



Е.В. Четвертакова

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ



Красноярск 2018

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет»

Е.В. Четвертакова

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Рекомендовано учебно-методическим советом федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Красноярский государственный аграрный университет» для внутривузовского использования в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлению подготовки 36.04.02 (4.36.04.02) «Зоотехния»

Красноярск 2018

ББК 41.3
Ч 52

Рецензенты:

*А.И. Голубков, д-р с.-х. наук, профессор, заведующий
Красноярской лабораторией разведения крупного рогатого скота
ФГБНУ ВНИИплем*

*С.В. Шадрин, канд. с.-х. наук, генеральный директор
ОАО «Красноярскагроплем»*

Ч 52 *Четвертакова, Е.В.* Теоретические основы селекции: учеб.
пособие / *Е.В. Четвертакова*; Краснояр. гос. аграр. ун-т. –
Красноярск, 2018. – 156 с.

В издании рассмотрены особенности наследования признаков разных категорий, влияние форм и методов отбора на структуру популяции, методы анализа воспроизводительных способностей скота. Для закрепления знаний предложены практические занятия и темы для самостоятельного изучения, дополненные рекомендуемой литературой.

Предназначено для студентов Института прикладной биотехнологии и ветеринарной медицины, обучающихся по направлению подготовки 36.04.02 (4.36.04.02) «Зоотехния».

ББК 41.3

© Четвертакова Е.В., 2018

© ФГБОУ ВО «Красноярский государственный
аграрный университет», 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В ТЕОРИЮ СЕЛЕКЦИИ.....	7
1.1. Особенности наследования качественных признаков.....	7
1.2. Особенности наследования количественных признаков.....	18
Контрольные вопросы.....	21
<i>Практическое занятие № 1. Анализ результатов скрещиваний при взаимодействии аллельных, неаллельных генов и множественном аллелизме.....</i>	<i>22</i>
<i>Практическое занятие № 2. Сцепленное наследование. Наследование признаков, сцепленных с полом.....</i>	<i>27</i>
<i>Практическое занятие № 3–4. Применение вариационно-статистического метода при обработке массовых данных количественных и качественных признаков.....</i>	<i>33</i>
Темы для самостоятельной работы.....	47
Рекомендуемая литература для самостоятельного изучения.....	48
Глава 2. ОТБОР И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ.....	49
2.1. Формы отбора в селекции.....	49
2.2. Методы отбора.....	53
2.3. Ответ на отбор.....	55
Контрольные вопросы.....	58
<i>Практическое занятие № 5. Применение популяционного метода в практике селекции.....</i>	<i>59</i>
Темы для самостоятельной работы.....	66
Рекомендуемая литература для самостоятельного изучения.....	66
Глава 3. ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКИХ И ПАРАТИПИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РЕЗУЛЬТАТЫ СКРЕЩИВАНИЯ.....	67
3.1. Генетический прогресс и его источники.....	67
3.2. Факторы, влияющие на результативность скрещивания.....	69
Контрольные вопросы.....	72
Глава 4. ГЕТЕРОЗИС И ИНБРИДИНГ В СЕЛЕКЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ.....	73
4.1. Теории гетерозиса.....	73

4.2. Селекция животных на гетерозис.....	76
4.3. Инбридинг и инбредная депрессия.....	78
Контрольные вопросы.....	83
<i>Практическое занятие № 6. Построение вариационного ряда.....</i>	84
<i>Практическое занятие № 7. Коэффициент корреляции.....</i>	88
<i>Практическое занятие № 8. Коэффициент корреляции для альтернативных признаков r_a.....</i>	93
<i>Практическое занятие № 9. Коэффициент связи ρ между качественными признаками.....</i>	95
<i>Практическое занятие № 10. Ранговый коэффициент корреляции.....</i>	99
<i>Практическое занятие № 11. Коэффициент регрессии.....</i>	102
Темы для самостоятельного изучения.....	104
Рекомендуемая литература для самостоятельного изучения.....	105
Глава 5. СЕЛЕКЦИЯ СКОТА ПО ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНЫМ СПОСОБНОСТЯМ.....	106
5.1. Методы генетико-математического анализа признаков воспроизводительной способности молочного скота.....	106
5.2. Оценка и отбор коров по воспроизводительной способности.....	116
5.2.1. Изменчивость и наследуемость основных признаков воспроизводительной способности.....	116
5.2.2. Зависимость между воспроизводительной способностью коров и уровнем их продуктивности.....	120
5.2.3. Генетические аспекты нарушений воспроизводительной спо- собности коров.....	122
5.3. Методы оценки и отбора быков по их воспроизводительной способности.....	126
5.3.1. Оценка и отбор быков по фенотипу.....	126
5.3.2. Оценка быков по генотипу.....	130
5.3.3. Корреляция между основными показателями воспроизводительной способности быков.....	133
Контрольные вопросы.....	136
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	137
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	138
ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ.....	141
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	156

ВВЕДЕНИЕ

Настоящее учебное пособие подготовлено в соответствии с ФГОС ВО профессионального стандарта «Селекционер по племенному животноводству» от 21.12.2015 г. №1034н и учебной программой по курсу «Теоретические основы селекции» для студентов Института прикладной биотехнологии и ветеринарной медицины ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет» по направлению подготовки 36.04.02 (4.36.04.02) «Зоотехния».

В настоящее время селекционная работа базируется на достижениях генетики и является основой эффективного высокопродуктивного сельского хозяйства и биотехнологии.

Задачи интенсификации животноводства требуют применения более современных методов племенной работы, позволяющих полнее реализовать не только генетические возможности наследственности, но и комбинативный эффект генотипов мировых ресурсов домашних животных. В основу системы генетического совершенствования пород сельскохозяйственных животных наряду с селекцией по фенотипу должны быть положены углубленная оценка генотипа, целенаправленный поиск удачных сочетаний пар и пород при скрещивании. Создание особей с новыми генотипами накладывает очень большую ответственность на селекционеров, которые должны уметь делать прогнозы. Для успешного решения этих задач селекционеру необходимо освоение логики генетического анализа.

Понимание принципов генетического анализа основано на знании закономерностей наследования признаков и свойств наследственности, с одной стороны, и биологии объекта – с другой. Поэтому курс «Теоретические основы селекции» читается после дисциплин «Генетика с основами биометрии», «Биотехнология», «Разведение животных» и, опираясь на них, свободно оперирует всеми генетическими понятиями. Эта дисциплина знакомит студентов с методами и направлениями селекционной работы в животноводстве.

Цель дисциплины. Знакомство с принципами и методами анализа генотипа отдельных особей и генотипической структурой популяций (пород); выработка логики при анализе результатов генетического эксперимента; освоение арсенала современной теории племенного дела; умение практически использовать теоретические знания в племенной работе со стадом.

Задачи дисциплины:

- 1) глубокое освоение принципов наследования хозяйственно полезных признаков у животных;
- 2) обобщение и оценка классических методов селекции;
- 3) изучение статистических закономерностей изменчивости варьирующих признаков у животных;
- 4) упрочнение знаний техники расчетов статистических характеристик количественной и качественной изменчивости;
- 5) ознакомление с методом корреляционно-регрессионного анализа и использование его в племенной работе;
- 6) выявление количественных связей между продуктивностью животных и факторами среды;
- 7) использование генетического анализа в практике селекции разных видов животных.

В результате изучения дисциплины студент должен:

знать:

- генетические основы и закономерности формирования высокопродуктивных животных;
- вопросы интенсивной селекции и взаимодействия селекционных признаков, способствующих значительному прогрессу продуктивных качеств;

уметь:

- использовать генетический анализ в практике селекции разных видов животных;
- разрабатывать теоретические направления исследований в отдельных отраслях животноводства;

владеть:

- методами генетического анализа популяций разных видов животных и создания высокопродуктивных популяций животных на основе современных достижений в области генетики и селекции.

Дисциплина реализует профессиональную компетенцию ПК-4 – способность формировать решения, основанные на исследованиях проблем, путем интеграции знаний из новых или междисциплинарных областей.

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В ТЕОРИЮ СЕЛЕКЦИИ

Цель. Рассмотреть особенности наследования качественных и количественных признаков в селекции животных.

Вопросы

- Особенности наследования качественных признаков.
- Особенности наследования количественных признаков.

1.1. Особенности наследования качественных признаков

Селекция является наукой, разрабатывающей теорию и практические методы создания, совершенствования и сохранения пород сельскохозяйственных животных. Она базируется на оценке отбора и системах спаривания животных. Теоретические основы селекции необходимы для успешного осуществления селекционных программ. Теоретической базой селекции является генетика. Знание теоретических основ разных разделов генетики позволяет прогнозировать продуктивность выводимых пород, наследование качественных и количественных признаков, изучать генетическую структуру и генетические процессы в популяциях. В связи с этим в основу системы генетического совершенствования пород сельскохозяйственных животных наряду с селекцией по фенотипу должны быть положены углубленная оценка генотипа, целенаправленный поиск удачных сочетаний пар и пород при скрещивании. Кроме того, при составлении селекционных программ необходимо учитывать такие важнейшие особенности пород, стад и линий животных, как изменчивость, повторяемость и наследуемость признаков, селекционный дифференциал, интенсивность отбора, уровень реализованного эффекта селекции и многие другие.

Любой многоклеточный организм характеризуется множеством признаков, которые отличаются друг от друга не только своим внешним проявлением, но и генетической обусловленностью.

Все признаки делятся на простые (первой категории – качественные, моногенные), строго дифференцированные действием одного или нескольких генов, и сложные (второй категории – количественных, полигенные), обусловленные влиянием большого числа генов.

Среди полигенных признаков выделяют пороговые признаки, которые проявляются лишь при достижении минимального порога действия генов. Они характеризуются дискретной изменчивостью, но не характеризуются простым менделевским наследованием. К пороговым признакам, например, относится устойчивость к болезням. Рассмотрим особенности наследования признаков первой категории.

К качественным признакам относят признаки, имеющие четко различимые формы, например, в скотоводстве к ним относят окраску волоса, рогатость и комолость, полиморфные системы белков и ферментов, группы крови, некоторые наследственные уродства и т. д.

Основополагающим методом изучения наследования качественных признаков является метод, разработанный Г. Менделем. Открытие Г. Менделя можно выразить в форме следующих законов:

1) при скрещивании гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, все потомство в первом поколении единообразно. Этот закон доминирования, или закон единообразия гибридов первого поколения, является *первым законом Г. Менделя*;

2) при скрещивании гибридов первого поколения потомство фенотипически и генотипически неоднородно. Этот *второй закон Г. Менделя* получил название «закон расщепления»;

3) наследственные факторы комбинируются случайно, как при образовании половых клеток, так и при оплодотворении (закон комбинирования). *Третий закон Г. Менделя*.

Рассмотрим действие законов Г. Менделя на примерах. При изучении простого наследования берется во внимание только одна пара альтернативных признаков, которыми отличаются родители друг от друга, например, наследование масти у крупного рогатого скота голштинской породы:

$P \quad \text{♀} \quad AA \text{ (ЧЕРНАЯ МАСТЬ)} \times \text{♂} \quad aa \text{ (КРАСНАЯ МАСТЬ)}$

$F_1 \quad Aa$
(ЧЕРНАЯ МАСТЬ).

Аллель, проявляющаяся у потомков F_1 , является доминантной, поэтому все потомки первого поколения имеют черную масть. Однако степень доминирования может быть различной. В некоторых слу-

чаях доминирование отсутствует и F_1 соответствует среднему родительскому типу, тогда говорят о *промежуточном типе* наследования, или *неполном доминировании*, например, при скрещивании шортгорнов, имеющих красную масть (А), с белыми (а) потомки первого поколения имеют чалую масть (Аа), то есть полное доминирование отсутствует, и у потомков первого поколения образуется смесь из двух признаков:

$P \quad \text{♀} \quad AA \text{ (КРАСНАЯ МАСТЬ)} \times \text{♂} \quad aa \text{ (БЕЛАЯ МАСТЬ)}$

$F_1 \quad Aa$
(ЧАЛАЯ МАСТЬ)

При скрещивании потомков первого поколения между собой во втором поколении получаем расщепление по фенотипу и генотипу 1:2:1:

$F_1 \quad \text{♀} \quad Aa \text{ (ЧАЛАЯ МАСТЬ)} \times \text{♂} \quad Aa \text{ (ЧАЛАЯ МАСТЬ)}$

$F_2 \quad AA$	$Aa \quad Aa$	aa
красная масть	чалая масть	белая масть
1	2	1

В селекции для выявления носителя рецессивного гена применяют анализирующее скрещивание. Расщепление указывает на то, что особь, генотип которой подвергался анализу, является носителем рецессивного аллеля:

$P \quad \text{♀} \quad Aa \text{ (ЧЕРНАЯ МАСТЬ)} \times \text{♂} \quad aa \text{ (КРАСНАЯ МАСТЬ)}$

$F_1 \quad Aa$	aa
черная масть	красная масть
1	: 1

Законы наследования качественных признаков в некоторых случаях имеют ограничения. К ним относятся сцепление генов и кроссинговер, наследование признаков, сцепленных с полом, некоторые взаимодействия генов и мутации. Рассмотрим данные ограничения в наследовании качественных признаков более подробно.

Сцепление генов и кроссинговер. Сцепление генов – это такая связь между генами, которая исключает возможность их независимого наследования и свободной комбинации и этим самым уменьшает многообразие потомков. В то же время исследования показали, что когда имеет место сцепление генов и проведено анализирующее скрещивание, у гетерозигот почти всегда отмечается рекомбинация генов. Это объясняется тем, что во время мейоза гомологичные хромосомы обмениваются участками, то есть происходит кроссинговер. При нем сцепление генов не сохраняется и образуется новая комбинация генов, следовательно, кроссинговер ведет к повышению генотипической и фенотипической изменчивости. Для определения частоты кроссинговера используют обратное скрещивание гибрида на рецессивные родительские формы, позволяющие находить эту частоту по доле кроссоверных комбинаций генов в потомстве, которые первоначально были сцеплены.

Частота кроссинговера зависит от расстояния между генами в хромосоме, поэтому по частоте кроссинговера между двумя генами можно определить относительное расстояние между этими генами в хромосоме. Этот метод позволяет составить генетические карты хромосом с указанием порядка расположения генов. Более подробно с методом составления генетических карт хромосом мы познакомились, изучая дисциплину «Генетика с биометрией».

Наследование пола и признаков, сцепленных с ним. Пол наследуется как любой другой признак. При моногибридном скрещивании у женских особей пол определяется наличием двух хромосом – XX, у мужских особей – XY. Половые хромосомы наряду с генами, которые определяют пол, содержат и гены, отвечающие за развитие других признаков организма.

Когда говорят о сцепленных с полом признаках, имеют в виду те признаки, которые контролируются генами, локализованными главным образом в X-хромосоме, поэтому если данный ген расположен в X-хромосоме и не имеет своего аллеля в Y-хромосоме, то в таком случае наблюдается сцепленное с полом наследование. Рассмотрим на примере наследование окраски шерсти у кошек. Гены, обуславливающие черную (А) и рыжую окраску (В) шерсти, сцеплены с полом и наследуются кодоминантно, то есть при попадании в один организм гены А и В вызывают развитие черепаховой (торти) (АВ) окраски шерсти. При скрещивании черной кошки с котом рыжей окраски шерсти в первом поколении все кошки имеют черепаховую окраску, а коты – черную:

$$\begin{array}{ccc}
 P \quad \text{♀} \quad X^A X^A & \times & \text{♂} \quad X^B Y \\
 \text{ЧЕРНАЯ} & & \text{РЫЖИЙ} \\
 F_1 \quad X^A X^B & & X^A Y \\
 \text{черепаховая} & & \text{черный}
 \end{array}$$

При скрещивании животных из первого поколения во втором поколении наблюдаем следующие особенности наследования окраски шерсти:

$$\begin{array}{ccccccc}
 & P \quad \text{♀} \quad X^A X^B & \times & \text{♂} \quad X^A Y & & & \\
 & \text{ЧЕРЕПАХОВАЯ} & & \text{ЧЕРНЫЙ} & & & \\
 F_2 \quad X^A X^A & X^A Y & & X^A X^B & & X^B Y & \\
 \text{черная} & \text{черный} & & \text{черепаховая} & & \text{рыжий} &
 \end{array}$$

Особенности сцепленного с полом наследования выражаются в следующем:

- 1) потомки первого поколения не бывают однообразными;
- 2) наблюдаются особенности наследования крест-накрест, при котором признаки отца наследуют только дочери, а сыновья наследуют только признак матери.

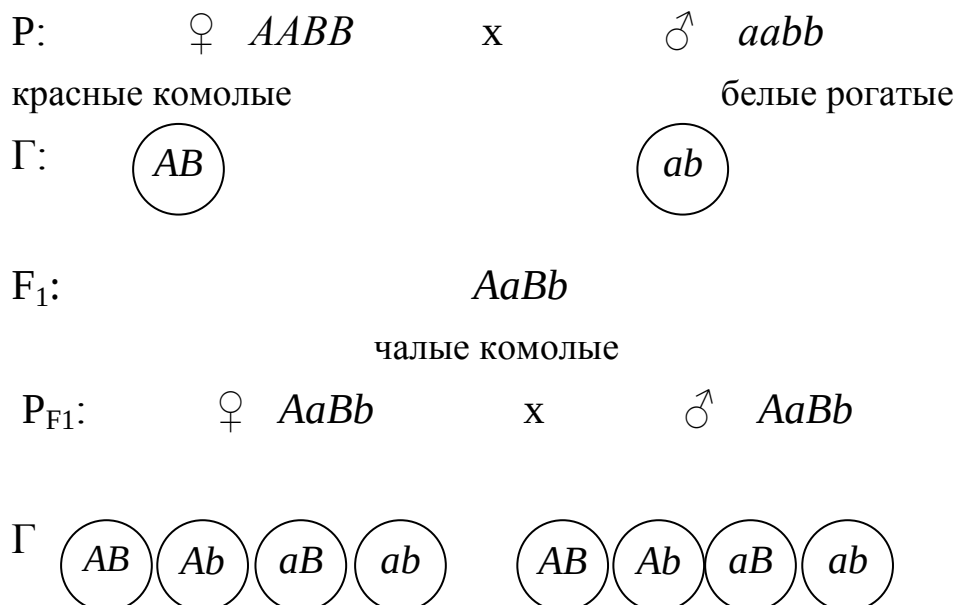
Сцепление с полом при наследовании используют в практике животноводства с целью регулирования пола и его ранней диагностики. Например, в птицеводстве важное значение имеют сцепленные с полом признаки, которые контролируются генами, локализованными в Z-хромосоме (ген карликовости, ген полосатого оперения, ген серебристого оперения, ген медленной оперяемости, ген коричневых глаз и др.). Генетики в настоящее время описывают у кур 15 мутантных генов, локализованных в Z-хромосоме.

Созданы аутосексные (различаемые по полу в суточном возрасте) линии и кроссы кур (яичных – «Хайсекс коричневый», «Ломан коричневый», «Росс белый», «Родонит»; мясных – «Кобб 100 +», «Конкурент» и др.). Петушки и курочки в суточном возрасте различаются по окраске и скорости оперения.

Взаимодействие генов. В большинстве случаев гены взаимодействуют друг с другом. При этом различают несколько типов взаимодействия – комплементарность, эпистаз, плеiotропию, модификацию. Если признак детерминируют два доминантных неаллельных гена, каждый из которых не имеет самостоятельного проявления, то

такие гены называются **комплементарными**, например, для проявления окраски необходимо, чтобы в организме синтезировались как специальные белки, так и ферменты, превращающие их в пигмент. Если одно из этих белковых веществ отсутствует, то пигмент не образуется. Установлено, что комплементировать могут не только разные гены, но и разные аллели одного гена. Комплементация обуславливает не только окраску у млекопитающих, но и многие биохимические реакции в организме. Более подробно этот тип взаимодействия неаллельных генов мы рассматривали в курсе «Генетика с биометрией».

Под **эпистазом** понимают взаимодействие неаллельных генов, при котором фенотипическое проявление одного гена одновременно подавляет другой ген, затрагивающий этот же признак. Примером может служить скрещивание крупного рогатого скота – красного комолого с рогатым белым. В первом поколении получают лишь комолые чалые животные. Во втором поколении вследствие отсутствия доминирования гена красной масти над геном белой масти происходит расщепление по фенотипам в следующем соотношении: 3 комолых красных : 6 комолых чалых : 3 комолых белых : 2 рогатых чалых : 1 рогатый красный : 1 рогатый белый вместо типичного для дигибридного расщепления 9:3:3:1:



F ₂ :	Гаметы	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
	<i>AB</i>	<i>AABB</i> красные комолые	<i>AABb</i> красные комолые	<i>AaBB</i> чалые комолые	<i>AaBb</i> чалые комолые
	<i>Ab</i>	<i>AABb</i> красные комолые	<i>AAbb</i> красные рогатые	<i>AaBb</i> чалые комолые	<i>Aabb</i> чалые рогатые
	<i>aB</i>	<i>AaBB</i> чалые комолые	<i>AaBb</i> чалые комолые	<i>aaBB</i> белые комолые	<i>aaBb</i> белые комолые
	<i>ab</i>	<i>AaBb</i> чалые комолые	<i>Aabb</i> чалые рогатые	<i>aaBb</i> белые комолые	<i>aabb</i> белые рогатые

Если ген может оказывать свое влияние на несколько признаков, то говорят о **плейотропном** действии этого гена. Плейотропия является основной причиной возникновения генетических корреляций. Учет плейотропного действия генов при оценке племенных качеств животных является необходимым в случаях, когда ген одновременно влияет на полезный и вредный признаки. В связи с этим перед селекционером, желающим улучшить полезный признак, встают сложные задачи, от правильных решений которых будет зависеть успешная селекционная работа.

Взаимодействие генов может проявиться при их **модифицирующем действии**. Гены-модификаторы усиливают или ослабляют действие главного гена – олигогена, или сильнодействующего гена, оказывающего на признак четкий индивидуальный эффект, вследствие чего наблюдается закономерное наследование качественного признака. Одни из генов-модификаторов могут усиливать эффект главного гена, а другие, наоборот, ослабляют его действие.

Примером действия генов-модификаторов в селекции молочного скота может служить вариация интенсивности окраски волосяного покрова внутри пород. Выделяют, как минимум, три пары генов-модификаторов, которые влияют на количество красного пигмента в

волосе крупного рогатого скота. У гомозиготных по рецессивному гену красной масти животных интенсивность окраски волосяного покрова колеблется от вишневой (красная горбатовская порода) до палевой и почти белой с желтоватым оттенком (симментальская порода).

Кроме того, проведенные исследования показали, что гены-модификаторы играют значительную роль в формировании у животных резистентности к инфекционным и неинфекционным заболеваниям. Например, крупный рогатый скот герефордской породы имеет белую голову, и при пастбищном содержании в условиях сильной солнечной инсоляции животные с непигментированными и слабопигментированными веками болеют раком глаз, но при пигментации век частота данного заболевания уменьшается, а при интенсивной пигментации в тех же условиях заболевших животных не выявляют. Проводя селекционную работу, направленную на отбор животных с интенсивной пигментацией век, можно избавиться от данного заболевания среди скота герефордской породы.

Влияние генов-модификаторов на окраску описано и среди других видов животных и птицы. Так, например, у кур известны гены-ослабители окраски оперения Bl, Sd, pk, ig, mi, Li, lav. У кур пород черные испанские, орпингтоны, польские и некоторых других при действии генов-ослабителей черной пигментации происходит ослабление и нарушение стандартной окраски оперения. Ген Li – ослабитель коричневой окраски оперения, сцепленный с полом, превращает все участки оперения коричневой окраски в бледно-желтые. Рecessивный аутосомный мутантный ген лавандовой окраски lav превращает черную окраску перьев в серую, а красную – в палевую.

Мутации. Наследственная изменчивость, обусловленная расщеплением и рекомбинацией генов, является основой для отбора животных, но она может проявляться при расщеплении и рекомбинации генов лишь в том случае, если гены находятся в разных аллельных сочетаниях. Происхождением же наследственной изменчивости являются мутации, которые касаются не только изменений в гене, но и хромосом.

Под мутациями понимают внезапно возникшие ненаправленные изменения генетического аппарата, включающие как переход генов из одного аллельного состояния в другое, так и изменение числа и структуры хромосом. Мутации могут быть нейтральными, такими,

как, например, окрас волоса у животных; полезными возникают крайне редко, а большинство мутаций приносят вред организму, например, уродства, дефекты в развитии и т. д. Различают следующие типы мутаций)

1) генные (точечные);

2) хромосомные мутации:

– структурные мутации хромосом;

– числовые мутации хромосом (полиплоидия, анеуплоидия);

3) геномные.

Генные мутации приводят к изменениям молекулы ДНК, в результате чего изменяются морфологические, физиологические и биохимические признаки. К **структурным мутациям хромосом** относится следующее.

Делеция (Dl) – выпадение участка хромосомы в средней ее части, содержащего обычно целый комплекс генов. В случае выпадения концевой участка возникает концевая нехватка – дефишенси.

При делеции теломеров обоих плеч хромосомы часто наблюдается замыкание оставшейся структуры в кольцо, в результате образуются кольцевые хромосомы. При выпадении центромерного участка образуются децентрические хромосомы.

Нехватки обычно вызывают понижение жизнеспособности и плодовитости особи. У мышей, например, делеция фрагмента 17-й хромосомы может быть доказана благодаря проявлению в гомозиготном состоянии рецессивной мутации *qr* (квейкинг), вызывающей сильную дрожь и подергивание. Делеции укорачивают хромосому. Делеции обычно летальны в гомозиготе. Очень короткие делеции могут не нарушать жизнеспособность в гомозиготе.

Дефишенси (Df) – концевые нехватки. В качестве примера можно привести тяжелое наследственное заболевание у человека с синдромом кошачьего крика, названного так по характеру звуков, издаваемых больными младенцами. Обусловлено гетерозиготностью по дефишенси в 5-й хромосоме.

Дупликация (Dp) представляет собой двукратное повторение одного и того же участка хромосомы. Известны случаи многократных повторений или мультипликаций какого-либо участка. Их называют также *амплификациями*.

Дупликации могут происходить в пределах одной и той же хромосомы или сопровождаться переносом копии участка генетического

материала на другую хромосому. Повторы, возникшие в одной хромосоме, могут располагаться *тандемно* (ABCBCDE) или *инвертированно* (ABCCBDE). Различают *терминальные повторы*, если дупликация затрагивает конец хромосомы. Увеличение дозы гена может вызывать фенотипическое изменение характера проявления признака, например, у дрозофилы при дупликации гена Bar (полосковидные глаза) уменьшается число фасеток в глазах и усиливается деформация глаз.

Дупликации играют существенную роль в эволюции генома, поскольку они создают дополнительные участки генетического материала, функция которых может быть изменена в результате мутаций и последующего естественного отбора.

Инверсия (In) – тип хромосомной мутации, при которой последовательность генов в участке хромосом изменена на обратную, то есть происходит поворот участка хромосомы на 180^0 . Они могут быть большими и маленькими, возникать как в одном плече хромосомы (парацентрическая инверсия), так и в обоих (перецентрическая).

Инверсии вызывают значительные изменения положения генов, что может приводить к летальному исходу. Хорошо инверсии изучены у дрозофилы. У крупного рогатого скота инверсиями объясняют в некоторых случаях частичную стерильность быков.

Транслокация (Т) – обмен сегментами между негомологичными хромосомами. Транслокации подразделяют:

- 1) на *реципроктные* – две хромосомы обмениваются сегментами;
- 2) *нереципроктные* – сегменты одной хромосомы переносятся в другую;
- 3) *робертсоновские* – две акроцентрические хромосомы соединяются своими центромерными районами.

Траслокации не изменяют числа генов в данном генотипе и не всегда проявляются фенотипически, но у особей гетерозиготных по транслокации нарушается конъюгация гомологичных хромосом и образуются нежизнеспособные гаметы. Они широко распространены у крупного рогатого скота, овец, свиней, собак, грызунов, рыб.

С этими перестройками связывают интерсексуальность (сочетание мужских и женских черт в развитии) у коз, недоразвитие гонад у овец, пороки развития у собак, некоторые случаи бесплодия у крупного рогатого скота (нарушение сперматогенеза у быков).

У крупного рогатого скота описаны 17 различных сочетаний хромосом, вызывающих робертсоновские транслокации (1/25, 1/27, 1/29, 2/4, 13/21 и т. д.), однако чаще всего происходит сочетание 1-й и 29-й хромосомы. По данным В.Л. Петухова и других [8], данная транслокация встречается при таких заболеваниях, как лейкоз, хондродистрофия, аномалии центральной нервной системы. Коровы с такой аномалией имеют более низкую молочную продуктивность, наблюдается снижение плодовитости как у коров, так и у быков-производителей. Однако имеются сообщения о положительном эффекте некоторых робертсоновских транслокаций, например, у мышей, которые в итоге перестройки хромосом быстрее находили в опыте выход из лабиринта. Вероятно, положительное действие транслокаций определяется конкретным эффектом положения генов.

К **числовым мутациям** хромосом относятся:

1) *полиплоидия* – увеличение числа гаплоидных наборов хромосом. Полиплоидные формы могут быть триплоидами ($3n$), тетраплоидами ($4n$), пентаплоидами ($5n$) и т. д.;

2) *анеуплоидия* – некратное гаплоидному уменьшение или увеличение числа хромосом ($2n\pm1$, $2n\pm2$ и т. д.).

Виды анеуплоидии: 1) *трисомия* ($2n+1$) – три гомологичных хромосомы в кариотипе, например, при синдроме Дауна наблюдается трисомия по 21 хромосоме; 2) *моносомия* ($2n-1$) в наборе одна из пары гомологичных хромосом, например, при синдроме Шерешевского-Тернера наблюдается моносомия X. Моносомии по первым крупным парам хромосом являются для человека летальными мутациями; 3) *нулисомия* ($2n-2$) – отсутствие пары хромосом – является летальной мутацией.

Моносомия и нулисомия у крупного рогатого скота приводят к абортam на ранних стадиях развития. Возникновение анеуплоидов происходит по следующим причинам:

1) в результате отсутствия конъюгации гомологичных хромосом и образования унивалентов, которые, как правило, не ориентируются надлежащим образом и могут отойти к одному полюсу;

2) в результате отхождения двух гомологичных хромосом к одному полюсу в анафазе мейоза I или анафазе митоза;

3) из-за отсутствия разделения хромосом на хроматиды, что приводит к нарушению их расхождения в дочерние клетки при втором делении мейоза.

Анеуплоидию в генетике растений используют для определения групп сцепления генов, в селекции – для получения межсортовых замещенных линий и создания дополнительных линий (одна пара хромосом у них замещена идентичной парой гомологичных хромосом другого сорта, в которой содержатся гены, контролирующие хозяйственно полезные признаки). У животных анеуплоидия вызывает серьезные изменения в процессе онтогенеза, встречается в виде трисомии ХХУ и полисомии (ХХУУ, ХХХУ, ХХХХУ и др.), которые относят к синдрому Клайфельтера. Синдром трисомии ХХУ выявлен у собак, у котов черепаховой окраски, свиней, быков. У самцов наблюдается гипоплазия семенников, некроспермия или олигоспермия.

Анеуплоидия в виде моносомии Х0 получила название синдром Шерешевского-Тернера. Он описан у мышей и коз. У крупного рогатого скота трисомия по 18, 19 и 23 аутосомам. Фенотип таких особей характеризуется укорочением костей верхней челюсти, карликовостью, половой неполноценностью.

У человека встречается синдром Дауна – трисомия по 21-й паре хромосом с частотой 1: 700-800, синдром Патау – трисомия по 13-й хромосоме с частотой 1:5000-7000, синдром Эдвардса – трисомия по 18-й паре с частотой 1:7000.

Геномные мутации, в результате которых возникают организмы с редуцированным (одинарным) числом хромосом, называют *гаплоидией*, а сами организмы – *гаплоидами*. В клетках гаплоидов содержится только половина соматического набора хромосом. Они могут возникать спонтанно или получаться индуцированно и являются бесплодными.

1.2. Особенности наследования количественных признаков

Количественным признакам невозможно дать точной качественной характеристики. По таким признакам между индивидуумами наблюдаются постепенные малозаметные переходы, а при расширении не образуются четко выделяемые фенотипические классы, то есть изменчивость подобных признаков является непрерывной. Непрерывная вариация количественного признака в популяции объясняется, прежде всего, действием многих генов (полигены). Каждый из полигенов оказывает незначительное влияние на изменчивость количественного признака.

К числу количественных признаков относится большинство хозяйственно полезных признаков: молочная продуктивность, состав молока, промеры тела, показатели воспроизводительной способности, настриг шерсти и т. д. В настоящее время селекция опирается в основном на оценку и отбор животных по количественным признакам, имеющим экономическое значение. Для характеристики популяции животных по количественным признакам невозможно использовать генетические параметры – частоты и распределения генов.

На начальном этапе анализа количественных признаков рассчитывают общепринятые статистические параметры: средние арифметические, среднее квадратическое отношение, вариансу. С их помощью можно дать характеристику родительским формам, потомству первого, второго и третьего поколения, а также обратных скрещиваний потомков первого поколения с родительскими формами.

В общем виде закономерности наследования количественных признаков можно свести к следующим положениям:

1) средняя арифметическая признака у животного F_1 , как правило, бывает промежуточной между средними арифметическими у родительских форм, а изменчивость признака, выражаемая величиной среднего квадратического отклонения, близка к изменчивости признака у родителей. Кривая изменчивости признака животных F_1 определяется между кривыми родителей;

2) между средними величинами признака у животных F_1 и F_2 различия не достоверны. Однако фенотипическая изменчивость животных F_2 , выраженная в средних квадратичных отклонениях или вариантах, значительно выше, чем у животных F_1 , что свидетельствует о расщеплении генотипов;

3) кривые изменчивости животных, полученные от обратного скрещивания, сдвинуты ближе к кривым распределения тех родителей, с которыми было произведено скрещивание;

4) кривая распределения особей третьего поколения, полученных из разных частей вариационного ряда второго поколения, располагается в зависимости от того, из какой части вариационного ряда взяты для скрещивания особи второго поколения.

Зная эти закономерности, селекционер может предвидеть результаты проводимых им скрещиваний. Рассмотрим на примере анализа результатов скрещивания джерсейской (высокожирномолочная порода) с красной датской породой крупного рогатого скота. Среднее

содержание жира у 66 коров джерсейской породы составляло 5,57 %, а у 106 коров красной датской породы – 3,40 %. У животных первого поколения средняя жирномолочность приближалась к промежуточной и составляла 4,39 %. При возвратном скрещивании особей из первого поколения с красной датской породой у потомства жирномолочность составляла 4,04 %, а при скрещивании особей из первого поколения с джерсейской породой – 4,82 %.

Изменчивость количественных признаков обусловлена влиянием множества пар генов, причем гетерозиготность по каждой из них характеризуется, как правило, не доминированием одного из аллелей, а промежуточным эффектом по сравнению с эффектом гомозигот.

Чем больше пар генов влияет на проявление количественных признаков, тем меньше различия между отдельными фенотипическими классами. В этом случае биномиальное распределение животных по количественному признаку переходит в нормальное.

Следовательно, можно сделать вывод, что в основе наследственной передачи количественных признаков лежит тот же механизм расщепления и рекомбинации генов, что и при передаче качественных признаков. Для объяснения наследования количественных признаков К. Мазер предложил термин «полигены». Им была разработана и *модель наследования количественных признаков*, которая выражается в следующем.

1. Количественные признаки детерминируются многими слабодействующими генами, которые называются полигенами.

2. Вклад отдельного гена в изменчивость признака незначителен, поэтому замещение одного аллеля другим очень мало изменяет среднюю величину признака.

3. Полигены обладают аддитивным действием.

4. Действие генов в значительной степени зависит от условий среды, вследствие чего генотипы могут по-разному реагировать на условия среды. Возможно проявление плеiotропного действия полигенов.

Теория К. Мазера о полигенах не является общепризнанной, например, Э.Х. Гинзбург и другие предполагают не полигенное, а олигогенное описание наследования количественных признаков. Согласно их гипотезе, небольшое (до 4–5) число генов детерминирует количественный признак в соответствии с менделизмом. Эта модель не может быть заменена другим феноменологическим описанием из-

менчивости и наследования признака. Точка зрения об олигогенах также не общепризнана. Можно предполагать, что между олигогенами и полигенами существуют всевозможные переходы, поэтому для изучения закономерностей наследования количественного признака в некоторых случаях необходимо применять ряд генетических методов анализа, включая моно- или полигибридный анализ.

Таким образом, мы рассмотрели особенности наследования качественных и количественных признаков в селекции животных.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение термину «селекция».
2. Поясните, какие признаки относят к пороговым, чем они характеризуются?
3. Сформулируйте первый и второй закон Г. Менделя, приведите примеры.
4. Сформулируйте третий закон Г. Менделя, приведите примеры.
5. С какой целью в селекции используют анализирующее и обратное скрещивания?
6. В каких случаях законы наследования качественных признаков имеют ограничения?
7. Назовите типы мутаций.
8. Дайте характеристику генным мутациям.
9. Дайте характеристику хромосомным мутациям.
10. Дайте характеристику структурным мутациям хромосом.
11. Дайте характеристику числовым мутациям хромосом.
12. Расскажите об основных положениях закономерностей наследования количественных признаков.
13. В чем состоит суть модели К. Мазера по наследованию количественных признаков?
14. В чем состоит суть олиогенного наследования количественных признаков?

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 1

Анализ результатов скрещиваний при взаимодействии аллельных, неаллельных генов и множественном аллелизме

Цель. Научиться анализировать результаты скрещиваний.

Анализ F_1 позволяет не только сформулировать закон единообразия гибридов первого поколения, но и поставить вопрос о взаимодействии аллелей. Результаты многочисленных скрещиваний у различных объектов свидетельствуют о полном доминировании, если у гибрида преобладает признак одного из родителей, например, комолость у крупного рогатого скота, стоячие уши у некоторых пород свиней, плоское копыто у лошадей, жесткая шерсть у собак. Но бывают случаи неполного доминирования, когда признак у гибрида имеет промежуточное выражение, например, при скрещивании безухих овец с овцами, имеющими нормальную длину ушей, все потомство первого поколения оказывается с короткими ушами. При скрещивании потомков первого поколения между собой во втором поколении получают овец с нормальной длиной ушей, короткими и без ушей в соотношении 1:2:1:

P ♀ AA (НОРМАЛЬНАЯ ДЛИНА УШЕЙ) x ♂ aa (БЕЗУХИЕ)			
F ₁ Aa			
(короткие уши)			
F ₁ ♀ Aa (короткие уши) x ♂ Aa (короткие уши)			
F ₂	AA	Aa Aa	aa
НОРМАЛЬНАЯ ДЛИНА УШЕЙ		короткие уши	БЕЗУХИЕ
	фенотип		1:2:1
	генотип		1:2:1

Кроме того, возможно проявление у гибрида и признаков обоих родителей, например, у человека, если у матери группа крови A ($I^A I^A$) (вторая), а у отца B ($I^B I^B$) (третья), у ребенка будет группа крови AB ($I^A I^B$) (четвертая). В этом случае говорят о кодоминировании.

Большинство аллелей генетических систем групп крови наследуется по типу кодоминирования. Благодаря этому типу наследова-

ния, при организации племенной работы ведется контроль происхождения животных. Иногда по некоторым признакам наблюдают превосходство гибридов над родительскими формами. Это явление получило название гибридной мощности, или гетерозиса. При этом говорят о сверхдоминировании ($AA < Aa > aa$), хотя механизм взаимодействия аллелей не известен.

Если ген представлен серией множественных аллелей, в компаунде две аллели взаимодействуют по тем же принципам, о которых уже шла речь, но при этом определенная аллель может быть доминантной по отношению к одной, но рецессивной по отношению к другой аллели. Например, у многих животных наличие окраски определяется геном (C), детерминирующим фермент тирозиназу. Он представлен серией аллелей, контролирующих окраску волос, глаз и кожи. Аллель C определяет сплошную (полную) окраску (дикий тип), а другие аллели – лишь частичную окраску, или ее полное отсутствие (альбинизм). По степени доминирования аллели можно расположить в следующем порядке: C (полная окрашенность) $> c^{ch}$ (частичная типа шиншиллы) $> c^h$ (частичная типа горностаевой) $> c$ (альбинизм). Могут наблюдаться более сложные типы взаимодействия генов, такие, как эпистаз и комплементарность.

Пример. Рассмотрим **рецессивный эпистаз** на примере наследования окраски шерсти у кроликов. Доминантная аллель гена C обеспечивает синтез исходного черного пигмента, а рецессивный не обеспечивает этот синтез. В отсутствии черного пигмента появляются животные-альбиносы с белой шерстью. При наличии черного пигмента он может частично превращаться в желтый пигмент. Эту реакцию контролирует ген A. При наличии доминантного аллеля A в составе волоса чередуются участки, окрашенные и в черный, и желтый цвет (окраска агути). Рецессивный аллель *a* не обеспечивает перехода черного пигмента в желтый, и окраска шерсти становится черной. На основании рассмотренных функций генов C и A можно записать следующие генотипы:

- C_A_ – окраска агути (доминантный аллель C обеспечивает синтез черного пигмента, а доминантный аллель A обеспечивает переход части черного пигмента в желтый);

- C_aa – черная окраска (доминантная аллель C обеспечивает синтез черного пигмента, но отсутствие доминантного аллеля A не позволяет черному пигменту перейти в желтый);

- ccA_ – альбинизм (отсутствие доминантного аллеля C не обес-

печивает синтез исходного черного пигмента, тогда и доминантный аллель А не может проявиться в фенотипе);

- ссаа – альбинизм (отсутствие доминантного аллеля С не обеспечивает синтез исходного черного пигмента, тогда и доминантный аллель А не может повлиять на фенотип).

Таким образом, ген С является главным геном. В доминантном состоянии он позволяет проявиться в фенотипе второстепенным генам, а в гомозоготно-рецессивном состоянии он подавляет действие всех остальных генов, не позволяя им проявиться в фенотипе:

P ♀ ССаа (ЧЕРНЫЕ) x ♂ ссАА(АЛЬБИНОСЫ)

F₁ СсАа
(агути)

F₁ ♀ СсАа (агути) x ♂ СсАа (агути)

F₂ 9 C_A_ 3 C_aa 3 ccA_ 1 ccaa
агути черные альбиносы.

Рассмотрим **доминантный эпистаз**. В этом случае происходит подавление признаков, если эпистатический ген представлен хотя бы одним доминантным аллелем, например, у кур окраска оперения определяется двумя генами: ген С контролирует образование основных пигментов, а ген I подавляет действие гена С. Скрещиваются две породы кур с белым оперением: белый леггорн и белый виандот. Известно, что у леггорнов гены С и I представлены доминантными аллелями, а у виандотов рецессивными. Первое поколение имело белую окраску оперения, во втором поколении наблюдали расщепление 13 частей с белой окраской и 3 части окрашенных.

Все гибриды первого поколения единообразны, следовательно, исходные особи гомозиготны. Во втором поколении сумма всех частей равна 16, что подтверждает влияние на окраску двух генов. Таким образом, все гибриды первого поколения были гетерозиготны по двум генам:

P ♀ ИСС (белые) x ♂ иисс (белые)

F₁ ИСС
(белые)

F₁ ♀ ИСС (белые) x ♂ ИСС (белые)

F₂ 9 I_C_ 3 I_сс 3 iiC_ 1 iисс
белые белые окрашенные белые.

Таким образом, генотип $I_C_$ дает белую окраску, поскольку доминантный аллель C обеспечивает синтез пигментов, но доминантный аллель I блокирует этот синтез. Генотип I_cc дает белую окраску, поскольку рецессивный аллель cc в гомозиготе не обеспечивает синтез пигментов, а доминантный аллель I дополнительно подавляет синтез пигментов. Генотип $iiCC$ дает белую окраску, поскольку рецессивный аллель cc в гомозиготе не обеспечивает синтез пигментов. Только особи с генотипом окрашенные $iiC_$, так как доминантный аллель C обеспечивает синтез пигментов, а рецессивный аллель ii в гомозиготе не подавляет действие гена C .

Эпистаз широко распространен в природе. По принципу эпистаза наследуются масти у лошадей, собак, грызунов.

Задачи

1. Птицевод подозревает, что некоторые из кур-виандотов, имеющих розовидный гребень, гетерозиготны по этому признаку (простой листовидный гребень – рецессив). Доминирование полное. Каким образом это можно проверить?

2. При скрещивании норок с разной окраской шерсти были получены следующие результаты:

$P \quad \text{♀ бежевая} \times \text{♂ серый}$

$F_1 \quad \text{коричневые}$

$F_2 \quad 14 \text{ серых} : 46 \text{ коричневых} : 5 \text{ кремовых} : 16 \text{ бежевых}$

Определите, по какому числу генов различались скрещиваемые формы?

3. Селекционер скрещивал кроликов шиншилловой окраски с гималайскими. Все первое поколение было светло-серым. Полученные гибриды скрещивались между собой. При этом были получены крольчата светло-серые, гималайские и шиншилловые. Составьте генотипы родителей и потомков первого и второго поколений.

4. Среди 143 жеребят-потомков производителя Годвана 65 болели аниридией (отсутствие радужной оболочки глаз). Годван тоже страдал аниридией, но его отец и мать были здоровыми. Как объяснить появление этой наследственной болезни у 65 жеребят и у самого Годвана? Можно ли использовать на племя здоровых потомков Годвана?

5. В небольшом стаде чистопородных герефордов от быка Принца Ларри и 6 коров получены 6 телят, в том числе два карлика и три альбиноса. Две коровы были полными сестрами, а две – полусестрами быка Принца Ларри. Фенотипы полученного потомства: от 1-й коровы – альбинос, карлик; от 2-й коровы – не альбинос, карлик; от 3-й коровы – альбинос, не карлик; от 4-й коровы – не альбинос, не карлик; от коровы 5-й – альбинос, не карлик; от 6-й коровы – не альбинос, не карлик. Как можно объяснить природу альбинизма и карликовости? Какие рекомендации можно дать в отношении дальнейшего использования быка?

6. У свиней и крупного рогатого скота наследственное заболевание порфирия, обусловленное аутосомным рецессивным геном p , вызывает накопление порфирина в крови и некоторых тканях. Больные животные чрезвычайно чувствительны к солнечному свету. Болезнь проявляется в виде изъязвлений вокруг глаз, носа и других частей тела, не защищенных волосным покровом. Определите, как наследуется ген p , обуславливающий порфирию: а) если спариваются гетерозиготные по гену порфирии животные; б) если один из родителей здоров, а другой больной; в) если один из родителей больной, а другой гетерозиготен по гену порфирии.

7. Форма гребня у кур может быть листовидной, гороховидной, розовидной и ореховидной. При скрещивании кур, имеющих ореховидные гребни, потомство получилось со всеми четырьмя фенотипами гребня в соотношении: 9 ореховидных, 3 гороховидных, 3 розовидных, 1 листовидный. Определите вероятные соотношения фенотипов в потомстве от скрещивания получившихся кур.

8. При скрещивании собак коричневой масти с собаками белой все потомство оказалось белой масти. Среди потомства большого числа скрещиваний между собой собак F_1 получены 40 белых, 11 черных, 3 коричневых. Каковы генотипы родительских форм F_1 и F_2 ? Как наследуются эти окраски шерсти?

9. При скрещивании хохлатых кур белого оперения с белыми без хохлов петухами в F_1 все цыплята были белыми хохлатыми. Какое расщепление ожидается в F_2 среди 64 потомков? Как наследуются анализируемые признаки?

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 2

Сцепленное наследование.

Наследование признаков, сцепленных с полом

Цель. Научиться анализировать результаты скрещиваний при сцепленном наследовании.

Группу генов, локализованных в одной хромосоме, называют *группой сцепления*. Тип наследования генов, принадлежащих одной группе сцепления, называют *сцепленным*.

Установление факта сцепленного наследования двух генов свидетельствует о том, что они принадлежат одной группе сцепления.

Число групп сцепления у организмов равно гаплоидному числу хромосом. Исключение составляют высшие формы, у которых есть гетерогаметный пол, имеющий XY-хромосомы. X- и Y-хромосомы представляют собой две разные группы сцепления. Так, у человека $2n=46$ хромосом, а групп сцепления 24, значит, 22 соответствуют 22 аутосомам и 2 – X- и Y-хромосомам.

Задача. При скрещивании кур, различающихся по окраске оперения (бурое – полосатое) и цвету ног (черные – желтые), получены следующие результаты:

P ♀ бурые, черные x ♂ полосатые, желтые
F₁ ♀ полосатые, желтые : ♂ полосатые, желтые

♀ полосатые, желтые x ♂ бурые,
черные

F₂ ♀ бурые, черные
♂ полосатые, желтые

♀ бурые, черные x ♂ полосатые,
желтые

♀ и ♂ одинаковые:
полосатые, желтые 35 %
бурые, черные 35 %
полосатые, черные 15 %
бурые, желтые 15 %

Чем можно объяснить полное сцепление в наследовании признаков в одном из направлений реципрокных анализирующих скрещиваний?

Прежде всего, обращает на себя внимание различие результатов таких скрещиваний, следовательно, признаки сцеплены с полом. Если

это так, то остается обозначить гены, исходя из результатов, полученных в F_1 : А – полосатое оперение, а – бурое оперение, В – желтые ноги, в – черные ноги. Записать скрещивание, используя символы половых хромосом.

$$\begin{array}{l}
 P \quad \text{♀ } Z^{ab}W \times \text{♂ } Z^{AB}Z^{AB} \\
 F_1 \quad \text{♀ } Z^{AB}W : \text{♂ } Z^{AB}Z^{ab} \\
 \text{♂ } Z^{ab}Z^{ab} \times \text{♀ } (F_1) \\
 F_b \quad \text{♂ } Z^{AB}Z^{ab} \\
 \text{♀ } Z^{ab}W
 \end{array}
 \begin{array}{l}
 \text{♂ } (F_1) \times \text{♀ } Z^{ab}W \\
 \text{♂ } Z^{AB}Z^{ab}; \text{♂ } Z^{Ab}Z^{ab} \\
 \text{♂ } Z^{ab}Z^{ab}; \text{♂ } Z^{aB}Z^{ab} \\
 \text{♀ } Z^{AB}W; \text{♀ } Z^{Ab}W \\
 \text{♀ } Z^{ab}W \text{ (некроссоверные)} \\
 \text{♀ } Z^{aB}W \text{ (кроссоверные)}
 \end{array}$$

Согласно теоретически ожидаемым результатам, в одном из направлений должно быть полное сцепление, так как у самок гены Z-хромосом находятся в гемизиготном состоянии, рекомбинировать им не с чем, а потому в F_b образуются только две группы особей, различающихся по фенотипу. Иное дело в реципрокных скрещиваниях другого направления: у гетерозиготного самца пойдет кроссинговер.

Таким образом, причиной полного сцепления послужило гемизиготное состояние генов у особей ZW. Большинство высших организмов двуполые, они несут одинаковые хромосомы – аутосомы – и хромосомы, по которым различаются, – половые хромосомы. Причем один пол имеет одинаковые половые хромосомы – XX – и называется гомогаметным, а другой разные – XY – и называется гетерогаметным.

Половые хромосомы гетерогаметного пола, а им может быть и самка (птицы, бабочки), и самец (двукрылые насекомые – дрозофила, большинство млекопитающих), неодинаковы. Они различаются морфологически и очень часто Y-хромосома бывает короче X-хромосомы. Обе половые хромосомы богаты гетерохроматином, но особенно Y-хромосома. Гены половых хромосом можно разделить на три группы.

К **первой** относятся гены, которые локализованы только в Y-хромосоме. Это голандрические (целиком мужские) или гологенические (целиком женские) гены, что зависит от того, какой пол гетерогаметен. Признаки, детерминированные этими генами, наследуются только от отца к сыну или от матери к дочери. Примером может служить ген H_Y, определяющий пол (мужской у человека и женский у

птиц). Обнаружив такой тип наследования признака, сразу же можно считать задачу локализации гена выполненной. Так, у некоторых рыб пятно на плавнике есть только у самцов и передается от отца к сыну; можно сразу постулировать, что ген, детерминирующий этот признак, локализован в Y-хромосоме. У человека описан признак – волосатые уши, который бывает лишь у мужчин и передается только от отца к сыну. Следовательно, ген, его обуславливающий, локализован в Y-хромосоме.

Гены **второй группы** локализованы только в X-хромосоме и отсутствуют в Y-хромосоме. Признаки, детерминируемые этими генами, называют «сцепленные с полом». К детерминации пола эти гены не имеют отношения, а признаки получили свое название только за то, что гены, их определяющие, локализованы в половой хромосоме. Характер наследования признаков, сцепленных с полом, отличается от всех других:

- 1) реципрокные скрещивания дают разные результаты;
- 2) в одном направлении скрещивания в F_1 имеет место единообразие, а в другом – расщепление, причем дочери похожи на отца, а сыновья на мать (наследование крест-накрест, или крисс-кросс);
- 3) во втором поколении в том направлении скрещивания, где в F_1 было единообразие, расщепление будет 3:1 по Менделю, с той только разницей, что $1/4$ рецессивов составят особи одного пола; в другом направлении скрещивания в F_2 расщепление по изучаемому признаку будет 1:1 среди самок и самцов. Если признак наследуется таким образом, то можно утверждать, что ген, детерминирующий его, локализован в X-хромосоме, а в Y-хромосоме такой аллели нет. К числу таких признаков относятся, например, гемофилия и дальтонизм у человека, узкие листья у дремы.

Третья группа генов, локализованных в половых хромосомах, не отличается от аутосомных, так как их аллели имеются и в X- и в Y-хромосоме. Как правило, между ними идет кроссинговер. Признаки, детерминируемые этими генами, называются частично сцепленными с полом. Характер их наследования также специфичен, что позволяет их легко локализовать в половых хромосомах. Наследование частично сцепленных с полом признаков отличается от наследования аутосомных (менделирующих) только тем, что в F_2 при расщеплении по учитываемому признаку 3:1 $1/4$ особей с рецессивным признаком будет всегда одного пола, причем того, который обладал в исходном

скрещивании рецессивным признаком (или внук будет таким, как дедушка, или у внучки проявится признак бабушки). Это значит, что результаты реципрокных скрещиваний будут различаться только в F_2 .

Примером может служить общая цветная слепота у человека. Знание этих особенностей наследования дает возможность легко выявить признаки, детерминируемые генами, локализованными в половых хромосомах, то есть установить группу сцепления без каких-либо дополнительных скрещиваний.

Пример. При скрещивании кошек с разной окраской шерсти было получено:

P ♀ черные х ♂ рыжие	♀ рыжие х ♂ черные
F_1 ♀ черепаховые, ♂ черные	♀ черепаховые, ♂ рыжие
F_2 ♀ черепаховые и черные	♀ черепаховые и рыжие
♂ черные и рыжие	♂ черные и рыжие

Определите генотипы скрещиваемых форм и локализацию генов.

Если сравнить результаты реципрокных скрещиваний, то их различия не оставляют сомнения. Это свидетельствует о том, что гены, детерминирующие признаки, локализованы не в аутосомах. Следующая гипотеза – гены локализованы в половых хромосомах. Но, как известно, существуют три группы таких генов. С каким из них имеем дело в этом случае? В первом скрещивании в F_1 и F_2 появились самки черепаховой окраски, которая определяется смесью черных и рыжих волос. Можно считать, что в этом случае в гетерозиготе проявляются признаки обоих родителей, то есть имеет место кодоминирование.

Если это так, то результаты скрещивания легко объяснить, предположив, что аллели, детерминирующие черную и рыжую окраску, локализируются в X-хромосоме, отсутствуют в Y-хромосоме, то есть признак окраски шерсти у кошек сцеплен с полом. Усложнение анализа: расщепление в F_1 связано с тем, что обе аллели проявляются в гетерозиготном фенотипе.

Действительно, будь доминирование полным, можно было бы ожидать единообразия в F_1 (все черные), в F_2 – расщепления 3:1, и рецессивные формы – только самцы, то есть внуки в деда. Учитывая сказанное, можно записать генотипы: А – черная окраска; а – рыжая, обозначить половые хромосомы:

P	♀ X ^A X ^A	x	♂ X ^a Y	
	черная		рыжий	
F ₁	♀ X ^A X ^a ;		♂ X ^A Y	
	черепаховая		черный	
F ₂	♀ X ^A X ^A ;	♀ X ^A X ^a ;	♂ X ^a Y;	♂ X ^A Y
	черные	черепаховые	рыжие	черные

Если наше предположение верно, то в другом направлении реципрокных скрещиваний можно записать ожидаемые результаты и сверить с полученными в опыте:

P	♀ X ^a X ^a	x	♂ X ^A Y	
	рыжие		черные	
F ₁	♀ X ^A X ^a ;		♂ X ^a Y	
	черепаховые		рыжие	
F ₂	♀ X ^A X ^a ;	♀ X ^a X ^a ;	♂ X ^a Y;	♂ X ^A Y
	черепаховые	рыжие	черные	рыжие

Полное совпадение с условием задачи. Следовательно, высказанная нами гипотеза о сцепленном с полом наследовании признака – окраска шерсти – была справедлива, а ген *A–a* локализован в X-хромосоме. Так, без дополнительных скрещиваний можно определить локализацию генов в половых хромосомах.

Задачи

1. В анализирующем скрещивании гибридного кролика (темного длинношерстного) получено потомство: темных длинношерстных – 244, белых длинношерстных – 24, темных короткошерстных – 27, белых короткошерстных – 254. Как наследуются признаки? Каковы генотипы родителей? Каково расстояние между локусами?

2. Скрещены две линии мышей: животные одной линии имеют извитую шерсть нормальной длины, другой – длинную, прямую. У гибридов шерсть нормальная прямая. В анализирующем скрещивании гибридов получено потомство: с нормальной прямой шерстью 27 мышат, с нормальной извитой – 99, длинной прямой – 98, длинной извитой – 24. Как наследуются признаки? Каковы генотипы родителей?

3. У дрозофилы есть рецессивные мутации – черное тело и редуцированные крылья. Вы имеете линию нормальных мух (серое тело, нормальные крылья) и линию с обоими рецессивными признаками. Какие скрещивания нужно произвести, чтобы узнать, сцеплены эти признаки или нет?

4. При скрещивании аквариумных рыбок *Oryzias latipes*, различающихся по окраске, получено следующее:

P ♀ белые × ♂ розовые

F₁ ♀ белые : ♂ розовые

F₂ ♀ белые : ♂ розовые

Розовых самок, как правило, не бывает. Какой тип наследования имеет место?

5. При скрещивании кур, различающихся окраской оперения, надо определить характер наследования, генотипы:

P ♀ золотистые × ♂ серебристые

F₁ серебристые

♀ золотистые × ♂ (F₁) серебристые ♀ (F₁) серебристые × ♂ золотистые

F_b ♂, ♀ серебристые и золотистые ♀ золотистые; ♂ серебристые

6. Что получится при скрещивании самца гибрида F₁ (см. предыдущую задачу) с серебристым оперением с негибридной самкой той же окраски?

7. Если гибридную курицу F₁ (полученную от скрещивания самки с серебристым и самца с золотистым оперением) скрестить с петухом с золотистым оперением, то все потомство будет с золотистой окраской. Почему нет расщепления в F_b?

8. Скрещивается белая курица с бурым петухом. В F₁ все цыплята черные, а в F₂ получено следующее расщепление: среди петухов – 61 черный и 19 бурых; среди кур – 32 черных, 10 бурых и 41 белая. Как наследуется окраска оперения? Каковы генотипы скрещиваемых форм?

9. При реципрокных скрещиваниях овец получены следующие результаты:

P ♀ цыгайской породы × ♂ английской породы

(♀ и ♂ рогатые)

(♀ и ♂ комолые)

F₁ ♀ комолые : ♂ рогатые

F₂ ♀ 13 комолые : ♂ 3 рогатые

♂ 3 рогатые : 1 комолый

Определите генотипы скрещиваемых форм.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 3–4

Применение вариационно-статистического метода при обработке массовых данных количественных и качественных признаков

Цель. Научиться применять вариационно-статистический метод при обработке массовых данных количественных и качественных признаков.

В селекции признаки делятся на *простые* (1-й категории), строго дифференцированные действием одного или нескольких генов, и *сложные* (2-й категории), обусловленные влиянием большого числа генов. Признаки *первой категории* носят название **качественные**, или *моногенные*, например, окраска волоса, рогатость и комолость, полиморфные системы белков и ферментов, группа крови, некоторые наследственные уродства, а *второй категории* – **количественные**, или *полигенные*, например, яйценоскость, молочная продуктивность, состав молока, промеры тела, показатели воспроизводительной способности и т. д.

Принципиальных различий между качественными и количественными признаками нет, если не считать того, что в случае качественного описания есть хорошо различимые альтернативы, а в случае количественной оценки, как правило, выстраивается непрерывный ряд фенотипических проявлений признака.

Количественным признакам невозможно дать точной качественной характеристики. По таким признакам между индивидуумами наблюдаются постепенные малозаметные переходы, а при расширении не образуются четко выделяемые фенотипические классы. Другими словами, изменчивость подобных признаков является непрерывной. Непрерывная вариация количественного признака в популяции объясняется, прежде всего, действием многих генов, которые носят название *полигены*. Каждый из полигенов оказывает незначительное влияние на изменчивость количественного признака.

Среди полигенных признаков выделяют пороговые признаки, которые проявляются лишь при достижении минимального порога действия генов. При обработке массовых данных количественных признаков применяют вариационно-статистический метод. Они позволяют систематизировать и обрабатывать данные специальных экспериментов, первичные данные учета в животноводстве и других об-

лостях сельского хозяйства. Математический анализ массовых данных находит широкое применение при решении теоретических и практических вопросов генетики, селекции и племенного дела.

Средняя арифметическая ($\bar{X}$)

Средняя арифметическая – показатель средней величины признака данной группы особей. При $n < 30$ особей в группе она вычисляется по формуле

$$\bar{X} = \frac{x_1 + x_2 + x_3 + \dots + x_n}{n},$$

где $\bar{X}$ – средняя арифметическая;

x_1, x_2, x_3 и т. д. – величина признака (вариант);

n – численность вариантов.

Например, высота в холке у коров симментальской породы составляет 131, 135, 138, 140, 139, 141 см.

$$\bar{X} = (131 + 135 + 138 + 140 + 139 + 141) / 6 = 135,5 \text{ см.}$$

Если выборка многочисленна, то есть $n > 30$, то сначала составляют вариационный ряд, а вычисление средней арифметической производят методом отклонения от условной средней по формуле

$$\bar{X} = A + K \times \frac{\sum fa}{n},$$

где A – условная средняя;

a – отклонение классов от класса, в котором находится условная средняя;

fa – поправка, или величина, на которую отличается условная средняя (A) от средней арифметической ($\bar{X}$);

K – классовый промежуток;

n – число вариантов.

Средний удой на фуражную корову

В некоторых случаях при вычислении средней арифметической общая сумма значений признака делится не на число слагаемых признаков, а на другие величины, например, при расчете среднего удоя на одну фуражную корову.

Пример. От 16 коров, закрепленных за одной дояркой, в сумме за год получили 86387 кг молока. При этом одна первотелка переве-

дена в группу коров 1 октября и за год была в ней всего 92 дня, другая первотелка переведена в группу коров 1 августа и была в группе 163 дня, две старые коровы выбракованы: одна из них была в группе 35 дней, а другая – 107. Средний удой на фуражную корову в данном случае рассчитывают следующим образом:

$$\bar{X} = \frac{86387}{(365 \times 12 + 92 + 163 + 35 + 107) \div 365} = \frac{86387}{13,08} = 6604,5.$$

В подобных случаях при вычислении средних общую сумму дат (весь удой от группы коров за год) делят не на число коров, давших это молоко, а на пересчетную величину – на число фуражных коров. Для разобранный примера число корово-дней равно: $365 \times 12 + 92 + 163 + 35 + 107 = 4777$, а число фуражных коров – $4777 : 365 = 13,08$.

Средний выход продуктов

Пример. На мясокомбинате за сутки переработаны 1000 овец. Требуется определить фактический выход мяса. Для этой цели суммарный вес туш относят к суммарному весу животных переработанной группы. Оказалось, что первая сумма $\sum V_1 = 45\,862$ кг, вторая сумма $\sum V_2 = 102\,781$ кг. Средний выход в данном случае рассчитывают как отношение сумм:

$$\bar{X} = \frac{\sum V_1}{\sum V_2} \times 100 = \frac{45862}{102781} \times 100 = 44,62\%.$$

Пример. При переработке десяти подопытных свиней получены следующие данные (табл. 1).

При проведении экспериментов индивидуальный выход продукции можно рассматривать как показатель качества отдельных подопытных животных. Чтобы выявить среднее качество группы, надо сумму индивидуальных показателей разделить на их число, то есть получить среднюю арифметическую обычным способом:

$$\bar{X} = \frac{\sum \left(\frac{V_2}{V_1} \times 100 \right)}{n} = \frac{10,2 + 6,1 + 7,0 + 11,9 + 10,7 + 7,4 + 6,3 + 9,9 + 6,4 + 9,2}{10} \times 100 = 8,51.$$

Таблица 1 – Выход сала-сырца от группы свиней

Показатель	Номер животного										Итого
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Приемный живой вес, v_1	121	135	128	124	127	132	130	123	129	124	1274
Вес сала-сырца, v_2	12,4	8,2	9,0	14,9	13,6	9,8	8,2	12,2	8,3	11,4	108,0
Выход сала, %	10,2	6,1	7,0	11,9	10,7	7,4	6,3	9,9	6,4	9,2	-

Если же требуется выход продукции, полученный в эксперименте, сравнить с выходом, получаемым в производстве, или с плановым, то средний выход должен быть рассчитан так, как это делается в производстве, то есть как отношение сумм:

$$\bar{X} = \frac{\sum V_2}{\sum V_1} \times 100 = \frac{108}{1274} \times 100 = 8,48\%.$$

Средние для неизмеряемых признаков

Средний ранг (непараметрическую среднюю) определяют для тех признаков, для которых еще не найдены способы количественного измерения. По степени проявления признаков особи могут быть ранжированы, то есть расположены в порядке усиления (или ослабления) выраженности признака. Порядковый номер объекта в таком ряду называется его рангом.

Пример. В звероводческом хозяйстве, разводящем голубых норок, получены от двух самцов и одной группы самок 20 щенков с различной окраской меха – от почти белого до темно-голубого. Требуется выяснить, какой из самцов дает в потомстве более темную окраску меха. Затруднением при этом является то обстоятельство, что нет способа измерения интенсивности окраски волоса у норок.

Все потомки оцениваемых самцов были распределены в ранжированный ряд в порядке усиления серого цвета, причем при каждом порядковом номере (ранге) такого ряда был поставлен номер отца (I, II):

Ранг	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Номер отца	I	II	I	II	I	I	II	I	I	I	II	I	II	II	II	II	I	II	II	II

На основании такого ряда можно рассчитать средние ранги окраски в потомстве каждого производителя и по этим показателям сравнить их:

$$\bar{X}_1 = \frac{1+3+5+6+8+9+10+12+17}{9} = \frac{71}{9} = 7,9.$$

$$\bar{X}_2 = \frac{2+4+7+11+13+14+15+16+18+19+20}{11} = \frac{139}{11} = 12,6.$$

Таким образом, потомство второго производителя имело в среднем более темную окраску.

Взвешенная средняя арифметическая

Обычно, чтобы рассчитать среднюю арифметическую, складывают все значения признака, и полученную сумму делят на число дат. В этом случае каждое значение входит в сумму одинаковым образом, увеличивая ее на полную свою величину. Однако это не всегда возможно. Иногда значения признака должны входить в сумму с неодинаковой поправкой. Эта поправка, выраженная определенным множителем, называется математическим весом значения. Средняя, рассчитанная для значений признака с неодинаковыми весами, называется взвешенной средней. Взвешенную среднюю арифметическую рассчитывают по формуле

$$\bar{X}_{\text{взв}} = \frac{\sum V_p}{\sum p} = \frac{V_1 p_1 + V_2 p_2 + \dots + V_n p_n}{p_1 + p_2 + \dots + p_n},$$

где V – значение признака, дата;

p – математический вес усредняемого значения.

Чтобы рассчитать взвешенную среднюю арифметическую, необходимо каждое значение признака помножить на его вес, все эти произведения сложить и полученную сумму разделить на сумму весов.

Пример. В 100 кг кормовой смеси содержится следующее количество отдельных кормов:

Корм	Количество корма, кг	Содержание переваримого протеина, %
Сено	50	3
Резаная солома	10	1
Жмых подсолнечниковый	20	33
Отруби пшеничные	20	11

Требуется определить содержание переваримого протеина в смеси. Для решения этой задачи необходимо рассчитать взвешенную среднюю арифметическую. Значениями признака будет содержание переваримого протеина в каждом корме: 3, 1, 33, 11 %, а их математическими весами – физические веса кормов, входящих в смесь: 50, 10, 20, 20 кг. Содержание в смеси переваримого протеина:

$$\bar{X}_{\text{взв}} = \frac{3 \times 50 + 1 \times 10 + 33 \times 20 + 11 \times 20}{50 + 10 + 20 + 20} = \frac{1040}{100} = 10,40\%.$$

Таким образом, в каждом килограмме смеси содержится 10, 40 %, или 104 г переваримого протеина. Также рассчитывают средний выход продукта по нескольким партиям сырья.

Определение среднего процента жира в молоке

В качестве индивидуальной характеристики жирномолочности каждой коровы принята взвешенная средняя арифметическая из измерений процента жира в молоке в пробах за два смежных дня в каждом месяце лактации. Определение этой характеристики можно показать на следующем примере.

Пример. Лактация коровы началась 20 марта 2011 года и закончилась 17 февраля 2012 года. Продолжительность лактации 334 дня. Удой за всю лактацию составил 4160 кг, за последние 34 дня надоено 190 кг, поэтому удой за 300 дней лактации равен $4160 - 190 = 3970$ кг. Удой по месяцам и процент жира в молоке представлены в таблице 2.

Таблица 2 – **Определение среднего процента жира в молоке**

Показатель	Месяц											
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	Σ
Число дойных дней	11	30	31	30	31	31	30	31	30	31	14	300
Процент жира в молоке, V	3,8	3,9	3,9	3,9	4,0	4,0	4,1	4,1	4,2	4,4	4,5	-
Удой (кг), p	180	570	510	480	450	420	390	330	300	240	100	3970
Однопроцентное молоко, Vp	684	2223	1989	1872	1800	1680	1599	1353	1260	1056	450	15966

В данном случае значением признака был процент жира в молоке по месяцам, математическим весом – месячные удои. Средний процент жира в молоке за 300 дней лактации вычисляют делением количества однопроцентного молока (сумма произведений процента жира по месяцам на месячные удои) на удои за 300 дней:

$$\bar{X}_{\text{взв}} = \frac{\sum V_p}{\sum p} = \frac{15966}{3970} = 4,02\%.$$

Таким образом, средний процент жира в молоке составил 4,02 %.

Показатели изменчивости признака в совокупностях

Средняя величина характеризует одним общим показателем всю группу в целом, и поэтому совершенно не учитывает разнообразия особей по изучаемому признаку.

Всякая группа состоит из неодинаковых особей, отличающихся друг от друга по каждому признаку. Различия эти иногда очень велики, иногда они почти незаметны; практически невозможно найти даже двух особей абсолютно одинаковых. Поэтому объединение неодинаковых особей – основное групповое свойство, называемое разнообразием. Степень разнообразия животных далеко не безразлична для зооинженера.

В начале создания новых пород, породных групп, линий важно знать степень разнообразия исходного материала, так, как чем разнообразнее племенные группы, тем больше имеется возможности для отбора и подбора.

При завершении этих работ наряду с повышением среднего качества хозяйственно полезных признаков требуется уменьшение разнообразия, создание однородных групп по экстерьерным признакам, по качеству шерсти и т. д. Поэтому зооинженеру совершенно недостаточно одних средних показателей при изучении групп скота, необходимы еще и показатели разнообразия.

В зоотехнии используются три показателя разнообразия: *лимиты, среднее квадратическое отклонение и коэффициент вариации.*

Лимиты

Лимиты показывают размах значений и тем самым характеризуют разнообразие признака в группе. Они отмечают наивысший показатель продуктивности, имеющийся в исследуемой группе, что представляет значительный интерес при обследовании животных с точки зрения хозяйственно полезных признаков: обильномолочности, жирномолочности, мясности, шерстности и т. д. В то же время лимиты отмечают и наличие наименее продуктивных животных, нерентабельных для хозяйства. Поэтому лимиты представляют большой интерес даже при наличии других более точных показателей разнообразия.

Предположим, что в двух хозяйствах имеются по пять быков, живой вес (кг) которых следующий:

1-е хозяйство	640	645	650	655	660	$\bar{X}_1=650$;
2-е хозяйство	610	630	650	670	690	$\bar{X}_2=650$.

Средний живой вес быков в обоих хозяйствах одинаков: $\bar{X}_1=650$ и $\bar{X}_2=650$ кг, но в первом хозяйстве разнообразие по этому признаку гораздо меньше, чем во втором. В приведенном примере лимиты таковы: $\lim=640-660$; $\lim=610-690$.

Среднее квадратическое отклонение

Среднее квадратическое отклонение (σ) служит основным показателем разнообразия значений признака в группе. Используется сигма и как самостоятельный показатель, и как основа для конструирования многих других показателей биометрии – коэффициента вариации, ошибок репрезентативности, различных показателей распределения, коэффициентов корреляции и регрессии, элементов дисперсионного анализа, формул регрессии.

Сигма – показатель именованный и выражается в тех же единицах, что и средняя величина. Чем больше сигма, тем выше изменчивость признака. Сигма имеет два знака «+» и «-». Это свидетельствует об отклонении вариант от средней арифметической как в положительную, так и в отрицательную сторону. При небольшом числе вариант сигма вычисляется по формуле

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n-1}}.$$

Пример. Вычислить квадратическое отклонение по данным о живой массе при рождении десяти поросят из помета одной свиноматки (табл. 3).

Таблица 3 – Вычисление среднего квадратического отклонения прямым способом (при $n < 30$)

Живая масса поросят, кг x	Отклонение $X - \bar{X}$	Квадраты отклонений $(X - \bar{X})^2$
1,2	−0,15	0,0225
1,5	+0,15	0,0225
1,1	−0,25	0,0625
1,3	−0,05	0,0025
1,4	+0,05	0,0025
1,3	−0,05	0,0025
1,4	+0,05	0,0025
1,4	+0,05	0,0025
1,3	−0,05	0,0025
1,6	+0,25	0,0625
$\bar{X} = 13,5/10 = 1,35$	$\sum (X - \bar{X}) = 0$	$\sum (X - \bar{X})^2 = 0,1850$

В первую графу вписывают варианты (массу поросят при рождении). Суммировав их и разделив сумму на число вариантов, получают среднюю арифметическую массу поросенка ($\bar{X}$):

$$\bar{X} = \sum x/n = 13,5/10 = 1,35 \text{ кг.}$$

Затем надо вычесть $\bar{X}$ из каждой варианты и разности ($X - \bar{X}$), то есть проверки правильности вычисления суммируют все разности ($X - \bar{X}$): сумма должна равняться нулю. Затем каждое отклонение возводят в квадрат и вписывают квадраты отклонения $(X - \bar{X})^2$ в третью графу и суммируют. Находим сигму по вышеприведённой формуле

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{0,1850}{10-1}} = \pm 0,143 \text{ кг.}$$

Сигма является показателем разнообразия, поэтому согласно правилу трех сигм, почти все варианты укладываются в интервал от -3σ до $+3\sigma$. В данном примере масса поросят в генеральной совокупности должна находиться в пределах: $x \pm 3\sigma = 1,35 \pm 3 \times 0,14$, или $1,35 - (3 \times 0,14)$ и $1,35 + (3 \times 0,14)$, то есть между 0,92 и 1,78 кг, что соответствует действительности.

Определение среднего квадратического отклонения в больших выборках

Среднее квадратическое отклонение при больших выборках ($n > 30$) определяют с помощью вариационного ряда по формуле

$$\sigma = \pm K \sqrt{\frac{\sum fa^2}{n} - \left(\frac{\sum fa}{n}\right)^2},$$

где K – классовый промежуток;

f – число особей (частот) в каждом классе;

a – условное отклонение классов от среднего (нулевого) класса;

n – число особей (вариант) в выборке.

Пример. Вычислить среднее квадратическое отклонение суточных удоев (кг) 100 коров черно-пестрой породы. Вычисление среднего квадратического отклонения производится аналогично вычислению средней арифметической, дополнительно необходимо произвести определение $\sum fa^2$, поэтому к записанным уже при вычислении $\bar{X}$ столбцам частот (f), отклонений (a), их произведений (fa) следующим столбцом записываются произведения частот на квадраты отклонения (fa^2) (табл. 4).

Таблица 4 – **Вычисление среднего квадратического отклонения
суточных удоев (кг) 100 коров черно-пестрой породы**

Класс по суточ- ному удю	Класс (середине)	Раз- носка	Частота (f)	Откло- нение (a)	fa	fa ²
11-12,9	12	-	3	-4	-12	48
13-14,9	14	-	6	-3	-18	54
15-16,9	16	-	10	-2	-20	40
17-18,9	18	-	15	-1	-15	15
19-20,9	A=20	-	24	0	0	0
21-22,9	22	-	19	+1	19	19
23-24,9	24	-	14	+2	28	56
25-26,9	26	-	6	+3	18	54
27-28,9	28	-	2	+4	8	32
29-31,0	30	-	1	+5	5	25
-	-	-	n=100	-	$\sum fa=+13$	$\sum fa^2=343$

Затем производится их суммирование, то есть определяется $\sum fa^2$. В данном примере $\sum fa^2=343$. Теперь имеются все необходимые данные для вычисления сигмы в больших выборках.

$$\sigma = \pm 2 \sqrt{\frac{343}{100} - \left(\frac{13}{100}\right)^2} = \pm 3,68 \text{ кг.}$$

Среднее квадратическое отклонение равно $\sigma \pm 3,68$ кг молока. Вычисления показывают, что в пределах $\bar{X} \pm 1\sigma$ находится 68 % вариант совокупности, в пределах $\bar{X} \pm 2\sigma$ – 95,5 % вариант, а в пределах $\bar{X} \pm 3\sigma$ – 99,7 %, то есть практически все варианты.

Крайние значения – лимиты в генеральной совокупности – будут находиться в пределах $\bar{X} \pm 3\sigma$, то есть для нашего примера:

$$\bar{X} + 3\sigma = 20,26 + 3 \times 3,68 = 20,26 + 11,04 = 31,30 \text{ кг.}$$

$$\bar{X} - 3\sigma = 20,26 - 3 \times 3,68 = 20,26 - 11,04 = 9,22 \text{ кг.}$$

Определение коэффициента изменчивости

Поскольку среднее квадратическое отклонение – величина именованная, а не относительная, то по ней можно судить о величине изменчивости лишь одноименных признаков. При сравнении же изменчивости различных признаков используют относительный показатель изменчивости (коэффициент вариации) – C_V , определяемый путем деления σ на среднюю величину $\bar{X}$:

$$C_V = \frac{\sigma}{\bar{x}} \times 100\%.$$

Коэффициент вариации выражает степень изменчивости признака в процентах от величины средней арифметической.

При C_V от 0 до 20 % – изменчивость низкая (незначительное отклонение вариант от средней); C_V более 20 % – средняя (имеет место выраженная вариабельность вариант); C_V от 30 % и более – высокая (характерны для качественно неоднородной совокупности вариант).

Ошибки средних величин

Исследование больших групп животных может быть разным. Можно использовать всех животных данного массива или изучить лишь небольшую отобранную часть животных – выборочное исследование. Количество интересующих исследователей особей (вариант) называется *генеральной совокупностью*. Объем генеральной сово-

купности определяется задачами исследования. Если требуется изучить какую-нибудь породу, то генеральной совокупностью будет весь скот этой породы, если же надо изучить, например, живую массу бычков этой породы в возрасте 1 года, то генеральной совокупностью будут только годовалые бычки данной породы.

В производственных условиях чаще всего проводится выборочное исследование, например, надо определить удои дочерей быка и сделать заключение, получают ли от данного производителя потомство с более высокой молочной продуктивностью по сравнению с потомством, полученным от другого быка-производителя, и решить вопрос о дальнейшем его использовании в данном хозяйстве. Практически произвести сплошное обследование всех дочерей этого быка невозможно. В данном случае применяется выборочное исследование. По отношению к имеющимся дочерям вычисленные средние величины будут точными, но, характеризуя этими средними всех дочерей данного быка с учетом рождения, допускаем определенную ошибку.

Эти ошибки называются ошибками выборочного метода, так как они свойственны только выборочному биометрическому методу исследования. Вычисление их необходимо для правильного суждения о средних величинах $\bar{X}$, σ , C_V при характеристике ими всего массива особей.

Вариационной статистикой установлено, что средняя арифметическая генеральной совокупности $\bar{X}$ лежит в пределах $\pm m$ от средней арифметической $\bar{X}$, то же для σ и C_V . Ошибка средней арифметической $m_{\bar{X}}$ вычисляется по формуле

$$m_{\bar{X}} = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

Ошибка зависит от изменчивости и численности вариантов. Чем больше изменчивость, тем больше ошибка, и, наоборот, чем больше численность, тем меньше ошибка указанных величин. Ошибка среднего квадратического отклонения вычисляется по формуле

$$m_{\sigma} = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{2 \times n}}.$$

Ошибка выборочной разности

В биометрических исследованиях исключительное значение имеет разность – результат вычитания одной величины из другой. По разности производится сравнение отдельных животных или групп

между собой и намечается дальнейшее их использование. По разности между признаками потомков и признаками матерей (или других групп) определяют качество производителей. По разности между контрольной и опытной группами судят об эффективности опыта и т. д. Вопрос о достоверности разности не возникает там, где сравниваются две генеральные совокупности, но это необходимо, когда сравнение проводят между двумя выборками. Для правильного суждения о разности необходимо вычислить ошибку выборочной разности:

$$m_d = \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2},$$

где m_d – ошибка выборочной разности;

m_1^2 – ошибка средней арифметической признака одной группы;

m_2^2 – ошибка средней арифметической признака другой группы.

Затем устанавливают критерий достоверности разности t_d :

$$t_d = \frac{d}{m_d},$$

где t_d – критерий достоверности разности;

d – разность между средними арифметическими;

m_d – ошибка выборочной разности.

Достоверность разности определяется по таблице Стьюдента (прил.), в которой приведены значения числа степеней свободы (V), равные $V = n_1 + n_2 - 2$.

За минимальный порог достоверности принимается первый порог. Если критерий достоверности разности равен или превышает первый порог, то это значит, что надежность не менее 0,95 (то есть разность достоверна в 95 случаях из 100). Если критерий равен или превышает второй или третий порог, то надежность равна 0,9 и 0,999 (то есть разность достоверна в 99 случаях из 100 или достоверна в 999 случаях из 1000).

Задачи

1. Вычислите ошибку средней арифметической по следующим данным:

$X_1 = 450$	$\sigma_1 = 75$	$n_1 = 90$
$X_2 = 450$	$\sigma_2 = 40$	$n_2 = 90$
$X_3 = 450$	$\sigma_3 = 120$	$n_3 = 90$

2. Живая масса девяти телят при рождении составила: 35,0; 29,0; 31,0; 36,5; 28,7; 30,5; 29,5; 31,0; 34,0 кг. Вычислите среднюю живую массу этих телят и ее ошибку.

3. При обработке данных опыта по изучению эффективности микроэлементов при откорме свиней получены следующие результаты: средняя живая масса свиней опытной группы – 101 кг, контрольной – 94 кг. Средние ошибки соответственно: $m_1 = 4,5$ кг, $m_2 = 6,0$ кг. Достоверно ли влияние микроэлементов на интенсивность прироста живой массы свиней?

4. Вычислите $\bar{x}$, m , σ , C_v скорости молокоотдачи (кг/мин) коров красно-пестрой породы:

2,1	1,8	2,4	2,6
1,6	1,9	2,0	2,4
2,4	2,8	2,5	2,1
1,9	1,6	2,5	1,8
2,5	1,6	1,5	2,7

5. Вычислите $\bar{x}$, σ , m , C_v по данным яйценоскости кур за месяц:

26	27	25	25
27	25	25	24
23	23	27	20
27	27	24	19
24	25	28	19
23	26	22	30

6. Определите и сопоставьте коэффициенты вариации живой массы взрослых коров ($\bar{x}_1 = 450$ кг, $\sigma_1 = 52$ кг) и телят при рождении ($\bar{x}_2 = 28$ кг, $\sigma_2 = 2,5$ кг).

Темы для самостоятельной работы

1. Основные направления в селекции молочного и мясного скота на современном этапе (методы разведения: скрещивание и гибридизация; разведение по линиям и семействам).

2. Сохранение генофонда аборигенных пород лошадей, овец, собак (высокие адаптивные способности местного скота, резистентность к заболеваниям, наличие уникальных аллелей).

3. Сохранение генофонда аборигенных пород крупного рогатого скота молочного и мясного направления продуктивности.

4. Применение дисперсионного анализа, метода хи-квадрата в зоотехнии и ветеринарии при обработке полученного материала.

Рекомендуемая литература для самостоятельного изучения

1. Аргунский мясо-шерстный тип забайкальской тонкорунной породы / Т.В. Мурзина, А.Е. Луценко, А.С. Вершинин [и др.]; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2011. – 156 с.

2. Басовский, Н.З. Селекция скота по воспроизводительной способности / Н.З. Басовский, Б.П. Завертяев. – М.: Россельхозиздат, 1975. – 143 с.

3. Голубков, А.И. Создание и разведение красно-пёстрой породы молочного скота в Красноярском крае / А.И. Голубков. – Красноярск: Поликом, 2003. – 235 с.

4. Жебровский, Л.С. Генофонд сельскохозяйственных животных и его использование в селекции / Л.С. Жебровский, А.В. Бабунов, К.М. Иванов. – Л.: Колос, 1983. – 350 с.

5. Кочнев, Н.Н. Проблема генетической безопасности популяции сельскохозяйственных животных / Н.Н. Кочнев // Сельскохозяйственная биология. – 2003. – № 4. – С. 21–25.

6. Петухов, В.Л. Генетические основы селекции животных / В.Л. Петухов, Л.К. Эрнст. – М.: Агропромиздат, 1989. – 448 с.

7. Пименов, В.С. Мясо-шерстные овцы в Забайкалье / В.С. Пименов, А.Е. Луценко. – Чита, 2006. – 218 с.

8. Плохинский, Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.

9. Чамуха, М.Д. Современное состояние овцеводства Сибири и некоторые резервы его возрождения / М.Д. Чамуха // Овцы, козы, шерстное дело. – 2001. – № 3. – С. 7–10.

10. Четвертакова, Е.В. Научно-практические методы контроля генофонда крупного рогатого скота Красноярского края / Е.В. Четвертакова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2016. – 216 с.

11. Четвертакова, Е.В. Эколого-генетические аспекты реализации репродуктивного потенциала быков-спермодоноров: монография / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2009. – 188 с.

Глава 2. ОТБОР И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ

Цель. Ознакомиться с формами и методами отбора, применяемыми в селекции, их влиянием на структуру популяции животных.

Вопросы

- Формы отбора в селекции.
- Методы отбора.
- Ответ на отбор.

2.1. Формы отбора в селекции

В практике животноводства широко используется отбор. Под отбором понимают полное или частичное устранение какой-то группы особей от размножения. В животноводстве применяют искусственный отбор, под которым понимают отбор наиболее ценных в хозяйственном отношении животных и использование их для дальнейшего разведения. Путем отбора и подбора селекционер может изменить генетическую структуру не только стада, но и породы в целом. В результате отбора и подбора не возникают новые гены, а увеличивается частота желательных и уменьшается частота нежелательных аллелей в популяции животных.

Эффективность отбора зависит от многих факторов – условий среды, интенсивности отбора, интервала между поколениями, числа признаков, по которым ведется селекция, частот генов в популяции, их сцепления и числа генов, детерминирующих образование признака и т. д. При всех формах искусственного отбора всегда действует и естественный отбор. Его давление может быть различно и зависит от условий, в которых ведется селекция. Эффективность отбора зависит от типа действия генов.

Отбор на доминантный ген. При полной пенетрантности и экспрессивности гена признак фенотипически проявляется в гомозиготном и гетерозиготном состоянии. Поэтому особи с такими генами могут быть легко отобраны, например, черная масть у крупного рогатого скота обусловлена генотипом АА или Аа. Трудность заключается в дифференцировке гомозиготных (АА) и гетерозиготных (Аа) особей. Выявить наличие рецессивного аллеля в генотипе можно с помощью анализирующего скрещивания (см. гл. 1 «Введение в теорию селекции»).

Отбор против доминантного гена. При полной пенетрантности доминантного гена от него можно избавиться практически за одно поколение (выбраковывают особей с генотипами АА и Аа). Этот отбор идет как против гомозигот, так и гетерозигот. Все лимитируется числом животных с желательным генотипом (аа), имеющих в стаде. При неполной пенетрантности и экспрессивности гена отбор против доминантного гена менее эффективен. Для повышения эффективности отбора против доминантного гена следует учитывать фенотип предков, потомства и боковых родственников.

Отбор по рецессивному гену. Если в стаде имеется достаточное число особей с рецессивным признаком (аа), то отбор будет эффективным. Это обусловлено тем, что при скрещивании рецессивных гомозигот не наблюдается расщепление, поэтому при скрещивании, например, крупного рогатого скота, имеющего красную масть (аа), все потомство будет иметь также красную масть. Этот отбор действует только на гомозиготы (аа) и не действует на гетерозиготы (Аа).

Отбор против рецессивных гомозигот требует, как правило, много поколений. Отбор против рецессивных вредных генов должен проводиться во всех породах. Это форма отбора для практики селекции одна из самых важных. Элиминация рецессивных аллелей даже при 100 %-й выбраковке рецессивных гомозигот проходит очень медленно. При исходной частоте рецессивного гена 0,5 и выбраковке всех рецессивных форм в каждом поколении частота этого гена в девятом поколении составит 0,1, при этом гетерозиготных носителей будет в 18 раз больше. Даже через 100 поколений селекции против рецессивного вредного гена частота гетерозиготных носителей этого аллеля будет равна 1,96 % (табл. 2.1). Это свидетельствует о трудности избавления от рецессивного вредного гена в результате селекции, особенно в случаях малой частоты его встречаемости.

Таблица 2.1 – Эффективность селекции против рецессивного признака

Поколение	Частота гена (q)	Рецессивные гомозиготы (q^2), %	Гетерозиготы ($2pq$), %	Доминантные гомозиготы, % (p^2)
1	2	3	4	5
I	0,500	25,00	50,00	25,00
II	0,333	11,11	44,44	44,44

Окончание табл. 2.1

1	2	3	4	5
III	0,25	6,25	37,50	56,25
IV	0,20	4,00	32,00	64,00
V	0,167	2,78	27,78	69,44
IX	0,1	1,00	18,00	81,00
X	0,091	0,83	16,53	82,64
XXX	0,032	0,10	6,24	93,65
L	0,020	0,04	3,84	96,12
LL	0,01	0,01	1,96	98,03

Отбор в пользу гетерозигот. Этот отбор проводят в том случае, если гетерозиготы по развитию признака превосходят гомозиготные формы (наблюдается явление сверхдоминирования или гетерозиса). Наличие сверхдоминирования при естественном отборе приводит к возникновению устойчивого полиморфного равновесия. Тогда частота аллелей определяется коэффициентом отбора против гомозиготных форм. В результате искусственного отбора нельзя повысить частоту гетерозигот более 50 %, так как при скрещивании гетерозиготных организмов ($Aa \times Aa$) в следующем поколении вновь проявится 50 % гомозигот.

Отбор против гетерозигот. Этот отбор проводят в том случае, если у гетерозигот развитие признака хуже, чем у гомозигот. Примером могут служить транслокации, носители которых имеют более низкую продуктивность. Отбор против рецессивных гомозигот и против доминантных аллелей приводит к уменьшению частоты вредных аллелей. Однако присутствие этих аллелей в популяциях поддерживается мутациями. Частота доминантного летального аллеля равна частоте возникновения мутаций, так как особи с такими аллелями погибают.

Отбор по генам с эффектом сверхдоминирования. Сверхдоминирование не может быть закреплено селекцией, поскольку гетерозиготы (Aa) всегда дают расщепление. Для иллюстрации возьмем пример, в котором базисный фенотип равен 1,40 ед. Каждая комбинация по каждой гетерозиготной паре генов (Aa и Bb) прибавляет к уровню развития признака по 0,20 ед. в сравнении с уровнем его развития у гомозигот.

$$\begin{array}{rcl}
 P \quad \text{♀ } AABb \times \text{♂ } aabb & & \\
 \quad \quad \quad 1,40 \quad \quad 1,40 & & \\
 \quad \quad \quad \hline
 \quad \quad \quad p=1,40 & & \\
 F_1 \quad \text{♀ } AaBb \times \text{♂ } AaBb & & \bar{x} F_1=1,80
 \end{array}$$

F₂

1 AABV – 1,40	2 AaBV – 1,60
2 AaBV – 1,60	1 aaBV – 1,40
2 AABv – 1,60	2 aaBv – 1,60
4 AaBv – 1,80	1 aabv – 1,40
1 AABV – 1,40	

$\bar{X}_{F_2} = 1,60$.

При скрещивании гомозиготных родителей со средним значением признака 1,40 получаем дигетерозиготное потомство со средним значением признака 1,80. Здесь наблюдается явление гетерозиса, вызванное сверхдоминированием.

При скрещивании дигетерозигот между собой в F₂ эффект гетерозиса уменьшается ($\bar{X}_{F_2} = 1,60$). При гетерозиготности по одной паре генов среднее значение признака равно 1,6, при двух парах – 1,8. Во втором поколении только четыре из каждых шестнадцати животных превосходят среднюю для поколения. Гетерозиготность, а значит, и гетерозис нельзя сохранить, но можно получить при скрещивании разных гомозиготных форм родителей. В животноводстве для этого проводят скрещивание разных пород и линий.

Частотно-зависимый отбор. Устойчивый генетический полиморфизм может возникать не только в результате преимущества гетерозигот, но и вследствие частотно-зависимого отбора. Это отбор, при котором приспособленность генотипов изменяется в зависимости от их частот. В изменяющихся условиях среды отбор может благоприятствовать относительно часто встречающимся генотипам. Если генотип широко распространен в популяции, то его приспособленность может быть ниже. Эксперименты, проведенные на разных видах животных, показали, что приспособленность, например, трех генотипов – AA, Aa, aa – изменяется от поколения к поколению. Так, при частоте гетерозигот около 17 % их приспособленность равна приспособленности гомозигот.

Однако приспособленность гетерозигот в три раза была выше, если их частота в популяции составляла 2 %. Частотно-зависимый отбор в пользу редких генотипов – один из механизмов поддержания генетического полиморфизма в популяциях, поскольку приспособленность генотипа повышается. При этом приспособленность тем выше, чем реже встречается генотип.

2.2. Методы отбора

В селекции животных используют разные виды и методы отбора.

Массовый отбор. Это отбор, при котором из популяции отбирают большое число лучших особей на основе их фенотипической оценки. Это наиболее простой отбор, и он дает эффект при относительно большой величине наследуемости количественного признака. При снижении наследуемости признака он малоэффективен.

Семейный отбор. На основании среднего значения признака по семейству отбирают или выбраковывают целые семьи. При этом внутрисемейным отклонениям придается нулевой вес. Семейный отбор предпочтителен при низкой наследуемости признака. Если число членов в семействах достаточно велико, то среднее значение признака по ним более точно соответствует генотипическим значениям, например, при селекции на устойчивость к лейкозу семейства с высокой частотой заболеваемости должны полностью выбраковываться. Селекционный эффект при семейном отборе определяется как

$$SE_f = i \sigma_f h_f^2,$$

где i – интенсивность отбора;

σ_f – наблюдаемое стандартное отклонение семейных средних;

h_f^2 – наследуемость семейных средних.

Таким образом, семейному отбору нужно отдавать предпочтение в следующих случаях:

- 1) при низкой наследуемости признаков;
- 2) наличии больших семейств;
- 3) низкой изменчивости, обусловленной общей для семейства средой.

Его эффективность возрастает при высокой степени родства между членами семейства.

Внутрисемейный отбор. Животных отбирают на основании отклонений каждой особи от среднего значения признака по семейству. Особи, которые по селекционируемому признаку превосходят среднее значение для семьи, отбирают для дальнейшей селекционной работы. Чем больше величина компоненты средовой изменчивости общей для семейства, тем предпочтительнее использовать этот метод отбора, например, в значительной мере изменчивость предотъемной

массы поросят определяется матерью и является общей для всех членов семьи. Поэтому различия по живой массе между поросятами одной семьи в значительной степени определяются их генотипами. Селекционный эффект при внутрисемейном отборе выражается как

$$SE_w = i\sigma_w h_w^2,$$

где i – интенсивность отбора;

σ_w – стандартное отклонение;

h_w^2 – наследуемость внутрисемейных отклонений.

Оценка по качеству потомства. Этот метод широко используется в практике животноводства. Критерием отбора особей служит среднее значение признака их потомства.

Следует отметить, что один из недостатков метода отбора на основании оценки по качеству потомства – увеличение интервала между поколениями. Это объясняется тем, что отбор родителей может быть проведен только после получения данных о потомстве, например, быков-производителей можно отобрать только после того, как будет известна молочная продуктивность их дочерей. Отбор по нескольким признакам можно вести тремя методами:

1) тандемный отбор;

2) отбор по независимым уровням;

3) отбор по зависимым уровням при помощи селекционного индекса.

Тандемный (последовательный) отбор. Его ведут по очереди по каждому признаку. По достижении желательного уровня по одному признаку ведут отбор по другому признаку. Если между признаками существует положительная корреляция, то такой отбор может быть более эффективным.

Отбор по независимым уровням. При этом отборе для каждого признака устанавливают минимальный стандарт. Выбраковывают всех животных, которые по какому-то одному из признаков не отвечают установленным требованиям. Он позволяет вести отбор одновременно по нескольким признакам. Чем больше включают признаков, тем ниже устанавливается граница для каждого из них, поскольку невозможно найти много животных, сочетающих высокие показатели по всем признакам.

Отбор по селекционным индексам. Этот отбор проводят с помощью селекционных индексов. Селекционный индекс включает информацию о нескольких признаках, по которым ведется отбор каждой особи. Под индексом понимают оптимальный линейный прогноз индивидуальной селекционной ценности и множественную регрессию этой ценности на все используемые данные. По индексу можно предсказать селекционную ценность каждой особи не по одному, а по комплексу отдельных признаков. Для построения индекса нужно определить относительный вес каждого селекционируемого признака, изучить наследуемость, генотипические и фенотипические корреляции между признаками, выбрать оптимальное число наиболее важных признаков с учетом их экономической важности (обычно 4–6).

Селекционный индекс может быть использован для решения ряда задач:

1) при отборе по одному признаку селекционный индекс, содержащий данные о животном, его родственниках и потомках, позволяет повысить точность оценки наследственных качеств животного, особенно по признакам с низкой наследуемостью;

2) при отборе преимущественно по одному признаку индекс, включая данные о других признаках, позволяет более объективно выявить наследственную ценность животного;

3) при отборе по одному признаку иногда возникают нежелательные изменения других признаков. Правильно сконструированный индекс позволяет улучшить этот признак при слабом изменении других признаков;

4) индекс позволяет одновременно улучшить несколько признаков.

Эффективность селекции зависит от числа отбираемых признаков. Из всех трех методов отбора, проводимых одновременно по нескольким признакам, наиболее эффективным является отбор по селекционным индексам. Его эффективность в сравнении с другими методами возрастает с увеличением числа отбираемых признаков.

2.3. Ответ на отбор

В результате проводимого селекционером отбора изменяется частота генов в популяции и среднее значение признака (среднее популяционное). Мерой интенсивности отбора является *селекционный*

дифференциал (S_d), представляющий разность между средним значением отобранной для репродукции группы животных и средним значением популяции, например, средняя продуктивность коров по стаду равна 4500 кг, а потомство оставляем от отобранной группы коров с продуктивностью 5000 кг, тогда $S_d = 5000 - 4500 = 500$ кг. Разность между средним фенотипическим значением потомков отобранных родителей и всего родительского поколения называется **селекционным эффектом** (SE или R).

Селекционный эффект представляет меру изменения аддитивной генетической ценности в популяции. Селекционный эффект за поколение равен $SE = S_d h^2$, а за один год $SE = S_d h^2 / J$, где J – интервал между поколениями в годах. Однако использование этого уравнения возможно при соблюдении таких условий, как отсутствие естественного отбора, случайность скрещивания в группе отобранных животных и т. д.

Часто возникает необходимость сравнения селекционных дифференциалов разных признаков в разных популяциях, например, удой, живая масса, жирномолочность. Для этого удобно выразить селекционный дифференциал через отношение к стандартному отклонению σ_p . Стандартизированный селекционный дифференциал, выраженный в единицах фенотипического стандартного отклонения, называют **интенсивностью отбора** (i), поэтому $S_d = i \sigma_p$. Тогда селекционный эффект за поколение выражается как $SE = i \sigma_p h^2$, а за год $SE = i \sigma_p h^2 / J$. Таким образом, эффект селекции зависит:

1) от величины наследуемости признака. Чем выше наследуемость признака, тем эффективнее отбор. Наследуемость признака может быть выше в результате снижения средовой изменчивости, что достигается улучшением условий кормления и содержания;

2) интенсивности отбора;

3) интервала между поколениями. Чем меньше продолжительность интервала между поколениями, тем эффективнее селекция. Интервал между поколениями у лошадей составляет около 9,3 года; крупного рогатого скота – 5,1; овец – 3,7; свиней – 2,5 года.

Интенсивность отбора среди самок и самцов у животных различна. Это связано с тем, что от коровы, например, получают 3–5 потомков, а от быка – несколько тысяч, поэтому число самцов в популяции во много раз меньше, чем самок. В связи с этим случайные причины могут привести к заметному изменению частоты генов

(дрейф генов). Для сравнения популяций с различным соотношением полов применяют **эффективную численность популяции** (N_e). При этом сравнивают фактическую популяцию с гипотетической (эффективной), в которой число мужских и женских особей одинаково. Эффективная численность популяции равна следующему:

$$N_e = 4N_{\text{♂}} * N_{\text{♀}} / (N_{\text{♂}} + N_{\text{♀}}),$$

где N_e – эффективная величина популяции;

$N_{\text{♂}}$ и $N_{\text{♀}}$ – число мужских и женских особей.

Если имеется большое число самок, то $N_e = 4N_{\text{♂}}$. Возрастание гомозиготности на поколение равно $\Delta F = 1/(2N)$. Следовательно, может происходить сильное увеличение степени инбридинга с изменением соотношения полов (табл. 2.2).

Таблица 2.2 – Влияние соотношения полов на эффективную численность популяции, состоящей из 1000 голов, и увеличение степени инбридинга [11]

Число		Эффективная численность популяции (N_e)	Увеличение степени инбридинга, %
самцов	самок		
500	500	1000	0,05
100	900	360	0,14
10	990	40	1,26
1	999	4	12,51

Известно, что с увеличением прироста инбридинга наблюдается депрессия и повышается вероятность перехода рецессивных генов в гомозиготное состояние. Поэтому селекционер должен строго контролировать отбор и подбор, когда число самцов в популяции невелико. Эффективность селекции можно повысить путем применения метода трансплантации эмбрионов, например, ежегодный генетический прогресс в повышении процента нежирного мяса у крупного рогатого скота с использованием трансплантации эмбрионов в два раза выше, чем при обычных методах разведения. Таким образом, мы рассмотрели формы и методы отбора, позволяющие эффективно вести селекцию в животноводстве.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение термину «отбор».
2. Поясните, в чем состоят различия естественного и искусственного отбора.
3. Расскажите, как ведется отбор на доминантный ген и против доминантного гена.
4. В каком случае будет эффективен отбор по рецессивному гену?
5. Расскажите, как ведется отбор против рецессивных гомозигот.
6. В каком случае проводят отбор в пользу гетерозигот?
7. В каком случае проводят отбор против гетерозигот?
8. Дайте определение термину «гетерозис».
9. В каком случае применяют частотно-зависимый отбор?
10. Назовите методы отбора.
11. В каком случае применяют массовый отбор?
12. В каких случаях отдают предпочтение семейному отбору?
13. На основании чего проводят отбор животных при внутрисемейном отборе?
14. Расскажите, как ведется тандемный отбор.
15. Как проводится отбор по независимым уровням? В чем его недостатки?
16. Дайте определение термину «индекс». Для решения каких задач можно использовать селекционный индекс?
17. С какой целью используется в селекции селекционный дифференциал?
18. Дайте определение понятию «селекционный эффект».
19. Перечислите факторы, от которых зависит эффект селекции.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 5

Применение популяционного метода в практике селекции

Цель. Научиться применять популяционный метод в селекции.

Популяционный метод удобен тем, что позволяет осуществить генетический анализ без проведения специальных скрещиваний.

Популяция характеризуется большим генетическим разнообразием. Разнообразие генотипов – результат непрерывно идущих мутаций и обмена генов при свободном скрещивании и кроссинговере. Вся совокупность генов популяции называется генофондом и определяется как $2N$, где N – число особей. Таким образом, в каждом рассматриваемом локусе имеется $2N$ генов, когда речь идет о популяции диплоидных организмов. Это выражение справедливо для всех генов, кроме тех, которые находятся в X-хромосоме при гетерогаметности одного пола. Каждая популяция имеет определенную генетическую структуру (соотношение генотипов).

Один из путей изучения панмиктической популяции – исследование частоты распространения в ней особей различных генотипов, то есть изучение ее структуры по отдельным генам или локусам.

Каждое поколение в популяции воспроизводится за счет сочетания гамет родителей. Поэтому численность особей определенного генотипа (AA , Aa и aa) будет обусловлена частотой разных типов гамет родителей. Представим, что в какой-то популяции встречаются гомозиготы: AA (черные) и aa (красные) и их число одинаковое. Такая группа особей будет производить равное число мужских и женских гамет, содержащих гены A и a ($0,5 A$ и $0,5 a$).

При свободном спаривании будут осуществляться следующие комбинации:

гаметы	$0,5 A$	$0,5 a$
$0,5 A$	$0,25 AA$	$0,25 Aa$
$0,5 a$	$0,25 Aa$	$0,25 aa$

Доминантные гомозиготы AA возникают с частотой $0,25$, гетерозиготы Aa – $0,5$ и рецессивные гомозиготы aa – $0,25$. Отсюда относительная частота различных генотипов в популяции: $0,25AA + 0,5 Aa + 0,25aa = 1$, или $25 \% AA + 50 \% Aa + 25 \% aa = 100 \%$.

При полном доминировании признака, вызываемого геном A ,

популяция распадается на две группы: одна с доминирующим признаком – $0,25 AA + 0,5 Aa$ (черные), другая с рецессивным – $0,25 aa$ (красные). Наследование данного признака идет в отношении $3/75 \% : 1/25 \%$.

Каким будет характер наследования в следующем поколении? Частота гамет с аллелью A будет равна $0,5$ ($0,25 AA + 0,25 A$ от гетерозигот Aa), с аллелью a – также $0,5$ ($0,25 aa + 0,25 a$ от гетерозигот Aa), то есть соотношение гамет будет таким же, как и в предыдущем поколении. Популяция вновь приобретает структуру: $0,25 AA + 0,5 Aa + 0,25 aa$, а соотношение доминантов к рецессивам $3:1$.

Однако в популяциях чаще наблюдается разная численность гомозигот: одних больше, других меньше. Например, в популяции крупного рогатого скота численность сплошь окрашенных животных составляет 100 голов, а пегих – 180. Их соотношение – $1,0:1,8$, а соотношение частот аллелей – $0,2 A : 0,8 a$. При свободном спаривании следует ожидать:

гаметы	$0,2 A$	$0,8 a$
$0,2 A$	$0,04 AA$	$0,16 Aa$
$0,8 a$	$0,16 Aa$	$0,64 aa$

На каждые 100 зигот: 4% гомозиготных (AA), 32% гетерозиготных (Aa) сплошь окрашенных, 64% гомозиготных пегих (aa).

В следующем поколении гаметы с аллелью A будут возникать с частотой $0,2$ ($0,04$ от гомозигот $AA + 0,16$ от гетерозигот Aa), а гаметы с аллелью a – $0,8$ ($0,64$ от гомозигот $aa + 0,16$ от гетерозигот Aa). Отсюда следует, что в данной популяции поддерживается одинаковое соотношение частот генотипов ($0,2A : 0,8 a$) и фенотипов (64% пегих и 36% сплошь окрашенных). Подобное соотношение будет повторяться в каждой последующей генерации.

Таким образом, в популяциях каждого поколения свободного скрещивания частота генотипов с доминантной и рецессивной аллелями при любой их концентрации всегда сохраняется на одном исходном уровне.

Это свойство популяции было выявлено в 1908 г. английским математиком Дж. Харди и немецким врачом-генетиком Г. Вайнбергом, сформулировавшими закон, отражающий частоту распределения гомозигот и гетерозигот в свободно скрещивающейся популяции. Закон Харди-Вайнберга выражается формулой

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

где частота (соотношение) генотипов и фенотипов в популяции соответствует формуле бинома Ньютона $(p+q)^2$,

где p – частота доминантного гена (A);

q – частота рецессивного гена (a);

p^2 – частота гомозигот по аллелю A (генотип AA);

$2pq$ – частота гетерозигот (генотип Aa);

q^2 – частота гомозигот по аллелю a (генотип aa).

Формулу Харди-Вайнберга можно воспроизвести по решетке Пеннета, если концентрацию доминантного гена A обозначить через p (pA), а рецессивного гена a – через q (qa):

концентрация генов	pA	qa
pA	p^2AA	$pqAa$
qa	$pqAa$	q^2aa

Полученные в квадратах генотипы, как результат свободного соединения гамет, отражают численное соотношение гомо- и гетерозигот по доминантному гену A и гомозигот-рецессивов (a):

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1.$$

Данное выражение представляет формулу Харди-Вайнберга, из которой следует:

– число гомозигот-доминантов (AA) равно квадрату частоты доминантного гена (p^2);

– число гомозигот-рецессивов (aa) равно квадрату частоты рецессивного гена (q^2);

– число гетерозиготных особей равно удвоенному произведению частоты обеих аллелей ($2pq$).

Согласно закону Харди-Вайнберга, в свободно скрещивающейся популяции исходное соотношение генотипов (AA , Aa и aa) из поколения в поколение остается постоянным. Эту закономерность свободно размножающейся популяции называют генетическим равновесием – первым законом структуры панмиктической популяции. Рассмотрим применение формулы Харди-Вайнберга для различных случаев генетического анализа популяций.

1. Предположим, что группа особей состоит из 80 % гомозигот AA (черная масть) и 20 % гомозигот aa (красная масть). Требуется установить численность гомо- и гетерозигот следующего поколения при свободном скрещивании.

Частота аллелей в исходной группе животных равна:

$$A = \frac{n_1}{N} = \frac{80}{100} = 0,8 \quad a = \frac{n_2}{N} = \frac{20}{100} = 0,2.$$

Согласно $p^2 + 2pq + q^2$, ожидаемое соотношение генотипов будет следующим:

$$AA = p^2 = (0,8)^2 = 0,64 = 64 \text{ (черная масть);}$$

$$Aa = 2pq = 2 \times (0,8 \times 0,2) = 0,32;$$

$$aa = q^2 = (0,2)^2 = 0,04.$$

2. Закон Харди-Вайнберга позволяет определить соотношение генотипов в популяции и в случае, если доминантные гомозиготы (AA) фенотипически не отличимы от гетерозигот (Aa). Так, наследственно обусловленная летальная бесшерстность телят у крупного рогатого скота вызывается рецессивным геном (с). Бесшерстные телята гомозиготны по этому гену (сс), здоровые могут быть гомозиготными (СС) или гетерозиготными (Сс).

В стаде из 864 родившихся телят 6 были бесшерстными. Вычисляем частоту известных гомозигот (сс):

$$c = \frac{n_1}{N} = \frac{6}{864} = 0,0069.$$

Частота генотипа $cc=q^2$ соответствует формуле Харди-Вайнберга, откуда частота рецессивного аллеля бесшерстности будет равна

$$q = \sqrt{q^2} = \sqrt{0,0069} = 0,0833.$$

При двухаллельной системе $p + q = 1$, тогда $p = 1 - q = 1 - 0,0833 = 0,9167$.

По формуле $p^2 + 2pq + q^2$ вычисляем частоты генотипов:

$$CC = p^2 = (0,9167)^2 = 0,840 = 84,0 \%;$$

$$Cc = 2pq = 2 \times (0,9167 \times 0,0833) = 0,153 = 15,3 \%;$$

$$cc = q^2 = (0,0833)^2 = 0,007 = 0,7 \%.$$

Общая сумма всех частот равна: $1,00 = 100 \%$.

В изученном стаде 15,3 % животных оказались гетерозиготными (Сс) – носителями гена бесшерстности, при спаривании которых может рождаться до 0,7 % телят с дефектом кожи и волосяного покрова.

3. Закон Харди-Вайнберга может быть использован для установления относительного числа генотипов в популяции, когда неизвестны частоты аллелей ни доминантного, ни рецессивного гена. Так, предположим, что в стаде имеются 100 животных черной масти, от

которых в небольших количествах всегда рождаются телята красной масти. Следовательно, среди этих 100 голов какая-то часть гомозиготна (AA), какая-то гетерозиготна (Aa). Для установления относительной частоты доминантного (A) и рецессивного аллеля (a) в данном стаде можно использовать схемы возможных вариантов спаривания: AAхAA, AAхAa, AахAа, которые позволяют ориентировочно установить частоту аллелей. Частота аллеля A будет в три раза больше, чем аллеля a ($9 : 3 = 3 : 1$), то есть 0,7 % A и 0,25 % a.

Отсюда частоты генотипов можно определить по формуле Харди-Вайнберга:

$$AA = p^2 = (0,75)^2 = 0,5625 = 56,2 \%;$$

$$Aa = 2pq = 2 \times (0,75 \times 0,25) = 0,3750 = 37,5 \%;$$

$$aa = q^2 = (0,25)^2 = 0,0625 = 6,3 \%.$$

Общая сумма всех частот равна $1,00 = 100 \%$.

В изученных нами трех стадах подобной исходной структуры действительно рождалось 6,3 % телят красной масти.

Рассмотрим пример. В овчарне среди 844 овец насчитываются 729 длинноухих каракульских, 111 короткоухих и 4 безухих. Какова частота генов, детерминирующих различия по длине ушей?

Прежде всего, надо сказать, что этот признак наследуется по типу неполного доминирования. Определить частоту рецессивной аллели можно следующим образом: $q = \sqrt{\frac{4}{844}} = \sqrt{0,005} = 0,07$, тогда $p = 1 - 0,07 = 0,93$.

$$\text{Частота } AA = p^2 = 0,93^2 \times 844 = 730.$$

$$\text{Частота } Aa = 2pq = 2 \times 0,93 \times 0,07 \times 844 = 110.$$

$$\text{Частота } aa = q^2 = 0,07^2 \times 844 = 4.$$

До сих пор речь шла об учете в популяции признаков, которые детерминируются аутосомными генами, и каждый представлен двумя аллелями. Можно ли рассчитать частоту аллелей, если ген представлен серией множественных аллелей? В этом случае расчет надо начинать с той группы особей, которая представлена индивидами одного гомозиготного типа.

Например, группа крови человека системы АВ0 определяется геном I, представленным системой из трех аллелей (I^A , I^B , I^0). Частоты фенотипов по группам крови в популяции следующие: A – 0,45; B – 0,13; AB – 0,06; 0 – 0,36. Рассчитаем частоту аллелей.

Определяем, какие генотипы возможны в каждой группе. В группе A могут быть люди двух генотипов: $I^A I^A$ и $I^A I^0$, так как имеет

место полное доминирование, то же в группе В – $I^B I^B$ $I^B I^0$ (полное доминирование). В группах АВ – один генотип $I^A I^B$, но две аллели, которые могут встречаться с разной частотой, и в группе 0 – тоже один $I^0 I^0$. Следовательно, для определения частоты аллели подходит только группа 0. Обозначим частоты аллелей: I^0 – r , I^A – p , I^B – q . Рассчитать частоту аллели I^0 можно по формуле

$$r = \sqrt{0,36} = 0,60.$$

Суммарная частота групп крови В и 0 равна $(q + r)^2$, то есть $0,13 + 0,36 = 0,49$. Следовательно, $q + r = \sqrt{0,49} = 0,70$. Отсюда $q = (q + r) - r = 0,70 - 0,60 = 0,10$. Теперь легко определить p : $p = 1 - q - r = 1 - 0,60 - 0,10 = 0,30$. Суммарная частота групп крови А и 0 равна $(p + r)^2$, откуда $p = 0,45 + 0,36 - 0,60 = 0,90 - 0,60 = 0,30$, то есть результаты совпадают.

Чтобы проверить, находится ли популяция в равновесии, надо выяснить, равна ли частота людей с группой крови АВ произведению $2pq$. Исходя из полученных значений частот, $2pq = 2 \times 0,30 \times 0,10 = 0,06$. Именно с такой частотой встречаются люди с группой крови АВ, значит, популяция находится в равновесии.

Задачи

1. Определите частоту встречаемости альбинизма среди населения географического района, где это заболевание было обнаружено у 22 человек из 200 000 обследованных.

2. Фенилкетонурия представляет собой заболевание обмена веществ с аутосомно-рецессивным типом наследования. В одном из обследованных районов это заболевание обнаружилось у новорожденных детей с частотой 1:10 000. Определите генетическую структуру популяции.

3. При изучении трансферринового локуса сыворотки крови у сибирского марала установлено следующее распределение фенотипов (Tf): А/В – 50, А/С – 140, В/С – 190, В/Д – 20, С/Д – 40. Определите частоту генов Tf^A , Tf^B , Tf^D и Tf^C и частоту генотипов. Соответствует ли наблюдаемое распределение теоретически ожидаемым генотипам?

4. Контрактура мышц у крупного рогатого скота обусловлена аутосомным рецессивным геном s . У родившихся телят ноги согнуты в суставах и лишены подвижности. В одном стаде из 376 родившихся за год телят у 9 была контрактура мышц. Определите частоту заболе-

вания контрактурой мышц в стаде. Определите частоты рецессивного гена s , вызывающего болезнь, и его аллеля S . Какова частота гетерозиготных телят Ss ? Какова вероятность появления больных телят в следующем поколении при свободном спаривании животных фенотипически здоровых?

5. У крупного рогатого скота карликовость (ахондроплазия) обусловлены рецессивным аутосомным геном a , его аллель A контролирует нормальное развитие организма. В стаде черно-пестрого скота из 900 телят 2 были карликовыми. Каковы частоты гена карликовости и гетерозиготных животных в стаде? Какая частота карликовых телят ожидается при случайном спаривании фенотипически здоровых животных?

6. Рецессивный аутосомный летальный ген вызывает паралич задних ног. У красной датской породы при обследовании выявлены 234 теленка с параличом задних ног и 1634 нормальных. Обнаружено, что из 262 быков были носители этого гена. Какая частота нормальных, больных и носителей болезней ожидается при спаривании гетерозиготных животных? Какое соотношение генотипов ожидается и будет ли оно соответствовать теоретически ожидаемому соотношению по формуле Харди-Вайнберга?

7. На кролиководческой ферме среди молодняка кроликов породы шиншилла из 5437 особей 19 оказались альбиносами. Определите частоты альбинизма и шиншиллы по формуле Харди-Вайнберга. Какова частота гетерозигот, допуская, что популяция находится в состоянии равновесия?

8. У норок серебристо-соболиная окраска (бос) контролируется доминантным геном F , но в гомозиготном состоянии этот ген имеет летальное действие. Стандартная (коричневая) окраска обусловлена рецессивным аллелем f . На ферме имеются 920 голов коричневых и 80 серебристо-соболиных норок. Определите частоту генов F и f . Определите частоту возможных генотипов при условии случайного спаривания лисиц с окраской «бос» и коричневых.

9. При обследовании населения одного из городов выявлены люди с группами крови: MM – 11163, MN – 15207, NN – 5134. Определите частоты аллелей M и N и всех генотипов.

10. В течение охотничьего сезона на заготовительный пункт охотники сдали 15 720 шкурок лисиц. Среди них оказалось 7 альбиносов. Определите генетическую структуру популяции лисиц по альбинизму.

Темы для самостоятельной работы

1. Оценка и отбор коров по пригодности к промышленной технологии доения.
2. Фенотипическая и генотипическая корреляция.
3. Использование дисперсионного анализа в животноводстве.

Рекомендуемая литература для самостоятельного изучения

1. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю.П. Алтухов, Е.А. Салменкова, О.Л. Курбатова [и др.]; под ред. Ю.П. Алтухова. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
2. Бакай, А.В. Генетика: учеб. пособие / А.В. Бакай, И.И. Кочиш, Г.Г. Скрипченко. – М., 2007. – 448 с.
3. Жебровский, Л.С. Генофонд сельскохозяйственных животных и его использование в селекции / Л.С. Жебровский, А.В. Бабунов, К.М. Иванов. – Л.: Колос, 1983. – 350 с.
4. Завертяев, Б.П. Генетические методы оценки племенных качеств молочного скота / Б.П. Завертяев. – Л.: Агропромиздат, 1986. – 256 с.
5. Клундук, А.С. Методические указания по биометрии / А.С. Клундук, А.С. Серков. – Красноярск, 1985. – 44 с.
6. Курбатов, А.И. Практикум по генетике / А.И. Курбатов. – Красноярск, 1987. – Ч. 2. – 208 с.
7. Петухов, В.Л. Генетические основы селекции животных / В.Л. Петухов, Л.К. Эрнст. – М.: Агропромиздат, 1989. – 448 с.
8. Плохинский, Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
9. Плохинский, Н.А. Руководство по биометрии для зоотехников / Н.А. Плохинский. – М.: Колос, 1969. – 256 с.
10. Тихомирова, М.М. Генетический анализ: учеб. пособие / М.М. Тихомирова. – Л.: Изд-во ЛТУ, 1990. – 280 с.
11. Хижняк, С.В. Методы статистической обработки: учеб.-метод. пособие / С.В. Хижняк, Е.Я. Мучкина. – Красноярск, 2003. – Ч. 2. – 64 с.
12. Четвертакова, Е.В. Научно-практические методы контроля генофонда крупного рогатого скота Красноярского края / Е.В. Четвертакова. – Красноярск, 2016. – 216 с.
13. Четвертакова, Е.В. Эколого-генетические аспекты реализации репродуктивного потенциала быков-спермодоноров: монография / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова. – Красноярск, 2009. – 188 с.

Глава 3. ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКИХ И ПАРАТИПИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РЕЗУЛЬТАТЫ СКРЕЩИВАНИЯ

Цель. Рассмотреть факторы, определяющие генетический прогресс стада.

Вопросы

- Генетический прогресс и его источники.
- Факторы, влияющие на результативность скрещивания.

3.1. Генетический прогресс и его источники

Главной задачей в развитии молочного скотоводства является повышение генетического потенциала по молочной продуктивности. Генетический прогресс можно определить как изменение хозяйственно полезных признаков у животных только путем селекционных методов.

Генетический прогресс стада (ΔG) или в целом породы определяется следующими факторами:

- 1) наличием генетической изменчивости (C_V), выражаемой коэффициентом наследуемости (h^2);
- 2) точностью определения племенной ценности животных, отобранных для дальнейшего разведения (r_{Gp});
- 3) интенсивностью отбора (i);
- 4) количеством селекционируемых признаков;
- 5) интервалом между поколениями (L).

Такие признаки, как молочная продуктивность, живая масса и другие, обусловлены влиянием многих генов, на которые, в свою очередь, оказывает влияние внешняя среда.

Отношение доли изменчивости к общей изменчивости показывает наследуемость данного признака.

Наследуемость важнейших признаков в молочном скотоводстве находится на уровне 0,25–0,40, поэтому можно достичь значительного генетического прогресса путем селекции. При этом важное значение имеет точность отбора, которая зависит от показателя наследуемости. Она выражается корреляцией между племенной ценностью и фенотипическим показателем признака.

Точность отбора значительно повышается, если учитываются

многие источники информации о пробанде и его родственниках.

Генетическое улучшение будет достигнуто в том случае, когда показатели отобранных животных для получения последующего поколения будут выше средних показателей по стаду. Превосходство этих животных над средними показателями популяции есть *селекционный дифференциал*. Насколько это превосходство будет значительным, зависит от интенсивности селекции.

При увеличении числа генетически некоррелирующих признаков интенсивность селекции снижается по сравнению с селекцией по одному признаку в соответствии с выражением $\frac{1}{\sqrt{n}}$, где n – число признаков.

Так, если относительная интенсивность селекции по одному признаку составляет 100 %, то по двум – 71, по четырем – 50 % и т. д.

Д. Рендел и А. Робертсон показали пути генетического прогресса, которые связаны с передачей генов из поколения в поколение через четыре родственные связи.

Генетический прогресс обусловлен следующими категориями племенных животных: с одной стороны, отцами производителей и коров (ОБ и ОК), с другой – матерями производителей и коров (МБ и МК).

Так как вклад в генетический прогресс отцов производителей составляет 33–46 %, то через своих сыновей они оказывают огромное влияние на генетическое улучшение больших массивов молочного скота. Главная опасность использования минимального числа производителей в качестве отцов будущих быков – это уменьшение генетической изменчивости и увеличение инбредной депрессии.

Матери быков также вносят большой вклад в селекционный эффект (24–49 %). Отцы коров вносят в генетический прогресс по молочной продуктивности вклад от 11–24 %.

Установлено, что матери коров оказывают незначительное влияние на прогресс (4–9 %), поскольку возможности их отбор ограничены. Общее суммарное действие четырех источников генетического прогресса можно определить по формуле (Х. Шервальд, Х. Лангхольц)

$$\Delta G = I_{ОБ} + (1-a) * I_{ОК} + I_{МБ} + I_{МК} / L_{ОБ} + a L_{ОМ} + (1-a) L_{ОК} + L_{МБ} + L_{МК} - f * F_x * P / L,$$

где ΔG – генетический прогресс;

$I_{ОБ}$ – генетическое превосходство по удою отцов быков;
 $I_{ОК}$ – генетическое превосходство по удою отцов коров;
 $I_{МБ}$ – генетическое превосходство по удою матерей быков;
 $I_{МК}$ – генетическое превосходство по удою матерей коров;
 $L_{ОБ}$ – генетический интервал для отцов быков;
 $L_{ОК}$ – генетический интервал для отцов коров;
 $L_{ОМ}$ – генетический интервал для отцов коров, не оцененных по потомству;
 $L_{МБ}$ – генетический интервал для матерей быков;
 $L_{МК}$ – генетический интервал для матерей коров;
 f – инбредная депрессия молочной продуктивности на каждый процент повышения коэффициента инбридинга;
 F_x – коэффициент инбридинга;
 L – средний генерационный интервал для всех категорий племенных животных;
 a – доля активной части популяции, осемененная спермой проверенных быков.

В селекционных программах на основе математического моделирования определяют для каждой конкретной популяции оптимальное число и интенсивность отбора отцов и потенциальных матерей быков, ремонтных, проверенных и оцененных по потомству быков, банк спермы одного проверенного быка, долю популяции коров, осемененных проверенными быками и т. д. Все эти программы направлены на получение максимального генетического прогресса по молочной продуктивности и наибольшего экономического эффекта.

3.2. Факторы, влияющие на результативность скрещивания

Главным фактором, влияющим на результаты скрещивания, является качественное различие животных разных пород, участвовавших в скрещивании.

Обычно это генетически обусловленные различия между породами (q) по признакам, которые можно установить в сопоставляемых условиях внешней среды. От них зависит продуктивность помесных животных в соответствии с долей генов улучшающей породы. Средний показатель продуктивности помесей двух пород можно выразить следующим образом:

$$BA = A + 1/2 q_{(B)} + h_{(AB)},$$

где BA – средний показатель помесей;

A – средний показатель животных исходной материнской породы;

$1/2 q_{(B)}$ – половина разности между животными родительских пород;

$h_{(AB)}$ – гетерозисный эффект.

Как видно, при отсутствии гетерозиса превосходство помесей над животными исходной родительской породы зависит полностью от половины разности животных родительских пород.

Результаты скрещивания зависят не только от генетической разности пород, но и от их сочетаемости, которая обусловлена неаддитивным действием генов. Однако далеко не все породы, а также линии внутри пород, могут эффективно скрещиваться между собой и давать помесное потомство с желательными качествами. Только хорошо отселекционированные и проверенные на сочетаемость породы, линии способны передавать при скрещивании свои ценные качества помесному потомству. Поэтому для практики животноводства очень важна оценка скрещиваемых пород по комбинативной изменчивости: чем она выше, тем выше гетерозис. Общую комбинативную способность можно до некоторой степени прогнозировать на основании данных о продуктивности чистых пород и их генетической разности. Специфическую комбинационную способность в молочном скотоводстве определить очень сложно.

Следующий фактор, оказывающий влияние на результаты скрещиваний, – *материнский и отцовский эффект*.

Материнский эффект определяется цитоплазматической наследственностью, влиянием материнского организма как питательной среды на эмбрион. Для выявления материнского эффекта применяют реципроктное скрещивание.

В большинстве опытов по реципроктному скрещиванию пород молочного скота установлено заметное преобладание влияния материнской породы на наследование целого ряда хозяйственно полезных признаков (по удою, живой массе телят при рождении, содержанию жира в молоке, промеров тела – глубина груди, длина туловища, высота в холке). Результаты исследований показывают, что для скрещивания в качестве материнской должна выбираться та порода, животные которой лучше приспособлены к местным условиям и обладают наименьшим количеством недостатков, так как организм матери оказы-

вает большое влияние на качество потомства.

При скрещивании, помимо правильного выбора исходных пород, важное значение имеет племенная ценность используемых производителей. Установлено, что отцовские эффекты носят исключительно генетический характер. Отсутствие гетерозиса по отдельным хозяйственно полезным признакам при межпородном скрещивании свидетельствует об аддитивности отцовского эффекта.

Современная наука о разведении животных исходит из главного принципа генетики – направление и эффективность отбора определяется взаимодействием организма со средой. В сущности наследуется не признак, а норма реакции на условия жизни, определяемая генами, поэтому при изменении среды один и тот же генотип реализуется по-разному.

Помеси, обладая комбинативной изменчивостью, значительно сильнее, чем чистопородные животные, реагируют на изменения окружающей среды, поэтому одними из главных факторов, определяющих результаты скрещивания, являются не только генетические особенности исходных пород, но и условия кормления и содержания.

Эффективность скрещивания находится в прямой зависимости от уровня и полноценности кормления как родителей, так и получаемого от них потомства на протяжении всей жизни. Например, неблагоприятные погодные условия угнетают молочную продуктивность. Была установлена зависимость жирномолочности и времени пережевывания корма (3,2 % – пережевываемость корма 21 мин, 3,5–3,9 % – 31 и 47 мин).

Влияния условий среды на продуктивность и качественный состав молока особенно необходимо учитывать при проверке быков по качеству потомства в условиях межпородного скрещивания. В большинстве исследований при оценке быков в различных условиях среды ранговая корреляция бывает достаточно высокой. Однако в практике скотоводства можно привести примеры несовпадения результатов оценки быков в различных условиях среды, когда бык является улучшателем в одном стаде, а в другом оказывается нейтральным или ухудшателем. Наиболее часто с подобным явлением сталкиваются тогда, когда оценку быков проводят на недостаточном количестве дочерей при различных технологиях кормления и содержания, когда при сравнительной оценке продуктивности дочерей и сверстниц не учитывают поправки на негенетические факторы: сезон отела, про-

должительность сервис-периода, возраст коров при первом отеле и т. д. В отношении целесообразности применения межпородного скрещивания там, где еще не созданы надлежащие условия кормления, нет однозначного мнения. Одни исследователи считают, что в таких условиях межпородное скрещивание проводить не нужно, другие, в частности Л.К. Эрнст, предлагают, что не ожидая изменения условий, за счет комбинации пород можно создавать новые генотипы с высоким генетическим потенциалом, который будет реализовываться по мере улучшения кормовых факторов. Многолетняя история животноводства показывает, что генетическое совершенствование животных проходило и будет идти намного быстрее, чем улучшение условий среды. Таким образом, на результативность скрещивания оказывают влияние разные факторы, как генетические, так и паратипические. Даже при сочетании высокоценных генотипов и получении высокоценного с генетической точки зрения потомства для реализации генетического потенциала необходимы соответствующие условия кормления и содержания.

Контрольные вопросы

1. Какими факторами определяется генетический прогресс стада?
2. Дайте определение термину «селекционный дифференциал».
3. Какими категориями животных, по-мнению Д. Рендела и А. Робертсона, обусловлен генетический прогресс. Укажите вклад в генетический прогресс отцов производителей, матерей быков, отцов коров и матерей быков.
4. Приведите формулу Х. Шервальда и Х. Лангхольца об общем суммарном действии источников генетического прогресса.
5. Назовите факторы, оказывающие влияние на результативность скрещивания.
6. Какой вид скрещивания надо применить, чтобы определить материнский эффект?
7. Какие породы и почему выбирают в качестве материнской при скрещивании?
8. Объясните, почему помесные животные сильнее реагируют, чем чистопородные на изменения условий среды.
9. Приведите примеры зависимости эффективности скрещивания от паратипических факторов.

Глава 4. ГЕТЕРОЗИС И ИНБРИДИНГ В СЕЛЕКЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Цель. Рассмотреть теории гетерозиса, возможность поддержания гетерозиса в ряде поколений; влияние инбридинга на жизнеспособность и продуктивность сельскохозяйственных животных.

Вопросы

- Теории гетерозиса.
- Селекция животных на гетерозис.
- Инбридинг и инбредная депрессия.

4.1. Теории гетерозиса

На основе достижений экспериментальной генетики для объяснения причин гетерозиса было предложено несколько теорий. Рассмотрим некоторые из них.

Согласно **теории доминирования** (Г. Давенпорт, Д. Джонс), гетерозис обусловлен накоплением и суммированием полезных доминантных неаллельных генов. Под влиянием отбора благоприятные гены становятся доминантными и полудоминантными, а неблагоприятные – рецессивными. Эта теория связывает гетерозис с тремя эффектами доминантных генов:

- 1) подавляющим действием на вредные рецессивные аллели;
- 2) аддитивным эффектом генов;
- 3) эпистазом.

Исчезновение гетерозиса в последующих генерациях считается неизбежным, так как при образовании половых клеток у гибридных родителей хромосомы с этими генами оказываются в разных дочерних клетках.

Гипотеза сверхдоминирования (Г. Шелл, Э. Ист) предполагает, что внутриаллельные комплементарные взаимодействия генов приводят к повышенному развитию признака, то есть происходит дополнение одного аллеля другим ($A+B > AA$, или $A+a > AA$). Главное возражение против этой гипотезы заключается в том, что она не дает детального объяснения причин инбредной депрессии.

Гипотеза генетического баланса (Ф.Г. Добржанский) объясняет эффект гетерозиса сложным взаимодействием неаллельных генов и

изменением баланса генов при повышении гетерозиготности организмов. В последние годы большую популярность завоевывает **биохимическая теория гетерозиса**, предложенная английским генетиком И.Б. Холденом. Согласно этой теории, скрещивание отличающихся друг от друга форм приводит к увеличению гетерозиготности по мутациям, прекращающим синтез белка, и мутациям, несколько изменяющим этот синтез. В результате в гибридном организме происходит обогащение биохимических процессов в клетках и тканях, следствием чего является повышение жизнеспособности гибридов.

По-мнению И.М. Лернера и Х.П. Дональда, гетерозис может быть следствием того, что хромосомные комплексы, полученные от каждого из родителей, происходят от популяций различного происхождения. Не имеет значения, вызван ли гетерозис сверхдоминированием по одному локусу, комбинированным доминированием по многим локусам либо другими причинами. Спорным могут быть лишь некоторые детали этого объяснения, но общий принцип заключается в том, что для достижения гетерозиса необходимо сочетание гамет различного происхождения.

Таким образом, гетерозисные эффекты обусловлены неаддитивными аллельными и неаллельными взаимодействиями генов, обеспечивающими неполное доминирование, доминирование, сверхдоминирование, эпистаз, сцепление полигенных систем.

Эффект гетерозиса проявляется в том случае, если у помесей значение признаков больше среднего значения соответствующих признаков у родителей. Его можно выразить формулой

$$F_1 > P_1 + P_2 / 2,$$

где F_1 – средняя величина признака у помесей первого поколения;

P_1 и P_2 – средняя величина признака у первой и второй родительских пород.

Гетерозис полностью отсутствует, если скрещиваемые животные популяции не отличаются по генным частотам. Максимальный эффект гетерозиса проявляется в том случае, когда в первой родительской популяции частота гена $p=1$, а $q=0$, а во второй популяции $q=1$, а $p=0$.

В животноводстве имеется ряд примеров, когда гетерозис обусловлен гетерозиготностью всего лишь по одной паре аллелей. На-

пример, у гомозиготных животных герефордской породы наличие рецессивного гена d вызывает карликовость. Эти животные характеризуются большим раздутым животом, короткими ногами, пониженной жизнеспособностью и скоростью роста. У гетерозигот Dd скорость роста значительно выше средней скорости нормальных и карликовых животных.

Большой вклад в теорию гибридизации внес Д. Диккерсон. Он разграничил **общий гетерозис** (ht) на **индивидуальный** (hl), **материнский** (hm) и **отцовский** (hp). Материнский и отцовский гетерозисы связаны с использованием помесных матерей и отцов в системах скрещиваний. Одновременно впервые показана роль рекомбинантных потерь (r) у гибридов, полученных от различных систем скрещивания. При этом он исходил из того, что под действием длительного внутривидового разведения у чистопородных животных стабилизируется благоприятная комбинация генов, базирующихся на эпистатической доминантности.

Рекомбинантный эффект связан с образованием новых комбинаций в гаметах гибридных родителей в результате расщепления аллельных пар в ходе мейоза и кроссинговера. Этот эффект противоположен гетерозисному. Он нарушает линейную зависимость между гетерозисом и степенью гетерозисности.

Формы проявления гетерозиса могут быть различными. В практике животноводства очень редки случаи, когда гибриды превосходили своих родителей в отношении всех хозяйственно полезных признаков. Чаще всего они превосходят по отдельным признакам или группе признаков, а по остальным могут занимать промежуточное положение.

Х.Ф. Кушнер выделил пять основных форм проявления гетерозиса по полезным признакам:

1) гибриды и помеси F_1 превосходят своих родителей по живой массе и жизнеспособности;

2) F_1 по живой массе занимают промежуточное положение, но заметно превосходят родителей по плодовитости и жизнеспособности;

3) превосходство F_1 по конституциональной крепости, долголетию физической работоспособности при полной или частичной утере плодовитости;

4) каждый отдельно взятый признак ведет себя по промежуточ-

ному типу наследования, а в отношении конечной продукции наблюдается типичный гетерозис;

5) гибриды не превосходят по продуктивности лучшую родительскую форму, но имеют более высокий уровень, нежели средне-арифметический показатель обоих родителей.

Наиболее полно изучены и широко используются гетерозисные эффекты в мясном скотоводстве при скрещивании специализированных мясных пород между собой, а также с молочными и молочно-мясными породами. В молочном скотоводстве опытов по скрещиванию проведено много. Эффект гетерозиса колеблется от 2,9 до 8,2 % (по молочной продуктивности), по репродуктивным качествам в среднем 3,2 %, например, эффект гетерозиса установлен при скрещивании животных: тагильская х остфризская – F_1 – 22 %, тагильская х симментальская 12,5, белоголовая украинская х симментальская – 16,3, черно-пестрая х голландские – 5,8 %. В этих опытах помеси превосходили исходные родительские формы как по удою, так и по выходу молочного жира.

Анализируя результаты скрещивания молочных пород, П.Н. Прохоренко и Ж.Г. Логинов пришли к выводу, что гетерозис по удою проявляется при скрещивании хорошо отселекционированных пород, имеющих сравнительно одинаковые направления продуктивности. Однако продуктивность молочного скота неразрывно связана с плодовитостью, жизнеспособностью, долголетием, а наследуемость их очень низкая. По перечисленным признакам при скрещивании животных молочных пород значительную роль играют неаддитивные факторы, в результате чего и проявляется гетерозис.

Таким образом, нельзя сказать, что какая-то из приведенных теорий гетерозиса является абсолютно неприемлемой или, наоборот, единственно правильной. Работа в этом направлении имеет дальнейшие перспективы.

4.2. Селекция животных на гетерозис

Селекция на получение эффекта гетерозиса непосредственно связана с теорией и практикой племенного отбора и подбора. Для этих целей можно применять реципроктное скрещивание, сущность которого заключается в следующем: самок и самцов одной породы спаривают с животными другой породы, и в обеих породах отбирают

тех маток и производителей, потомство которых имело наиболее выраженный гетерозис. В дальнейшем от отобранных самок получают чистопородное потомство, которое скрещивают с животными других пород, и вновь отбирают на племя животных с наиболее ярко выраженным гетерозисом. От них снова получают чистопородное потомство. Реципроктное скрещивание пород ведут до тех пор, пока не будет достигнут максимальный эффект гетерозиса. Различают типы гетерозиса.

Истинный гетерозис, при котором интересующий нас признак у помесного потомка превышает наиболее сильно выраженный признак у одного из родителей:

$$И = \frac{Пп-г}{Пл} \times 100 - 100,$$

где Пп-г – признак помеси или гибрида;

Пл – признак лучшей породы или линии.

Гипотетический гетерозис, когда при межпородном скрещивании гетерозисный эффект, как правило, проявляется превосходством у помесей среднего значения продуктивности родителей:

$$Г = \frac{Пп-г}{0,5(Пм+По)} \times 100 - 100,$$

где Пп-г – признак помеси или гибрида;

Пм – признак материнской породы;

По – признак отцовской породы или линии.

Относительный гетерозис, при котором продуктивность F_1 превышает показатели только худшей родительской формы:

$$О = \frac{Пп-г}{Пм} \times 100 - 100,$$

где Пп-г – признак помеси или гибрида;

Пм – признак материнской породы.

Н.П. Дубинин предложил эффект гетерозиса рассчитывать по формуле

$$ЭГ = \frac{Б-А}{(Б_1-А_1)+(Б_2-А_2):2} \times 100,$$

где ЭГ – эффект гетерозиса;

Б – масса, или другой показатель на конец периода (кг, см);

А – масса, или другой показатель на начало периода;

Б₁ и Б₂ – масса, или другой показатель чистопородных сверстников разных пород на конец периода;

А₁ и А₂ – масса, или другой показатель чистопородных сверстников разных пород на начало периода.

Положительный эффект гетерозиса считается в том случае, если помеси превосходят чистопородных сверстников не менее чем на 10–15 %. Если нет возможности сравнивать помесных животных с общими родительскими породами, то положительные результаты, получаемые при скрещивании, называются *эффектом скрещивания*.

На эффективность и формы гетерозиса сельскохозяйственных животных оказывает влияние среда, в которой находятся как родительские формы, так и их потомство.

Таким образом, селекция на гетерозис является основной задачей селекционеров, занимающихся селекцией и разведении сельскохозяйственных животных.

4.3. Инбридинг и инбредная депрессия

Все системы племенного разведения животных основаны на инбридинге. Родственные спаривания необходимы для того, чтобы генетически закрепить желательные признаки, то есть добиться гомозиготности по генам, которые их определяют.

Ряд ученых отмечают, что приспособленность гомозигот ниже приспособленности гетерозигот, а так как гомозиготность линейно связана с инбридингом, то инбредные животные являются менее приспособленными по сравнению с аутбредными.

Инбридинг имеет большое значение прежде всего для получения высококлассных препопотентных производителей-улучшателей. Н.З. Басовский [2] и Е.К. Меркурьева указывали, что по результатам оценки быков по качеству потомства наибольшее количество улучшателей получено на основе именно родственного спаривания.

Наиболее ценными были те производители, в родословных которых отмечался многократный умеренный инбридинг на ограниченное количество выдающихся предков. Однако использование инбридинга в племенной работе должно строго контролироваться, чтобы не возникла инбредная депрессия.

Обычно случаи применения инбридинга устанавливают по родословным животных. Если в родословной со стороны матери и отца в пределах первых пяти рядов предков встречается одно и то же животное (или несколько животных), то считают, что данное животное (пробанд) получено путем применения инбридинга. Если в материнской и отцовской частях родословной пробанда в пяти рядах нет общих предков или они встречаются с учетом шестого и более далеких рядов, то пробанд является аутбредным.

Инбридинг на одного предка называют *простым*, а на двух и более – *сложным* или *комплексным*.

Исходя из этого, различают следующие степени инбридинга:

- кровосмешение (I-II, II-I, I-III, III-I, II-II);
- близкое родственное спаривание (II-II, III-II, III-III, II-IV, IV-II, I-IV, IV-I);
- умеренное родственное спаривание (III-IV, IV-III, IV-IV, I-V, V-I).

Более далекие степени родственных спариваний относятся к отдаленному инбридингу, который, как правило, не учитывается. Самым тесным случаем кровосмешения является спаривание однопометных животных. Спаривание матери с сыном считается более тесным, чем отца с дочерью.

С развитием генетики появляется множество экспериментальных работ, посвященных изучению инбридинга, предпринимаются попытки дать научное объяснение инбредной депрессии и гетерозису. Так как инбридинг является приемом, связанным с определенным риском, то к его применению надо относиться осторожно и прибегать только в том случае, если требуется решить конкретные селекционные задачи.

Так как в генетическом отношении инбридинг ведет к возрастанию гомозиготности, то инбредные животные более препотентны по сравнению с аутбредными, то есть более стойко передают свои качества потомкам. Обычно при инбридинге стремятся получить животных, более сходных с теми выдающимися предками, на которых применяется инбридинг. Но выдающиеся предки могут быть и часто бывают гетерозиготными по целому ряду генов, что и является одной из причин их ценных качеств. При применении более тесных степеней инбридинга у потомков гены переходят в гомозиготное состояние, поэтому расщепление генотипа ценного предка на отдельные гомози-

готные комбинации доминантных и рецессивных генов ведет к появлению генетически более однородных, но различающихся между собой животных. Важно держать под контролем, с одной стороны, процесс нарастания гомозиготности и, с другой стороны, генетическое сходство между выдающимся предком и его потомками, определяющееся долей общих для потомка и предков генов, независимо от того, в каком состоянии они находятся, – гомозиготном или гетерозиготном.

При тесных степенях инбридинга гомозиготность и генетическое сходство сильно возрастает, по мере уменьшения степеней инбридинга возрастание гомозиготности замедляется в большей степени, чем возрастание генетического сходства между пробандом и его выдающимся предком. В силу этих причин кровосмешение и близкородственное спаривание не ведут к закреплению признаков, как это многие считают, а повышают изменчивость от получения в отдельных случаях выдающихся животных до появления различных животных, имеющих значительные отклонения в развитии (уродств, дефектов и т. д.). При тесных родственных спариваниях повышенная изменчивость связана с обеднением наследственности (является следствием гомозиготации уже имеющегося генного материала), а при скрещивании с ее обогащением (гетерозиготностью и увеличением числа генных комбинаций). В результате приспособленность инбредных животных к условиям среды снижается, а у помесей возрастает.

Тесные степени инбридинга применяют для получения животных с новыми качествами. Такая необходимость возникает на начальных этапах выведения новых пород, а также иногда в случаях разведения по линиям, когда стремятся получить что-то новое при чистопородном разведении, не прибегая к использованию животных других пород. В отдельных случаях для получения уникальных по своей ценности животных, которым невозможно найти достойных партнеров, для сохранения имеющихся качеств вынужденно прибегают к спариванию их с близкими родственниками, чтобы, как выражался Е.А. Богданов, основа их ценной наследственности не разбилась на куски. Тесный инбридинг на выдающегося предка, и особенно комплексный инбридинг на двух или нескольких высокоценных животных, предварительно уже испытанных в инбредных спариваниях, часто дает желательные результаты.

Умеренный инбридинг способствует консолидации наследственности, закреплению признаков выдающихся особей, прежде всего, из-за превалирования процесса возрастания генетического сходства и ослабления инбредной депрессии. Более высокое возрастание генетического сходства (если величина возрастания гомозиготности та же) наблюдается при асимметричных степенях родственных спариваний по сравнению с симметричными, например, I-III, I-IV, II-IV, или I-V, II-V против соответственно II-II, II-III, или III-II, III-III, III-IV, или IV-III, а также при использовании в подборе лишь одного инбредного партнера (0-II, III, 0-III, IV и т. д.). Это необходимо учитывать при планировании проведения инбридинга.

Существенному возрастанию генетического сходства пробанда с выдающимся предком способствуют и многочисленные отдаленные инбридинги на него, когда этот выдающийся предок встречается многократно в четвертом и более далеких рядах предков.

Умеренные степени инбридинга служат хорошим средством закрепления наследственности выдающихся животных, особенно при разведении по линиям. Во всех случаях инбридинг должен применяться на конституционально крепких животных и сопровождаться жестким отбором, браковкой всего ослабленного потомства. Особей, предназначенных для спаривания, желательно выращивать и содержать в различающихся, но благоприятных условиях.

Иногда применяют *интербридинг*, сущность которого заключается в том, что потомков выдающихся животных в ряде поколений используют в разных хозяйствах, часто находящихся в различных климатических условиях, а затем возвращают в первоначальное хозяйство, где их используют в родственных спариваниях. Лучшие результаты получаются в тех случаях, когда для получения инбредного потомства прибегают, по возможности, к разнородному подбору животных по второстепенным признакам.

Инбредные животные более чувствительны к различным условиям внешней среды, более требовательны к ним, поэтому для сохранения их жизнеспособности необходимо часто создавать особые, как писал Д. А. Кисловский, деликатные, благоприятные в деталях условия. Д. Лесли, например, считает, что наряду с изучением физиологических причин последствий инбридинга необходимо специально исследовать и потребность инбредных животных в питательных веществах.

Иногда, как мы уже и говорили, в результате инбридинга возникает инбредная депрессия, которая, например, у крупного рогатого скота проявляется в ослаблении конституции, снижении продуктивности, половой функции, жизнеспособности, приспособляемости, скороспелости, долголетию, устойчивости к заболеваниям, проявлением уродств.

Исследования, проведенные многими учеными на разных видах животных, свидетельствуют, что большинство признаков, на которые сильнее всего сказывается инбридинг – депрессия, отличается низкой наследуемостью. Разные популяции в пределах одной и той же породы неодинаково реагируют на инбридинг. Степень инбредной депрессии разная и это объясняется различной исходной гетерозиготностью популяций, обуславливающей более высокую жизнеспособность, породность и крепость конституции.

Больше всего от вредных последствий инбридинга страдают свиньи, лошади и птицы. Генетики установили наличие в организме летальных генов и их обычное рецессивное состояние. В связи с резким возрастанием при инбридинге гомозиготности увеличивается вероятность перехода таких генов в гомозиготное состояние, что приводит к появлению этих аномалий.

У крупного рогатого скота при инбридинге имеет место более 90 гомозиготных леталей, уродств и аномалий. У свиней зарегистрированы 60 аномалий, у овец – 90, лошадей – более 15, у кур – более 50. При инбридинге часто происходит утеря аллелей, кроме важных для жизнеспособности животных и их породных качеств.

Опасен стихийный инбридинг, когда используется ограниченное число быков-производителей. О.А. Иванова и В.Ф. Красота установили, что бессистемный инбридинг на бестужевского быка Наполеона 1 и его сыновей привел к значительному возрастанию процента мертворождений и уродливых телят, увеличению заболеваемости молодняка. Рецессивные летальные гены могут быстро распространяться в стаде и породе при интенсивном использовании инбредных производителей.

Инбридинг оказывает влияние на популяционно-генетические параметры селекционных признаков (наследуемость, повторяемость, сопряженность и др.). Кроме того, он оказывает существенное влияние на такие важные качества молочного скота, как переваримость и использование питательных веществ корма, оплату корма продукци-

ей, характер обмена веществ, интенсивность роста, развитие молодняка, а также некоторые морфофизиологические и биохимические показатели. Поэтому селекционерами разработаны специальные меры борьбы с инбредной депрессией, которые включают прекращение тесного инбридинга в стаде и переход к неродственному спариванию и гетерогенному подбору; ужесточение отбора животных по крепости и конституции.

Таким образом, при селекции необходимо осторожно применять инбридинг, чтобы не допустить инбредной депрессии.

Контрольные вопросы

1. Какова суть теории доминирования?
2. Какова суть теории сверхдоминирования?
3. Какова суть теории генетического баланса?
4. В чем заключается биохимическая теория гетерозиса.
5. Какие формы гетерозиса были предложены Х.Ф. Кушнером и в чем состоит их суть?
6. С какой целью в селекции животных применяют реципрокное скрещивание?
7. Характеристика типов гетерозиса.
8. Объясните, чем истинный гетерозис отличается от гипотетического и относительного?
9. Приведите формулу для расчета гетерозиса, предложенную Н.П. Дубининым.
10. Дайте определение термину «эффект скрещивания».
11. Дайте определение терминам «инбридинг» и «инбредная депрессия».
12. С какой целью в селекции применяют инбридинг?
13. В чем заключается интербридинг?
14. В чем состоит опасность бесконтрольного инбридинга? Приведите примеры.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 6

Построение вариационного ряда

Цель. Научиться вычислять $\bar{X}$ при большом числе наблюдений выборочной совокупности и оформлять ее в виде вариационного ряда.

Порядок расчетов

1. Подсчитать количество вариантов (X) в выборке.
2. Найти максимальное и минимальное проявление признака, то есть найти размах изменчивости ($\lim_{\max} \lim_{\min}$).
3. Определить величину классового промежутка (K) и число классов (l):

$$K = (\lim_{\max} - \lim_{\min}) / l.$$

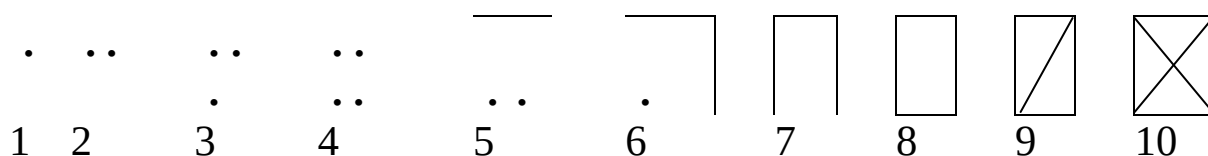
Классовый промежуток для упрощения работы можно округлить до удобной величины. Рекомендуемое число классов при разном объеме выборки:

Число особей в группе (n)	Число классов (l)
30-60	5-6
61-100	7-10
101-200	9-12
201 и более	12-17 и выше

Соотношение между n и l может быть изменено, и оно не является обязательным.

4. Определить границы классов. Минимальная величина признака в выборке ($\lim_{\min}$) будет являться нижней границей первого класса, ее можно округлить в сторону уменьшения до удобной величины. Прибавив к $\lim_{\min}$ классовый промежуток, уменьшенный на 0,1, или 1, получим верхнюю границу первого класса. Затем к нижней границе первого класса прибавляем классовый промежуток, получим границу второго класса. Прибавив к нижней границе второго класса классовый промежуток, уменьшенный на 0,1 или 1, получим верхнюю границу второго класса и т. д.

5. Произвести разnosку вариантов по классам и определить частоты по каждому классу – f . Разnosку вариантов по классам производят по порядку их записи, ставя в классы в начале точки, а когда соберется четыре, соединить их черточками в виде конверта.



Полученные отметки переводятся в числа, составляющие в таблице значение частот – f . Строка классов и строка частот образуют вариационный ряд, который подвергается обработке. Чтобы проверить, не пропущены ли при разносте отдельные варианты, надо суммировать все показатели графы «частоты». Их сумма должна быть равна общему числу вариантов в выборке – $\sum f = n$.

Пример. Определить среднюю арифметическую суточных удоев коров черно-пестрой породы по следующим данным ($n=100$) (табл.).

Находим, что $\lim_{\min} = 11$ кг и $\lim_{\max} = 31$ кг. Отсюда размах изменчивости суточного удоя составит: $31 - 11 = 20$ кг. Эту разницу делят на число намеченных классов вариационного ряда $K = 20/10 = 2$ кг. Составляем вариационный ряд.

Суточные удои коров черно-пестрой породы, кг

31,0	17,0	20,9	19,4	21,6	20,3	17,0	21,2	21,7	17,0
25,9	19,0	11,0	16,0	18,0	22,9	22,5	12,5	21,4	19,4
14,5	17,5	15,0	19,0	25,2	24,5	18,5	22,1	22,0	20,5
19,4	16,0	18,5	16,5	23,9	19,0	21,5	20,5	22,0	19,3
15,5	15,0	15,0	20,7	16,5	13,5	21,0	13,5	23,1	17,5
23,1	26,4	16,5	16,9	12,0	21,4	24,7	23,5	21,7	20,1
13,0	13,5	19,2	26,5	18,0	24,0	19,5	23,5	28,0	19,7
25,0	17,3	21,5	14,5	17,6	22,5	24,3	24,7	21,0	19,4
23,7	20,8	27,0	21,0	23,0	24,5	23,0	22,0	20,7	19,8
20,5	19,6	20,4	20,0	21,0	19,5	18,4	19,0	19,6	18,0

Первым классом вариационного ряда будет класс, в который должны входить члены совокупности, имеющие минимальное значение признака (в примере 11 кг). Последним будет класс, включающий максимальное значение признака (в примере 31 кг). Нижней границей 1-го класса будет число 11, к нему прибавляем классовый промежуток 2, уменьшенный на 0,1, получим 12,9 – это будет верхняя граница 1-го класса, затем к нижней границе 1-го класса прибавляем классовый промежуток 2, получим 13 – это нижняя граница 2-го класса, прибавляем к ней классовый промежуток 2, уменьшенный на 0,1, по-

лучим 14,9 – это верхняя граница 2-го класса, аналогично составляем остальные классы.

По этим классам делают разность всех членов совокупности. Полученные отметки переводят в числа – графа 4 «частота». Подсчитывают сумму частот, она должна быть равна числу выборки, то есть 100.

Для обработки вариационного ряда методом произведений вычисляем класс, включающий условную среднюю (A). В данном примере таким классом удобно взять класс с величиной признака 19–20,9 при $f = 24$. Условная средняя в этом случае будет равна 20 $(19+20,9/2)$. Выделив класс условной средней (A), принимаем его за нулевой, выделив его жирной чертой.

Классы, идущие от него в сторону уменьшения признака, перечисляем по порядку, ставя знак «–», то есть –1, –2, –3 и т. д. В сторону увеличения признака перечисляем классы со знаком «+», то есть +1, +2, +3 и т. д.

Затем заполняем столбец fa . Для этого в каждом классе умножаем соответствующую величину f на условное отклонение a . Произведение fa записываем согласно правилу знаков. Поэтому значение fa получают вверх от нулевого класса с минусом, а вниз от нулевого класса со знаком плюс. Суммируя произведения fa , получаем алгебраическую сумму: $\sum fa = -65 + 78 = +13$.

Вычисление средней арифметической суточных удоев коров черно-пестрой породы, кг

Класс по суточному удою	Класс (средина)	Разность*	Частота (f)	Отклонение (a)	Произведение отклонения на частоту fa
11-12,9	12		3	–4	–12
13-14,9	14		6	–3	–18
15-16,9	16		10	–2	–20
17-18,9	18		15	–1	–15
19-20,9	A=20		24	0	0
21-22,9	22		19	+1	19
23-24,9	24		14	+2	28
25-26,9	26		6	+3	18
27-28,9	28		2	+4	8
29-31,0	30		1	+5	5
	-	-	n=100	-	$\sum fa=+13$

*Произвести разность согласно правилу на с. 84 пункта 5.

Проведенная обработка дает все необходимые величины для формулы средней арифметической $A = 20$, $K = 2$; $\sum fa = +13$; $n = 100$. Находим среднюю арифметическую:

$$\bar{X} = A + K \times \left(\frac{\sum fa}{n} \right) = 20 + 2 \times \left(\frac{13}{100} \right) = 20,26_{кг}.$$

Таким образом, средняя арифметическая суточного удоя равна 20,26 кг молока.

Задачи

1. Определите среднюю арифметическую удоев за лактацию коров симментальской породы по следующим данным ($n = 60$):

4546	4536	4645	3456	3465	3456
4536	4984	4572	3546	3526	4312
4546	4003	3048	3524	4532	4721
4536	4748	5954	3984	3984	4845
4748	4944	3874	3736	3894	3625
4746	4093	4847	2908	4981	3721
4984	5932	4937	4093	3893	3821
4594	4849	3383	4273	3782	3675
4000	4947	3938	4283	3651	5098
4364	3645	3456	4120	3567	4210

2. Определите среднюю арифметическую живой массы коров симментальской породы по следующим данным ($n=50$):

456	467	525	490	500	534	523	495	499	523
467	536	511	423	456	462	473	484	491	452
435	512	492	490	567	510	413	456	489	435
398	475	485	512	500	490	535	498	546	534
543	498	491	474	390	423	457	478	489	533

3. Определите среднюю арифметическую живой массы коров красно-пестрой породы по следующим данным ($n=50$):

450	567	520	499	522	534	523	495	507	509
460	576	531	493	466	462	473	484	520	492
445	582	498	490	497	500	413	456	487	485
390	575	487	500	502	490	535	498	556	514
600	598	498	470	490	463	457	478	489	509

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 7

Коэффициент корреляции

Цель. Научиться устанавливать взаимосвязь между признаками.

Термин «корреляция» был введен в науку английским естествоиспытателем Френсисом Гальтоном в 1886 году. Однако точную формулу для подсчета коэффициента корреляции разработал его ученик Карл Пирсон. Связь между признаками принято выражать в виде коэффициента корреляции (r). Коэффициент корреляции измеряет степень и направление прямолинейных связей от 0 до ± 1 . Чем ближе величина r к единице, тем выше связь между признаками. Если r близка к нулю, то это указывает на отсутствие связей.

Степень, сила или теснота корреляционной связи определяется по величине коэффициента корреляции. Общая классификация корреляционных связей:

- сильная, или тесная, при коэффициенте корреляции $r > 0,70$;
- средняя при $0,50 < r < 0,69$;
- умеренная при $0,30 < r < 0,49$;
- слабая при $0,20 < r < 0,29$;
- очень слабая при $r < 0,19$.

Коэффициент корреляции может быть величиной положительной и отрицательной. Знак плюс означает, что связь между признаками прямая, то есть увеличение одного признака сопровождается увеличением другого, сопряженного с ним признака. Если коэффициент корреляции имеет знак минус, то связь между признаками обратная, то есть увеличение одного признака сопровождается уменьшением другого. Некоторые коэффициенты корреляции между признаками у сельскохозяйственных животных приведены в приложении.

Определение коэффициента корреляции методом произведений в больших выборках

При большой выборке коэффициент корреляции определяют методом произведений по формуле

$$r = \frac{\frac{\sum f a_x \times a_y}{n} - \frac{\sum f_x a_x}{n} \times \frac{\sum f_y a_y}{n}}{\sigma_x \times \sigma_y}.$$

Для вычисления коэффициента корреляции в больших выборках строится корреляционная решетка. Чтобы определить связь между признаками, каждая варианта должна иметь два показателя. Пример: вычислить коэффициент корреляции между живой массой коров (у) и телят при рождении (х), кг по следующим данным:

**Показатели живой массы коров (у)
и телят (х) при рождении**

у	х	у	х	у	х	у	х
520	28	553	31	525	38	605	37
610	34	550	41	530	34	510	23
580	37	510	34	570	39	545	35
540	24	500	26	510	29	580	33
480	25	505	23	562	28	559	38
560	33	640	37	564	38	645	42
695	38	490	30	600	37	-	-
615	40	575	32	516	27	-	-

Порядок вычисления

1. Условно обозначить признаки:

у – живая масса коров, кг;

х – живая масса телят, кг.

2. Подсчитать количество вариантов по каждому признаку:

$n_y = 30$ голов,

$n_x = 30$ голов.

3. По каждому признаку определить лимиты:

$y_{\max} = 695$ кг

$x_{\max} = 42$ кг

$y_{\min} = 480$ кг

$x_{\min} = 23$ кг.

4. Найти величину классового промежутка по каждому признаку:

$$K = \max - \min / l;$$

$$K_y = \frac{695 - 480}{5} = 43 ;$$

$$K_x = \frac{42 - 23}{5} = 3,8 \approx 4 .$$

5. Определить границы классов по каждому из признаков и вписать в решетку (табл.).

6. Разнести попарно варианты x и y в квадратики на пересечении соответствующих классов.

7. Суммировать значение частот по признакам x и y .

8. По каждому из признаков найти условные классы и выделить их жирными линиями.

9. Определить отклонения классов от условных классов (a_x и a_y).

10. По каждому из признаков подсчитать произведения fa и определить их суммы.

11. По каждому из признаков подсчитать произведение fa^2 и определить их суммы $\sum f_x a_x^2 = 77$ и $\sum f_y a_y^2 = 39$.

12. Подсчитать сумму произведений $\sum f a_x a_y$. Это выражение получают путем умножения частот f в каждой клетке корреляционной решетки на оба условных отклонения a_x и a_y , соответствующих каждому классу по признакам x и y . Это делается только для тех классов, которые не входят в графу средних (нулевых). Участки решетки образуют четыре квадрата: I – левый верхний; II – правый верхний; III – левый нижний; IV – правый нижний. Сумма частот, умноженных на условное отклонение по обоим признакам в четырех квадратах равна: $\sum f a_x a_y = 20 + (-4) + 5 = 21$.

Корреляционная решетка

$y \ x$	23-26	27-30	31-34	35-8	39-43	f_y	a_y	$f_y a_y$	$f_y a_y^2$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
480-522	5	2	1			8	-1	-8	8
523-565	1	1	3	5	1	11	0	0	0
566-608			2	3	1	6	+1	6	6
609-651			1	1	2	4	+2	8	16
652-695				1		1	+3	3	9

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
f_x	6	3	7	10	4	$n=30$		$\sum f_y a_y = +9$	$\sum f_y a_y^2 = 39$
a_x	-3	-2	-1	0	+1				
$f_x a_x$	-18	-6	-7	0	+4	$\sum f_x a_x = -27$			
$f_x a_x^2$	54	12	7	0	4	$\sum f_x a_x^2 = 77$			

I квадрат $f a_x a_y$	II квадрат $f a_x a_y$	III квадрат $f a_x a_y$	IV квадрат $f a_x a_y$
$5x(-1)x(-3) = +15$ $2x(-1)x(-2) = +4$ $1x(-1)x(-1) = +1$	—	$2x(-1) x (+1) = -2$ $1x(-1) x (+2) = -2$	$1x(+1) x (+1) = 1$ $2x(+2) x (+1) = 4$
$\sum f a_x a_y = 20$	$\sum f a_x a_y = 0$	$\sum f a_x a_y = -4$	$\sum f a_x a_y = +5$

13. Вычислить сигмы (σ_x и σ_y), которые выражаются в относительных цифрах, то есть без умножения на величину классового промежутка.

$$\sigma_{\delta} = \pm \sqrt{\frac{\sum f_x a_x^2}{n} - \left(\frac{\sum f_x a_x}{n}\right)^2} = \pm \sqrt{\frac{77}{30} - \left(\frac{-27}{30}\right)^2} = \pm \sqrt{2,57 - 0,81} = \pm \sqrt{1,76} = \pm 1,33$$

$$\sigma_y = \pm \sqrt{\frac{\sum f_y a_y^2}{n} - \left(\frac{\sum f_y a_y}{n}\right)^2} = \pm \sqrt{\frac{39}{30} - \left(\frac{9}{30}\right)^2} = \pm \sqrt{1,3 - 0,09} = \pm \sqrt{1,21} = \pm 1,1.$$

14. Вычислить коэффициент корреляции по формуле

$$r = \frac{\frac{\sum f a_x \times a_y}{n} - \frac{\sum f_x a_x}{n} \times \frac{\sum f_y a_y}{n}}{\sigma_x \times \sigma_y} = \frac{\frac{21}{30} - \left(\frac{-27}{30}\right) \times \frac{9}{30}}{1,33 \times 1,1} = \frac{0,7 - (-0,9) \times 0,3}{1,463} = \frac{0,7 - (-0,27)}{1,463} = +0,66$$

Ошибка коэффициента корреляции:

$$m_r = \pm \frac{1-r^2}{\sqrt{n}} = \pm \frac{1-0,66^2}{\sqrt{30}} = \frac{1-0,5644}{\sqrt{30}} = 0,104.$$

Критерий достоверности корреляции вычисляется по формуле

$$t_d = \frac{r}{m_r} = \frac{0,66}{0,104} = 6,35.$$

Полученная величина указывает на высокую связь между живой массой коров и массой телят при рождении.

Задачи

1. Определите, какая связь по корреляции имеется между суточным удоем у коров и процентным содержанием молочного жира по данным таблицы:

Суточный удой, кг (х) и молочный жир, % (у)									
х	у	х	у	х	у	х	у	х	у
11,2	3,45	10,0	3,44	12,2	4,00	12,0	3,66	10,3	4,00
10,0	3,87	14,5	3,89	10,1	3,89	12,1	3,90	10,0	4,00
9,9	3,90	13,2	4,00	9,7	3,90	10,0	4,00	12,7	4,20
11,5	4,00	11,7	3,89	13,6	3,78	9,9	4,11	8,9	3,99
10,5	4,12	14,2	4,11	15,0	3,44	14,0	3,78	12,3	3,76
12,0	3,78	10,8	4,00	10,4	3,90	9,0	3,98	11,4	3,90

2. Вычислите коэффициент фенотипической корреляции r между живой массой (х) и годовой яйценоскостью (у) у кур русской белой породы:

х	у	х	у	х	у	х	у	х	у
2,1	225	1,9	191	2,1	170	2,2	215	2,3	207
2,0	193	2,0	201	2,3	232	2,2	180	2,3	205
2,4	271	2,0	200	2,0	208	1,9	193	2,0	213
2,2	208	2,1	210	1,9	189	2,3	241	1,9	190
2,2	201	2,1	220	1,8	179	2,0	207	2,0	200
1,7	212	2,3	246	1,9	163	2,4	241	2,2	203
2,0	189	2,2	219	2,0	201	2,1	199	2,1	221
1,8	200	1,8	175	1,8	181	2,5	220	2,2	230
1,9	183	2,1	213	1,7	165	2,1	200	2,2	212

3. Определите наличие связи r между длиной шерсти (х) и активностью (у) щитовидной железы (мг/%) у овец по следующим показателям:

х	9	0,2	11,5	9,5	10	10,5	9,5	10	10,5	12	11,5	13
у	6	4,5	4,3	4,7	4,8	5,8	5,1	5,0	5,0	4,4	4,7	4,3
х	11	12	11,5	11,2	9,5	9,0	12	9,0	13	10	9,0	12
у	4,7	4,6	5,5	4,7	5,6	6,3	4,5	5,6	4,1	5,5	5,8	6,0
х	15,5	15	15,2	14	13	9	12,5	11,5	10	13	14,5	14,5
у	2,1	3,6	4,0	4,2	5,5	7,1	3,9	5,2	5,0	5,6	4,3	4,0

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 8

Коэффициент корреляции для альтернативных признаков r_a

Цель. Научиться рассчитывать коэффициент корреляции для альтернативных признаков.

Установление связей между альтернативными признаками имеет большое значение в генетических исследованиях. Известна, например, связь у овец породы прекос крипторхизма со степенью развития рогов; размера «галстука» у романовских овец с восприимчивостью к бронхопневмонии; серой масти каракульских овец с недоразвитием (аномалией) рубца; у кур – окраски оперения с полом цыплят и т. п.

Признаки, имеющие только два противоположных состояния (здоровый – больной, самец – самка и т. д.), называют *альтернативными*. Для расчетов коэффициента корреляции у каждой особи учитывают два альтернативных признака, по которым и строятся классы (табл.).

Задача: От 300 матерей, имеющих красную масть, родилось 260 красных и 40 палевых телят, от 200 палевых матерей – 50 красных и 150 палевых. Установить, имеется ли связь между мастью матерей и их потомками.

Масть матерей и их потомков

Масть потомков	Масть матерей		Σ
	Красные	Палевые	
Красные	$P_1=260$	$P_2=50$	$(P_1 + P_2)=310$
Палевые	$P_3=40$	$P_4=150$	$(P_3 + P_4)=190$
	$P_1+P_3=300$	$P_2+P_4=200$	$n = 500$

Примечание. P_1, P_2, P_3, P_4 – частоты, распределившиеся в четырех клетках альтернативных признаков корреляционной решетки.

Величина r_a может находиться в пределах от -1 до $+1$.

Величину связи рассчитываем по формуле

$$r_a = \frac{P_1 \times P_4 - P_2 \times P_3}{\sqrt{(P_1 + P_2)(P_1 + P_3)(P_2 + P_4)(P_3 + P_4)}} = \frac{260 \times 150 - 50 \times 40}{\sqrt{310 \times 300 \times 200 \times 190}} = 0,62.$$

$$\text{Ошибка } m = \frac{1-r_a^2}{\sqrt{n}} = \frac{1-0,62^2}{\sqrt{500}} = \frac{0,3844}{22,36} = 0,017.$$

$$\text{Критерий достоверности } t = \frac{r_a}{m} = \frac{0,62}{0,017} = 36,47.$$

Полученный коэффициент корреляции (0,62) достоверно показывает, что большая часть потомков имеет масть своих матерей.

Задачи

1. Из 220 цыплят после заражения пало 105, выжили 115, из 618 цыплят селекционного стада пало 58, выжили 560 голов. Вычислите r_a между устойчивостью цыплят к белому поносу и степенью отселекционированности их на резистентность.

2. Определите влияние метода разведения на соотношение доминантных и рецессивных генотипов в потомстве, если от скрещивания получено 45 доминантов и 5 рецессивов; от инбридинга – 1 доминант и 49 рецессивов.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 9

Коэффициент связи ρ между качественными признаками

Цель. Научиться рассчитывать коэффициент связи ρ между качественными признаками.

Полихорический показатель связи ($\rho - \rho_0$) используется для определения силы связи между качественными признаками, имеющими различные градации: порода коров – форма вымени; тип рациона – кондиции животных; тип конструкции овец – тип завитка у ягнят; доза вакцины – показатели выздоровления и другие.

Пример. Определить направление и величину связи между типом завитка смушек у каракульских овец по следующим данным (табл. 1).

Таблица 1 – Типы конституции и завитка у каракульских овец

Тип завитка	Тип конституции		
	Нежная	Рыхлая	Крепкая
Валек	5	2	15
Боб	20	5	20
Гривка	5	15	5
Штопор	-	8	-

Методика расчета показана в таблице 2. Вычислим ρ :

$$\rho = \frac{\alpha - 1}{\sqrt{(l_x - 1)(l_y - 1)}},$$

$$\text{где } \alpha = \sum \left[\frac{\sum (P_{xy}^2 : P_y)}{P_x} \right] - \frac{(l_x - 1)(l_y - 1)}{n};$$

Таблица 2 – Расчетные показатели

Тип конституции	Тип завитка				P_y	$\sum \frac{P_{xy}^2}{P_x}$	$\sum \frac{P_{xy}^2}{P_x} : P_y$
	Валек	Боб	Гривка	Штопор			
1	2	3	4	5	6	7	8
Нежная	5 $5^2=25$ $25:22=1,14$	20 $\frac{20^2}{45}=8,89$	5 $\frac{5^2}{25}=1$	-	30	10,93	0,36

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Рыхлая	2 $\frac{2^2}{22} = 0,18$	5 $\frac{5^2}{45} = 0,55$	15 $\frac{15^2}{25} = 9$	8 $\frac{8^2}{8} = 8$	30	17,73	0,59
Крепкая	15 $\frac{15^2}{22} = 10,2$	20 $\frac{20^2}{45} = 8,89$	5 $\frac{5^2}{25} = 1$	-	40	20,2	0,50
P_x	22 (5+2+15)	45 (20+5+20)	25 (5+15+5)	8	n = 100	$\Sigma =$ 48,86	$\Sigma = 1,45$

l_x и l_y – число классов; $\alpha = 1,45 - \frac{(4-1)(3-1)}{100} = 1,45 - 0,06 = 1,39$;

$$\rho = \frac{1,39 - 1}{\sqrt{(4-1)(3-1)}} = \frac{0,39}{2,45} = 0,16.$$

Ошибка

$$m = 2 \times \sqrt{\frac{\alpha(\alpha-1)}{n(l_x-1)(l_y-1)}} = 2 \times \sqrt{\frac{1,39 \times (1,39-1)}{100 \times (4-1) \times (3-1)}} = 0,06.$$

Критерий достоверности

$$t_p = \frac{\rho}{m} = \frac{0,16}{0,06} = 2,67,$$

где $\rho = 0,16$ показывает, что тип конституции в незначительной степени определяет тип завитка.

Коэффициент связи между количественными и качественными признаками r_b

Наличие многообразных связей между различными признаками и процессами приводит к необходимости установления связи между количественными и качественными признаками, например, типом конституции и уровнем продуктивности животных; длительностью эмбриогенеза и полом потомства; типом белков, группами крови и уровнем продуктивности или резистентности животных к заболеваниям.

Пример. Определим связь r_b между генотипами по локусу гемоглобина H_b и их живой массой телят при рождении (табл. 3).

Таблица 3 – Определение связи между типом гемоглобина и живой массой телят при рождении

Генотип	Класс по живой массе, кг					Σ
	18-20	21-23	24-26	27-29	30-32	
$H_bAA(p^+)$	10	20	30	40	20	$\Sigma p^+ = 120$
$H_bAB(p^-)$	10	20	30	10	10	$\Sigma p^- = 80$
P_x	20	40	60	50	30	$\Sigma P_x = 200$
a	-2	-1	0	1	2	
P^+a	-20	-20	0	40	40	$\Sigma P^+a = 40$
P_{xa}	-40	-40	0	50	60	$\Sigma P_{xa} = 30$
P_{xa}^2	80	40	0	50	120	$\Sigma P_{xa}^2 = 290$

$$r_b = \left[\frac{\Sigma P^+a}{\Sigma P^+} - \frac{\Sigma P_{xa}}{\Sigma P_x} \right] : \sqrt{\frac{C}{\Sigma P^+} - \frac{C}{\Sigma P_x}};$$

$$C = \Sigma P_x a^2 - \frac{(\Sigma P_x a)^2}{\Sigma P_x}.$$

$$1. C = 290 - \frac{30^2}{200} = 285,5.$$

$$2. \frac{\Sigma P^+a}{\Sigma P^+} = \frac{40}{120} = 0,33.$$

$$3. \frac{\Sigma P_{xa}}{\Sigma P_x} = \frac{30}{200} = 0,15.$$

$$4. r_b = 0,33 - 0,15 : \sqrt{\frac{285,5}{120} - \frac{285,5}{200}} = 0,18 : 0,97 = 0,185.$$

Между типами генотипа и живой массой телят связь низкая. Отсюда следует, что тип гемоглобина практически не влияет на живую массу телят при рождении.

Задачи

1. Выявите степень связи ρ между типами трансферрина и лейкозостойчивостью коров по следующим данным:

Трансферрин	Число коров		
	устойчивых	малоустойчивых	восприимчивых
TfA	23	34	16
TfД	10	24	19

2. Определите величину связи ρ между методом разведения кроликов-родителей и характером шерстного покрова у потомков по результатам расщепления:

Тип скрещивания родителей (x)	Тип шерсти у потомков (y)			
	Агути грубошерстный	Агути пуховой	Альбинос грубошерстный	Альбинос пуховой
Анализирующие	12	13	13	12
$F_1 \times F_2$	26	10	10	4
Чистопородное разведение грубошерстных агути	50	-	-	-
Чистопородное разведение альбиносов пуховых	-	-	-	50

3. Выявите наличие и степень связи r_b между формой вымени и удоём за лактацию у коров симментальской породы:

Форма вымени	Удой, кг				
	2200–2500	2501–2800	2801–3100	3101–3400	3401–3700
Ваннообразная (p^+)	3	11	9	12	15
Округлая (p^-)	9	8	13	9	11

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 10

Ранговый коэффициент корреляции

Цель. Научиться применять ранговый коэффициент корреляции, рассчитывать коэффициент генетической корреляции.

Для установления связи между признаками, не имеющими точных измерений, или выраженными в разных единицах измерения, используют ранговый коэффициент связи. Каждая особь по степени развития признака обозначается порядковым номером – рангом. Поэтому в обработке применяют порядковые номера (ранги) членов совокупности по каждому из коррелирующих признаков. Обработка по рангам определяет различные связи: между содержанием жира и белка в молоке дочерей разных быков; качеством спермы (густотой, подвижностью) и кондицией производителей; окраской волос и характером поведения зверей при одомашнивании; резвостью и породностью лошадей и другим.

Пример. Определите связь r_s окраски меха с агрессивностью поведения лисиц при клеточном содержании (табл.).

Расчетные показатели

Номер лисиц	Ранг		$x - y$	$(x - y)^2$
	Агрессивность, x	Пигментация окраски, y		
1	2	3	-1	1
2	2	1	+1	1
3	3	2	+1	1
4	4	5	-1	1
5	5	4	+1	1
6	6	8	-2	4
7	7	8	+1	1
8	8	7	+1	1
$n = 8$	—	—	—	$\Sigma = 11$

Ранги агрессивности: 1 (тихий) ... 8 (буйный);

ранги по окраске: 1 (плохо пигментирован) ... 8 (хорошо пигментирован). Формула вычисления:

$$r_s = 1 - \frac{6 \times \sum (x - y)^2}{n(n^2 - 1)};$$

$$r_s = 1 - \frac{6 \times 11}{8 \times (8^2 - 1)} = \frac{66}{504} = 0,13;$$

$$t = r_s \sqrt{\frac{n-2}{1-r^2}} = \sqrt{\frac{8-2}{1-0,13^2}} = 2,47.$$

Между агрессивностью лисиц и окраской их меха обнаружена достоверно ($t = 2,47$) низкая связь ($0,13$).

Задачи

1. Рассчитайте величину связи r_s между густотой спермы производителей и их кондицией (упитанностью):

Производитель	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
Густота спермы (ранги)	1	2	3	4	5	6	7
Упитанность (ранги)	5	4	6	7	2	1	3

2. Определите ранговый коэффициент корреляции между годовой яйценоскостью кур-матерей (x) и их дочерей (y):

x	250	235	232	229	228	220	218	215	214	213
y	240	220	230	215	235	260	218	220	226	216

3. Сопоставьте величину связи r_s между содержанием жира (x) и белка (y) в молоке дочерей проверяемых быков и сделайте селекционные выводы о ценности каждого быка:

Дочери	1		2		3		4		5		6		7		8	
Быки	x	y	x	y	x	y	x	y	x	y	x	y	x	y	x	y
Март	3,5	3,2	3,4	3,0	3,3	3,3	3,2	2,9	3,1	3,2	3,0	3,1	3,0	2,9	2,9	2,8
Юпитер	3,8	3,5	3,7	3,6	3,7	3,6	3,6	3,4	3,5	3,3	3,3	3,3	3,3	3,2	3,1	3,0

Коэффициент генетической корреляции

Генетическая (наследственная) доля изменчивости складывается из аддитивного (суммарного) действия генов, доминирования, сверхдоминирования и неаллельного взаимодействия генов (эпистаза). Коэффициент генетической корреляции r_G оценивает долю аддитивного действия генов и эпистаза. Его используют для вычисления селекционных индексов, позволяющих эффективно сочетать желательные

признаки, прогнозировать изменения одного признака при отборе животных по другому; наряду с h^2 применяют для прогноза ожидаемого эффекта селекции. Коэффициент генетической корреляции рассчитывают на основе фенотипических корреляций по формуле Л. Хейзеля

$$r_G = \sqrt{\frac{r_{xy'} \times r_{yx'}}{r_{xx'} \times r_{yy'}}}$$

где xx' – два признака матерей; yy' – два признака дочерей; $r_{xy'}$ и $r_{yx'}$ – коэффициенты фенотипических корреляций между одним признаком дочерей и другим признаком матерей; $r_{xx'}$ и $r_{yy'}$ – то же по другому признаку.

Пример. Коэффициенты фенотипических корреляций у овец таковы: между складчатостью кожи матерей и настригом шерсти дочерей $+0,38(r_{xy'})$; складчатостью и настригом шерсти матерей $+0,21(r_{yx'})$; складчатостью и настригом у матерей $+0,42(r_{xx'})$; складчатостью и настригом у дочерей $+0,37(r_{yy'})$.

$$r_G = \sqrt{\frac{0,33 \times 0,21}{0,42 \times 0,37}} = \sqrt{\frac{0,0693}{0,1554}} = +0,45.$$

Коэффициент генетической корреляции между складчатостью кожи матерей и настригом шерсти дочерей равен $+0,45$, что свидетельствует о достаточно высокой генетической обусловленности развития этих признаков.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 11

Коэффициент регрессии

Цель. Научиться рассчитывать коэффициент регрессии при малых и больших выборках.

Коэффициенты корреляции r , r_a , r_s , r_b и ρ показывают направление и степень связи между признаками лишь в относительных величинах (от 0 до ± 1). Коэффициент регрессии дает более широкую и конкретную информацию об изменении величин сопряженных признаков. Он находит широкое применение в генетических и селекционных исследованиях и используется для вычисления коэффициента наследуемости. С его помощью можно предвидеть конкретное изменение одних признаков в зависимости от изменения других, что имеет важное значение при планировании и оценке эффективности селекционной работы.

Вычисление коэффициента регрессии при $n < 30$

Пример. Определим R между плодовитостью матерей (свиноматок) x и плодовитостью их дочерей y (табл.).

Расчетные показатели

Плодовитость		ху	x^2	y^2
матерей (х)	дочерей (у)			
1	2	3	4	5
10	11	110	100	121
9	10	90	81	100
12	12	144	144	144
10	12	120	100	144
8	9	72	64	81
10	8	80	100	64
9	9	81	81	81
7	8	56	49	64
15	10	150	225	100
10	10	100	100	100

Окончание табл.

1	2	3	4	5
$\sum x = 100$	$\sum y = 99$	$\sum xy = 1003$	$\sum x^2 = 1044$	$\sum y^2 = 999$
$\bar{x} = 10,0$	$\bar{y} = 9,9$	-	-	-

1. Регрессия матерей по дочерям:

$$R_{xy} = \frac{\sum xy - (\sum x \cdot \sum y) : n}{\sum y^2 - (\sum y)^2 : n} = \frac{1003 - (100 \cdot 99) : 10}{999 - (99)^2 : 10} = \frac{13}{18,9} \approx 0,69.$$

С увеличением плодовитости матерей на одного поросенка плодовитость дочерей в среднем увеличивается на 0,69 поросенка.

2. При регрессии дочерей по показателям матерей

$$R_{yx} = \frac{\sum xy - (\sum x \cdot \sum y) : n}{\sum x^2 - (\sum x)^2 : n} = \frac{1003 - (100 \cdot 99) : 10}{1044 - (100)^2 : 10} = \frac{13}{44} = 0,29.$$

С увеличением плодовитости дочерей на одну голову увеличение плодовитости их матерей в среднем должно составлять 0,29 поросенка.

Вычисление коэффициента регрессии при $n > 30$

При большом числе наблюдений используют формулы

$$1) R_{xy} = r \times \frac{\sigma_{\hat{y}}}{\sigma_{\hat{x}}};$$

$$2) R_{yx} = r \times \frac{\sigma_{\hat{x}}}{\sigma_{\hat{y}}}.$$

Первая определяет величину x при изменении y на единицу, вторая – величину y при изменении x на единицу. Для вычисления R необходимо определять коэффициент фенотипической корреляции r_{xy} и средние квадратические отклонения.

Пример. При изучении связи между живой массой и настригом определены показатели: $\sigma_x = 0,5$; $\sigma_y = 5,0$; $r = 0,79$. Регрессия живой массы на настриг шерсти

$$R_{xy} = 0,79 \times \frac{0,5}{5,0} = 0,79 \times 1,0 = 0,079 \text{ кг.}$$

С увеличением живой массы овец на 1 кг настриг шерсти увеличивается на 0,079 кг. Регрессия настрига шерсти на живую массу

$$R_{yx} = 0,79 \times \frac{5,0}{0,5} = 0,79 \times 10 = 7,9 \text{ кг.}$$

С увеличением настрига шерсти на 1 кг живая масса овец в среднем должна возрасти на 7,9 кг.

Темы для самостоятельного изучения

1. Генетические основы селекции молочного скота (особенности наследования признаков молочной продуктивности при скрещивании животных молочных и молочно-мясных пород; генетическая обусловленность долголетия животных).

2. Генетические основы селекции мясного скота (продуктивные и биологические особенности мясных пород; наследуемость и повторяемость хозяйственно полезных признаков у животных мясных пород).

3. Генетические основы селекции свиней (хозяйственно-биологические особенности свиней; цитогенетика свиньи; наследственные аномалии и предрасположенность к заболеваниям; методика выведения и совершенствования пород свиней).

4. Генетические основы селекции овец (наследуемость основных хозяйственно полезных признаков; применение инбридинга в овцеводстве; использование групп крови и биохимического полиморфизма в селекции овец).

5. Генетические основы селекции лошадей (цитогенетика лошади; наследственные болезни и пороки лошадей; полиморфные системы белков, ферментов и групп крови лошадей; наследование масти; наследование количественных признаков; сохранение малочисленных пород лошадей).

6. Генетические основы селекции птицы (селекционные признаки птицы; кариотип, сцепление генов; генетические аномалии; полиморфные системы белков и группы крови; качественные и количественные признаки; селекция птицы; гетерозис в птицеводстве; сохранение генофонда редких пород).

Рекомендуемая литература для самостоятельного изучения

1. *Бакай, А.В.* Генетика: учеб. пособие / *А.В. Бакай, И.И. Кочиш, Г.Г. Скрипченко.* – М.: КолосС, 2007. – 448 с.
2. *Басовский, Н.З.* Популяционно-генетические основы селекции молочного скота / *Н.З. Басовский.* – Л.: ВНИИРГЖ, 1984. – 214 с.
3. *Басовский, Н.З.* Селекция скота по воспроизводительной способности / *Н.З. Басовский, Б.П. Завертяев.* – М.: Россельхозиздат, 1975. – 143 с.
4. *Болгов, А.А.* Повышение воспроизводительной способности молочных коров: учеб. пособие / *А.А. Болгов, Е.П. Карманова.* – Петрозаводск, 2003. – 216 с.
5. *Еремина, И.Ю.* Селекционно-ветеринарная генетика: учеб. пособие / *И.Ю. Еремина;* Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2013. – 224 с.
6. *Жебровский, Л.С.* Генофонд сельскохозяйственных животных и его использование в селекции / *Л.С. Жебровский, А.В. Бабунов, К.М. Иванов.* – Л.: Колос, 1983. – 350 с.
7. *Жебровский, Л.С.* Селекционная работа в условиях интенсификации животноводства / *Л.С. Жебровский.* – Л.: Агропромиздат, 1987. – 246 с.
8. *Завертяев, Б.П.* Генетические методы оценки племенных качеств молочного скота / *Б.П. Завертяев.* – Л.: Агропромиздат, 1986. – 256 с.
9. *Кадзаева, З.* Технологические свойства коров разной кровности по голштинам / *З. Кадзаева* // Молочное и мясное скотоводство. – 2009. – № 2. – С. 8–9.
10. *Кригер, Н.В.* Цитогенетический контроль в эколого-генетическом мониторинге при крупномасштабной селекции: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16; 03.00.15 / *Наталья Владимировна Кригер.* – Красноярск, 1994. – С. 53.
11. *Петухов, В.Л.* Ветеринарная генетика с основами вариационной статистики: учеб. пособие / *В.Л. Петухов, А.И. Жигачёв, Г.А. Назарова.* – М.: Агропромиздат, 1985. – 367 с.
12. *Петухов, В.Л.* Генетические основы селекции животных / *В.Л. Петухов, Л.К. Эрнст.* – М.: Агропромиздат, 1989. – 448 с.
13. *Четвертакова, Е.В.* Научно-практические методы контроля генофонда крупного рогатого скота Красноярского края / *Е.В. Четвертакова.* – Красноярск, 2016. – 216 с.

Глава 5. СЕЛЕКЦИЯ СКОТА ПО ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНЫМ СПОСОБНОСТЯМ

Цель. Ознакомиться с методами анализа воспроизводительной способности коров и быков-производителей.

Вопросы

- Методы генетико-математического анализа признаков воспроизводительной способности молочного скота.
- Оценка и отбор коров по воспроизводительной способности.
- Изменчивость и наследуемость основных признаков воспроизводительной способности.
- Зависимость между воспроизводительной способностью коров и уровнем их продуктивности.
- Генетические аспекты нарушений воспроизводительной способности коров.
- Методы оценки и отбора быков по их воспроизводительной способности.
- Оценка и отбор быков по фенотипу.
- Оценка быков по генотипу.
- Корреляция между основными показателями воспроизводительной способности быков.

5.1. Методы генетико-математического анализа признаков воспроизводительной способности молочного скота

В животноводстве среди селекционируемых признаков одним из важнейших является воспроизводительная способность животных. В молочном животноводстве воспроизводительная функция скота характеризуется не только с точки зрения размножения, но и как физиологически необходимый процесс для повышения молочной продуктивности животных.

Нарушение воспроизводительной функции ведет к снижению не только плодовитости скота, но и его молочной продуктивности. Отбор и оценку скота по молочной продуктивности следует проводить с учетом его воспроизводительной способности, так как при этом можно более точно определить рентабельность животноводства и оценить количественный и качественный рост популяции.

Воспроизводительную способность скота можно повысить за счет улучшений условий кормления, содержания и ветеринарного обслуживания, совершенствования техники искусственного осеменения, применения фармакологических средств для регулирования половой функции, а также путем селекции.

Основными условиями для проведения успешной селекции по какому-либо признаку являются генетическое разнообразие популяции и возможность отбора по этому показателю.

Для правильной организации селекционной работы с учетом воспроизводительной способности скота необходимо учитывать закономерности изменчивости и наследуемости, основные параметры этого признака: количество, качество и оплодотворяющую способность семени быков, число осеменений на одно зачатие, количество нормальных отелов и т. д. Значение характера и степени наследственной обусловленности функций размножения может существенно помочь в практической работе по повышению молочной продуктивности и плодовитости.

Изучение генетических закономерностей, происходящих в больших совокупностях животных, – самостоятельный раздел генетики, получивший название генетики популяции.

Популяция – совокупность особей вида, занимающих определенную территорию и различающихся по фенотипическим и генотипическим свойствам, возникшим в процессе эволюции.

Применение методов генетики популяций позволяет селекционеру изучить концентрацию генов, выявить причины изменения генетической структуры и проанализировать уровень развития признака в популяции. Для проведения генетического анализа зоотехник-селекционер должен ясно представлять закономерность наследования признаков. Жизнь животного начинается не с момента рождения, а с момента слияния яйцеклетки и сперматозоида; образовавшаяся зигота, содержащая двойной набор хромосом, и представляет собой генотип нового животного.

В результате действия генов и факторов среды образуется фенотип животного. Выявление связи между генотипом и фенотипом представляет важную задачу современной селекции, так как племенная ценность животных определяется его генотипом.

Материальная связь между генерациями осуществляется генами, которые расположены в хромосомах половых клеток. Каждый пото-

мок получает от своих родителей по одной из двух гомологичных хромосом. Отцовские и материнские хромосомы в гаметах могут комбинироваться различным способом. Если гаплоидное число хромосом n , то возможны 2^n комбинации. У крупного рогатого скота 30 пар хромосом и, следовательно, возможность комбинаций материнских и отцовских хромосом около миллиарда (2^{30}).

Объединенные усилия генетиков, биохимиков и физиков позволили понять действие механизмов, с помощью которых генетическая информация кодируется для передачи из поколения в поколение, определяя во взаимодействии с внешней средой природу организма. Результаты исследований показывают, что генетический код всегда заключен в последовательности расположения нуклеотидов в молекулах ДНК, входящей в состав хромосом. Молекулы РНК синтезируются в ядре под влиянием ДНК таким образом, что они сохраняют последовательность, соответствующую основным первоначальным парам нуклеотидов. Эти молекулы РНК затем мигрируют в цитоплазму, где контролируют процесс белкового синтеза, обеспечивая включение аминокислот в структуру белковой молекулы в строгой последовательности. Эти факторы лежат в основе концепции о заболеваниях, вызванных нарушением последовательности расположения нуклеотидов в молекулах ДНК. Концепция таких заболеваний может быть распространена и на врожденные уродства.

Можно выделить качественные и количественные признаки воспроизводительной способности. К качественным признакам, отражающим лишь два класса оценки, например, нормальный плод и плод с уродством, относят наследственные дефекты или врожденные уродства. Такие признаки обусловлены действием одного гена, вследствие чего они получили название *моногенных признаков* (см. гл. 1 «Введение в теорию селекции»). Как известно, гены, представляющие участок двойной спирали ДНК, управляют формированием признаков. Причем каждый ген занимает определенное место в хромосоме. Свое действие ген осуществляет в разных формах.

В каждой большой популяции имеются животные, у которых в хромосомах в определенных локусах расположены аллели, обуславливающие у их носителей более или менее выраженные дефекты, или в крайнем случае приводят их к гибели. Погибают те животные, у которых дефектные аллели встречаются в гомозиготном состоянии, если дефектный ген действует как простой рецессивный признак. Гены,

вызывающие гибель их носителей, называют *летальными*. Швейцарский ученый Э. Хадорн разделил менделирующие единицы по степени их пенетрантности: 1) **летальные** гены – 100 % гибель организмов; 2) **сублетальные** (полуметальные) – обуславливают гибель организмов в 50–99 % особей; 3) **субвитаальные**, – вызывающие гибель организмов менее 50 % особей.

В условиях широкого использования искусственного осеменения опасность распространения летальных генов, обуславливающих снижение плодовитости или вызывающих бесплодие животных, значительно возрастает за счет интенсивного использования ограниченного числа производителей. Мы об этом говорили, когда рассматривали вопросы об инбридинге и инбредной депрессии. Поэтому в настоящее время важной задачей в условиях широкого использования искусственного осеменения является выявление производителей, гетерозиготных по нежелательному гену. Если ген рецессивен, то выявить гетерозиготного быка можно только с помощью испытания по потомству, то есть необходимо воспользоваться скрещиванием проверяемого производителя с заведомо гетерозиготными по нежелательному гену коровами, или провести скрещивание его с собственными дочерьми (анализирующее скрещивание).

Для того чтобы перейти к конкретной оценке производителя по наличию летального рецессивного гена, необходимо рассмотреть частоту генов в популяции. Представим систему генов с аллелями A и a . Обозначим частоту генов через p (A) и q (a). Сумма частот генов в популяции равна 1, то есть $p + q = 1$. Чтобы выяснить распределение генотипов популяции, надо знать концентрацию (частоту) генов. Так как частота гамет с геном A составляет p и частота гамет с геном a – q , поэтому в зависимости от частот отдельных генов в популяции складывается определенное соотношение генотипов и фенотипов. Зная это соотношение, можно определить частоты генов. При случайном спаривании животных в потомстве образуются три генотипа. Результаты можно иллюстрировать на следующей схеме:

яйцеклетка	сперматозоид	
	$p A$	$q a$
$p A$	$p^2 AA$	$pq Aa$
$q a$	$pq Aa$	$q^2 aa$

Типы генотипов распределяются следующим образом: $p^2AA : 2pqAa : q^2aa$. В больших популяциях при отсутствии отбора концентрации генов и частота генотипов из поколения в поколение остаются постоянными. Эта генетическая закономерность популяций известна как закон Харди-Вайнберга. Согласно этому закону, популяция находится в состоянии генетического равновесия, которое характеризуется формулой $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$. **Закон Харди-Вайнберга** можно сформулировать следующим образом: *популяция находится в генетическом равновесии в том случае, если произведение коэффициентов гомозиготности равно квадрату половине гетерозиготной $p^2q^2=(pq)$.*

В популяциях крупного рогатого скота проходит выбраковка рецессивов, обуславливающих наследственные дефекты и аномалии. Следовательно, отбор направлен против рецессивов. Однако в популяциях остаются гетерозиготы, которые фенотипически не проявляют дефектов. При спаривании таких фенотипически нормальных животных происходит расщепление генов, в результате чего выщепляются гомозиготные рецессивы с наследственными дефектами. Особую опасность в условиях крупномасштабной селекции представляют гетерозиготные производители, которые могут быстро увеличить и распространить в популяции летальные гены. Поэтому в практической селекции встает важный вопрос разработки эффективных методов, позволяющих определить генотип быков по нежелательным генам.

Шведский генетик И. Иогансон предложил метод испытания быков на нежелательные аллели. При этом методе производители одновременно оцениваются по продуктивным качествам потомков. В таблице 5.1 показано для разных уровней значимости при определенной частоте аллели (q) минимальное число потомков для выявления гетерозиготного быка.

По данным таблицы 5.1, предлагаемый метод в практической селекции будет эффективным, если концентрация нежелательного аллеля в популяции не ниже 0,10, так как, в противном случае, требуется большее число потомков на быка.

Рассмотрим пример. В популяции насчитываются 10 000 коров, которые искусственно осеменяются спермой 10 быков. Установили, что 99 телят, полученных от 10 000 коров, имеют водянку головы, то есть частота появления телят с дефектом составляет 0,0099. Так как

телята происходили от фенотипически нормальных родителей, то, очевидно, признак водянки головы обусловлен рецессивным геном, по которому родители были гетерозиготны.

Таблица 5.1 – Необходимое число потомков для выявления быков на наличие рецессивных генов в зависимости от частоты генов нежелательной аллели

q	Уровень значимости (p)		
	0,05	0,01	0,001
0,02	303	465	698
0,05	124	191	286
0,10	64	99	149
0,20	35	53	80
0,30	34	38	56

Чтобы выявить гетерозиготного быка, нужно определить частоту гена (q). Так как доля потомков с рецессивным геном составила в популяции 0,0099, то $q = \sqrt{0,0099} = 0,099 = 0,1$.

В соответствии с таблицей 5.1 для достоверного выявления гетерозиготного быка по рецессивному гену необходимо от него получить минимум 64 потомка. Если среди 64 потомков выявится животное, у которого обнаружится водянка головы, можно считать, что при уровне значимости 0,05 бык является носителем рецессивного летального гена.

Таким образом, генетическую структуру популяции по качественным признакам воспроизводительной способности можно определить по частотам генов в популяции и предсказать соотношение генотипов и фенотипов в ней.

Значительно сложнее провести генетический анализ количественных признаков. Если при изучении альтернативной изменчивости мы имеем дело с прерывистым варьированием, то при анализе количественных признаков встречаемся с непрерывной изменчивостью. Формирование таких признаков находится под контролем большого числа генов, причем действие генов в значительной степени зависит от условий среды. К количественным признакам с непрерывной изменчивостью у производителей можно отнести объем эякулята, количество сперматозоидов, резистентность, выживаемость, интенсив-

ность дыхания и другие. У коров признаками с непрерывной изменчивостью являются межотельный период, возраст при первом отеле, сервис-период, продолжительность стельности и т. д. Для изучения наследования количественных признаков необходимо применение математических методов.

В популяции распределение животных по количественному признаку с непрерывной изменчивостью соответствует так называемой кривой нормального распределения. Основными параметрами, характеризующими это распределение, являются средние величины ($\bar{X}$) и среднее квадратическое отклонение (σ). С техникой вычисления параметров вариационной кривой мы познакомимся на практических занятиях.

На разнообразие количественных признаков воздействуют многие факторы. Чтобы установить степень влияния различных факторов на изменчивость популяции, используют квадрат стандартного отклонения σ^2 (варианса или дисперсия). Стандартное отклонение положено в основу дисперсионного анализа. С его помощью можно рассчитать, какая часть общей фенотипической изменчивости определяется генотипом животных и какая – влиянием среды. Поскольку генотип животных одного и того же вида неодинаков, они по-разному реагируют на внешние условия. Отсюда следует, что один и тот же генотип в зависимости от условий развития организма может реализовываться по-разному. Это и создает то бесконечное разнообразие форм, которое делает возможным отбор и подбор.

Если все негенетические факторы причислять к влиянию внешней среды, включая физиологическое состояние животных, то фенотипическую изменчивость признака можно выразить в виде уравнения

$$\Sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2,$$

где σ_p^2 – общая фенотипическая варианса;
 σ_G^2 – генотипическая варианса;
 σ_E^2 – средовая варианса.

Генотипическая варианса включает компоненты аддитивной вариансы (σ_A^2), вариансы доминирования (σ_D^2) и эпистаза (σ_I^2). Как показали исследования, доминирование и эпистаз в генетической изменчивости количественных признаков с непрерывной изменчивостью принимают незначительное участие. Основная вариация в попу-

ляции создается за счет аддитивного действия генов, детерминирующих данный количественный признак.

Поэтому в селекции животных используется в основном аддитивная генетическая изменчивость (σ^2_A). Для генетического улучшения популяции основное значение имеет отбор, основанный на оценке генотипа животных. Поэтому при планировании племенной работы необходимо знать относительные доли влияния генотипа и среды на изменчивость признака. При этом очень важно выявить относительное значение генетической доли вариации в общей фенотипической изменчивости. Отношение генетической (аддитивной) вариации к фенотипической называется *коэффициентом наследуемости* $h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_P$. С. Райт разработал метод анализа причинно-следственных связей, получивший название *метода коэффициентов путей*.

Согласно этой методике, отношение генетической вариации к фенотипической представляет собой квадрат путевого коэффициента между генотипом и фенотипом (h), и поэтому символ наследуемости возведен в квадрат (h^2). Исходя из определения наследуемости, можно установить, что аддитивные стандартные отклонения выражаются путем произведения $\sigma_A = h * \sigma_P$, где σ_P – фенотипическое стандартное отклонение, например, если в стаде наследуемость возраста первого отела составляет $h^2 = 0,1$, а $\sigma_P = 10$, то генетическое стандартное отклонение составит $\sigma_A = 0,32 * 10 = 3,2$.

Так как коэффициент наследуемости выявляет связь между генотипом и фенотипом, то он используется для определения племенной ценности животных и для прогноза результатов селекции. Высокое значение коэффициента наследуемости признака указывает на эффективность массового отбора, то есть отбора по фенотипу; низкое свидетельствует о небольшом участии генетических факторов в формировании признака и ориентирует селекционера на применение сложных селекционных методов, основанных на оценке генотипа животных. Таким образом, изучение наследуемости является важнейшей задачей популяционной генетики и имеет большое значение в селекционной работе.

Наследуемость можно определять тремя методами:

- 1) на основе фенотипического сходства между родственниками;
- 2) путем сравнения изогенных линий с панмиктической популяцией;
- 3) по результатам селекционных опытов.

Практическое значение имеет только первый метод. Мерой сходства родственников служит корреляция между ними или регрессия потомства на родителей. Степень родства между родителями и потомством, если они не инбридированы, составляет 0,5.

Следовательно, часть регрессии дочерей на матерей по селекционируемому признаку, который обусловлен аддитивным эффектом генов, составляет $0,5(\sigma_A^2 / \sigma_P^2)$. Тогда регрессия (b) дочерей на матерей составит $b_{D/M} = 0,5(\sigma_A^2 / \sigma_P^2)$. Следовательно, $h^2 = 2 b_{D/M}$, так как мы уже отмечали выше, что отношение варiances σ_A^2 / σ_P^2 выражает наследуемость признака.

Другие методы, позволяющие установить степень генотипической изменчивости между родственными группами, основаны на использовании дисперсионного анализа. В таблице 5.2 приведена схема однофакторного дисперсионного анализа.

Таблица 5.2 – Схема дисперсионного анализа

Источник изменчивости	Сумма квадратов SS	Степень свободы df	Средний квадрат mS
Между группами полусибсов	SS_S	$S-1$	mS_S
Внутри групп полусибсов	SS_e	$N-S$	mS_e

Примечание. S – количество производителей; N – число полусибсов; SS_S – сумма квадратов между группами полусибсов; SS_e – сумма квадратов внутри групп полусибсов; mS_S – средний квадрат между группами полусибсов; mS_e – случайный средний квадрат.

В приведенной схеме дисперсионного анализа коэффициент наследуемости определяется по формуле

$$h^2 = 4[mS_S - mS_e] / mS_S + (n_0 - 1) mS_e,$$

где n_0 – среднее число потомков в расчете на одного производителя.

Наиболее распространенный метод вычисления коэффициента наследуемости основан на расчете внутригрупповой корреляции при дисперсионном анализе. Для того чтобы исключить влияние среды и других факторов на изучаемый признак, лучше всего расчеты произ-

водить по материалам конкретного стада и в пределах потомства каждого быка. Для характеристики генетического разнообразия признака в популяции наряду с оценкой степени наследуемости не меньшее значение имеет оценка степени повторяемости количественных признаков. При изучении количественных признаков у одних и тех же животных во времени, как, например, межотельного и сервис-периодов, количества и качества семени, селекционера всегда интересует, насколько точно и достоверно по первому измерению признака можно судить о последующих.

В целях выявления связи таких измерений вычисляют коэффициент корреляции. Такая корреляция указывает на величину компонентов фенотипической вариации, обусловленной генетическими и средовыми факторами. Полученный коэффициент корреляции характеризует повторяемость.

Коэффициент повторяемости может служить селекционным критерием при раннем отборе животных и позволяет предвидеть будущую продуктивность животных. Высокое значение коэффициента повторяемости служит надежным показателем того, что лучшие животные по первым намерениям их продуктивности будут лучшими и по последующим. Наоборот, низкий коэффициент повторяемости свидетельствует о малой эффективности отбора среди животных. Коэффициент повторяемости может служить также мерой точности изменений признака. Так, надежность использования записей контроля продуктивности, характеризующих генетические свойства популяций, зависит от точности измерений признака. Низкая повторяемость признака может быть результатом плохо организованного племенного учета и контроля продуктивности, содержания и нестабильного кормления животных. Более подробно статистические методы генетического анализа мы рассмотрим на практических занятиях.

Таким образом, для селекционно-генетического анализа воспроизводительной способности молочного скота необходимо использовать закономерности изменчивости, наследуемости, повторяемости, генетических корреляций признаков и другие параметры, которые позволяют повысить эффективность племенной работы. Каждый специалист должен быть вооружен современными методами определения генетических параметров, на основе которых можно правильно осуществлять отбор и подбор животных по воспроизводительной способности.

5.2. Оценка и отбор коров по воспроизводительной способности

5.2.1. Изменчивость и наследуемость основных признаков воспроизводительной способности

Показатели воспроизводительной способности коров в значительной степени определяют экономический эффект от разведения молочного скота. Низкие показатели воспроизводительной способности сдерживают темпы воспроизводства стад и снижают возможность отбора животных по основным селекционируемым признакам. Поэтому перед селекционером стоит важная задача – улучшение воспроизводительной способности коров.

Ряд авторов в качестве меры оценки плодовитости коров предложили индексные оценки, включающие в себя один или несколько основных признаков воспроизводительной способности. Так, К. Уилкоккс для расчета пожизненного показателя воспроизводительной способности коров предложил использовать формулу

$$F = \frac{(n-1) \times 365 \times 100}{D},$$

где F – индекс плодовитости;

D – число дней между первым и последним отелами;

n – число телят.

По этой формуле при хорошей плодовитости стада или отдельной коровы индекс должен составлять 100 и более.

По методике венгерского ученого Й. Дохи индекс плодовитости коров можно вычислить по формуле

$$F=100 - (k+2i),$$

где k – возраст коровы при первом отеле в месяцах;

i – средний межотельный период в месяцах.

Исходя из этой формулы, оценка коров по их воспроизводительной способности определяется следующим образом:

- при F= 48 и выше плодовитость хорошая;
- F=41–47 – плодовитость средняя;
- F=40 и менее плодовитость низкая.

Этот метод позволяет распределять изучаемых животных по уровню плодовитости. Другое преимущество этого индекса состоит в том, что при оценке воспроизводительной способности учитывают возраст коров при первом отеле. Для анализа эффективности разведения скота используют также **коэффициент воспроизводительной способности (КВС)**, который определяется по формуле

$$\text{КВС} = 365 / i,$$

где КВС – коэффициент воспроизводительной способности;

i – длительность межотельного периода в днях.

При нормальном уровне плодовитости коров, то есть когда от каждой коровы ежегодно получают приплод, коэффициент воспроизводительной способности равен единице и более.

Для оценки воспроизводительной способности используют способ **КИВСК (коэффициент использования воспроизводительных способностей)** по Н.М. Крамаренко), который определяется по формуле

$$\text{КИВСК} = \text{ЭЦМП} * 100 / \text{ФМП},$$

где ЭЦМП – экономически и биологически целесообразный период в днях (365);

ФМП – фактический межотельный период в днях;

100 – константа для перевода показателя в проценты.

КИВСК почти идентичен КВС. Согласно этому индексу, КИВСК считается отличным, если он превышает 100 %, хорошим – 95–100, удовлетворительным – 90–95, плохим – ниже 85 %. Так, например, в работах А.А. Коровушкина, проводившего исследования на стаде коров по установлению связи плодовитости у коров с рядом заболеваний, отмечено, что отличный КИВСК был характерен для коров, выбывших из стада из-за болезней сердца и эндометрита, хорошим – из-за болезней конечностей и мастита, а плохим – по причине лейкоза, заболевания легких и печени. Высокий коэффициент указывает на то, что такие заболевания, как болезни сердца, конечностей, эндометрит и мастит, при оценке по данному индексу не указывают на влияние этих заболеваний на воспроизводительные способности. Индекс плодовитости коров – это обобщенный показатель, который

отражает лишь регулярность отелов коров в стаде. Являясь обобщенным показателем, индекс плодовитости коров в сильной степени зависит от многих паратипических факторов. Поэтому сложная взаимосвязь указанных влияний создает такой фон, на котором трудно выделить влияние наследственности на воспроизводительную способность. В этой сложной ситуации селекционеру необходимо знать закономерности наследуемости и изменчивости более простых, относительно независимых признаков, определяющих воспроизводительную функцию коров. Воспроизводительная функция коров характеризуется сравнительно низкими показателями наследуемости и повторяемости (табл. 5.3).

Таблица 5.3 – Оценка наследуемости и повторяемости признаков воспроизводительной функции коров [2]

Признак	Коэффициент наследуемости	Коэффициент повторяемости
Межотельный период	0,00-0,04	0,00-0,20
Индекс осеменения	0,07-0,41	0,00-0,12
Интервал от первого осеменения до зачатия	0,00-0,07	0,02-0,12
Оплодотворяемость после 1-го осеменения	0,00-0,17	0,07-0,69
Сервис-период	0,03-0,20	-
Интервал от отела до первой охоты	0,00-0,31	0,06-0,29
Интервал между течками	0,05-0,61	0,0-0,41
Интенсивность охоты	0,00-0,21	-
Продолжительность стельности	0,09-0,86	0,19

В среднем показатели наследуемости и повторяемости признаков воспроизводительной способности коров незначительны. Они колеблются в значительных пределах. Поэтому возникает необходимость рассмотрения селекционно-генетической характеристики каждого признака в отдельности.

Межотельный период. Как количественный признак, имеющий непрерывную изменчивость, межотельный период включает все случаи нарушения воспроизводительной способности. В известной степени межотельный период может регулироваться животноводом, в

частности, при планировании отелов на определенный сезон года. Этот признак имеет важное экономическое значение. Величины коэффициентов наследуемости межотельного периода существенно не различаются. Экспериментальным путем было установлено, что межотельный период имеет ограниченное значение в селекционно-генетической оценке воспроизводительной способности коров. Основным недостаток этого показателя – невозможность его определения раньше второго отела. За этот период из популяции выбраковываются бесплодные животные, что нивелирует различия между потомками и тем самым снижает фактически существующий уровень генетической изменчивости.

Возраст коров при первом отеле. Существуют разные мнения относительно возраста телок при первом осеменении. Отечественными и зарубежными учеными-животноводами приводятся разные сроки осеменения. Ранние отелы имеют как отрицательные стороны – снижение молочной продуктивности в первую лактацию, повышение частоты трудных родов, так и положительные стороны – повышение селекционных возможностей в результате уменьшения интервала между генерациями. Проведенные исследования Н.З. Басовским, Б.П. Завертяевым [2] в стаде черно-пестрого скота показали, что коэффициент наследуемости этого признака 0,09. Анализ коров-дочерей разных быков по возрасту первого отела показал, что имеются различия между родственными группами по этому признаку. Поэтому при оценке и селекции быков следует обращать внимание на возраст первого отела их дочерей.

Оплодотворяемость коров. Для характеристики этого признака в практике скотоводства используют показатель первого осеменения. Оплодотворяемость коров и телок после первого осеменения может служить критерием плодовитости в маточных стадах. Оплодотворяемость может быть также охарактеризована количеством осеменений, необходимых для оплодотворения. Такой показатель оплодотворяемости называют *индексом осеменения*.

Исследованиями выявлено, что интервал от родов до первой выраженной охоты колеблется от 30 до 72 дней. Средний период наступления овуляции более короткий по сравнению с периодом наступления первой охоты. Коровы молочных пород овулируют через 20–45 дней. Основным приемом сокращения интервала между отелами следует считать точное определение начала охоты и своевременное осе-

менение коров спермой с высокой оплодотворяющей способностью.

Хотя у отечественных и зарубежных авторов о наилучшем сроке осеменения коров нет единого мнения, все же большинство специалистов считают, что целесообразно осеменять коров на втором месяце после отела.

Ряд ученых полагают, что в результате ранних осеменений возникает эмбриональная смертность вследствие заселения невосстановленной матки микроорганизмами.

5.2.2. Зависимость между воспроизводительной способностью коров и уровнем их продуктивности

В зависимости от знака и степени корреляции между селекционными признаками должны решаться вопросы селекции по комплексу признаков, так как селекция по одному признаку в этом случае будет оказывать влияние на селекцию по другим признакам.

В селекции молочного скота одним из наиболее важных вопросов является изучение корреляции между молочной продуктивностью и воспроизводительной способностью. Более правильные выводы при изучении этого вопроса можно получить, если учитывать функциональную деятельность организма коров в целом.

Как известно, влияние центральной нервной системы, регулирующей воспроизводительную деятельность, осуществляется в основном нервно-гуморальным путем. Главной особенностью нервно-гуморальных процессов воспроизведения является возникновение доминантного состояния, направляющего все функции организма на важнейшие в данный период процессы, обеспечивающие дальнейшее существование и развитие вида.

После отела интенсивно развивается лактационная функция коров, которая протекает в условиях образования лактационной доминанты в центральной нервной системе. Нервно-гуморальная регуляция лактационной функции имеет большое биологическое и зоотехническое значение, обеспечивая, с одной стороны, продолжение вида, с другой, – способствуя повышению продуктивности коров.

В этот период интенсивный обмен веществ, все ресурсы организма коровы подчиняются процессу молокообразования и молокоотдачи. Селекционерам хорошо известно, что лактационная доминанта является главной предпосылкой в получении высокой молочной

продуктивности. На лактационной доминанте основан такой эффективный зоотехнический прием повышения продуктивности, как раздой коров. Однако интенсивная деятельность лактационной доминанты может иметь и отрицательные последствия, такие, как истончение костей, остеомалация, трудность своевременного запуска коров и т. д.

Учение о лактационной доминанте лучше помогает понять причины трудной оплодотворяемости высокопродуктивных коров в первую после родов охоту. У лактирующей коровы половая доминанта возникает в условиях функционирующей лактационной доминанты. Поэтому половая и лактационная доминанты как бы становятся антагонистами. Ряд генетиков рекомендуют при отборе высокопродуктивных коров особое внимание уделять репродуктивным признакам, так как возможна контрселекция между продуктивными и репродуктивными признаками.

Молочная продуктивность коров в зоотехнической практике нередко рассматривается исключительно с точки зрения собственно продуктивности, а не с точки зрения ее биологической и физиологической роли. В связи с этим при изучении генетической структуры популяций, характеризуемой селекционно-генетическими параметрами, специалисты часто рассматривают отдельные признаки молочной продуктивности и воспроизводительной способности изолированно.

Молочная продуктивность как сложный физиологический признак зависит от многих факторов. Селекционеры, занимавшиеся изучением зависимости между уровнем продуктивности коров и признаками воспроизводительной способности, установили, что высокий уровень продуктивности коров способствовал задержке появления течки, а также увеличению числа осеменений, необходимых для зачатия высокопродуктивных коров.

В. Дитен, анализируя данные по оплодотворяемости фризских коров в Нидерландах, сделал вывод, что высокопродуктивные коровы, записанные в племенные книги, менее плодовиты. Аналогичные исследования, проведенные в нашей стране, подтвердили вывод В. Дитена.

В селекции молочного скота до сих пор остается открытым вопрос о природе корреляции между молочной продуктивностью и воспроизводительной способностью. Известно, что естественный отбор приводит к стойкому генетическому улучшению приспособляемости

популяций к условиям среды, особенно в отношении таких признаков, как плодовитость и жизнеспособность. Односторонний отбор скота по показателям молочной продуктивности может рассматриваться как фактор, нарушающий биологическое равновесие животного, которое установилось на основе многовекового естественного отбора. Например, такие ведущие специалисты в области генетики и селекции молочного скота, как И. Иоганссон, Я. Рендель, О. Граверть, полагали, что взаимосвязь между молочной плодовитостью обусловлена только факторами внешней среды.

В то же время К. Майяла с помощью корреляционного анализа данных полусестер по отцу выявил небольшую генетическую корреляцию между этими признаками. Он считал, что в условиях широкого распространения искусственного осеменения и интенсивного использования быков-производителей необходимо тщательно выявлять связи между удоем и оплодотворяемостью дочерей быков и при отборе учитывать эти данные.

5.2.3. Генетические аспекты нарушений воспроизводительной способности коров

Огромный экономический ущерб молочному скотоводству наносят бесплодие, аборт, мертворождаемость и другие нарушения воспроизводительной функции коров. Бесплодие является полигенным признаком с альтернативной изменчивостью, то есть животное может быть плодовитым или стерильным.

Рядом ученых рассматривались факторы, влияющие на бесплодие животных. Для генетико-статистического анализа ими были использованы данные по телкам шведского и голландского скота, так как в этом возрасте можно наиболее точно установить влияние генотипа на воспроизводительную способность животных. Исследуемых телок распределяли по линиям и отцам. К бесплодным телкам относили тех животных, которые после нескольких осеменений оставались стерильными и выбраковывались из стада по причине бесплодия.

Частота бесплодных телок составляла в среднем 4,26 %, в том числе телок линий шведского происхождения 4,88 %, голландского – 2,27. Изменчивость признака бесплодия, измеряемая коэффициентом вариации, составляла 20 %. Таким образом, значения общей изменчи-

ности признаков молочной продуктивности и бесплодия существенно не отличались друг от друга. В селекционной работе необходимо также выявлять компоненты фенотипической изменчивости. Знание компонентов фенотипической вариации важно для обоснования методов, направленных на уменьшение или искоренение бесплодия. Так, при значительной величине компонента средовой вариации фенотипическая вариация образуется в основном за счет индивидуальных и средовых влияний, поэтому использование профилактических, фармакологических и гинекологических средств эффективно в борьбе с бесплодием. Наоборот, при высоком значении компонента генетической вариации основной причиной бесплодия являются генетические факторы, и использование указанных средств не даст большого эффекта.

В результате проведенного генетико-статистического анализа бесплодия был определен коэффициент наследуемости, который составил 0,016. Низкая степень наследуемости бесплодия свидетельствует о том, что генетические факторы имеют незначительное место в формировании этого признака. Этот факт характеризует генетическую стабильность признака плодовитости, которая обеспечивает развитие вида в пределах биологически оптимальных границ. Такую низкую наследуемость бесплодия выявили многие авторы.

Высокое значение средовой вариации (0,984) свидетельствует о том, что факторы среды играют решающую роль в формировании и развитии бесплодия. Поэтому при ведении современного хозяйства воздействием средовых факторов, главным образом проведением профилактических мероприятий, воздействием фармакологических средств, совершенствованием гинекологических исследований можно существенно снизить бесплодие животных.

Проведенные исследования по изучению влияния генотипа животных на их бесплодие показали, что имеется незначительная разница между линиями и между полусестрами по отцам. Для выявления достоверности разницы в породных группах животных по признаку с альтернативной изменчивостью был проведен популяционно-статистический анализ, который не выявил достоверной разницы по бесплодию между линиями. Поэтому полученные данные для конкретного стада, в котором были проведены исследования, показали, что различия между линиями разного происхождения в популяции следует считать случайными.

Значение критерия достоверности влияния генотипа на бесплодие телок оказалось ниже уровня первой ступени. Однако было бы неправильно на этом основании делать вывод об отсутствии влияния генотипа на бесплодие.

Существенное влияние на ухудшение воспроизводительной способности коров оказывает рождение мертвого плода. Специалисты, занимающиеся вопросами воспроизводства, считают, что рождение мертвых телят наносит большой экономический ущерб, тем более что последующая оплодотворяемость коров после появления мертворожденных телят на 13–14 % ниже нормы. Такие аномалии эмбрионального развития вызываются целым рядом наследственных и ненаследственных факторов. Достоверно выявлено, что повышенная частота мертворожденных телят наблюдается у первотелок.

На частоту мертворождаемости влияет инбридинг. Здесь мы имеем дело с инбредной депрессией. Установлено, что у крупного рогатого скота сильнее всего инбредная депрессия проявляется в отношении слабонаследуемых признаков, таких, как воспроизводительная способность, молочная продуктивность, не затрагивая содержание жира и белка в молоке.

С другой стороны, гетерозис отчетливо проявляется именно по признакам, которые как раз и подвержены инбредной депрессии. Такая реакция признаков на инбридинг и проявление гетерозиса связана с их генетической природой. Формирование таких признаков в основном зависит от влияния неаддитивных генов. В противоположность этому, признаки, не реагирующие на инбридинг и гетерозис, как правило, отличаются высокой наследуемостью и их развитие обусловлено влиянием аддитивных генов. Поэтому не удивительно, что признаки воспроизводительной функции при межпородном скрещивании отчетливо проявляют гетерозис.

Например, в опытах Висконсинского университета было установлено, что при спаривании инбредных быков с родственными инбредными коровами процент стельности оказался низким (36,8), тогда как при спаривании неродственных и неинбредных животных стельность после первого осеменения была нормальной (65,7).

Хотя аномалии эмбрионального развития вызываются целым рядом негенетических факторов, все же есть основания полагать, что не последнее место в формировании этого признака занимают и факторы генетического происхождения.

Ряд исследователей отмечают заметные различия по числу мертворожденных в потомстве разных отцов. Среди всех потомков различных быков процент мертворожденных колеблется от 0 до 0,09.

Так как процент мертворожденных телят зависит от их веса при рождении, представляют интерес данные наследуемости этого признака. Анализируя наследуемость и изменчивость живого веса телят при рождении, выявили влияние генетических и физиологических факторов на формирование этого признака. Было установлено, что живой вес телят при рождении определяется генотипом отца, а также возрастом и живым весом матери. Л.К. Эрнстом было установлено, что дочери с большой частотой будут наследовать мертворождаемость, если их матери характеризовались повторными отелами мертворожденных телят. Таким образом, предрасположенность к аномалиям эмбрионального развития в определенной степени обусловлена наследственными факторами.

Таким образом, оценка и отбор коров по воспроизводительной способности должны основываться на использовании закономерностей наследственности и изменчивости, что позволяет более эффективно проводить селекцию. Низкие показатели наследуемости воспроизводительной способности коров свидетельствуют о крайне малой эффективности селекции. Однако современная селекция молочного скота предусматривает отбор и оценку матерей будущих быков и быков для производства коров следующего поколения. Особое внимание следует обратить на правильный отбор будущих матерей быков. Матерей будущих быков следует отбирать с хорошей воспроизводительной способностью, которая должна всесторонне оцениваться за ряд отелов. У отобранных матерей будущих быков средний период между отелами не должен превышать 12–13 месяцев. Кроме того, у них не должно быть нарушений воспроизводительной функции, таких, как трудные отелы, мертворождаемость, аборт, так как в этиологии этих нарушений участвуют генетические факторы.

На генетическое совершенствование признаков воспроизводительной способности коров следующего поколения существенное влияние оказывают их отцы. Наличие такого генетического влияния быков в условиях сплошного искусственного осеменения открывает перед селекцией на повышенную плодовитость молочного скота хорошую перспективу.

Оценку маточного поголовья по таким признакам воспроизводительной способности, как возраст при плодотворном осеменении, оплодотворяемость после первого осеменения и вычисление индекса осеменения, следует проводить как можно раньше, начиная с момента первого осеменения телок. Если телки по этим признакам удовлетворяют экономическим и зоотехническим требованиям, то они должны оставаться в стаде для дальнейшего разведения. С возрастом коров селекционная оценка воспроизводительной способности должна уточняться.

Развитие продуктивных и репродуктивных признаков осуществляется на основе сложного взаимодействия органов лактирующей коровы. Высокий уровень молочной продуктивности отрицательно влияет на воспроизводительную способность коров.

В то же время опыт передовых зарубежных и отечественных хозяйств показывает, что применение современных достижений селекции, кормления и содержания коров может обеспечить сочетание высокой продуктивности с хорошей воспроизводительной способностью.

Большой экономический ущерб молочному скотоводству наносят нарушения воспроизводительной функции коров. Наряду с проведением профилактических мероприятий, совершенствованием гигиеникологических исследований и ранней диагностикой необходимы и генетические методы борьбы с бесплодием, мертворождаемостью и другими нарушениями воспроизводительной способности коров.

5.3. Методы оценки и отбора быков по их воспроизводительной способности

5.3.1. Оценка и отбор быков по фенотипу

Оценка и отбор генетически выдающихся быков-производителей, генотип которых тиражируется на значительные массивы скота, имеет огромное значение для селекции, так как генетический прогресс популяции зависит от широкого использования наиболее ценных производителей, проверенных по собственным показателям, по качеству их предков и потомков.

К основным собственным показателям, характеризующим фенотипические особенности производителей, относятся количество и ка-

чество спермопродукции и ее оплодотворяющая способность. Важное значение имеет такой показатель, как продолжительность срока племенного использования быков, что позволяет накопить от каждого производителя необходимый запас спермы для дальнейшего ее использования.

На племенных станциях значительный процент быков-спермодоноров выбраковывается преждевременно. Основными причинами выбытия служат плохое качество семени, неспособность к криоконсервации спермы у некоторых быков-производителей, импотенция. Это может быть следствием неправильной эксплуатации производителей, либо обусловлено наследственностью.

Г.Д. Пепина, А.И. Жигачёв отмечают, что в отечественном скотоводстве ежегодно выбывают 20–21 % производителей из-за снижения половой потенции, средний срок использования быков составляет 5–6 лет [22, 10].

На Украине ежегодный процент выбытия пятилетних быков составляет 27,6 %, к 7-летнему возрасту выбывают 54,5 %, к 12-летнему возрасту – 98 % [14]. В Латвии по зоотехническим причинам выбывают 19,2 % быков и 27,7 % по причине андрологических болезней и расстройств, включающих снижение активности и концентрации спермы, непригодности к криоконсервированию, болезней половой системы, расстройств половых рефлексов [4].

Средняя продолжительность использования быков на станциях искусственного осеменения составляет 3–4 года, а средний возраст браковки – 5–6 лет. Из-за ранней выбраковки число живых быков, оцененных по качеству потомства и используемых на станциях искусственного осеменения, очень незначительно.

Например, в исследованиях, проведенных в течение ряда лет в ОАО «Красноярскагроплем», было установлено, что среди 955 быков, выбывших за весь исследуемый период, по причине андрологических болезней выбыли 95 животных, что составило 10 % [33]. Причины выбытия быков из племпредприятия отражены в таблице 5.4.

Обращает на себя внимание тот факт, что по причине достаточного накопления семени выбыли только 14 % быков-производителей, а 86 % быков выбыли по другим причинам. Значительное количество быков (442 гол.) выбыли по другим причинам, которые в основном включают в себя зоотехнический брак или выранжировку.

**Таблица 5.4 – Причины выбытия быков-производителей из стада
ОАО «Красноярскагроплем»**

Показатель	Выбыло быков-спермодоноров	
	Всего, гол.	К общему поголовью выбывших животных, %
Спастический парез	70	7,3
Аномалии половой системы	95	10,0
Заболевания конечностей	107	11,2
Болезни желудочно-кишечного тракта	37	3,9
Буйный нрав	17	1,8
Инфекции	51	5,3
Достаточно семени	134	14,0
Непереживаемость семени	2	0,2
Прочее	442	46,3
Итого	955	100,0

В структуре заболеваний половой системы основную долю составили некроспермия, олигоспермия и аспермия (рис.).



*Структура андрологических заболеваний и расстройств
у быков-спермодоноров ОАО «Красноярскагроплем»*

Таким образом, эти данные еще раз подтверждают необходимость фенотипической оценки быков-спермодоноров.

Повышение воспроизводительной способности быков и увеличение срока их эксплуатации позволят создать необходимый запас семени для его длительного хранения в замороженном виде и

тем самым обеспечить отбор и массовое использование наиболее ценных производителей после проверки качества их потомства. При этом, создавая оптимальные зоотехнические условия и совершенствуя технику искусственного осеменения, следует организовать тщательный отбор быков по их воспроизводительной способности.

Для правильной оценки быков необходимо знать факторы, определяющие разнообразие основных показателей их воспроизводительной способности. Эти факторы можно классифицировать на *генетические*, *паратипические* (факторы среды) и *физиологические*. Плодовитость быков характеризуется комплексом показателей: оплодотворяющей способностью спермы, объемом эякулята, концентрацией сперматозоидов, подвижностью, резистентностью, способностью к замораживанию и т. д. При оценке быков по этим показателям в популяции наблюдается большое их разнообразие. Во-первых, отмечаются межпородные различия. Так, например, у быков черно-пестрой породы средний объем одного эякулята составляет 5,1 мл, у быков красной датской породы – 5,0, у быков джерсейской – 4,5, у быков голландской черно-пестрой породы – 3,7 мл. Межпородные различия по этому показателю в некоторой степени объясняются величиной живого веса. Если быки черно-пестрой породы при среднем живом весе 966 кг дают 5,15 мл семени, то быки голландской черно-пестрой породы, которые на 131 кг легче (835), имеют объем эякулята всего 3,71 мл. По объему эякулята межпородные различия установлены многими исследователями.

Установлено, что объем эякулята, концентрация сперматозоидов и их подвижность во многом зависят от здоровья животных, их возраста, условий кормления, времени года, частоты использования, условий взятия семени и другого. Степень изменчивости физиологических показателей семени колеблется в следующих пределах: объем эякулята от 16,7 до 34,7 %, концентрация от 13,6 до 28,9 % [2].

Давно известно, что одним из факторов, отрицательно влияющих на плодовитость, является инбридинг. Близкородственное разведение, применяемое в течение длительного времени, приводит к постепенному ослаблению потомства, снижению эффективности обмена веществ и появлению дегенеративных комплексов, снижению плодовитости и, наконец, бесплодию. С этим явлением встретились животноводы еще при создании наиболее известных пород крупного рогатого окота. В этом отношении показательным примером является

опыт Висконсинского университета в США, о котором мы уже говорили, где установлено, что количество оплодотворенных коров при тесном родственном разведении составило 36,8 % по сравнению с 65,7 % при неродственном разведении. Частота проявления гибели эмбрионов у инбредных коров значительно выше, чем у аутбредных. Аналогичные данные приводят многочисленные отечественные и зарубежные исследователи.

Основным признаком плодовитости быка следует считать оплодотворяющую способность его семени, измеряемую процентом коров, не пришедших вторично в охоту через 60–90 дней после первого осеменения. Быков, имеющих низкую оплодотворяющую способность семени, следует исключать из воспроизводства.

При оценке оплодотворяющей способности спермы быков необходимо учитывать условия хозяйства и проводимую в них зоотехническую и ветеринарную работу по организации искусственного осеменения. В стадах с удовлетворительными и стабильными условиями кормления и содержания скота, а также с хорошо налаженной работой по искусственному осеменению, можно наиболее правильно оценить оплодотворяющую способность семени быков и на основании полученных результатов разработать мероприятия по отбору родителей с учетом их воспроизводительной способности.

5.3.2. Оценка быков по генотипу

Оценке быков по генотипу в настоящее время уделяют большое внимание. Некоторые ученые, такие, как Р. Эверет, Н.В. Мисостова, отрицают возможность повышения плодовитости скота. Другие авторы, наоборот, считают, что им удалось подтвердить своими исследованиями значение наследственной плодовитости. Так, Т. Бонадонна, изучая зависимость половых функций быков от наследственности с учетом действия фенотипических факторов на монозиготных близнецах, установил, что средний объем эякулята, концентрация семени, общее число сперматозоидов в определенной степени обуславливаются наследственными особенностями быков. По перечисленным показателям различия между парами близнецов были выше, чем различия между близнецами, находившимися в разных условиях содержания. Обобщенные данные о коэффициентах наследуемости по разным породам приведены в таблице 5.5.

Рядом авторов установлены различия по количественным и качественным показателям семени между быками отдельных линий, что свидетельствует о влиянии наследственности на эти показатели. Были установлены коэффициенты корреляции между показателями отцов-быков и их сыновей: по объему эякулята – 0,70, по концентрации – 0,34, по переживаемости – 0,43 [2].

Таблица 5.5 – Коэффициенты наследуемости основных параметров воспроизводительной способности быков

Порода	Коэффициент наследуемости		
	объем эякулята	концентрация сперматозоидов	оплодотворяющая способность
Симментальская	0,33-0,65	0,19	0,18
Черно-пестрая	0,42-0,94	0,04-0,42	0,3
Костромская	0,68	0,88	-

Сравнительно высокая степень генетического разнообразия и фенотипического сходства выявлена по оплодотворяющей способности быков 0,49 и 0,30 соответственно. По данным К. Майала, коэффициент наследуемости оплодотворяющей способности варьирует в пределах 0,3–0,5. Можно полагать, что высокая наследуемость оплодотворяющей способности семени быков оказывает большое влияние на плодовитость коров. Эта закономерность особенно четко проявляется на телках. Известно, что по массовым данным оплодотворяемость телок после первого осеменения выше, чем у коров, и в среднем составляет 65%.

Отмечено и другое обстоятельство: часть производителей с повышенным уровнем воспроизводительной способности устойчиво передают это качество не только сыновьям, но и внукам, то есть по этому признаку проявляется их препотенция.

Шведскими учеными были проведены исследования по влиянию хромосомных транслокаций на проявление эмбриональной смертности. Было установлено, что быки красной шведской породы с нарушениями в строении хромосомного аппарата лейкоцитов повышают

эмбриональную смертность коров на 8–14 %, поэтому в селекционной практике Швеции организованы контроль и отбор быков по хромосомным транслокациям.

В настоящее время большое внимание уделяется выбраковке производителей, в генотипе которых установлено наличие летальных генов. В связи с организацией длительного хранения семени в замороженном виде возникает вопрос об оценке и отборе быков по устойчивости их семени к криоконсервации, так как из практики работы станций искусственного осеменения известно, что семя быков имеет неодинаковую устойчивость к низким температурам.

В процессе криоконсервации происходит множественное изменение акросомы и средней части хвоста. Защита гамет от повреждения зависит от состава и фазового состояния мембранных липидов. Установлено экспериментально, что состав мембранных липидов генетически детерминирован [20, 21]. Липидные компоненты мембран определяют характер и размеры криповреждений клеток, которые можно рассматривать как специфическую реакцию на холодовое воздействие.

Структурные дефекты мембраны могут служить местом атаки разных повреждающих факторов – осмотических сил, лиотропных ионов, катализаторов, токсинов и других факторов, что приводит к вторичным биохимическим повреждениям [3, 4].

Сперматогенез – относительно длительный, мультифакторный процесс. Его течение, а следовательно, и результат – нормально сформированные жизнеспособные спермии, – зависят как от врожденных функциональных способностей организма животного, так и от ряда экзогенных факторов.

Выявление доли влияния каждого такого фактора на сперматогенез поможет оптимизировать условия содержания и эксплуатации быков-спермодоноров и в результате получать от них высококачественную сперму, повысить экономическую эффективность производства спермодоз.

Например, проведенные исследования на поголовье быков-спермодоноров в ОАО «Красноярскагроплем» позволили сделать вывод, что в период становления половых функций (возраст от 18–20 месяцев до 4 лет) сперма быков более подвержена температурному шоку, чем сперма быков в период активных половых функций (возраст от 4 до 10 лет). Хотя есть мнение Т.П. Ильинской и В.С. Анто-

нюк [12] о том, что качество спермы и долголетие племенной службы быков определяется не столько их возрастом, сколько состоянием здоровья, крепостью конституции, условиями использования и содержания.

Наиболее низкая переживаемость семени была отмечена в весенне-летний период, что совпадает с данными В.П. Кононова и О.Н. Дьякевича [13], которые отмечают, что сперма быков-спермодоноров зимнего периода взятия обладает более высокой биологической полноценностью, чем взятая летом. Авторы рекомендуют в летний период сократить частоту взятия спермы у производителей, чтобы повысить их воспроизводительную функцию, и снизить долю семени более низкого качества, полученного летом.

Кроме того, исследователями было установлено, что сперма некоторых быков независимо от возраста и сезона года имела низкую способность к криоконсервации, что может говорить о неспособности спермиев некоторых быков переносить криоконсервацию. К сожалению, с экономической точки зрения этот производитель не был ценен для получения спермы, и криоконсервация нежелательна [33].

Таким образом, сравнительно высокая степень наследуемости и повторяемости количественных и качественных показателей спермопродукции и ее оплодотворяющей способности, способности к криоконсервации, а также наличие в популяциях быков с лучшим сочетанием по комплексу признаков, указывают на возможности отбора быков с учетом их воспроизводительной способности.

5.3.3. Корреляция между основными показателями воспроизводительной способности быков

Основные показатели воспроизводительной способности скота, так же, как и другие хозяйственно полезные признаки животных, находятся в тесной зависимости. Как уже отмечалось, изменчивость показателей воспроизводительной способности скота зависит от влияния многих физиологических, паратипических и генетических факторов. Изменчивость этого признака во многом зависит и от методов отбора скота.

Многочисленные исследователи изучали связь между основными показателями воспроизводительной способности быков. По данным Г.У. Солсбери и Н.Л. Ван-Демарка [25], получены следую-

шие значения коэффициентов корреляции: между концентрацией сперматозоидов и объемом эякулята $-0,23$, выживаемостью от $-0,15$ до $+0,05$ и оплодотворяемостью $+0,4$; объемом эякулята и подвижностью сперматозоидов от $-0,03$ до $+0,37$, выживаемостью от $+0,07$ до $+0,69$, оплодотворяемостью $-0,08$; первоначальной подвижностью сперматозоидов и выживаемостью $+0,36$, оплодотворяемостью $+0,34$.

В других работах установлено, что оплодотворяющая способность семени быков связана с подвижностью и концентрацией сперматозоидов, процентом морфологически нормальных сперматозоидов, а также с некоторыми показателями их метаболической активности. Между оплодотворяемостью и объемом эякулята установлена незначительная отрицательная корреляция с колебаниями от $+0,03$ до $-0,30$. Увеличение объема эякулята у быков способствует некоторому снижению концентрации сперматозоидов ($r = -0,11 - -0,62$). Многие исследователи пришли к выводу, что связь оплодотворяемости с качеством эякулятов проявляется в основном в популяции быков. При анализе качества семени отдельных эякулятов производителей эта зависимость часто отсутствует.

Н.З. Басовский и Б.П. Завертяев [2] изучали связь между основными параметрами воспроизводительной способности быков по усредненным за год эякулятам 572 производителей.

При изучении зависимости объема эякулята быков от их живого веса установлено, что у молодых быков в возрасте до трех лет корреляция между этими признаками сравнительно высокая и по красным датским быкам она соответственно равна $+0,48$. Особенно эта зависимость существенна у растущих производителей в возрасте от 1 до 2 лет ($r = +0,7 - +0,8$).

Рост объема эякулята у этих быков авторы связали с увеличением размера их семенников. У зрелых быков взаимосвязь между размером тела и размером семенников незначительна. Зависимость объема эякулята от живого веса приведена в таблице 5.6.

**Таблица 5.6 – Зависимость объема эякулята от живого веса
полновозрастных производителей [2]**

Живой вес, кг	Порода					
	черно-пестрая		голландская черно-пестрая		красная датская	
	Кол-во голов	Средний объем эякулята, мл	Кол-во голов	Средний объем эякулята, мл	Кол-во голов	Средний объем эякулята, мл
До 800	24	4,15	35	2,82	18	3,99
801-900	65	4,55	42	3,86	34	3,85
901-1000	203	4,8	60	3,89	15	3,34
1001-1050	110	5,17	35	3,03	-	-
1051-1100	83	5,34	-	-	-	-
1101-1150	58	5,7	-	-	-	-
1151 и более	29	5,37	-	-	-	-
Всего	572	-	172	-	67	-
В среднем	-	5,07	-	3,47	-	3,78

Между другими признаками спермопродукции быков были установлены следующие взаимосвязи: концентрация семени положительно коррелирует с переживаемостью (0,30–0,48), резистентностью (0,27–0,40) и интенсивностью дыхания (0,22–0,59). Между концентрацией и объемом эякулята по полновозрастным быкам не установлена достоверная зависимость ($r = -0,3 - + 0,12$). По молодым производителям в возрасте до 3 лет была установлена связь между этими признаками отрицательная и достоверная.

Таким образом, для правильной оценки и отбора быков по их воспроизводительной способности необходимо учитывать селекционно-генетические параметры, в том числе взаимосвязь между разными показателями воспроизводительной способности.

Контрольные вопросы

1. Приведите примеры качественных и количественных признаков воспроизводительной способности коров и быков-производителей.
2. Как можно рассчитать частоту летального рецессивного аллеля в стаде?
3. В чем состоит метод испытания быков на нежелательные аллели по И. Иогансону?
4. Сколько надо получить потомков от быка-производителя для достоверного выявления на рецессивный аллель, если стадо насчитывает 20556 голов коров и их искусственно осеменяли спермой 20 быков-производителей? В данном стаде от 20556 коров получены 160 телят с пупочными грыжами.
5. Объясните, в чем заключается сложность ведения генетического анализа по количественным признакам?
6. Дайте определение понятию «коэффициент наследуемости».
7. Дайте характеристику метода коэффициента путей, предложенную С. Райтом.
8. Какими методами можно определить наследуемость?
9. С какой целью используется дисперсионный анализ при оценке воспроизводительных качеств скота?
10. Дайте определение терминам «корреляция» и «регрессия». Расскажите об индексе плодовитости коров по К. Уилкоксу. Приведите формулу расчета.
11. Расскажите о методике Й. Дохи, приведите формулу.
12. Объясните, чем коэффициент воспроизводительной способности (КВС) отличается от коэффициента использования воспроизводительных способностей (КИВСК).
13. Как влияет межотельный период и возраст коров при первом отеле на воспроизводительные способности коров?
14. Объясните, в чем состоит суть учения о лактационной доминанте?
15. Укажите причины преждевременной выбраковки быков-спермодоноров из станций племпредприятий.
16. Расскажите об оценке быков-спермодоноров по генотипу.
17. Если коэффициент корреляции между удоем и процентным содержанием жира в молоке коров отрицательный, что это значит? А если коэффициент корреляции положительный?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Знание теоретических основ селекции необходимо для успешного осуществления селекционных программ. Селекционно-племенная работа с животными опирается на достижения генетики. В основу системы генетического совершенствования пород животных положена углубленная оценка генотипа, целенаправленный поиск удачных сочетаний пар и пород при скрещивании.

В основе селекционной работы лежит генетический анализ наследования количественных и качественных признаков. Изложенные в учебном пособии особенности наследования признаков разных категорий помогут студенту прогнозировать продуктивность выводимых пород, а также изучать генетическую структуру и генетические процессы в стадах и популяциях.

Изучив причины и виды мутаций, студент сможет эффективно работать со стадом и вести мониторинг вредных мутаций, разрабатывать программы, направленные на выявление и выбраковку животных с нежелательными аллелями.

Поскольку большинство хозяйственно полезных признаков относится к числу количественных (имеющих экономическое значение), студент знакомится с расчетом общепринятых статистических параметров (средние арифметические, среднее квадратическое отношение, варiances). Это позволит дать характеристику родительским формам, потомству первого, второго и третьего поколения, а также обратных скрещиваний потомков первого поколения с родительскими формами.

В результате миграции, эмиграции, отбора и подбора изменяется частота генов и генотипов в стаде и популяции, и это дает возможность научиться применять популяционный метод в селекции. Кроме того, изложенные факторы, определяющие генетический прогресс стада, позволят эффективно вести селекцию животных на гетерозис.

Практические задания помогут студенту в освоении и закреплении теоретического материала, а изложенные теоретические основы селекции помогут грамотно вести племенную работу с животными, прогнозировать и достигать высоких результатов в работе.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бакай, А.В. Генетика: учеб. пособие / А.В. Бакай, И.И. Кочиш, Г.Г. Скрипченко. – М.: КолосС, 2007. – 448 с.
2. Басовский, Н.З. Селекция скота по воспроизводительной способности / Н.З. Басовский, Б.П. Завертяев. – М.: Россельхозиздат, 1975. – 143 с.
3. Белоус, А.М. Криоконсерванты / А.М. Белоус, М.И. Шраго, Н.С. Пушкарь. – Киев: Наукова думка, 1979. – 197 с.
4. Белоус, А.М. Структурные изменения мембран при охлаждении / А.М. Белоус, В.А. Бондаренко. – Киев: Наукова думка, 1982. – 254 с.
5. Блохина, Т.В. Фелинология: учеб. пособие / Т.В. Блохина. СПб.: Лань, 2014. – 320 с.
6. Бодрова, С.В. Разведение с основами частной зоотехнии: учеб.-метод. пособие / С.В. Бодрова, Н.М. Бабкова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2010. – 186 с.
7. Визнер, Э. Ветеринарная патогенетика / Э. Визнер, З. Виллер. – М.: Колос, 1979. – 424 с.
8. Генетические основы селекции животных: учебник / В.Л. Петухов [и др.]. – М.: Агропромиздат, 1989. – 448 с.
9. Емельянов, А.В. Генетические аспекты наследуемости болезней крупного рогатого скота / А.В. Емельянов // Ветеринария. – 1990. – № 3. – С. 54–56.
10. Жигачёв, А.И. Оценка производителей на скрытые генетические дефекты / А.И. Жигачёв // Зоотехния. – 2001. – № 2. – С. 10–12.
11. Завертяев, Б.П. Генетические методы оценки племенных качеств молочного скота / Б.П. Завертяев. – Л.: Агропромиздат, 1986. – 256 с.
12. Ильинская, Т.Г. Физиологические основы рационального использования производителей сельскохозяйственных животных / Т.Г. Ильинская, В.С. Антонюк. – Минск: Урожай, 1975. – 112 с.
13. Кононов, В.П. Половая активность быков по сезонам года / В.П. Кононов, О.Н. Дьякевич // Зоотехния. – 1997. – № 5. – С. 20–22.
14. Кот, М.М. Племенные качества быков чёрно-пёстрой и голштинской пород при чистопородном разведении и скрещивании / М.М. Кот, В.Т. Хороших // Изв. Тимиряз. с.-х. акад. – 1989. – № 6. – С. 104–112.

15. *Кочиш, И.И.* Птицеводство: учебник / *И.И. Кочиш, М.Г. Петраш, С.Б. Смирнов.* – М.: КолосС, 2004. – 407 с.
16. *Красота, В.Ф.* Разведение сельскохозяйственных животных / *В.Ф. Красота, Т.Г. Джапаридзе.* – М.: ВНИИплем, 1999. – 376 с.
17. *Курбатов, А.И.* Практикум по генетике / *А.И. Курбатов;* Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 1987. – Ч. 2. – 208 с.
18. *Мамонтов, С.Г.* Биология: учебник / *С.Г. Мамонтов.* – М.: Академия, 2006. – 576 с.
19. Морфологические исследования спермопродукции быков-производителей в зависимости от линейной принадлежности / *Е.В. Четвертакова* [и др.] // Вестн. КрасГАУ. – 2003. – Вып. 2. – С. 125–128
20. *Нарижный, А.Г.* Влияние антиоксидантов и способов криоконсервации на пероксидацию липидов в сперме / *А.Г. Нарижный, А.С. Ерохин, М.Ф. Рочев* // Докл. Рос. акад. с.-х. наук. – 1993. – № 6. – С. 32–35.
21. *Наука, В.А.* Криоконсервация спермы животных – техническая основа крупномасштабной селекции / *В.А. Наука* // Мат-лы 5-го съезда Всесоюз. общества генетиков и селекционеров. – М., 1987. – 142 с.
22. *Пепина, Г.Д.* Изменчивость и наследуемость воспроизводительной способности молочного скота / *Г.Д. Пепина* // Мат-лы 1-й конф. молодых ученых. – Л., 1969.
23. *Плохинский, Н.А.* Руководство по биометрии для зоотехников / *Н.А. Плохинский.* – М.: Колос, 1969. – 256 с.
24. *Реймерс, Н.Ф.* Популяционный биологический словарь / *Н.Ф. Реймерс.* – М.: Наука, 1991. – 536 с.
25. *Солсбери, Г.У.* Теория и практика искусственного осеменения коров в США / *Г.У. Солсбери, Н.Л. Ван-Демарк.* – М.: Колос, 1966. – 526 с.
26. *Тихомирова, М.М.* Генетический анализ: учеб. пособие / *М.М. Тихомирова.* – Л.: Изд-во ЛТУ, 1990. – 280 с.
27. *Четвертакова, Е.В.* Ветеринарная генетика: курс лекций / *Е.В. Четвертакова;* Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2016. – 99 с.
28. *Четвертакова, Е.В.* Ветеринарная генетика: лаборатор. практикум / *Е.В. Четвертакова;* Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2016. – 100 с.

29. Четвертакова, Е.В. Динамика частоты аномалий половой системы у быков-производителей / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова // Актуальные вопросы зоотехнической науки и практики как основа улучшения продуктивных качеств и здоровья животных: мат-лы II Междунар. науч. конф. (Ставрополь, 17–19 июня 2003 г.). – Ставрополь, 2003. – С. 208–209.

30. Четвертакова, Е.В. Научно-практические методы контроля генофонда крупного рогатого скота Красноярского края / Е.В. Четвертакова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2016. – 216 с.

31. Четвертакова, Е.В. Теоретические основы селекции: курс лекций / Е.В. Четвертакова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2012. – 92 с.

32. Четвертакова, Е.В. Уровень аномальных спермиев как критерий стабильности воспроизводительных функций быков разного экогенеза / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства: мат-лы VI Междунар. науч.-производ. конф. (Горки, Беларусь, 19–20 июня 2003 г.). – Горки, 2003. – С. 323–326.

33. Четвертакова, Е.В. Эколого-генетические аспекты реализации репродуктивного потенциала быков-спермодоноров: монография / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2009. – 188 с.

34. Щипков, В.П. Общая и медицинская генетика: учеб. пособие / В.П. Щипков, Г.Н. Кривошеева. – М.: Академия, 2003. – 256 с.

ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ

Аддитивные гены – гены с однозначным действием (их действие суммируется).

Аллели множественные – серия аллелей одного гена. Локализуются в одном и том же локусе. Возникают друг от друга путем мутаций. Часто образуют последовательность, в которой каждый предыдущий член (слева направо) доминирует над последующим.

Аллель, аллеломорфа, аллельный ген – различные формы одного и того же гена, расположенные в одинаковых участках (локусах) гомологичных (парных) хромосом. А. определяет варианты развития одного и того же признака. Распространенные в природе А., обуславливающие характерные для вида признаки, называются А. «дикого типа», а происходящие от них А. с измененной структурой гена – *мутантными*. В нормальной диплоидной клетке может присутствовать не более двух А. одного локуса одновременно. В одной гамете два А. не могут находиться. Для большинства генов известны только два А. (аллельная пара), однако иногда встречаются серии множественных А., возникающих путем мутаций состояний одного локуса хромосомы и отличающихся по своему проявлению. Наследование признаков, определяемых А. (как парными, так и множественными), подчиняется законам Г. Менделя. Учение об А. имеет большое значение в генетике, медицине и селекции. Наличие нескольких А. каждого гена обеспечивает определенный уровень генетического разнообразия (например, три А. обуславливают существование четырех основных групп крови у человека) и определяют существование разных форм одного и того же заболевания (например, анемии – «малокровия»), специфических признаков у животных, в том числе влияющих на их хозяйственную производительность, устойчивость к болезням и т. д.

Альбинизм – врожденное отсутствие нормальной для данного вида организмов пигментации. У животных и человека альбинизм выражается в отсутствии пигментации кожи, волосяного покрова и радужной оболочки глаз. Особи, частично или полностью лишенные пигментации («белые»), называют частичными или полными *альбиносами*.

Амниоцентез – метод пренатальной диагностики генетических аномалий.

Анализирующее скрещивание – 1) скрещивание между гетерозиготой (по одному или более локусам) и соответствующей рецес-

сивной гомозиготой; 2) скрещивание особи с доминантным фенотипом с рецессивной гомозиготой (анализатором). Позволяет выяснить генетическую структуру испытуемого организма гомо- или гетерозиготность.

Андрогенез – развитие яйцеклетки с ядром только мужского происхождения, образовавшегося в яйцеклетке в момент, когда материнское ядро уже почему-либо погибло, из ядер двух сперматозоидов (один сперматозоид, несущий гаплоидный набор хромосом, не может дать начало вполне жизнеспособному зародышу).

Аномалия – любое отклонение от известной нормы, среднего состояния. В биологии слабая аномалия часто не отличима от нормальной изменчивости.

Анэуплоидия (гетероплоидия) – изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному числу, например, при **моносомии** теряется одна хромосома из набора ($2n-1$), при **нуллисомии** отсутствует одна пара гомологичных хромосом ($2n-2$), а добавление к набору одной и более хромосом ведет к возникновению **трисомии** ($2n+1$), которая является частным случаем полисомии.

Аутбридинг – скрещивание особей одного вида, не состоящих в непосредственном родстве.

Аутополиплоидия – более чем кратное изменение числа хромосом у данного вида. В результате возникают полиплоидные особи, имеющие более двух гомологичных хромосом. Иногда вместо термина «аутополиплоидия» используется термин «аутоплоидия».

Аутосома – хромосома, морфологически идентичная со своей гомологичной парой. Все обычные – неполовые.

Биометрия – совокупность приемов планирования и обработки данных биологического исследования методами математической (вариационной) статистики. Обычно биометрия предполагает выбор статистической модели, статистический анализ результатов эксперимента или наблюдения, проверку соответствия избранной модели экспериментальным данным или наблюдаемым в природе явлениям. Как правило, определяют характер распределения величин (среднее их значение, моду, наиболее часто встречающуюся величину, вероятные пределы колебания наследуемых величин и т. д.), математическую достоверность полученных результатов, статистические связи, например, между суточным удоем и жирномолочностью.

Бонитировка – оценка животных по племенным и продуктивным качествам для определения их племенной ценности.

Гамета – половые, или репродуктивные, клетки с гаплоидным (одинарным) набором хромосом – женские (яйца, или яйцеклетки) и мужские (сперматозоиды, спермии, живчики). Г. обеспечивают передачу наследственной информации от родителей потомкам. При слиянии разнополых гамет развивается новая особь (иногда группа особей) с наследственными признаками обоих родителей, распределяющимися по законам Г. Менделя. Гаметы одинаковой величины называют *изогаметами*, неодинаковой – *анизогаметами*, более крупные – *макрогаметами*, более мелкие – *микрогаметами*. В результате слияния разнополых гамет образуется диплоидная зигота. Развитие организма из неоплодотворенной гаметы – *партеногенез*.

Гаметогенез – процесс образования и развития половых клеток – гамет – женских (*оогенез*) и мужских (*сперматогенез*). Гаметогенез происходит в результате многих перестроек, иногда (у растений) очень сложным способом, но всегда в конечном итоге образуются гаплоидные гаметы.

Гаплоид – клетка (ее ядро) или особь с одинарным (гаплоидным) набором непарных хромосом, образующимся в результате редукционного деления (мейоза). Гаплоидны половые клетки (гаметы), некоторые стадии развития организмов, обычно размножающиеся бесполым путем (водоросли, грибы). У большинства животных и человека гаплоидны только половые клетки.

Ген – *наследственный фактор*, единица наследственного материала (генетической информации) – определенный участок молекулы ДНК у высших организмов и РНК у вирусов и фагов, расположенная в определенном участке (локусе) данной хромосомы (у эукариот) или генетическом материале (у прокариот). Совокупность всех генов организма составляет генотип. Каждый ген включает от нескольких сотен до 1500 нуклеотидов и отвечает за синтез определенного белка (полипептидной цепи), фермента, контролируя их образование, гены управляют всеми химическими реакциями организма, и поэтому определяют его признаки. На ДНК-матрице гена синтезируется информационная РНК, которая затем сама служит матрицей для синтеза белка. Следовательно, ген служит основой системы ДНК → РНК → белок. Важнейшее свойство гена – сочетание их высокой устойчивости (неизменяемости в ряду поколений) со способностью к наследуе-

мым изменениям – мутациям, служащим основой изменчивости организмов, дающим материал для естественного отбора. Дискретное наследование задатков было открыто в 1865 году австрийским (чешским) естествоиспытателем Г. Менделем (1822–1884). В 1909 году датский генетик В. Иогансен (1857–1927) назвал их генами.

Ген мутационный – ген, в котором произошли перестройки или нарушения порядка расположения нуклеотидов, то есть мутация. От гена мутационного следует отличать *ген-мутатор*, который увеличивает частоту мутаций других независимых генов. Мутационный ген может быть доминантным или рецессивным.

Генетика – дисциплина, изучающая механизмы и закономерности наследственности и изменчивости организмов, методы управления этими процессами. Основы современной генетики заложены австрийским (чешским) естествоиспытателем Г. Менделем (1822–1884), открывшим законы наследственности (1865), и американской научной школой Т. Моргана (1866–1945), обосновавшего хромосомную теорию наследственности в течение первых двух десятилетий нашего века. Значительную роль в развитии генетики сыграли работы Н.И. Вавилова (1887–1943), Н.К. Кольцова (1872–1940), С.С. Четверикова (1880–1959), А.С. Серибровского (1892–1948) и других советских ученых. Генетика включает ряд отраслей по объектам исследования (Г. микроорганизмов, растений, животных, человека) и практическому приложению (медицинская генетика и т. п.). Генетика тесно связана с молекулярной биологией, цитологией, эволюционным учением, селекцией. Данные генетики имеют большое значение для медицины, генной инженерии, биотехнологии и других областей науки.

Генетический анализ – совокупность методов изучения наследственных свойств организма.

Генетический груз – генетические нарушения, уменьшающие приспособленность индивидуумов или популяций.

Генокопия – возникновение внешне сходных фенотипических признаков под воздействием генов, расположенных в различных участках хромосомы или в различных хромосомах. Генокопия – следствие контроля признаков сразу многими генами. Многоэтапный биосинтез молекул в клетке может приводить к одинаковому результату – отсутствию конечного продукта реакций, вызванных мутацией, а следовательно, к одинаковому изменению фенотипа. Например, из-

вестны рецессивные аллели различных генов, расположенных в разных хромосомах дрозофилы, но каждый из них обуславливает одинаковую ярко-красную окраску глаз мушки. Строго говоря, изменения фенотипа отличаются друг от друга, поскольку исходные изменения происходят на разных этапах биосинтеза, но внешне разница не всегда заметна.

Геном – 1) совокупность генов, содержащихся в гаплоидном (одинарном) наборе хромосом данной клетки, данного вида организмов. В гаплофазе деления диплоидной клетки она содержит один геном, в диплофазе – два, один из которых введен в зиготу женской, а другой – мужской гаметой. Размер генома (молекулярная масса ДНК, приходящаяся на одну гаплоидную клетку) растет, соответствует эволюции, например, размеры молекулы ДНК, их молекулярная масса увеличиваются в последовательности: фаг – $3,6 \times 10^6$, кишечная палочка – $2,5 \times 10^9$, лилия – $6,1 \times 10^{13}$, но у животных эти показатели меньше, чем у растений: дрозофила – $1,1 \times 10^{11}$, мышь – $1,7 \times 10^{12}$, человек – $1,0 \times 10^{12}$; 2) совокупность наследственных признаков, локализованных в ядре клетки.

Генотип – совокупность (система) всех наследственных задатков особи, наследственная основа организма, составленная совокупностью генов (геномом), а также неядерных – цитоплазматических и пластидных (плазмон) ее носителей. Каждый ген находится в сложном взаимодействии с остальными и с плазмомом; генотип – это сложно взаимодействующая система наследственных задатков данной клетки или организма, включая аллели генов, характер их сцепления в хромосомах и наличие хромосомных перестроек.

Генофонд – 1) совокупность генов (аллелей) группы особей, популяций или вида, в пределах которых они характеризуются определенной частотой встречаемости (генет.); 2) вся совокупность видов живых организмов с их проявившимися и потенциальными наследственными задатками (охрана природы).

Гены, сцепленные с полом, – гены, локализованные в половых хромосомах. Их наследование зависит, например, в случае Х-сцепленных генов, от направления скрещивания.

Гетерогаметный пол – пол, у которого в процессе мейоза образуются два типа гамет, различающихся по составу половых хромосом. У человека и дрозофилы – это мужской пол; в гонадах мужских особей формируются Х- и У-содержащие сперматозоиды.

Гетерозигота, гетерозиготность – содержание в клетках тела разных генов данной аллельной пары, например, Aa , возникающее вследствие соединения гамет с разными аллелями, например, A и a . При размножении происходит расщепление на особи, несущие признаки, контролируемые аллелями A и a . Одна и та же особь может быть гетерозиготной в отношении одной или нескольких аллельных пар генов и гомозиготной в отношении других генов.

Гетерозис – «гибридная сила», или «гибридная мощность», – ускорение роста, увеличение размеров, повышение жизнестойкости и плодовитости гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами животных. Во втором и последующих поколениях гетерозис обычно затухает. Отличают **гетерозис истинный** – превосходство гибрида по какому-нибудь признаку над лучшим из родителей и **гетерозис гипотетический** – превосходство гибрида над некоторой средней величиной, характерной для обоих родителей. Различают также **гетерозис соматический** – более мощное развитие вегетативных органов (соматических признаков) у гибридных организмов, **гетерозис репродуктивный** – большее развитие репродуктивных органов, повышенная фертильность (способность к размножению), приводящая к более интенсивному размножению животных, и **адаптивный** – повышение приспособленности гибридных особей к условиям среды, их конкурентоспособности в борьбе за существование. Механизмы гетерозиса до сих пор недостаточно изучены. Наиболее популярны две теории гетерозиса: **теория доминирования** и **теория сверхдоминирования**. Теория доминирования исходит из представлений о том, что при скрещивании гомозигот у гибридов первого поколения неблагоприятные рецессивные аллели переводятся в гетерозиготное состояние: $AAbb \times aaBB \rightarrow AaBb$; тогда $AaBb > AAbb$, $AaBb > aaBB$. Теория сверхдоминирования предполагает повышенную конститутивную (общую) приспособленность гетерозигот по сравнению с любой из гомозигот: $Aa > AA$ и $Aa > aa$. Существуют и более сложные представления о гетерозисе, например, теории гетерозиса В.А. Струнникова. Суть этой теории в том, что в чистых линиях происходит накопление генов-модификаторов, подавляющих нежелательные эффекты некоторых аллелей; при скрещивании разных чистых линий каждая из них привносит свой *компенсаторный комплекс генов-модификаторов*, что усиливает подавление вредных аллелей.

Гибрид – организм (или клетка), полученный в результате скрещивания разнородных в генетическом отношении родительских форм (видов, пород, линий и т. п.). Процесс такого скрещивания называется *гибридизацией*. Ее применяют для получения ценных форм организмов. Скрещивание особей одного вида (его подвидов, пород или линий) называют *внутривидовой гибридизацией*, причем для линий термин «гибридизация», «гибрид» применяется условно, так как их генотипы близки; скрещивание особей из различных видов или родов называют *отдаленной гибридизацией*. Отличают естественно происходящую в природе спонтанную гибридизацию и искусственную гибридизацию. Гибридизация обычно сопровождается явлением гетерозиса. Возможна гибридизация не на основе полового процесса, а получения гибридных соматических клеток. При этом сливаются их ядра (если сливается только протоплазма, содержащая неслившиеся ядра, то получается синкарион). Такую гибридизацию производят в искусственных условиях при пониженных температурах, в присутствии некоторых вирусов и т. п. *Соматические гибриды* возможны между клетками очень отдаленных в систематическом отношении видов, половое скрещивание между которыми не осуществимо, например, соматические гибриды клеток человека и мыши, человека и курицы. На такой гибридизации основаны некоторые приемы клеточной инженерии. В молекулярной биологии говорят о «*молекулярной гибридизации*» между разными молекулами ДНК или между ДНК и РНК.

Гиногенез – развитие яйцеклетки с ядром только женского происхождения без участия при дроблении ядра проникшего сперматозоида. Он лишь стимулирует деление женского ядра. Наблюдается у некоторых круглых червей и рыб. При гиногенезе возникает организм с гаплоидным набором хромосом, имеющий лишь материнские признаки.

Гомогаметный пол – пол, у которого в ходе мейоза образуется только один тип гамет по составу половых хромосом. У человека и дрозофилы таковым является женский пол.

Гомозигота, гомозиготность – содержание в клетке одинаковых генов данной аллельной пары (AA или aa), возникающее вследствие соединения гамет, несущих одинаковые аллели данного гена – A и A , или a и a (при размножении такой особи расщепления признаков быть не может); однородность наследственной основы (генотипа) организма, происходящего от родителей, сходных по тому или другому наследственному признаку.

Гомологичные хромосомы – хромосомы (или их сегменты), идентичные по структуре составляющих их локусов; в эволюционном смысле – хромосомы, сходные в различных организмах в силу их происхождения от общего предка.

Груз генетический – наличие в популяции и в виде в целом летальных и других отрицательных мутаций, вызывающих при переходе в гомозиготное состояние гибель особей или снижение их жизнеспособности. Он особенно заметен при инбридинге (в т. ч. при близкородственных браках). Генетический груз в человеческих популяциях непрерывно растет в связи с мутагенным воздействием на людей неблагоприятных факторов окружающей среды, прежде всего, физического и химического ее загрязнения. Он возрастает при алкоголизме и наркомании.

Группа крови – тип крови, различающийся у особей одного вида по иммунологическим признакам, – наличию или отсутствию определенных антигенов в эритроцитах и антител в плазме крови. Обусловлен различными аллелями одного гена. Группы крови определяют по *реакции гемагглютинации* (склеивания эритроцитов). У человека четыре основные группы: 1-я (0), 2-я (A), 3-я (B) и 4-я (AB) и 27 вариантов резус-систем. Типы антител плазмы обозначают греческими буквами α и β . Переливание крови производится с учетом совместимости групп крови. Кровь животных вне зависимости от ее группы не совместима с кровью человека.

Группа сцепления – совокупность генов, локализованных в линейном порядке в данной хромосоме. Члены группы сцепления могут наследоваться совместно.

Делеции – отсутствие части генетического материала, находящегося в хромосоме или в цитоплазме. Размер делеции может варьировать от одного нуклеотида до сегмента, включающего группу генов, например, целую хромосому. Хромосомная мутация, при которой утрачивается участок хромосомы.

Дефишенси – делеция концевой участка хромосомы.

Дигибридное скрещивание – скрещивание между организмами, несущими различные аллели в двух различных локусах.

Дизиготные близнецы – близнецы, развивающиеся из двух независимо оплодотворенных яйцеклеток (двуяйцевые близнецы).

Дикий тип – преобладающий фенотип или преобладающий аллель в природной популяции.

Диплоид – клетка, ткань или организм, имеющие два набора хромосом.

Диплоиды – клетки или организмы, содержащие двойной набор гомологичных хромосом.

Доминантный – аллель или соответствующий признак, проявляющийся в гетерозиготе.

Доместикация – одомашнивание диких видов, как правило, ведущее к переменам в их поведении и изменению некоторых анатомо-морфологических признаков.

Доминирование – проявление действия лишь одной из аллелей у гетерозиготного организма.

Динамика популяции – изменение численности, полового и возрастного состава популяции, определяемое внутрипопуляционными процессами и взаимодействием популяций разных видов.

Дупликация – удвоение какого-либо участка хромосомы, которое происходит при разрыве и обмене участками хромосомы и нарушении кроссинговера. Играет важную роль в эволюции, поставляя сырой материал для образования новых генов и генетических регуляторных систем.

Дрейф генов (генетико-автоматический процесс в популяции) – изменение генетической структуры популяции в результате любых случайных причин. Дрейф генов проявляется, как правило, лишь при небольшой численности популяции (резком ее сокращении) и ведет к уменьшению наследственной изменчивости в ней.

Животное домашнее – животное, конституция и поведение которого резко изменены в ходе сознательного и бессознательного искусственного отбора, нередко до такой степени, что оно не в состоянии жить без помощи человека, часто не имеет сохранившихся диких предков.

Животное одомашненное – частично или полностью ручное (прирученное) животное, конституция и поведение которого не изменены или лишь несущественно изменены в ходе искусственного отбора, а потому способное жить в случае освобождения от опеки человеком в естественной среде обитания. Как правило, имеет сохранившихся диких предков.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости (Н.И. Вавилова) – «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой пра-

вильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости».

Закон единообразия гибридов первого поколения (первый закон Г. Менделя, или закон доминирования) – первое поколение гибридов в силу проявления у них лишь доминантных признаков всегда единообразно.

Закон независимого комбинирования признаков, независимого расщепления (распределения) – гены одной аллельной пары распределяются в мейозе независимо от генов других пар и комбинируются в процессе образования гамет случайно, что ведет к разнообразию вариантов их соединения.

Закон расщепления гибридов второго поколения (второй закон Г. Менделя) – во втором поколении гибридов соотношение особей с доминантными и рецессивными признаками статистически равно 3:1.

Закон чистоты гамет (Г. Менделя) – гамета диплоидного гибрида (Aa) может нести лишь один из двух аллелей данного гена (A или a), то есть гамета не может быть гибридной, поскольку она несет аллель одного из родителей в чистом виде, в том, в котором он был привнесен гаметой этого родителя в гибридную зиготу. Материальной основой проявления закона служит процесс мейоза.

Закон Харди-Вайнберга – закон, согласно которому частоты генотипов в популяции могут быть предсказаны по частотам генов при условии случайного скрещивания.

Зигота – диплоидная клетка, формируемая в результате слияния яйцеклетки и сперматозоида.

Изменчивость – различия между индивидуумами, принадлежащими к одному виду.

Инбредная депрессия – ослабление жизнеспособности потомства в результате накапливания и проявления летальных и полуметальных генов и других отрицательных признаков, имевшихся у родоначальников популяции.

Инбридинг – один из методов разведения, при котором в пары сводят животных, происходящих от общих предков, то есть родственников.

Инверсия – перестройка линейного расположения генов в хро-

мосоме или плазмиде, в основе которой лежит образование петли с последующим поворотом входящих в состав петли последовательностей на 180°.

Индексная селекция – селекция, основанная на отборе животных по селекционному индексу.

Индивидуальная селекция – селекция, основанная на оценке животных по индивидуальному (генотипу) качеству.

Интенсивность отбора – стандартизованный селекционный дифференциал, выраженный в единицах фенотипического стандартного отклонения.

Кариотип – диплоидный хромосомный набор клетки или организма, характеризуется числом, размером и конфигурацией хромосом.

Карта сцепления – хромосомная карта, показывающая порядок линейного расположения генов на хромосоме.

Кодоминирование – фенотипическое проявление обеих аллелей у гетерозиготных организмов.

Количественный признак – признак, варьирующий более или менее непрерывно от одной особи к другой, что позволяет распределить особей в классы в соответствии со степенью выраженности признака.

Комплементарность – свойство нуклеотидов образовывать парные комплексы при взаимодействии цепей нуклеиновых кислот.

Комплементарные гены – два или более неаллельных гена, определяющих развитие одного признака организма.

Конституция – совокупность морфофизиологических и хозяйственных признаков животного, характеризующих его организм как единое целое.

Корреляция – взаимосвязь, взаимная приспособленность, согласованность строения и функций различных частей (клеток, тканей, органов, их систем) в организме, обеспечивающая поддержание постоянства его внутренней среды и приспособление к условиям обитания. Изменение одной части тела эволюционно формирует другие его части.

Коэффициент инбридинга – вероятность того, что два гена в данном локусе идентичны по происхождению.

Коэффициент отбора – мера эффективности отбора, изменяемая по уменьшению частоты встречаемости гамет данного типа в следующем поколении.

Кроссинговер – обмен идентичными участками между хроматидами гомологичных хромосом, регулярно наблюдающийся в мейозе.

Крупномасштабная селекция – система методов отбора и подбора, главным образом производителей, обеспечивающая генетическое улучшение большого массива животных в каждом поколении.

Летальные гены – гены, вызывающие гибель организма в 100 % случаев.

Линия (заводская) – группа животных, происходящих от выдающегося родоначальника, обладающая ценными для нее продуктивными качествами и другими особенностями, которые поддерживаются целенаправленным отбором и подбором.

Массовая селекция – отбор животных по собственной продуктивности (по фенотипу).

Множественные аллели – наличие у особей данного вида более чем двух аллелей для определенного локуса.

Модификации – ненаследственные изменения фенотипа организмов под влиянием условий среды. Диапазон модификационной изменчивости определяется генотипически обусловленной нормой реакции.

Мозаики – организмы, состоящие из клеток с различным генотипом, возникают вследствие мутаций или соматического кроссинговера.

Монозиготные близнецы – близнецы, родившиеся из одной и той же оплодотворенной яйцеклетки, давшей начало двум эмбрионам на ранней стадии развития.

Мутаген – физический или химический агент, увеличивающий частоту возникновения мутаций.

Мутагенез – процесс возникновения мутаций.

Мутант – клетка или отдельный организм, характеризующийся изменением, вызванным мутацией; организм, несущий мутантный (отличный от дикого типа) аллель.

Мутация – изменение типа, числа или порядка расположения нуклеотидов в генетическом материале. Это изменение более или менее устойчиво, не запрограммировано генетически, наследуется и встречается с варьирующей в широких пределах частотой.

Мутирование – процесс, в результате которого в гене появляются наследуемые изменения.

Наследственные болезни – патологические состояния, связанные с мутацией гена и передающиеся из поколения в поколение.

Наследуемость – степень, в которой определенный признак контролируется генетически (относительная доля наследственной изменчивости в общей фенотипической изменчивости популяции).

Наследование – процесс передачи наследственной информации от одного поколения другому.

Наследственность – свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также обеспечивать специфический характер онтогенеза в определенных условиях среды.

Норма реакции – 1) диапазон изменчивости, то есть совокупность фенотипов, которые могут возникнуть на основе данного генотипа под влиянием изменяющихся условий среды; 2) ряд всех возможных фенотипов, которые могут сформироваться на основе данного генотипа в различных условиях среды.

Онтогенез – индивидуальное развитие организма от оплодотворения яйцеклетки до естественной смерти.

Оогенез – процесс дифференцировки клеток зародышевой линии, сопровождаемый мейозом и приводящий к образованию зрелой яйцеклетки.

Отбор – процесс дифференциально воспроизведения генотипов в популяции (полное или частичное устранение какой-то группы особей от размножения).

Отбор дизруптивный – отбор, благоприятствующий одновременно двум крайним типам за счет промежуточного фенотипа.

Отбор естественный – выживание более приспособленных и гибель менее приспособленных организмов под влиянием естественных условий среды.

Отбор искусственный – отбор наиболее ценных в хозяйственном отношении животных и использование их для дальнейшего разведения.

Отбор стабилизирующий – отбор, в результате которого среднее значение признака в популяции не меняется.

Отбор негативный – отбраковываются худшие особи (с точки зрения селекционера).

Отбор позитивный – для дальнейшего воспроизведения оставляются лучшие особи.

Отбор тандемный (последовательный) – поочередный отбор сначала по одному, затем по другому, третьему признаку и т.д.

Панмиксия – свободное скрещивание особей, составляющих в совокупности популяцию.

Пенетрантность – частота, с которой доминантный или рецессивный ген в гомозиготном состоянии проявляется фенотипически.

Плейотропия – влияние одного гена на проявление нескольких различных признаков.

Племенная (селекционная) ценность особи – это среднее значение количественного признака всех ее потомков. Общая племенная ценность определяется аддитивным эффектом генов в популяции во всевозможных комбинациях. Специфическая племенная ценность определяется аддитивным эффектом генов, обусловленных доминированием и эпистазом.

Подбор – наиболее целесообразное составление из отобранных животных родительских пар для получения от них потомства с желательными качествами.

Полигенные признаки – признаки, определяемые многими генами, каждый из которых оказывает лишь небольшое влияние на степень экспрессии данного признака.

Полигены – совокупность генов, оказывающих одинаковое влияние на один какой-либо признак. При формировании таких признаков полигены действуют кумулятивно, они ответственны за формирование многих количественных признаков.

Полимерия – тип взаимодействия генов, при котором на один признак влияют несколько разных, но сходно действующих генов.

Полиморфизм – присутствие в популяции нескольких форм гена или признака.

Полиморфизм сбалансированный – оптимальное соотношение двух или нескольких генетически различных форм в популяции.

Полиплоид – клетка, ткань или организм, имеющие три или более набора хромосом.

Полиплоидия – увеличение числа хромосом (как четное, так и нечетное), кратное гаплоидному набору. Полиплоидия относится к геномным мутациям.

Популяционная генетика – раздел генетики, изучающий генетическую структуру и генетические процессы, происходящие в популяциях.

Пороговые признаки – признаки, проявление которых зависит от порога действия наследственных и средовых факторов.

Порода – группа животных одного вида, имеющая общее происхождение, общность ряда хозяйственно полезных, физиологических и морфологических особенностей и предъявляющая сходные требования к природным условиям и технологии производства.

Половые хромосомы – пара хромосом, отличная по структуре и функциям от аутосом и имеющая отношение к генетическому механизму определения пола.

Препотентность – способность производителя стойко передавать потомству свои признаки (как желательные, так и нежелательные).

Селекционный дифференциал (Sd) – разность между средним значением отобранной для репродукции группы животных и средним – популяции.

Селекционный индекс – показатель, включающий информацию о нескольких признаках.

Селекционный эффект (SE) – разность между средним фенотипическим значением потомков отобранных родителей и всего родительского поколения.

Селекция – наука, разрабатывающая теорию и практические методы создания и совершенствования пород.

Семейная селекция – отбор животных, при котором в качестве селекционного критерия служит среднее значение признака в семье.

Семейство – высокопродуктивная группа племенных животных, происходящих от выдающейся родоначальницы и сходных с ней по конституции и продуктивности.

Транслокации – перемещение участка хромосомы в другое положение в той же или другой хромосоме.

Фенотип – совокупность внешних и внутренних признаков.

Чистая линия – ограниченная совокупность животных, длительно размножающихся путем тесного инбридинга.

Чистопородное разведение – метод разведения, при котором осуществляется отбор и подбор животных внутри породы в целях сохранения и улучшения признаков этой породы.

Экспрессивность – влияние данного аллеля на степень выраженности признака.

Эпистаз – тип взаимодействия генов, при котором один ген подавляется другим неаллельным геном.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Стандартное значение критерия Стьюдента

V	P=0,95	P=0,99	P=0,999	V	P=0,95	P=0,99	P=0,999
1	12,7	63,7	637,0	13	2,2	3,0	4,0
2	4,3	9,9	31,6	14-15	2,1	3,0	4,1
3	3,2	5,8	12,9	16-17	2,1	2,9	4,0
4	2,8	4,6	8,6	18-20	2,1	2,9	3,9
5	2,6	4,0	6,9	21-24	2,1	2,8	3,8
6	2,4	3,7	6,0	25-28	2,1	2,8	3,7
7	2,4	3,5	5,3	29-30	2,0	2,8	3,7
8	2,3	3,4	5,0	31-34	2,0	2,7	3,7
9	2,3	3,3	4,8	35-42	2,0	2,7	3,6
10	2,2	3,2	4,6	43-62	2,0	2,7	3,5
11	2,2	3,1	4,4	63-175	2,0	2,6	3,4
12	2,2	3,1	4,2	176 и более	2,0	2,6	3,3

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Учебное пособие

ЧЕТВЕРТАКОВА Елена Викторовна

Редактор Н.А. Семенова

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 24.49.04.953.п. 000381.09.03 от 25.09.2003 г.

Подписано в печать 27.02.2018. Формат 60х84/16. Бумага тип. № 1.

Печать – ризограф. усл. печ. 9,75 п.л. Тираж 60 экз. Заказ № 45

Редакционно-издательский центр Красноярского государственного аграрного университета
660017, Красноярск, ул. Ленина, 117