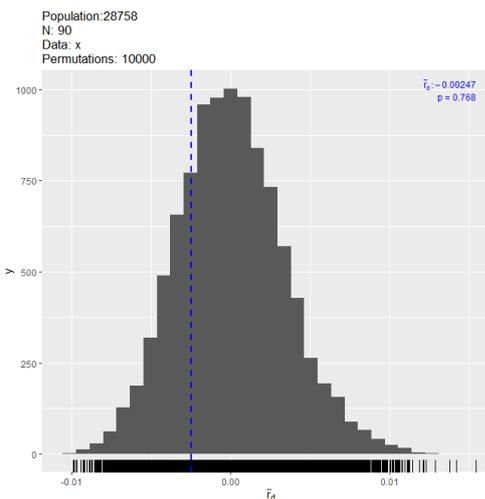


Рисунок 6 – Распределение индекса ассоциации для выборки домашних северных оленей, рассчитанного по результатам 10 000 повторов. Распределение индекса показывает, что нулевая гипотеза не отвергается.

Таблица 1 – Статистические показатели 16 микросателлитов

Локус	Число аллелей	Hexp	Hobs	HWE р-значение	HWE р-значение после FDR-поправки
BMS1788	11	0.814	0.789	0.15	0.498
Rt30	7	0.538	0.544	0.829	0.956
Rt1	9	0.846	0.889	0.242	0.645
Rt9	8	0.836	0.811	0.712	0.956
C143	3	0.359	0.333	0.395	0.903
Rt7	9	0.678	0.689	0.792	0.956
OheQ	13	0.852	0.867	0.847	0.956
FCB193	7	0.771	0.767	0.476	0.937
Rt6	10	0.733	0.744	0.585	0.937
C217	2	0.022	0.022	1	1
Rt24	9	0.784	0.733	0.033*	0.498
C32	5	0.546	0.511	0.137	0.498
BMS745	7	0.701	0.733	0.563	0.937
NVHRT16	8	0.794	0.833	0.897	0.956
T40	5	0.407	0.389	0.156	0.498
C276	6	0.753	0.711	0.082	0.498

Примечание: \* указывает на то, что наблюдаемые частоты в локусе отклоняются от равновесия Харди-Вайнберга.

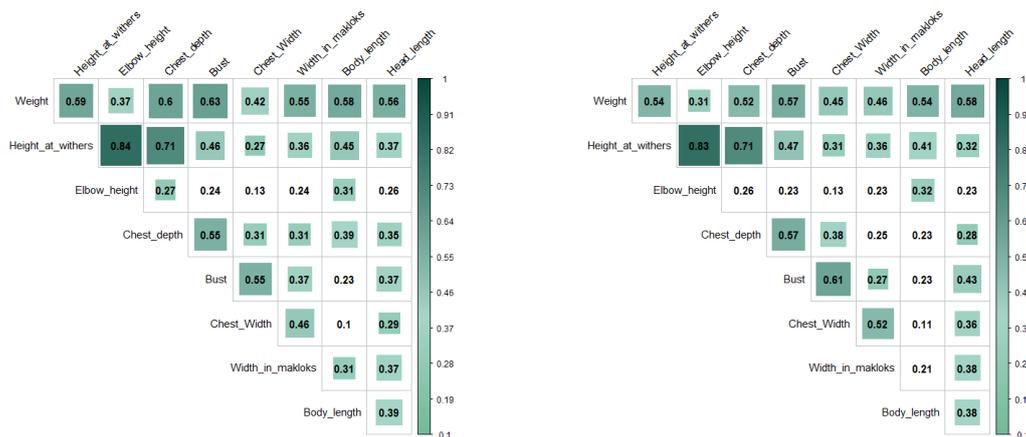


Рисунок 7а и б. – Тепловые карты для матриц генетических (слева) и фенотипических (справа) корреляций между линейными промерами и живой массой. В каждой ячейке насыщенность цвета и размер квадрата отражают степень корреляции. Отсутствие квадрата в ячейках указывает на то, что корреляции между признаками не достигли порога значимости 0.01.

**Таблица 2 - Коэффициенты фенотипических корреляций между живой массы и промерами тела у домашних северных оленей и соответствующие р-значения**

Фенотипические корреляции	Живая масса	Высота в холке	Высота в локте	Глубина груди	Обхват груди	Ширина груди	Ширина в маклоках	Косая дл. туловища	Длина головы
Живая масса		6.31E-10	3.68E-04	3.23E-10	3.78E-11	4.33E-05	2.12E-08	1.67E-09	8.28E-09
Высота в холке	0.59		2.25E-25	4.00E-15	6.07E-06	9.18E-03	4.31E-04	7.81E-06	3.51E-04
Высота в локте	0.37	0.84		9.08E-03	2.04E-02	2.20E-01	2.00E-02	2.54E-03	1.47E-02
Глубина груди	0.6	0.71	0.27		1.95E-08	2.62E-03	3.14E-03	1.38E-04	7.51E-04
Обхват груди	0.63	0.46	0.24	0.55		1.54E-08	3.76E-04	3.23E-02	3.59E-04
Ширина груди	0.42	0.27	0.13	0.31	0.55		5.65E-06	3.63E-01	4.86E-03
Ширина в маклоках	0.55	0.36	0.24	0.31	0.37	0.46		3.02E-03	2.84E-04
Косая дл. туловища	0.58	0.45	0.31	0.39	0.23	0.1	0.31		1.23E-04
Длина головы	0.56	0.37	0.26	0.35	0.37	0.29	0.37	0.39	

**Таблица 3 – Коэффициенты генетических корреляций между живой массы и промерами тела у домашних северных оленей и соответствующие р-значения**

Генетические корреляции	Живая масса	Высота в холке	Высота в локте	Глубина груди	Обхват груди	Ширина груди	Ширина в маклоках	Косая дл. туловища	Длина головы
Живая масса		5.02E-08	3.35E-03	1.49E-07	4.55E-09	7.09E-06	6.21E-06	2.93E-08	1.80E-09
Высота в холке	0.54		2.50E-24	2.52E-15	2.46E-06	2.91E-03	4.70E-04	5.24E-05	1.87E-03
Высота в локте	0.31	0.83		1.18E-02	3.25E-02	2.06E-01	2.89E-02	1.91E-03	2.65E-02
Глубина груди	0.52	0.71	0.26		4.99E-09	2.61E-04	1.79E-02	2.92E-02	7.83E-03
Обхват груди	0.57	0.47	0.23	0.57		1.58E-10	9.24E-03	2.91E-02	2.17E-05
Ширина груди	0.45	0.31	0.13	0.38	0.61		1.72E-07	2.83E-01	4.50E-04
Ширина в маклоках	0.46	0.36	0.23	0.25	0.27	0.52		4.87E-02	2.09E-04
Косая дл. туловища	0.54	0.41	0.32	0.23	0.23	0.11	0.21		2.49E-04
Длина головы	0.58	0.32	0.23	0.28	0.43	0.36	0.38	0.38	

Примечание к таблице 2 и 3: коэффициенты корреляций между признаками указаны в нижнем треугольнике, а соответствующие р-значения - в верхнем.

Фенотипические корреляции между признаками.

Фенотипические корреляции между признаками рассчитывались как простые

корреляции Пирсона между линейными промерами животных с поправкой на возраст и интерсепт. Была выявлена высокая (>0.6) значимая положительная феноти-

пическая корреляция между «высотой в холке» и «высотой в локте» ( $\gg 0.84$ ), между «высотой в холке» и «глубиной груди» ( $\gg 0.71$ ), между «живой массой» и «обхватом груди» ( $\gg 0.63$ ), а также между «живой массой» и «глубиной груди» ( $\gg 0.6$ ) (рис. 7а и Таблица 2).

*Генетические корреляции между признаками.*

Для расчета генетических корреляций между признаками была использована модель линейной регрессии, в которой каждый анализируемый признак был разложен на две составляющие: генетическую ( $G\beta$ ) и средовую ( $e$ ):

$$y_i = X\alpha_i + G\beta_i + e_i$$

Здесь  $y_i$  – вектор значений  $i$ -ого признака,  $X$  – матрица ковариат, состоящая из двух столбцов, где первый столбец – вектор единиц, а второй – вектор возраста;  $G$  – матрица генотипов, состоящая из значений 0, 1 и 2, где каждый элемент матрицы – это количество конкретного аллеля у конкретного локуса для конкретного животного;  $\alpha_i$  – вектор фиксированных эффектов ковариат (интерсепта и возраста) на  $i$ -ый признак,  $\beta_i$  – вектор фиксированных генетических эффектов на признак, и наконец  $e_i$  – вектор случайных регрессионных остатков модели. Мы предполагаем, что регрессионные остатки распределены нормально как

$$N(0, \sigma_i^2 I)$$

где  $\sigma_i^2$  – дисперсия признака.

Затем для каждой пары изучаемых признаков были вычислены генетические корреляции между признаками как корреляции между генетическими эффектами аллелей микросателлитов на эти признаки [28]:

$$r = \frac{\sum \beta_1 \beta_2}{\sqrt{\sum \beta_1^2} \sqrt{\sum \beta_2^2}}$$

где  $\beta_1$  – вектор эффектов аллелей микросателлитных локусов, вычисленных на основе многомерной регрессии первого признака (см. формулу 1), а  $\beta_2$  – для второго признака. На практике, когда размеры выборки животных для исследований

признаков обычно меньше, чем общее количество аллелей, подлежащих анализу, многомерная линейная регрессия не может быть использована для оценки  $\beta_1$  и  $\beta_2$ . Необходимы дополнительные предположения.

Для уменьшения числа модельных предикторов, мы применили метод анализа главных компонент (PCA) и выбрали 95% дисперсии признака, объясняемых компонентами PCA. На рисунке 7b представлены генетические коэффициенты корреляции, вычисленные с помощью формулы (2)

*Сравнение фенотипических и генетических корреляций.*

Степень сходства между фенотипическими и генетическими корреляционными матрицами оценивали с помощью теста ранговой корреляции Спирмена. Ранговая корреляция – это статистический метод, который упорядочивает наблюдения в соответствии с их рангом и вычисляет уровень сходства между рангами. Одним из преимуществ ранговой корреляции является то, что она устойчива к выбросам и не зависит от распределения данных. Результаты продемонстрировали высокую степень согласованности между фенотипическими и генотипическими корреляциями:  $\rho = 0.91$ , а  $p$ -значение  $p < 2.2 \times 10^{-16}$ .

Для иллюстрации линейности связи между генетическими и фенотипическими корреляционными матрицами была построена тепловая карта с использованием двумерного эмпирического оценщика ядерной плотности (mass:kde2d) (рис. 8а). Цель оценки ядерной плотности — на основе исходных данных сделать выводы об основной функции плотности вероятности на всем пространстве, в том числе там, где данные не наблюдаются. При оценке ядерной плотности вклад каждой точки данных сглаживается из одной точки в окружающую ее область пространства. Агрегирование индивидуально сглаженных вкладов дает общую картину структуры данных и их функции плотности.

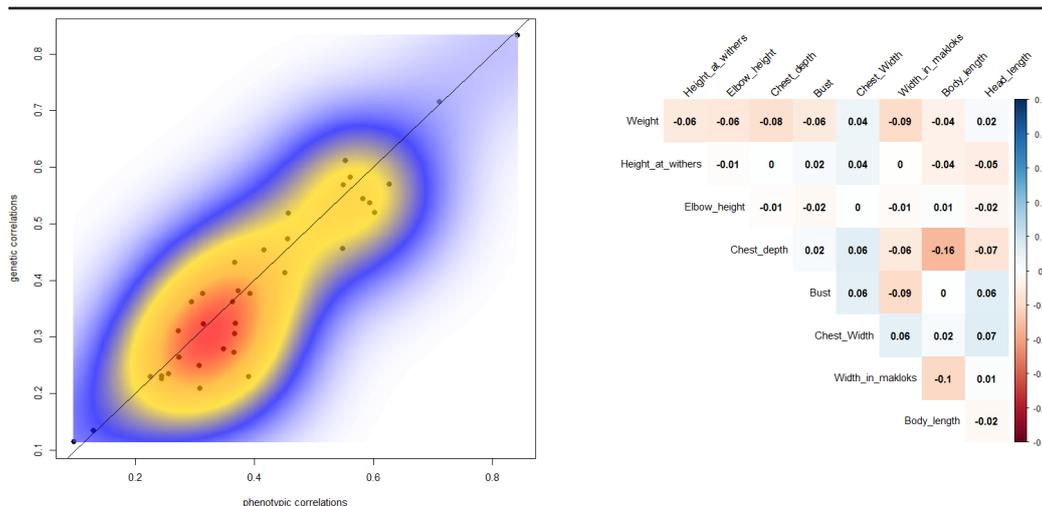


Рисунок 8 – Сравнение генетических и фенотипических корреляций. а) визуализация двумерной ядерной плотности двух типов корреляций, фенотипической и генетической. Каждой черной точке соответствует пара корреляционных коэффициентов. Черная линия - диагональная прямая. б) Значения отклонений генетических корреляционных коэффициентов от фенотипических.

Кроме того, индивидуально для каждой пары признаков мы оценивали степень сходства с помощью порога. Мы условно считали корреляции совпадающими, если разница в значениях составляла 0.1 и меньше, несовпадающими, если разница в значениях составляла 0.3 и больше, а значения между 0.1 и 0.3 классифицировались как слабая степень совпадения. Наибольшее расхождение наблюдали у пары признаков «глубина груди» и «косая длина туловища» (-0.16) (Рис. 8б).

#### ВЫВОДЫ / CONCLUSION

Анализ проведенных исследований по оценке корреляций между фенотипическими и генотипическими показателями взрослых важенок в оленеводческом стаде позволил установить существенное совпадение полученных данных. Фенотипические корреляции между промерами имеют значительные различия, но все они положительны, при величинах от 0.22 до 0.81. Установлено, что селекционный отбор взрослых самок по живой массе способствует росту всех линейных промеров животного. Была выявлена высокая (>0.6) значимая положительная феноти-

пическая корреляция между «высотой в холке» и «высотой в локте» ( $\approx 0.84$ ), между «высотой в холке» и «глубиной груди» ( $\approx 0.71$ ), между «живой массой» и «обхватом груди» ( $\approx 0.63$ ), а также между «живой массой» и «глубиной груди» ( $\approx 0.6$ ). Двустороннее направление корреляций свидетельствует об обратном действии отбора по промерам на живую массу. Степень сходства между фенотипическими и генетическими корреляционными матрицами оценивали с помощью теста ранговой корреляции Спирмена. Результаты продемонстрировали высокую степень согласованности между фенотипическими и генотипическими корреляциями:  $\rho = 0.91$ , а р-значение  $p < 2.2 \times 10^{-16}$ .

Не все фенотипические корреляции подтверждаются генетическими. Так, промер «ширина груди за лопатками» показал слабое совпадение фенотипической и генетической корреляций. Это свидетельствует о возможно преобладающем влиянии паратипических факторов над генетическими в наследовании данного параметра у северных оленей.

Таким образом, в селекции северных оленей по живой массе и линейным размерам тела использование фенотипических корреляций в качестве прокси генетических корреляций возможно.

#### COMPARATIVE ANALYSIS OF PHENOTYPIC AND GENETIC CORRELATIONS BETWEEN ZOOTECHNICAL TRAITS IN DOMESTIC REINDEER

**Yuzhakov A.A.**<sup>1</sup> – Doctor of Agricultural Sciences, Department of Animal Husbandry and Rational Nature Management of the Arctic, (ORCHID 0000-0002-3584-8381); **Svisheva G.R.**<sup>2</sup> – Candidate of Biological Sciences, Laboratory of Comparative Animal Genetics, (ORCHID 0000-0001-9478-267X); **Semina M.T.**<sup>2</sup> – Laboratory of Comparative Animal Genetics, (ORCHID 0000-0002-9276-0407); **Stolpovsky Yu.A.**<sup>2</sup> – Doctor of Biology. Sci. (Vet.), Laboratory of Comparative Animal Genetics (ORCHID 0000-0003-2537-1900); **Laishev K.A.**<sup>1\*</sup> – Doctor of Veterinary Sciences, Department of Animal Husbandry and Rational Nature Management of the Arctic, (ORCHID 0000-0003-2490-6942).

<sup>1</sup> St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences;

<sup>2</sup> N.I. Vavilov Institute of General Genetics.

**Funding:** *The materials were prepared within the framework of the regional competition of the Russian Science Foundation No. 22-16-00062 and, partially, within the framework of the FFZF-2022-0016 project with the financial support of the Ministry of Education and Science. "Development of fundamental, methodological and technological foundations for increasing agricultural production in the North-West and in the Arctic zone of the Russian Federation, ensuring food and environmental safety of the regions" – 122041900025-6.*

**Acknowledgements:** *The authors thank the director Maksimchik M.A. and the reindeer herders of the Yamal Experimental Station, a separate structural unit of the Federal State Budgetary Educational Institution*

*FIT Tyumen Scientific Center SB RAS for their assistance in carrying out phenotypic measurements and collecting genetic material during this study.*

#### ABSTRACT

The study was conducted to determine the possibility of using phenotypic correlations between traits as an indirect indicator of genetic correlations in domestic reindeer (*Rangifer tarandus* L.). The assessment of phenotypic parameters of the exterior and live weight of reindeer was carried out at the Yamal Experimental Station, a separate structural subdivision of the Federal State Budgetary Scientific Institution, the Tyumen Scientific Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences. The object of the study was a population sample of 94 adult females of the Nenets breed, selected at random, without constitution defects and having a calf in October 2020. A total of 94 does (adult females) aged 3 to 9 years were examined. The animals were well-fed, had a calf and had no visible constitution defects. The sample showed high positive phenotypic correlations between "height at withers" and "height at elbow" ( $\cong 0.84$ ), "height at withers" and "chest depth" ( $\cong 0.71$ ), "live weight" and "chest girth" ( $\cong 0.63$ ), as well as between "live weight" and "chest depth" ( $\cong 0.6$ ). Genetic correlations between traits calculated using genotypes of microsatellite markers showed comparable results. For the pair of measurements "height at withers" and "height at elbow", the genetic correlation was about 0.83, and for the pair "height at withers" and "chest depth" it was about 0.71. The results of comparative analysis between phenotypic and genetic correlation matrices demonstrated a high degree of consistency. It has been shown that phenotypic correlations can potentially be used as an indirect indicator of genetic correlations for reindeer selection for live weight and linear body dimensions.

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Скуридин Г. М., Коваль С.Ф. Идентификация генотипа по фенотипу с помощью корреляций признаков. //

- Информационный вестник ВОГиС, 2002. 6(19): p. 3-3.
2. Sodini S.M. et al. Comparison of genotypic and phenotypic correlations: Cheverud's conjecture in humans. // *Genetics*, 2018. 209(3): p. 941-948.
  3. Cheverud J. M. A comparison of genetic and phenotypic correlations // *Evolution*, 1988. 42(5): p. 958-968.
  4. Waitt D.E., Levin D.A. Genetic and phenotypic correlations in plants: a botanical test of Cheverud's conjecture // *Heredity*, 1998. 80(3): p. 310-319.
  5. Ackermann R.R., Cheverud J.M. Discerning evolutionary processes in patterns of tamarin (genus *Saguinus*) craniofacial variation // *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 2002. 117(3): p. 260-271.
  6. Reusch T. Blanckenhorn W. Quantitative genetics of the dung fly *Sepsis cynipsea*: Cheverud's conjecture revisited. // *Heredity*, 1998. 81(1): p. 111-119.
  7. Деряженцев В.Т., Шифнер К.Г. Наследственность и коррелятивные связи некоторых хозяйственно-полезных признаков северных оленей. // *Науч. тр, Магадан. зон. НИИСХ Северо-Востока*. 1978(7): p. 4-11.
  8. Рожков Ю.И., Проняев А.В. Коэффициенты сходства между популяциями по количественным признакам и генотипам. // *Сельскохозяйственная биология*. 1992(6): p. 26-35.
  9. Южаков А.А., Романенко Т.М., Лайшев К.А. Феногеографическая изменчивость северных оленей ненецкой породы // *Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета*. 2017(2(47)): p. 115-122.
  10. Южаков, А.А. О наследуемости и повторяемости живой массы у северных оленей // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки* 2003(3): p. 165-167.
  11. Южаков А.А., Лайшев К.А., Забродин В.А. Влияние наследственных и паратипических факторов на мясную продуктивность домашних северных оленей // *Аграрный вестник Урала*. 2020(11 (202)): p. 93-100.
  12. Røed K.H. et al. Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008. 275(1645): p. 1849-1855.
  13. McLoughlin P.D. et al. Genetic diversity and relatedness of boreal caribou populations in western Canada // *Biological Conservation*. 2004. 118(5): p. 593-598.
  14. Colson K.E., Mager K.H., Hundertmark K.J. Reindeer introgression and the population genetics of caribou in southwestern Alaska // *Journal of Heredity*. 2014. 105(5): p. 585-596.
  15. Zhai J.-C. et al. Analysis on genetic diversity of reindeer (*Rangifer tarandus*) in the Greater Khingan Mountains using microsatellite markers // *Zoological studies*. 2017. 56.
  16. Kashtanov S.N., Zakharov E.S., Semina M.T. et al. Genetic Structure of Domesticated Reindeer (*Rangifer tarandus*) Populations in the Central Siberian Plateau and Adjacent Areas // *Russian Journal of Genetics*. 2024. 60(1): p. 121-125.
  17. Семина М.Т., Свищева Г.Р., Сипко Т.П. и др. Популяционная структура домашних и диких популяций северного оленя (*Rangifer tarandus*) // *Материалы научной конференции с международным участием, посвященной 50-летию юбилею лаборатории популяционной генетики им. Ю. П. Алтухова ИОГен РАН*. 2022. С. 53.
  18. Дьяченко Н.А. Рекомендации по племенной работе в северном оленеводстве. 1970.
  19. Столповский Ю.А., Бабаян О.В., Каштанов С.Н. и др. Генетическая оценка пород северного оленя (*Rangifer tarandus*) и их дикого предка с помощью новой панели STR-маркеров // *Генетика*. 2020. Т. 56. № 12. С. 1410–1426.
  20. Jombart, T. Adegnet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers // *Bioinformatics*. 2008. 24(11): p. 1403-1405.
  21. Paradis, E. Pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular approach // *Bioinformatics* 2010. 26(3): p. 419-420.
  22. Kamvar Z.N., Tabima J.F., Grünwald

- N.J. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction //PeerJ, 2014. 2: p. e281.
23. Adamack A.T., Gruber B. PopGen-Report: simplifying basic population genetic analyses in R //Methods in Ecology and Evolution. 2014. 5(4): p. 384-387.
24. Suzuki R., Shimodaira H. Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering //Bioinformatics. 2006. 22(12): p. 1540-1542.
25. Goudet J. Hierstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. // Molecular Ecology Notes. 2005. 5(1): p. 184-186.
26. Agapow P.M., Burt A. Indices of multi-locus linkage disequilibrium //Molecular Ecology Notes. 2001. 1(1-2): p. 101-102.
27. Brown A., Feldman M., Nevo E. Multi-locus structure of natural populations of *Hordeum spontaneum* //Genetics. 1980. 96(2): p. 523-536.
28. Kraft P., Chen H., Lindström S. The Use of Genetic Correlation and Mendelian Randomization Studies to Increase Our Understanding of Relationships between Complex Traits //Current Epidemiology Reports. 2020. 7: p. 104-112.
- REFERENCES**
1. Skuridin G. M., Koval S. F. Identification of genotype by phenotype using correlations of traits. // Information Bulletin of VOGIS, 2002. 6 (19): p. 3-3.
2. Sodini S. M. et al. Comparison of genotypic and phenotypic correlations: Cheverud's conjecture in humans. // Genetics, 2018. 209 (3): p. 941-948.
3. Cheverud J. M. A comparison of genetic and phenotypic correlations // Evolution, 1988. 42 (5): p. 958-968.
4. Waitt D. E., Levin D. A. Genetic and phenotypic correlations in plants: a botanical test of Cheverud's conjecture //Heredity, 1998. 80(3): p. 310-319.
5. Ackermann R.R., Cheverud J.M. Discerning evolutionary processes in patterns of tamarin (genus *Saguinus*) craniofacial variation //American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists, 2002. 117(3): p. 260-271.
6. Reusch T. Blanckenhorn W. Quantitative genetics of the dung fly *Sepsis cynipsea*: Cheverud's conjecture revisited. //Heredity, 1998. 81(1): p. 111-119.
7. Derjzhentsev V.T., Shifner K.G. Heredity and correlation links of some economically useful traits of reindeer. // Nauch. tr., Magadan. zone. Research Institute of Agriculture of the North-East. 1978(7): p. 4-11.
8. Rozhkov Yu.I., Pronyaev A.V. Similarity coefficients between populations by quantitative traits and genotypes. // Agricultural biology. 1992(6): p. 26-35.
9. Yuzhakov A.A., Romanenko T.M., Laishev K.A. Phenogeographic variability of reindeer of the Nenets breed // Bulletin of the St. Petersburg State Agrarian University. 2017(2 (47)): p. 115-122.
10. Yuzhakov, A.A. On the heritability and repeatability of live weight in reindeer // Siberian Bulletin of Agricultural Science 2003(3): p. 165-167.
11. Yuzhakov A.A., Laishev K.A., Zbrodin V.A. Influence of hereditary and paratypic factors on meat productivity of domestic reindeer // Agrarian Bulletin of the Urals. 2020(11 (202)): p. 93-100.
12. Røed K.H. et al. Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2008. 275 (1645): p. 1849-1855.
13. McLoughlin P.D. et al. Genetic diversity and relatedness of boreal caribou populations in western Canada //Biological Conservation. 2004. 118(5): p. 593-598.
14. Colson K.E., Mager K.H., Hundertmark K.J. Reindeer introgression and the population genetics of caribou in southwestern Alaska // Journal of Heredity. 2014. 105(5): p. 585-596.
15. Zhai J.-C. et al. Analysis on genetic diversity of reindeer (*Rangifer tarandus*) in the Greater Khingan Mountains using microsatellite markers //Zoological studies. 2017. 56.
16. Kashtanov S.N., Zakharov E.S., Semina M.T. et al. Genetic Structure of Domesticated Reindeer (*Rangifer tarandus*) Populations in the Central Siberian Plateau and Adjacent

- Areas //Russian Journal of Genetics. 2024. 60(1): p. 121-125.
17. Semina M.T., Svishcheva G.R., Sipko T.P. et al. Population structure of domestic and wild populations of reindeer (*Rangifer tarandus*) // Proceedings of the scientific conference with international participation dedicated to the 50th anniversary of the Yu. P. Altukhov Laboratory of Population Genetics, Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences. 2022. P. 53.
18. Dyachenko N.A. Recommendations for breeding work in northern reindeer herding. 1970.
19. Stolpovsky Yu.A., Babayan O.V., Kashtanov S.N. et al. Genetic assessment of reindeer breeds (*Rangifer tarandus*) and their wild ancestor using a new panel of STR markers // Genetics. 2020. Vol. 56. No. 12. Pp. 1410–1426.
20. Jombart, T. Adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers // Bioinformatics. 2008. 24(11): p. 1403–1405.
21. Paradis, E. Pegas: an R package for population genetics with an integrated–modular approach // Bioinformatics 2010. 26(3): p. 419–420.
22. Kamvar Z.N., Tabima J.F., Grünwald N.J. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction //PeerJ, 2014. 2: p. e281.
23. Adamack A.T., Gruber B. PopGen-Report: simplifying basic population genetic analyzes in R //Methods in Ecology and Evolution. 2014. 5(4): p. 384-387.
24. Suzuki R., Shimodaira H. Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering // Bioinformatics. 2006. 22(12): p. 1540-1542.
25. Goudet J. Hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. // Molecular Ecology Notes. 2005. 5(1): p. 184-186.
26. Agapow P.M., Burt A. Indices of multi-locus linkage disequilibrium //Molecular Ecology Notes. 2001. 1(1-2): p. 101-102.
27. Brown A., Feldman M., Nevo E. Multi-locus structure of natural populations of *Hordeum spontaneum* //Genetics. 1980. 96(2): p. 523-536.
28. Kraft P., Chen H., Lindström S. The Use of Genetic Correlation and Mendelian Randomization Studies to Increase Our Understanding of Relationships between Complex Traits // Current Epidemiology Reports. 2020. 7: p. 104-112.