

В.И. КРЮКОВ

ГЕНЕТИКА

Глава 22

Генетические основы селекции



Орёл

Электронная версия учебного пособия опубликована с дополнениями и небольшими изменениями в 2012 году по печатному изданию:

Крюков В.И. **Генетика. Часть 14. Генетика количественных признаков и генетические основы селекции.** Учебное пособие для ВУЗов. Изд. 2-е., доп., исп., –Орёл: Изд-во ОрёлГАУ, 2011. –134 с. с илл.

Пособие рекомендовано Учебно-методическим объединением высших учебных заведений РФ по образованию в области зоотехнии и ветеринарии в качестве учебного пособия для студентов вузов обучающихся по специальности 110401 – Зоотехния и 111201– Ветеринария (Решение о присвоении грифа УМО № 63-168 от 26.10.2011 г.)

Учебное пособие подготовлено в соответствии с Федеральными государственными стандартами высшего профессионального образования 2010 года по направлениям подготовки 111100 – «Зоотехния» и 111801 – «Ветеринария». Оно предназначено для самостоятельной подготовки студентов указанных специальностей к семинарским занятиям и экзамену. Пособие может быть использовано аспирантами для подготовки к сдаче кандидатского минимума по специальностям 03.00.15 – «Генетика» и 06.02.07 – «Разведение, селекция и генетика сельскохозяйственных животных», а также студентами агрономических и биологических факультетов вузов.

Учебное пособие будет полезно практическим работникам племенных хозяйств и селекционных центров, а также – преподавателям биологии средних школ и средних специальных заведений.

Рецензенты:

Гранкин Н.Н. – профессор кафедры почвоведения и прикладной биологии ОГУ, д.с.-х. н., ст.н.с.

Козлов А.С. – заведующий кафедрой гигиены и кормления сельскохозяйственных животных ОрёлГАУ, д.б.н., профессор.

Учебное пособие одобрено и рекомендовано к изданию

- кафедрой частной зоотехнии и биотехнологии ОрёлГАУ (протокол № 4 от 17.01.07 г.);
- методической комиссией факультета БВМ ОрёлГАУ (протокол № 2 от 25.10.2007 г.);
- методическим советом ОрёлГАУ (протокол № 5 от 17.01.2008 г).

Первое издание пособия – 2009 г.

Электронная версия этого учебного пособия предназначена автором для свободного и бесплатного использования, копирования и распространения. Ни юридические, ни частные лица не могут использовать этот текст в коммерческих целях без согласия автора.

© Крюков В.И.

Содержание

22. Генетические основы селекции	4
Программные требования по теме	4
Методические рекомендации по изучению темы	4
22.1. Основные понятия селекционной теории	6
22.1.1. Понятие породы, сорта и линии	7
22.2. Исходный материал для селекции	8
22.2.1. Центры происхождения растений	8
22.2.2. Происхождение домашних животных	9
22.3. Искусственный отбор	24
22.3.1. Отбор по доминантному гену	25
22.3.2. Отбор против доминантного гена	25
22.3.3. Отбор по рецессивному гену	25
22.3.4. Отбор против рецессивного гена	25
22.3.5. Отбор в пользу гетерозиготных особей	25
22.3.6. Отбор против гетерозиготных особей	26
22.3.7. Массовый отбор	26
22.3.8. Семейный отбор	27
22.3.9. Внутрисемейный отбор	27
22.3.10. Индивидуальный отбор	28
22.3.11. Селекционное плато	29
22.4. Использование мутагенеза в селекции	29
22.4.1. Использование в селекции ионизирующего излучения	30
22.4.2. Использование в селекции химических мутагенов	32
22.4.3. Использование в селекции генных мутаций	33
22.4.4. Использование в селекции анеуплоидии и замены хромосом	34
22.4.5. Использование в селекции полиплоидии	38
22.5. Системы скрещивания	41
22.5.1. Системы скрещивания и методы разведения	42
22.5.2. Инбридинг	47
22.5.2.1. Коэффициент инбридинга	51
22.5.2.2. Инбредная депрессия	54
22.5.3. Аутбридинг	59
22.5.4. Отдалённая гибридизация	61
22.5.5. Явление гетерозиса	63
22.5.5.1. Гипотезы гетерозиса	66
22.5.5.2. Практическое использование гетерозиса	67
22.5.5.3. Пути закрепления гетерозиса	72
22.6. Роль современных информационных технологий в селекции	73
Список новых терминов	79
Контрольные вопросы	82
Рекомендуемая литература	83
Цитированная литература	85

22. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Программные требования по теме в курсе «Генетика и биометрия»

Доместикация и селекция сельскохозяйственных животных. Морфологические, физиологические и поведенческие изменения животных при доместикации.

Понятие об инбридинге и инбредной депрессии, их биологические особенности и генетические основы. Способы ослабления инбредной депрессии. Влияние инбридинга на генетическую структуру популяций. Использование инбридинга в животноводстве при выведении инбредных линий. Генетическая сущность коэффициента инбридинга и коэффициента генетического сходства. Методы оценки степени инбридинга. Гетерозис, его биологические особенности и генетические причины. Гипотезы, объясняющие эффект гетерозиса. Возникновение гетерозиса при разных типах скрещивания: межвидовом, межпородном, межлинейном. Истинный и гипотетический гетерозис. Ослабление эффекта гетерозиса в поколениях. Перспективы закрепления гетерозиса. Роль явления гетерозиса в практике различных отраслей животноводства.

Программные требования по теме в курсе «Ветеринарная генетика»¹

Селекция сельскохозяйственных животных.

Геномные мутации. Анеуплоидия. Трисомия, моносомия, нуллисомия. Полиплоидия. Особенности полиплоидов. Влияние анеуплоидии и полиплоидии на жизнеспособность, плодовитость и другие фенотипические признаки.

Индукцированные мутации. Физические и химические мутагены. Индукция мутаций. Инбридинг и его влияние на животных. Генетические основы гетерозиса.

Методические рекомендации по изучению темы

Селекция – один из важнейших инструментов совершенствования животных по продуктивности, плодовитости и устойчивости к заболеваниям. Генетические основы селекции – чрезвычайно важная тема для студентов-зооинженеров, поскольку им предстоит изучать спецкурсы «Разведение сельскохозяйственных животных», «Скотоводство», «Свиноводство», «Птицеводство» и др. Не менее важна эта тема и для студентов-ветеринаров, поскольку селекция животных на устойчивость к различным заболеваниям – это основа формирования здорового стада в хозяйстве.

Приступая к изучению генетических основ селекции, обратите внимание на то, что селекция – это и научная дисциплина и отрасль сельскохозяйственного производства. Запомните цели и задачи селекции. В разделе 22.1.1. рассматриваются основные понятия селекции – запомните эти ключевые термины.

Для селекции животных и растений необходим исходный материал. Происхождения культурных растений и домашних животных рассмотрены в разделе 22.2. Современные домашние растения и животные созданы в результате искусственного отбора, генетические аспекты которого рассмотрены в разделе 2.3.

¹ Отдельные пункты требований выбраны из разных разделов программы курса «Ветеринарная генетика».

Обратите внимание на тот факт, что отбор по признакам, детерминируемым доминантными и рецессивным аллелями, приводит к резным результатам (см.: разделы 22.3.1 – 22.3.6.). Методы искусственного отбора могут быть различными. В пособии рассмотрены массовый отбор (раздел 22.3.7), семейный, внутрисемейный отборы (раздел 22.3.8 – 22.3.9) и индивидуальный отбор (раздел 22.3.10). Уясните различия этих отборов, запомните, для каких целей их применяют. Уясните биологический смысл понятия «селекционное плато» (раздел 22.3.11)

Материалом для отбора служит наследственная изменчивость организмов, размах которой можно существенно усилить, применяя различные мутагены. Как можно использовать мутагены для получения новых форм растений и животных, показано в разделе 22.4. При изучении этого раздела обратите внимание на роль ионизирующих излучений в формировании радиационной селекции и результаты, полученные при использовании этих излучений в селекции. Большую роль в получении новых мутантных форм организмов играют химические мутагены. Их использование в селекции рассмотрено в разделе 22.4.2. Мутации могут быть индуцированы на геном и геномном уровне. Обратите внимание на примеры использования генных мутаций и их в селекционной практике (раздел 22.4.3). Геномные мутации разделяют на две группы. Первая из них – анеуплоидия рассмотрена в разделе 22.4.4. Запомните различные варианты анеуплоидии и изучите механизмы их возникновения. Обратите внимание на тот факт, что анеуплоидия по разным хромосомам даёт различные морфологические эффекты. Важное значение в селекции растений имеет полиплоидия. Изучите примеры её использования в селекционной практике (раздел 22.4.5).

Для овладения основами селекции, необходимо иметь представление о системах скрещивания и методах разведения животных. Этот материал рассматривается в разделе 22.5. Изучите различные классификации методов разведения и формы скрещивания.

Селекционеры вынуждены обращать большое внимание на близкородственное скрещивание (инбридинг) и генетические процессы ему сопутствующие. Обратите внимание на генетические механизмы гомозиготизации потомков и дивергенцию потомков на генотипически различные линии. Степень близкородственного скрещивания количественно описывается коэффициентом инбридинга. Обратите внимание на то, что эта величина может быть вычислена по формуле, предложенной С. Райтом (*формула 32*), и формуле С. Райта, но в модификации Д.А. Кисловского (*формула 32*). Именно последняя в отечественной селекции используется чаще. Изучите возможные генетические последствия близкородственного скрещивания. Инбредная депрессия важный фактор, влияющий на проявление хозяйственно ценных признаков у селектируемых организмов.

Важную роль в селекции играет скрещивание неродственных особей – аутбридинг. Запомните три варианта аутбредных скрещиваний (внутрипородные, межпородные и отдалённая (межвидовая) гибридизация) и изучите генетические процессы, происходящие при каждом из этих скрещиваний. Разберите явление гетерозиса (раздел 22.5.5) и запомните гипотезы, его объясняющие.

Важное значение для интенсификации селекции имеет её компьютеризация. Изучите пути информатизации процессов передачи и анализа селекционных сведений. Обратите внимание на тот факт, что компьютеры позволяют существенно ускорить процесс выявления наилучших селекционных вариантов и тем самым ускорить процессы создания новых пород животных и сортов растений.

Ответьте на контрольные вопросы, приведённые в конце этой главы.

22.1. Основные понятия селекционной теории

Селекция – это наука о методах создания новых гибридов, пород животных и сортов растений.

Теоретической основой селекции является генетика. Базовыми для теории селекции являются следующие области генетики [6]:

- 1) учение о законах наследования и изменчивости, молекулярные основы наследственности, теория гена;
- 2) теория мутагенеза, учение о полиплоидах и анеуплоидах; технология и методика использования радиационного и химического мутагенеза;
- 3) учение об исходном материале, анализирующее разнообразие естественных мутаций и рекомбинаций в сортах, видах и родах;
- 4) частная генетика видов, пород и сортов;
- 5) генетические основы разных систем скрещивания (инбридинг, аутбридинг), теория отдаленной гибридизации;
- 6) экологическая генетика, учение о роли среды для фенотипического проявления наследственности сортов и пород

Использование всего этого комплекса фундаментальных разработок в области генетики позволяют современной селекции получать новые высококачественные сорта растений и породы животных.

С позиций практики **селекция** – это отрасль сельскохозяйственного производства, которая занимается выведением новых пород животных и сортов растений. История практической селекции – это история постепенного совершенствования методов управления наследственностью и изменчивостью одомашненных организмов. Практическая селекция началась в то время, когда человек стал приручать диких животных и возделывать культурные растения.

Цель селекции – создание высокопродуктивных пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов.

Основные 4 **задачи селекции** состоят в следующем:

- 1) изучение видового, сортового и породного разнообразия растений, животных и микроорганизмов, являющихся объектами селекционной работы;
- 2) анализ закономерностей наследственной изменчивости при гибридизации и мутационном процессе;
- 3) исследование роли среды в развитии признаков и свойств растений, животных и микроорганизмов;
- 4) разработка систем искусственного отбора, способствующих закреплению и усилению желательных признаков у организмов с различными типами размножения.

Ниже будут рассмотрены лишь те направления селекции, которые наиболее тесно связаны с генетикой, а именно: наследственная изменчивость, системы скрещивания, теория и методы отбора. Частные вопросы разведения и селекции сельскохозяйственных животных студенты изучают на следующих курсах.

22.1.1. Понятие породы, сорта и линии

Порода – это группа животных, которая обладает генетически обусловленными биологическими и морфологическими свойствами и признаками, причём некоторые из них специфичны для данной группы и отличают её от других групп животных. Охраняемыми категориями породы являются тип и кросс линий [Закон РФ «О селекционных достижениях» (1993 г.)].

Линия животных (в животноводстве) – однородная группа родственных особей, отличающаяся от других особей той же породы определёнными признаками. В животноводстве различают: а) линии генеалогические и б) линии заводские.

Линия генеалогическая (в животноводстве) – группа животных, происходящая от общего мужского предка (независимо от продуктивности и племенной ценности).

Линия заводская – однородная, качественно своеобразная, создаваемая и поддерживаемая отбором и подбором группа высокопродуктивных племенных животных, происходящих от выдающихся родоначальников и схожая с ними по конституции и продуктивности.

Сорт – это созданная путём селекции совокупность растений, обладающая определёнными наследственными морфологическими, физиологическими и хозяйственными признаками и свойствами.

Таким образом, штамм микроорганизмов, сорт растений или породой животных представляют собой популяцию организмов, искусственно созданную человеком и имеющую определенные наследственные особенности. Все особи одной породы, одного сорта или штамма имеют сходные, наследственно закрепленные свойства: продуктивность, определенный комплекс биохимических, физиологических и морфологических свойств, а также однотипную реакцию на факторы внешней среды. Характерные признаки и свойства породы, сорта или штамма являются их наследственными маркерами. Однако селекционер должен знать, что признаки и свойства породы, сорта и штамма проявляются в наиболее типичной для них форме лишь при оптимальных паратипических условиях (рис.8), т.е. оптимальных условиях культивирования, содержания и кормления, агротехнике, а также в оптимальных природных условиях.

Каждая порода животных или сорт растений созданы человеком с целью получения от них определенного продукта. Ценность породы животного определяется качеством и количеством получаемого продукта. Например, породы крупного рогатого скота характеризуются величиной удоя, процентом жира и белка в молоке, живым весом и т.д.

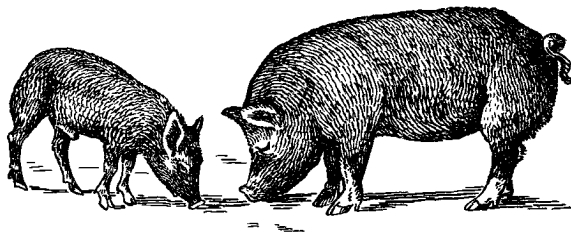


Рис.8. Влияние паратипических факторов на фенотип животных. Два поросёнка одного помёта сильно различаются по фенотипу вследствие различного кормления.

Ценность сорта растений определяется его урожайностью, пищевыми или кормовыми свойствами, качеством получаемого сырья для промышленности, приспособлением их к технике механизированного возделывания и уборки, отзывчивостью на вносимые удобрения и др. Штаммы микроорганизмов характеризуются определенным уровнем продукции веществ, конкретными требованиями к составу питательной среды, температуре культивирования.

22.2. ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

Исходным материалом для селекции служили и продолжают служить дикие растения и животные, свободноживущие микроорганизмы. Одни виды были одомашнены на заре развития человечества, другие виды (например, соболей, страусов) человек начал одомашнивать лишь во второй половине XX века.

22.2.1. Центры происхождения культурных растений

Российский генетик Н.И. Вавилов в первой половине XX века, изучал мировое многообразие культурных растений. Он установил существование центров происхождения важнейших культурных растений. Эти центры оказались связанными с древними очагами цивилизации и местами исторически первичного возделывания растений. Н.И. Вавилов выделил 8 центров происхождения культурных растений: китайский (хлебные злаки, зерновые, бобовые и др.); индийский (рис, сахарный тростник, цитрусовые и др.); среднеазиатский (мягкая

пшеница, горох, бобы и др.); переднеазиатский (многие виды пшениц и формы ржи, плодовые деревья и др.); средиземноморский, абиссинский, южнокоринфский, южноамериканский (очаги целого ряда форм культурных растений и их родичей). В 1970 г. П.М. Жуковский установил еще четыре центра: австралийский, африканский, европейско-сибирский, североамериканский [6].

22.2.2. Происхождение домашних животных

На протяжении многих тысячелетий охота и собирание растений, семян, плодов, яиц птиц было основным способом добывания пищи. Затем люди научились ловить диких животных, и выращивать их в неволе. Иногда от таких животных удавалось получать потомство. Так начинался процесс одомашнивания животных. Оно стало важным этапом в развитии материальной культуры человечества. Одомашнивание животных позволило иметь постоянный запас мяса на случай неудачной охоты. Это помогало первобытным людям в борьбе за существование. Позже человек приучил и использовал животных для охоты, военных действий – как транспортных животных, при обработке земли – как тягловых животных, а также как источник кожевенной и шерстной продукции.

Предками всех домашних животных были дикие животные. Человек пробовал одомашнивать многие дикие виды, но выбрал из них самых пластичных, поддающихся совершенствованию продуктивных качеств. Поэтому одомашнить удалось только некоторые виды. Из 8 тысяч видов млекопитающих, живущих сейчас на Земле, одомашнено всего только 60. Процесс одомашнивания животных было длительным процессом, происходил одновременно в нескольких местах земного шара и совпал с образованием очагов древней культуры. В настоящее время установлено следующие шесть основных центров одомашнивания животных.

1) Индокитай, Малайский архипелаг – здесь были одомашнены свиньи, буйволы, утки, куры, гуси.

2) Индия – на её территории были одомашнены буйволы, гаялы, зебу, павлины, пчелы;

3) Малая Азия, Кавказ, Иран – в этом регионе были одомашнены крупный рогатый скот, лошади, свиньи, верблюды;

4) Средиземноморье – здесь были одомашнены крупный рогатый скот, лошади, овцы, козы, кролики, утки;

5) Северные Анды и Южная Америка – в этом регионе были одомашнены утки, индейки:

6) Северо-восточная Африка оказалась центром одомашнивания страусов, ослов, свиней, собак, кошек, цесарок.

Таким образом, большинство основных видов домашних животных (крупный рогатый скот, свиньи, овцы, лошади) имели азиатское и средиземноморское происхождение. В Австралии не был одомашнен ни один вид. Древние документы свидетельствуют о том, что древним центром одомашнивания на территории бывшего СССР была Средняя Азия, а также Правобережье Украины, Поволжье, Закавказье, Сибирь.

Переселяясь, люди вели с собой животных. Так, из Азии в Европу за 4-5 тыс. лет до н.э. был приведен крупный рогатый скот. По пути переселения часть народов оседала на Кавказе, Балканах, в Малой Азии. Попавшие в эти регионы одомашненные животные приспосабливались, акклиматизировались к новым для них условиям, скрещивались, видоизменялись.



Рис. 9. Лошадь Пржевальского.

Из отряда Непарнокопытные были одомашнены представители семейства Лошадиные, которое включает четыре рода: ослов, полуослов, зебр и собственно лошадей. Одомашнены только два вида – лошадь и осел. Дикие лошади эволюционно возникли в Северной Америке, затем они мигрировали в Азию и Европу. Ещё позже в Новом Свете лошадь вымерла. Впервые одомашнивание лошадей началось в бронзовом веке в Центральной Азии, позднее – в Европе. Снова в Америку лошади были завезены каравеллами Колумба уже как домашние животные. Диким родственником современных лошадей является сохранившаяся до наших дней в Азии (пустыня Гоби) лошадь Пржевальского (рис. 9).

Ослы – не крупные, но очень выносливые животные; высота в холке этих животных достигает 130 см. В Африке ослы до сих пор существуют как дикие популяции (рис. 10), так и в форме одомашненных животных.

Из отряда Мозолоногие содержащего два семейства – Верблюдовые и Ламы. Одомашнены представители обоих семейств.

Ныне существует два вида верблюдов: двугорбый (бактриан) и одногорбый (дромедар) (рис. 11). Первые верблюды были одомашнены около 5 тыс. лет тому назад. Благодаря хорошей акклиматизации ареал разведения двугорбых верблюдов простирается от пустынь

Африки на юге до северных районов в Бурятии. Длина туловища бактрианов бывает более 270 см, высота в холке – до 250 см. Одомашненные бактрианы отличаются от диких сородичей более высокими горбами и отрастающей зимой длинной гривой. Они способны переносить тяжести до 250 кг, совершая за день 30-километровые переходы.

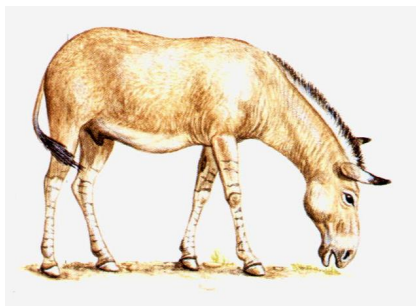


Рис. 10. Осёл сомалийский (дикая форма) [11].



Рис. 11. Верблюды: одногорбый (слева) и двугорбый (справа).

Одногорбых верблюдов дромедаров разводят в северной части Африки, Аравии, странах Ближнего Востока вплоть до Индии. Они были акклиматизированы в нескольких регионах Южной Европы и в Австралии. Известно несколько пород дромадеров, например, лёгкие быстроходные верховые мохари Северной Африки, верховые индийские раджпутанские, тяжёлые выючные туркменские дромедары и др. В настоящее время в Центральной Азии существуют дикие популяции двугорбых верблюдов, а одногорбые – дромедары – известны только как домашние животные. Дикие предки дромедаров обитали, вероятно,

на Аравийском полуострове. Бактрианы и дромедары скрещиваются между собой и дают гибридов [9].



Рис. 12. Гуанако (*Lama guanachus*, слева) и викунья (*Vicugna vicugna*, справа) вероятные предки одомашненных лам и альпако.

Семейство Ламы (безгорбые верблюды Америки) объединяет 2 рода: собственно Ламы и Викунья. Все представители этого семейства обитают в Южной Америке. Диким родственником одомашненных лам и альпака является гуанако (рис. 12). Тело этого животного достигает 225 см, максимальная высота – примерно 115 см. До недавнего времени считали, что одомашненная форма – альпака произошла не от лам, а от другого дикого вида – викунья. Однако В.Гере доказал происхождение альпаки от гуанако. Различия между ламой и альпакой созданы направленной селекцией для разных целей: лама – выючное животное, а альпака – поставщик шерсти. Вместе с тем, молекулярно-генетические исследования дают основания полагать, что альпака может быть гибридом между ламой и дикой викуньей [18].



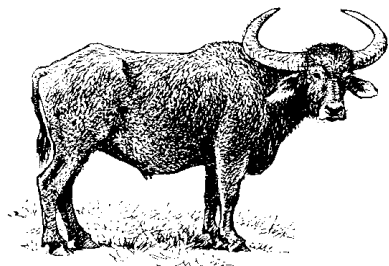
Рис. 13. Кабан (*Sus scrofa*)

Отряд Парнокопытных представлен 2 подотрядами – Нежвачных и Жвачных животных. Из первого подотряда одомашнены представители семейства Свиные, объединяющего 5 родов и 9 современных видов.

Свиньи приручались во многих местах земного шара. Основные очаги их приручения и одомашнивания расположены в Азии, Европе и Средиземноморье. Их дикими предками были, соответственно, европейский, азиатский и средиземноморский дикие кабаны (рис. 13). Большое разнообразие пород свиней обусловлено интенсивной целенаправленной селекционной работой.

Много видов животных было одомашнено из подотряда Жвачных животных (отряд Парнокопытные). Особый интерес представляет семейство Полорогих (*Bovidae*), в частности – подсемейство Быки (*Bovinae*). В состав подсемейства входят 4 рода: 1) собственно быки, 2) индийские лобастые быки (бантенги, гауры, гаялы), 3) яки и 4) бизоны (зубры), объединяющие 10 современных видов. Одомашненный крупный рогатый скот по происхождению делятся на две группы: быкообразные и буйволы.

1



2



Рис. 14. Буйволы: 1 – индийский (*Bubalus arnee*); 2 – африканский (*Syncerus caffer*).

Буйволы (рис. 14) представлены двумя видами: азиатским (индийским) и африканским. Все эти животные встречаются как в дикой, так и в одомашненной формах.

Ряд европейских пород крупного рогатого скота происходит от дикого быка или тура (рис. 15), жившего в Европе ещё в исторические времена. Восточные породы крупного рогатого скота происходят от индийского тура.

Человек одомашнил этих животных в Индии предположительно в III веке до н.э. Домашние буйволы завезены в Японию, на Гавайи, в Центральную и Южную Америку и в Австралию. Буйволы – мощные выносливые животные, масса тела взрослых особей достигает 470 кг, высота в холке – 180 см. Используют буйволов как тягловую силу, но очень перспективным является молочное разведение буйволов. Лактационный период буйволиц длится до 8 мес., за который обычно надаивают 800-900 кг молока. В Италии при стойловом содержании годовая продукция молока на одну буйволицу составляет 1970 л. Молоко

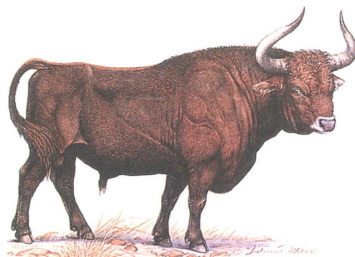


Рис. 15. Тур или дикий бык – предок современных азиатских пород крупного рогатого скота [19].

буйволов содержит 8% жира и по содержанию белка значительно превосходит коровье.

Индийских лобастых быков подразделяют на 3 вида: бантенги, гауры, гаялы. Бантенги (рис. 16) – животные средних размеров (2,5 м длиной и 1,5 м высотой в холке); у них длинный широкий лоб, толстые рога, выпуклый затылочный гребень, хорошо развитая мускулатура. В настоящее время эти животные обитают в Индокитае, Индонезии, на Зондских островах. На о. Бали бантенги сохраняются в домашней форме. Гауры (рис. 17) – дикие крупные быки джунглей, одомашненные в Бирме. Гаял – тоже крупный вид быков, произошедших от гаура, обитающий в Индокитае.

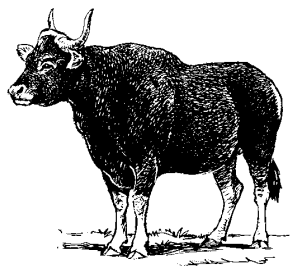


Рис. 16. Бантенг (*Bos javanicus*)

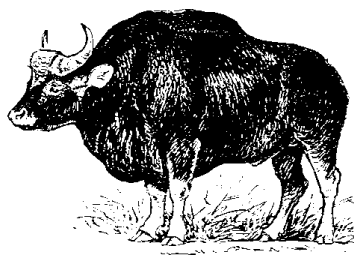


Рис. 17. Гаур (*Bos gaurus*)

Зебу – скот африкано-азиатского происхождения. Среди них выделяют два типа: индийский и аравийский (рис. 18).

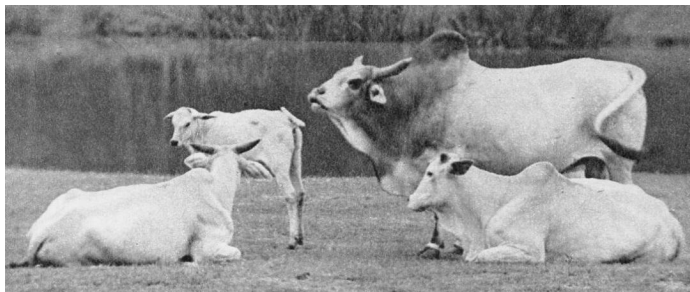


Рис. 18. Зебу (*Bos indicus*).

Характерной особенностью этого скота являются длинные торчащие рога, мускульно-жировой горб в области холки, который может достигать массы 10 кг и большой кожный мешок (подгрудок) на шее.

Африканской степной разновидностью зебу является ватусси (рис. 19), которого разводят некоторые восточноафриканские племена. Эти животные отличаются очень длинными слегка загнутыми рогами. Встречаются особи с рогами по 1,5 м длиной.

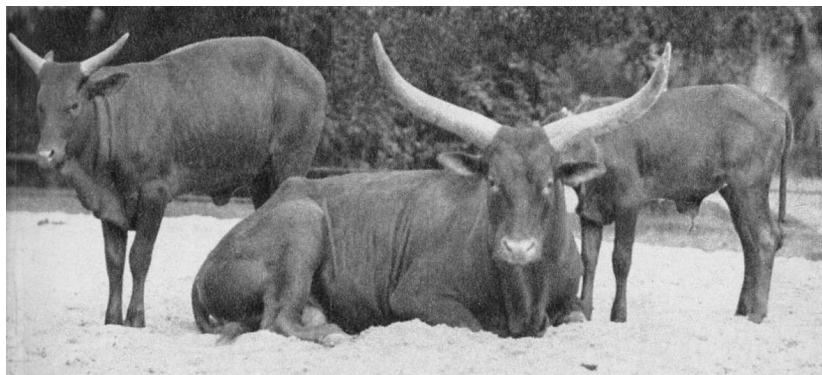


Рис. 19. Ватусси

Як монгольский – животное Тибета. Его максимальная длина – 4 м, высота в холке – 180 см, рога до 90 см (рис.20). Вес крупных особей – до 700 кг. Особенностью яка является сильная оброслость нижней части туловища. На быках длина шерсти с хорошо развитым подшерстком достигает 70-90 см. В Тибете и Северо-Западном Китае выведено много домашних форм яков. Их используют как тягловых и верховых животных, как источник масса, молока, кожи и шерсти.



Рис. 20. Як (*Bos mutus*) и бизон (*Bison bison*)

Бизоны представлены двумя видами: американский и европейский (или зубр). Американские бизоны в прошлом были многочисленным видом крупного рогатого скота Нового Света. Стада диких бизонов (до 60 млн. голов) обитали в США до XIX в. В середине XIX в. происходило хищническое истребление этого ценного вида животных ради мяса. В результате к началу XX века на Земле осталось около 500 бизонов, и

они оказались на грани вымирания. Позднее эти животные были взяты под охрану, и их число выросло до нескольких десятков тысяч голов. В настоящее время в США приняты широкие меры для сохранения этого вида. Американский бизон мельче европейского, самцы – до 800 кг, самки – до 450 кг. Акклиматизированные в Европе бизоны были использованы для гибридизации с зубрами. Бизоны не были одомашнены. Вместе с тем, помеси от скрещивания бизонов с породами крупного рогатого скота отличаются хорошей мясной продуктивностью. Мясо бизонов имеет высокие пищевые качества.



Рис. 21. Зубры (*Bison bonasus*)

Зубры – крупные, мощные животные: живая масса самцов до 1000 кг, самок – до 700 кг (рис. 21). Зоологи выделяют два подвида зубров: равнинный (*Bison bonasus bonasus*) и кавказский (*B. b. caucasicus*). Зубры были широко распространены в лесах Европы. Из-за хищнической охоты к XX веку эти животные сохранились только в заповедниках, а к 1927 году в мире оставалось только 48 особей. Для восстановления численности зубра в 25 странах, в том числе и в России, были созданы питомники. К 1981 году в странах, ранее входивших в состав СССР было уже 830 чистокровных зубров. Кроме чистокровных зубров разводят и гибриды. В одном из питомников от самца кавказского зубра и равнинных (беловежских) самок были получены кавказско-беловежские зубры (межподвидовые гибриды). От скрещивания зубров с американским бизоном в заповеднике «Аскания-Нова» был получен плодovitый межвидовой гибрид – зубробизон. В настоящее время зубробизонов содержат в Кавказском и Приокско-террасном заповедниках, а также в Беловежской Пуще. Зубров используют для скрещивания с культурными, заводскими породами крупного рогатого

скота, однако бычки, полученные от скрещивания зубров с домашним крупнорогатым скотом, в первом поколении бесплодны.

Овцы были одомашнены в 7-10 тысячелетии до нашей эры. Установить точное место одомашнивания овец очень трудно из-за глубокой древности периода приручения, огромного разнообразия пород и диких предков. Дикие виды, родственные современным породам овец встречаются в природе сегодня, – это архары, муфлоны (рис. 22), аргали.



Рис. 22. Архар (*Ovis ammon*, слева) и муфлон (*Ovis musimon*, среднеевропейская акклиматизированная форма, справа)

Горные бараны – архары, обитают в горных районах Казахстана и Средней Азии. Муфлоны – наиболее мелкая форма диких баранов. Они обитают на островах Средиземного моря – Корсике и Сардинии.

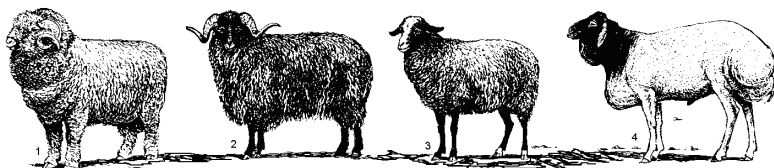


Рис. 23. Некоторые породы овец: 1 – меринос; 2 – романовская; 3 – каракульская; 4 – сирийская курдючная.

Муфлон является предком северных короткохвостых овец, заселяющих большое пространство северной части Европы и Азии. Аргали – дикие предки курдючных пород овец, обитают в горных местностях Средней Азии, на Камчатке, Аляске. Селекция одомашненных форм диких баранов позволила получить разнообразные породы овец (рис. 23).

Козы – очень древние домашние животные. Ученые предполагают, что родиной коз являются горные районы, простирающиеся от Балкан на западе и до Гималаев на востоке.

Дикими предками современных пород коз были козы Закавказья и гималайский винторогий козел – мархур (рис.24). Тело мархура достигает 160 см в длину и около 1 м высоты в холке. Рога плоские, винтообразно завитые.

Одомашненные козы, селекция которых происходила в разных направлениях и в различных экологических условиях к настоящему времени сформировали большое количество пород. Некоторые из них показаны на рис. 25.



Рис. 24. Винторогий козёл или мархур (*Copta falconeri*) [11].

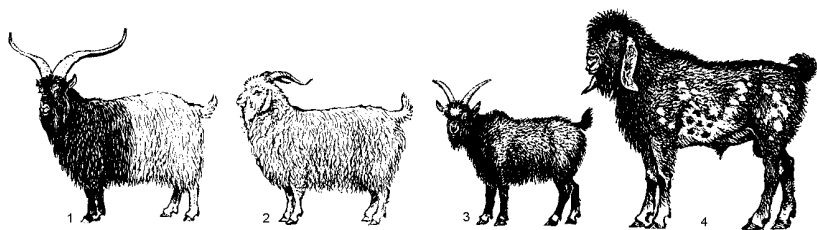


Рис. 25. Породы домашних коз: 1 – валлийская; 2 – ангорская; 3 – африканская карликовая; 4 – вислоухая [9].

Предком одомашненного северного оленя является дикий северный олень (рис. 26), обитающий и ныне в Евразии и Америке. Его тело достигает в длину более 190-220 см и 110-140 см в высоту и массы 100-20 кг. Олени были одомашнены на севере в эпоху новолитового века. Российские учёные считают, что северный олень представлен одним видом (*Rangifer tarandus*), образующим 12-15 подвигов; из них 5-7 подвигов обитают на

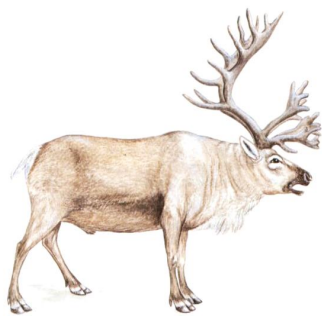


Рис. 26. Северный олень (*Rangifer tarandus*) [11].

территории России. Среди них выделяют две экологические группы: тундровую и лесную.

Кролик одомашнен был в I веке до н.э. Происходит он от дикого землеройного кролика (рис. 27), встречающегося в юго-западной части России, Южной Европе, Северной Африке.

Предками домашней собаки были волки (*Canis lupus*). Интенсивная селекция одомашненных волков привела к формированию большого количества пород собак. Некоторые из пород показаны на рис. 28. Более подробная информация о селекции собак содержится в книге М.Б. Уиллиса [22].

Предками домашней кошки считают дику степную кошку (рис. 29). В результате длительного разнонаправленного отбора человеком были созданы самые различные породы домашних кошек.



Рис. 27. Дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus*) [11].

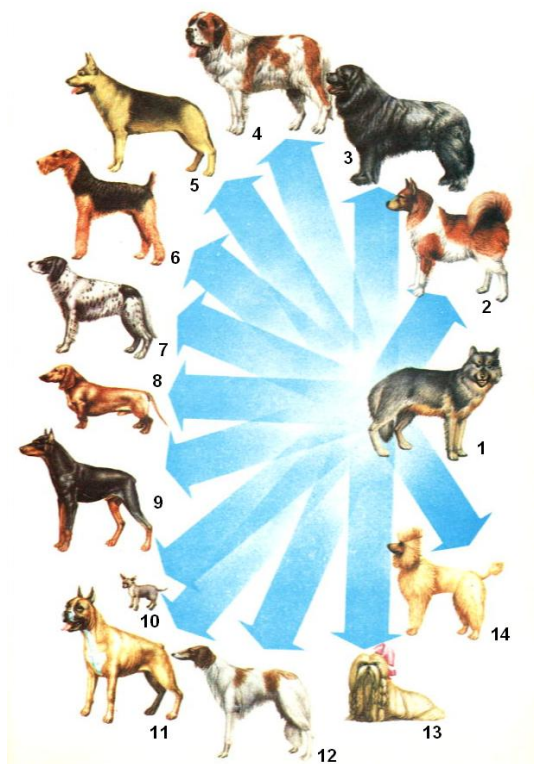


Рис. 28. Породное разнообразие собак, выведенных путём искусственного отбора от одного предка – волка:

- 1 – волк;
- 2 – лайка;
- 3 – волкодав;
- 4 – сенбернар;
- 5 – восточно-европейская овчарка;
- 6 – эрдельтерьер;
- 7 – сеттер;
- 8 – такса;
- 9 – доберманпинчер;
- 10 – чихуа-хуа;
- 11 – боксёр;
- 12 – русская борзая;
- 13 – болонка;
- 14 – пудель

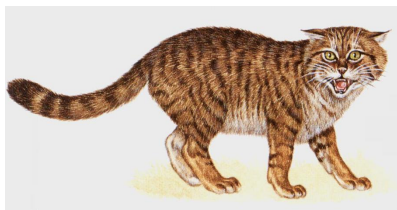


Рис. 29. Дикая степная кошка (*Felis lybica*) – один из предков современных домашних кошек.

Различные виды птиц были одомашнены при переходе человека к оседлому образу жизни и примитивному земледелию – более 5 тыс. лет назад. Домашние куры произошли от диких банкивских кур (рис. 30) и одомашнены были в Индии. Спустя полтора тысячелетия одомашненные куры появились в Египте и ещё через несколько столетий – в Греции. Банкивская курица – мелкая птица; масса её тела всего 600-800 г. Несут банкивские куры всего по 8-12 яиц в год. При спаривании банкивских кур с домашними курами получают плодовитое потомство.



Рис. 30. Банкивские дикie куры (*Gallus bankiva*) [18].

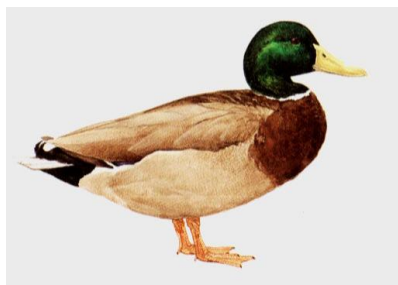


Рис. 31 Селезень кряквы (*Anas platyrhynchos*).

Родоначальником различных пород домашних уток является дикая кряква (рис. 31). Обитает кряква почти по всей Европе, Азии и Северной Америке. Изолированные колонии известны в Алжире и Марокко. Кряква легко поддаётся одомашниванию и в настоящее время.

Одомашнивание крякв могло произойти одновременно в различных местах. В результате селекции были выведены многочисленные мясные породы. Кроме того, имеются немногочисленные породы яичного и мясо-яичного типа.

Дикий серый гусь (рис. 32) является родоначальником ряда пород домашних гусей – тульских, холмогорских, шадринских, тулузских, эмденских и др. Гнездится серый гусь по всей Европе, в зна-

чительной части Сибири, на Дальнем востоке, в Средней и Передней Азии, в Монголии и в северной части Китая.



Рис. 32. Гусь серый (*Anser anser*), *вверху*.



Рис. 33. Индейка обыкновенная (*Meleagris gallopavo*) предок одомашненных индеек, *справа*.

Родоначальником домашней индейки является индейка обыкновенная (рис. 33). Дикie индейки обитают на плоскогорьях Мексики и юга Северной Америки. Это крупные, стройные и длинноногие птицы с короткими крыльями и широким хвостом. Голова и верхняя часть шеи – голые. Со лба свешивается длинный мясистый нарост. Разводят индеек для получения мяса. Живая масса взрослых индюков достигает 9-35 кг, а индеек – 5-11 кг. На мясо выращивают в основном гибридных индюшат, получаемых от скрещивания 2-4 сочетающихся линий.

Фазаны впервые были одомашнены древними греками. Из Греции фазаны попали в Древний Рим, а оттуда – на материковую часть Европы. Там они успешно акклиматизировались в естественных угодьях и так расплодились, что стали объектом охоты. В Англию фазаны попали еще в период римских войн и, по сохранившимся документам, уже в 924 г. их разводили в неволе. В центральной и западной Европе разведение фазанов в неволе известно с 11 века. В 17-19 вв. фазановодством занимаются почти во всех европейских государствах. В 19 веке фазанов завозят в Северную Америку, Австралию, Новую Зеландию, где птиц также начинают разводить в искусственных условиях. В России первые фазанарии появились в 19 в. В крупных имениях их разведение на фермах становится доходной отраслью птицеводства. Наибольшее распространение фазанарии получили в крупных помещичьих имениях Новгородской, Орловской и Волынской губерний. В настоящее время некоторые фермерские хозяйства Орловской области разводят фазанов многих пород.

В настоящее время птицеводы активно расширяют видовой состав разводимых птиц. Например, в Орловской области существуют хозяйства, разводящие перепелов, цесарок, страусов.

При одомашнивании животных, под влиянием новых условий обитания, создаваемых человеком, животные со временем стали сильно отличаться от своих диких предков. Домашние животные, по сравнению со своими дикими предками, имеют большую изменчивость по основным признакам продуктивности, телосложению, воспроизводительным качествам, масти. Известно, что у диких животных окраска шерстного покрова одноцветна – бурая, покровительственная. У сельскохозяйственных животных она может быть самой разной.

В процессе одомашнивания, в зависимости от направления отбора, у животных сформировался разный тип телосложения. Для пород крупного рогатого скота молочной продуктивности характерен узкотелый тип, для мясных пород – широкотелый. Одомашненные животные одного вида, но разных пород могут сильно различаться по размерам и массе тела. Например, у лошадей тяжеловозных пород масса тела достигает 1000 кг и более, у мелкой породы лошадей – пони – масса тела достигает лишь 200 кг, а декоративные породы карликовых лошадей весят ещё меньше. Овцы гиссарской породы в 2,5 раза крупнее овец каракульской породы. Свины крупной белой породы в 10-14 раз тяжелее свиней карликовых пород.

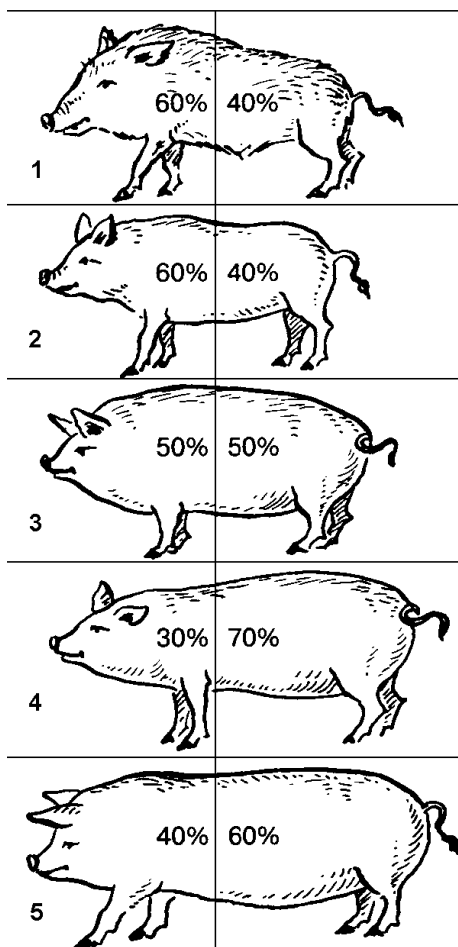


Рис. 34. Изменение анатомического строения тела свиньи в результате доместикизации и селекции:

1 – дикий тип; 2 – одомашненный тип; 3 – крупный тяжёлый тип; 4 – мясной тип; 5 – современный мясной тип

Искусственный отбор среди домашних животных резко увеличил изменчивость их продуктивных признаков. Например, молочная продуктивность диких коров равна 200-300 кг – столько молока необходимо для выпаивания телят. У коров заводских пород молочная продуктивность варьирует от 1000 до 23000 кг за год. У дикой свиньи за год рождается 3-4 поросенка, а свиньи современных пород приносят от 10 до 30 поросят.

Одомашнивание привело к сильным изменениям анатомического строения животных (рис. 34): кости стали тоньше, менее массивными, у животных укоротилась лицевая часть черепа, уменьшились рога, клыки (у свиней), увеличилось число грудных и хвостовых позвонков, изменилось строение кожи – у животных культурных пород резко возрос слой подкожной жировой клетчатки. Многие породы копытных животных стали комолыми; существование таких животных в дикой природе было бы невозможным. Изменилось строение шерстного покрова, волос стал тоньше в 4-5 раз, чем у их диких предков. Искусственный отбор изменил строение мускулатуры. Например, у животных мясных пород мышцы прорастают жиром, что приводит к образованию «мраморного» мяса. Значительно изменилось строение внутренних органов. Обильное кормление сильно увеличило размер органов пищеварения, особенно кишечника. Относительная масса некоторых других внутренних органов (сердца, легких, почек) уменьшилась. Обилие корма снизило физиологическую активность некоторых систем органов, но увеличило размеры других органов (например, молокообразования) и усилило воспроизводительную способность. У домашних животных исчезла сезонность в размножении, они стали достигать половой зрелости в более раннем возрасте, возросла их плодовитость. Тип нервной деятельности одомашненных животных сильно изменился. У них исчезла пугливость, нрав стал управляемый.

Наряду с полезными изменениями у домашних животных появились новые признаки, которые не влияют на продуктивность (например, висячие уши у свиней, загнутый крючком хвост у собак и т.д.). Такие признаки называют доместикационными. Появились они в результате мутаций, которые у диких животных удаляются естественным отбором, но сохраняются при отборе искусственном.

22.3. ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР

Отбор – это процесс дифференциального воспроизведения генотипов в популяции. В зависимости от роли человека в отборе его разделяют на естественный и искусственный. С учётом того, какие особи сохраняются для дальнейшего размножения, выделяют несколько форм отбора: стабилизирующий, движущий (направленный) дизруптивный, дестабилизирующий, групповой, индивидуальный и др. Формы отбора детально рассмотрены в главе 19 «Основы генетики популяций».

Сорта растений, породы животных и штаммы микроорганизмов создаются благодаря искусственному отбору. **Искусственный отбор** – это отбор человеком из поколения в поколение животных, растений или микроорганизмов по одному или нескольким наследуемым признакам.

Искусственный отбор является важнейшим элементом селекционной работы. Он необходим для: 1) выделения лучших по своим хозяйственным показателям форм растений и животных с целью их дальнейшего совершенствования в последующих поколениях; 2) сохранения достигнутых результатов.

Для проведения искусственного отбора необходимо генетическое разнообразие исходных групп особей. Это разнообразие получают или при скрещивании (комбинативная изменчивость), или индуцируя новые мутации (мутационная изменчивость).

Чтобы отбор был результативным, необходима информация о наследственном потенциале отбираемых особей. Такая информация с разной степенью полноты может быть получена тремя способами:

- 1) изучением фенотипа особей, составляющих популяцию, в которой ведется отбор;
- 2) анализом их родословных;
- 3) исследованием оставляемого ими потомства.

Эффективность искусственного отбора зависит от многих факторов: условий среды, интенсивности отбора, интервала между поколениями, числа генов, детерминирующих формирование признака числа селекционируемых признаков, их сцепления и т.д.

При любых формах искусственного отбора всегда действует и естественный отбор. Его направление может отличаться от направления искусственного отбора и зависит от условий, в которых ведется селекция. Эффективность отбора зависит от типа действия и наследования генов.

22.3.1. Отбор по доминантному гену

При полной пенетрантности и экспрессивности доминантного гена формируемый им признак фенотипически формируется у гомозигот и гетерозигот. Особи с такими генами могут быть легко отобраны (например, комолость у скота AA и Aa). Трудность заключается в разделении гомоготных животных от гетерозигот. Определить генотип животных можно, используя анализирующие скрещивания.

22.3.2. Отбор против доминантного гена

Если доминантный ген имеет полную пенетрантность, то от него можно избавиться практически за одно поколение. Для этого выбраковывают всех гомозигот AA и гетерозигот Aa . Эффективность отбора ограничена числом особей в стаде с желательным генотипом (aa).

22.3.3. Отбор по рецессивному гену

Рецессивные гены не проявляются у гетерозигот, и это замедляет искусственный отбор. Тем не менее, отбор будет достаточно эффективным, если доля рецессивных гомозигот в стаде достаточно велика. Объясняется это тем, что при скрещивании рецессивных гомозигот не происходит расщепления. Поэтому при скрещивании, например, белых мышей (cc) все потомство будет также иметь белую масть. Отбору по рецессивному гену подвергаются только гомозиготы (aa). Он не действует на гетерозигот (Aa) поскольку у них рецессивный аллель находится в скрытом состоянии.

22.3.4. Отбор против рецессивного гена

Отбор против вредных рецессивных генов должен проводиться во всех породах сельскохозяйственных животных. В противном случае от производителей гетерозиготных по этому гену рецессивные наследственные аномалии могут широко распространяться. Эта форма искусственного отбора – одна из самых важных в селекции. Отбор против рецессивных генов требует, как правило, много поколений.

22.3.5. Отбор в пользу гетерозиготных особей

Такой искусственный отбор проводят в тех случаях, когда гетерозиготные особи по развитию селективируемого признака превосходят гомозигот (т.е. в случае сверхдоминирования или гетерозиса). В результате искусственного отбора повысить частоту гетерозигот особей

можно не более чем до 50% потому что при их скрещивании между собой постоянно будут выплывать гомозиготы *AA* и *aa*.

22.3.6. Отбор против гетерозиготных особей.

Такой отбор проводят в том случае, когда у гетерозигот селективируемый признак проявляется слабее, чем у гомозигот. Примером могут служить робертсоновские транслокации (центрические слияния хромосом) у крупного рогатого скота. Гетерозиготные носители таких транслокаций имеют пониженную плодовитость.

В практической селекции используют различные методы отбора – массовый, семейный, внутрисемейный и индивидуальный.

22.3.7. Массовый отбор

Массовый отбор – это искусственный отбор путем скрещивания в каждом поколении группы особей только с максимальной (или минимальной) степенью выраженности данного признака.

История создания сортов и пород началась с применения массового отбора. В течение сотен и тысяч лет происходил отбор местных популяций растений и животных. Ценность этих популяций обусловлена их генотипической приспособленностью к условиям среды, что достигалось действием естественного отбора. Однако хозяйственно ценные признаки этих форм требовали улучшения.

Сущность массового отбора состоит в выборе из популяции лучших по фенотипу особей и получения от них потомства. При этом нет прямой оценки наследственных качеств родителей. Результаты массового отбора проявляются через много поколений селекции. Его эффективность зависит от величины коэффициента наследуемости признака. Действие массового отбора основано на постепенном увеличении концентрации желательных генов в популяции.

Массовый отбор имеет существенные недостатки, обусловленные тем, что по фенотипу отбираемых особей нельзя сколько-нибудь однозначно судить об их генотипе, в то время как именно от их генотипа зависит эффективность отбора. Объясняется это тем, что фенотип организма – это результат взаимодействия генотипа и среды в онтогенезе. На большинство хозяйственно ценных количественных признаков среда влияет очень сильно. Кроме того, в фенотипе массово отбираемых особей не проявляются рецессивные гены, находящиеся в гетерозиготном состоянии. Их негативное влияние может проявиться в потомстве. Поэтому массовый отбор, как правило, действует очень медленно, а иногда оказывается и вовсе безрезультатным. Безрезультатно

татность отбора происходит в тех случаях, когда популяция, в которой вёлся отбор, была гомозиготна или почти гомозиготна по генам, определяющим отбираемый признак.

Селекционеры много внимания уделяют изучению возможности проводить отбор не прямо по интересующему признаку, а косвенно, по каким-нибудь другим свойствам, связанным с этим признаком. Такие показательные свойства называют маркерами. Обычно в качестве маркеров выбирают группы крови или биохимические особенности белков. Связь отбираемого признака с маркерным может определяться разными причинами:

- продукты генов, контролирующие эти признаки, взаимодействуют в онтогенезе организма;
- признаки эти зависят от тесно сцепленных генов.

В селекции растений и животных такой косвенный отбор по маркерному признаку в ряде случаев оказался эффективным. Например, установлено, что в одной породе кур гетерозиготность по генам группы крови улучшает выводимость и сохранность цыплят, а также продуктивность кур. Аналогичные данные получены для некоторых пород коров и свиней и других животных. Однако результаты разных исследователей для одних и тех же видов животных нередко сильно расходятся. Это говорит о больших местных (внутрипопуляционных) различиях связи сигнальных и хозяйственно важных признаков и пока оставляет невозможным обобщение таких результатов.

22.3.8. Семейный отбор

При семейном отборе определяют среднее значения признака для каждого семейства и, учитывая их, отбирают или выбраковывают целые семьи. При этом варьирование признака внутри семьи во внимание не принимается. Семейный отбор предпочтителен при низком коэффициенте наследуемости признака, при наличии больших семейств, при низкой изменчивости признака, обусловленной общей для семейств средой.

22.3.9. Внутрисемейный отбор

При внутрисемейном отборе особей отбирают, учитывая отклонения значения признака каждой особи от среднего значения признака по семейству. На племя отбирают животных, у которых значение селекционного признака больше, чем его среднее значение для всей семьи. Чем больше величина средовой компоненты в общей изменчиво-

сти семейства, тем желательнее использовать именно этот метод отбора.

22.3.10. Индивидуальный отбор

Индивидуальный отбор – это отбор организмов с лучшим проявлением исследуемого признака, основанный на оценке каждого из этих организмов по их потомству.

Индивидуальный отбор использует более полные сведения о генотипе отбираемых особей, чем могут дать наблюдения их фенотипа. При индивидуальном отборе селективируемую популяцию делят на линии или семьи. Отдельно в каждой из них проводят отбор, анализируя результаты всех скрещиваний. Критериями отбора, помимо фенотипа, служат сведения, полученные из родословных. Изучение родословных позволяет судить о величине признаков у предков отбираемых особей, а также у их сибсов, полусибсов и других родственников. В некоторых случаях ценную информацию о генотипе этих особей удастся получить, анализируя их потомство; этот способ оценки с большим успехом применяется в селекции животных.

При индивидуальном отборе в качестве родоначальника будущего поколения выбирают отдельные выдающиеся производители, генотипические достоинства которых оцениваются индивидуально по результатам анализа признаков их потомков. У бактерий отбирается колония, возникающая от одной мутантной клетки. У растений-самоопылителей с помощью индивидуального отбора выделяют наиболее продуктивные линии – потомки одного самоопыленного растения. В животноводстве выдающегося производителя обнаруживают по качеству потомков, полученных от скрещивания данного производителя с его дочерьми. Во всех этих случаях надо учитывать величину фенотипической вариации, наследуемость и степень генетического родства.

При любых формах индивидуального отбора успех зависит не только от правильного выбора скрещиваемых особей, но и от того, насколько благоприятно для потомства сочетание генов обоих родителей. Поэтому в селекционной работе важен не только отбор, но и подбор родительских пар по их генотипическим особенностям.

Селекционер должен учитывать, что у перекрестнооплодотворяющихся видов оценка генотипа особи по ее предкам и родичам не может быть особенно точной из-за постоянно происходящих расщеплений. В истории селекции животных известны случаи, когда выбранный на основе родословной производитель оказывался не улучшателем, а ухудшателем потомства. Таким ухудшателем был,

например, бык голштинофризской породы в США, имевший очень хороших предков; дочери этого быка показали резкое снижение удоев и жирномолочности, и чтобы восстановить прежний уровень продуктивности стада, понадобилось почти 20 лет.

Главный недостаток метода индивидуального отбора по потомству – это длительность срока, необходимого для получения оценки производителя. Например, для оценки быков требуется пять-шесть лет. В течение всего этого периода приходится содержать всех сравниваемых производителей, хотя из них улучшателями могут оказаться только немногие.

22.3.11. Селекционное плато

Для развития любого признака существует биологический предел. Применение искусственного отбора приводит селективируемых животных к селекционному плато (пределу) по отбираемым признакам. Специалисты полагают, что уже достигнуто селекционное плато по резвости у чистопородных лошадей, по яйценоскости у кур, откормочным качествам у свиней, шерстной продуктивности у овец и плодовитости у крупного рогатого скота. Вместе с тем, еще велики резервы повышения молочной продуктивности у молочного скота. Поэтому интенсивная селекция животных по выраженности признаков, ещё не достигших селекционного плато, может дать заметные результаты.

22.4. Использование мутагенеза в селекции

Первоисточником наследственной изменчивости является мутационный процесс. Разнообразные мутации (генные, хромосомные, геномные) спонтанно возникают в каждой породе и сорте. В природе мутации подвергаются естественному отбору. При селекции участие мутаций определяется искусственным отбором, который выполняет селекционер. При необходимости селекционер может увеличить частоту и разнообразие мутаций организмов методами искусственного, индуцированного мутагенеза.

Индукцированный мутагенез – это способ повышения генетической изменчивости за счет возникновения мутаций при обработке гамет мутагенами физической (ионизирующее и ультрафиолетовое излучение) или химической (нитрозоэтилмочевина, диметилсульфат и др.) природы.

Культурные сорта и породы отличаются от своих диких предков наследственными признаками и свойствами. Можно поместить дикие формы любого вида растений или животных в домашние условия и со-

здать им благоприятные условия. Однако даже в таких условиях эти растения и животные не смогут проявить продуктивность и качества своих культурных сородичей. Как бы человек ни кормил диких банкивских кур, он не смог бы получить у них годовую яйценоскость в 300-350 яиц или разнообразие по окраске пера, живому весу, скороспелости. Лишь благодаря искусственному отбору спонтанных мутаций и их комбинаций путем скрещиваний при соответствующих условиях содержания и возделывания человеку удалось в ряду многих сотен поколений создать новые формы животных и растений. Однако для получения новых сортов растений и пород животных были нужны многие поколения только до тех пор, пока генетики не разработали методы получения мутаций, не изучили закономерности мутационного процесса и не научились изменять наследственность организмов методами генетической инженерии.

Разработка методов экспериментального получения мутаций открыла большие возможности для создания исходного селекционного материала. Благодаря этому ускоряются темпы селекции, и расширяются ее качественные возможности.

22.4.1. Использование в селекции ионизирующего излучения

Ионизирующие излучения – это потоки частиц и квантов электромагнитного излучения, прохождение которых через вещество приводит к ионизации и возбуждению атомов или молекул этого вещества. Ионизирующие излучения попадают на Землю в виде космических лучей, возникают в результате распада атомных ядер или создаются искусственно.

Открытие мутагенного эффекта ионизирующих излучений привело к созданию в селекции нового раздела – **радиационной селекции**. Первым ионизирующую радиацию для целей селекции применил российский генетик Г.А. Надсон, проводивший эксперименты с микроорганизмами. В селекции растений радиацию стали использовать в 1928-1934 гг. Тогда А.А. Сапегин в Одессе и Л. Н. Делоне в Киеве начали получать радиационные мутанты у пшениц. В те же годы сходные исследования воздействия рентгеновских лучей на мутационный процесс у ячменя были выполнены в США Л. Стадлером.

У высших растений облучению обычно подвергают семена, почки и пыльцу. Выбор стадии развития растения для облучения зависит от биологии объекта и метода обнаружения мутаций. В прикладных исследованиях мутантные растения получают на специальных опытных полях, называемых гамма-полями (рис. 35). На них устанавливают ис-

точник гамма-лучей. Вокруг источника высаживают растения, которые подвергаются длительное время действию гамма-лучей, вызывающих появление мутаций.

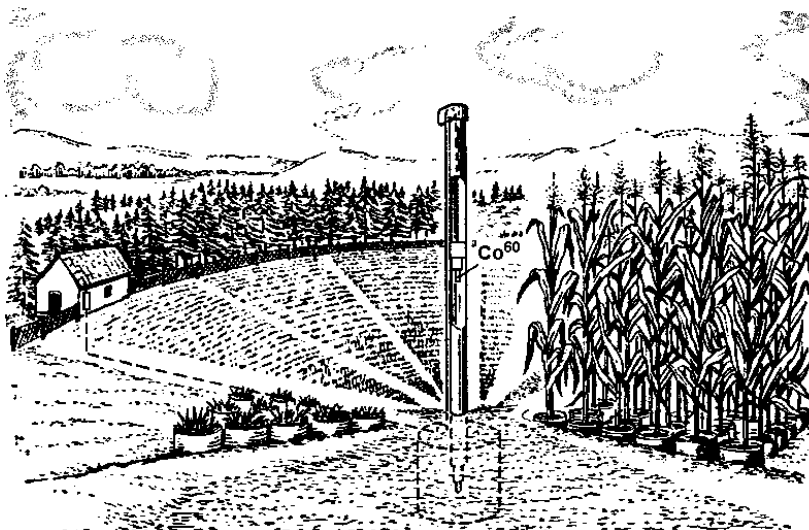


Рис. 35. Общий вид гамма-поля; источник радиоактивного кобальта находится внутри вертикальной стойки.

Если рецессивная мутация возникает в пыльцевом зерне, участвовавшем в оплодотворении, то все клетки развившегося растения будут нести эту мутацию в гетерозиготном состоянии. У самоопылителей уже в следующем поколении можно получить гомозиготную мутантную форму, а в последующих поколениях ее размножить. У перекрестноопыляющихся растений выявление рецессивных мутаций требует большего числа поколений.

При облучении семян метод выявления мутантов несколько иной. В отличие от пыльцы, зародыш семени – многоклеточное образование, и мутации могут возникнуть лишь в отдельных его клетках. Поэтому выросшее из такого семени растение оказывается химерным, т.е. будет нести мутацию только в части тканей, берущих начало из измененной клетки. По этой причине для получения растения, состоящего целиком из мутантных клеток, нужно несколько поколений с посевом и анализом отдельно потомства каждого семени.

При облучении проростков выросшее облученное растение оказывается химерным. Поэтому у самоопылителей рецессивные формы могут появиться уже в следующем поколении.

С использованием ионизирующих излучений в селекции получены промышленные сорта неполегающего ячменя, горчицы, рапса. Созданы хозяйственно ценные формы пшеницы, гороха, фасоли, томатов и др. Полученные мутанты служат материалом для отбора форм устойчивым к грибковым заболеваниям.

Доказательством важной роли индуцированных мутаций служат успехи в селекции плесневых грибов – продуцентов антибиотиков. Вначале селекция на повышение их активности основывалась на отборе штаммов из природных популяций. Однако скоро такой отбор исчерпал все возможности. Поэтому генетики направили усилия на получение индуцированных мутаций. Новые методы получения мутантов и селекция позволили создать штаммы микроорганизмов с очень интенсивным синтезом нужных веществ. Например, исходный штамм пенициллов выделял около 100 единиц пенициллина на определенный объем среды. Современные мутантные расы обладают активностью в 5000 единиц и более. Аналогичными методами селекции интенсифицированы биохимические свойства у продуцентов стрептомицина, тетрамицина, биомицина и других антибиотиков.

В селекции мутагенный фактор можно использовать многократно. Например, лучший отобранный штамм можно вновь подвергнуть действию мутагена, и вновь отобрать наиболее продуктивный. Такой многократный отбор обычно приводит к повышению продуктивности на каждом этапе селекции. Многократный отбор организмов, который приводит к повышению значения селективируемого признака на каждом из промежуточных селекционных этапов называется **ступенчатой селекцией**.

22.4.2. Использование в селекции химических мутагенов

В ряде случаев селекционеры установили, что вновь получаемые мутанты оказываются не новыми для данной культуры, т.е. в том или ином виде они уже известны в мировой коллекции сортов. Например, признаки 170 проанализированных мутантов ячменя (*Hordeum vulgare*) вполне соответствовали признакам 192 существующих в природе разновидностей. Следовательно, искусственно созданное многообразие мутантов и природное многообразие форм ячменя не имеют существенных отличий. Отсюда вытекает практический вывод, что всё естественное многообразие форм какого-либо вида может быть получено путём экспериментальной индукции мутаций и последующим комбинированием этих мутаций при скрещивании и отборе нужных организмов. Это ещё раз подтверждает правильность закона Н.И. Вавилова о гомологических рядах наследственной изменчивости.

Примером использования индуцированного мутагенеза может служить работа по селекции краснодарского карпа. Химический мутагенез был также использован в селекции казахстанского карпа, что позволило значительно увеличить селекционный дифференциал и повысить эффективность отбора.

Ионизирующие излучения и химические мутагены могут вызывать генные мутации, хромосомные aberrации и геномные мутации. Ниже мы рассмотрим значение этих мутаций для селекции.

22.4.3. Использование в селекции генных мутаций

Генные мутации, возникшие спонтанно или индуцированные искусственно, могут быть использованы в селекции животных в тех случаях, если новый вариант мутации представляет хозяйственную ценность.

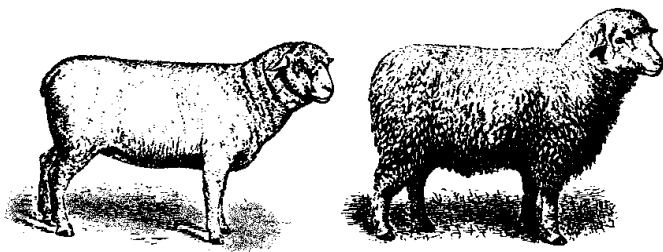


Рис. 36. Овца породы меринос и возникшая из неё в результате мутации длинношерстная мошамская порода овец [23].

Примерами спонтанного изменения хозяйственно значимого признака, могут служить мутации, приведшие к образованию длинношерстной мошамской породы овец (рис. 36) или же анконской породы коротконогих овец (рис. 37). Последняя из двух указанных мутаций проявилась у одного ягнёнка в 1791 году в штате Массачусетс (США). Для животноводов такие овцы оказались очень привлекательными, поскольку они были неспособны перепрыгивать через ограды и, следовательно, таких животных было легче пасти.

Примером использования индуцированного мутагенеза в целях селекции хозяйственно ценного признака может служить выведение одной из пород карпа. Мясо карпа имеет высокие диетические качества, но при этом имеет один недостаток – в нём много мелких костей. В 80-х годах прошлого столетия польским селекционерам удалось вывести породу карпа без мелких костей. Для получения селекционного материала рыбоводы использовали рентгеновское излучение [10].

Применение радиационного мутагенеза привело к созданию более 200 сортов разных культур. Использование генных мутаций в селекции растений покажем на примере истории создания «сладкого» люпина.

Все виды люпина (*Lupinus*) имеют семена, содержащие ядовитые алкалоиды. Поэтому долгое время люпин считался непригодным для использования в корм скоту. Вместе с тем у других видов бобовых существуют формы с безалкалоидными семенами. Поэтому, исходя из закона гомологических рядов наследственной изменчивости, можно было полагать, что подобные мутации должны встречаться и у люпина. Действительно, проверка большого материала позволила найти растения с безалкалоидными семенами. Однако найденные растения имели другое отрицательное свойство – створки боба у них раскрывались до уборки урожая, и семена осыпались. При анализе 10 млн. растений с безалкалоидными семенами было найдено одно с нераскрывающимися створками, но бобы у этого растения при созревании опадали. Размножив его потомство, селекционеры нашли среди многочисленных потомков мутантные формы с неоппадающими бобами. Все этапы этой работы строились на подборе соответствующих мутантов, встречаемость которых можно было предположить, согласно закону гомологических рядов наследственной изменчивости.

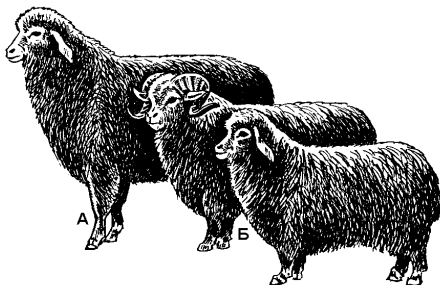


Рис. 37. Овцы анконской породы: А – с нормальными ногами; Б – с укороченными ногами [17].

В селекции вегетативно размножающихся растений большое значение могут иметь соматические мутации. Такие мутации могут неограниченно долго сохраняться в вегетативном потомстве в тех случаях, когда для размножения используются мутантные ткани (например, черенки). Так, Мичурин нашел на яблоне сорта «Антоновка могилевская белая» ветвь с очень крупными плодами. Этот мутантный побег послужил основой для сорта «Антоновка шестисотграммовая».

22.4.4. Использование в селекции анеуплоидии и замены хромосом

Анеуплоидия (син.: гетероплоидия, полисомия) – это состояние клетки, ткани или организма, при котором одна или несколько целых

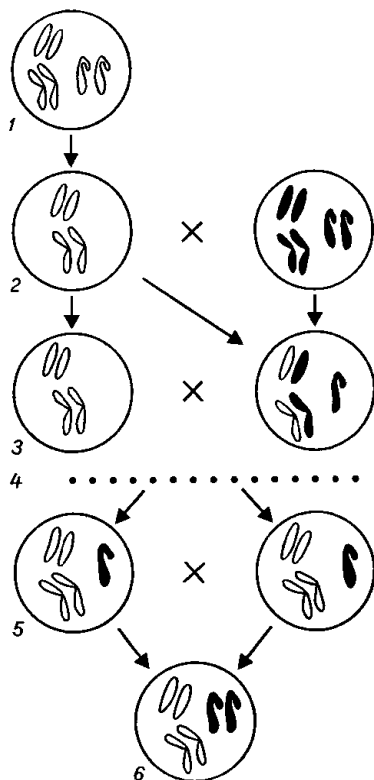
хромосом из обычного набора или отсутствуют, или представлены дополнительными копиями (например, кариотип $2n+1$; $2n-1$; $2n+2$; $2n+3$). Анеуплоидия представляет большой интерес для селекции.

Впервые анеуплоидия была обнаружена К. Бриджесом гибридологическими методами при изучении у дрозофилы наследования признаков, сцепленных с полом. Позже эти опыты были подтверждены цитологически. Эти исследования показали, что в соматических клетках одних самок была лишняя, третья X-хромосома (кариотип $6A+XXX$), у других самок – лишняя Y-хромосома (кариотип $6A+XXY$), а у самцов не доставало Y-хромосомы (кариотип $6A+XO$).

При появлении в геноме одной дополнительной (лишней) хромосом возникают **трисомии** ($2n+1$). Если диплоидный организм теряет одну хромосому его называют **моносомиком** ($2n-1$). Обычно такие формы

маложизнеспособны, но у растений с высокой плоидностью моносомии жизнеспособны. Это позволило, например, у мягкой пшеницы получить линии моносомные по всем 21 парам хромосом. При потере обеих хромосом данной пары ($2n-2$) организм называют **нуллисомиком**. У растений они получаются при самоопылении моносомиков.

Рис. 38. Замена пары хромосом культурного вида (белые) парой хромосом дикого вида (черные): 1 – исходная форма культурного вида, 2 – скрещивание нуллисомика культурного вида с диким видом, 3 – скрещивание нуллисомика культурного вида с гибридом, 4 – повторение возрастных скрещиваний в течение 4–5 поколений, 5 – самоопыление моносомиков, имевших одну хромосому дикаря, 6 – получение диплоидного культурного вида с парой хромосом от дикаря, заменившей пару хромосом культурного вида [6].



Современные методы позволяют переносить в культурные сорта из дикорастущих сородичей отдельные хромосомы и даже их части. Подобные эксперименты проводят потому, что растения из диких популяций часто обладают генами, желательными для культурных сортов. Такими генами могут быть гены, детерминирующие иммунитет к болезням, устойчивость к экстремальным условиям (например, зимостойкость, устойчивость к засолению) и др. Перенос ценных хромосом достигается скрещиванием нуллисомика ($2n-2$) культурного сорта с растением-дикарем. Полученный гибридный моносомик ($2n-1$) вновь скрещивают с нуллисомиком. Затем в течение 4–5 поколений происходит скрещивание с культурным нуллисомиком. Это приводит к тому, что при наличии всех пар хромосом, принадлежащих культурному сорту, одна пара хромосом заменяется на пару от дикаря (рис. 38).

Подобным образом был получен табак, устойчивый к вирусу табачной мозаики (ВТМ). Дикого табака (*Nicotiana glutinosa*) скрестили с культурным (*N. tabacum*) табаком и, затем, провели обратные скрещивания гибридов с растениями культурного табака, что и позволило получить форму, устойчивую к ВТМ. Специальные исследования показали, что хромосома **H** дикого табака заменила одну хромосому в геноме культурного табака. Путем замены хромосом получен ряд ценных сортов других растений. От дикого мелкоплодного томата гены устойчивости к фузариозу² были перенесены в культурный сорт. Перенос хромосом от диких пшениц, пырея, ржи позволил получить культурные сорта пшеницы, устойчивые к листовой ржавчине и мучнистой росе [6].

У дрозофилы были обнаружены организмы-моносомики ($2n-1$) с нехваткой одной из самых мелких аутосом (так называемые гапло-IV). В кариотипе таких мух присутствовала только одна IV-я хромосома. Отсутствие этой маленькой хромосомы вызывало уменьшение размеров мух, снижение их плодовитости и изменение некоторых морфологических признаков: крыльев, щетинок, глаз и др. У тех мух, которые получали избыточную IV хромосому (трисомики $2n+1$), также происходило изменение некоторых признаков. Потеря одной IV хромосомы не приводила к гибели дрозофилы. В то же время утрата одной из длинных хромосом II или III пары оказывалась для мух губительной. Это указывает на генетическую неравнозначность разных хромосом в кариотипе.

² Фузариоз – заболевание растений, вызываемое паразитическими грибами рода *Fusarium*.

У млекопитающих животных и человека анеуплоидия в большинстве случаев вызывает существенные нарушения в развитии или летальность. Например, у человека появление в кариотипе лишней 21-й хромосомы или же X-хромосомы вызывает ярко выраженные морфологические и физиологические нарушения. Избыток или недостаток большинства других хромосом в кариотипе человека приводит к его гибели на самых ранних этапах эмбрионального развития.

У растений явление анеуплоидии встречается чаще и в некоторых случаях не имеет столь вредоносного характера. Это можно показать на примере дурмана (*Datura stramonium*). У этого растения нормальный кариотип имеет 12 пар хромосом ($2n = 24$). Добавление к нему по одной любой хромосоме каждой из 12 пар вызывает изменение определенных признаков растения. Например, у коробочек изменяются размеры или форма, либо происходит одновременное изменение ряда признаков (рис. 39).

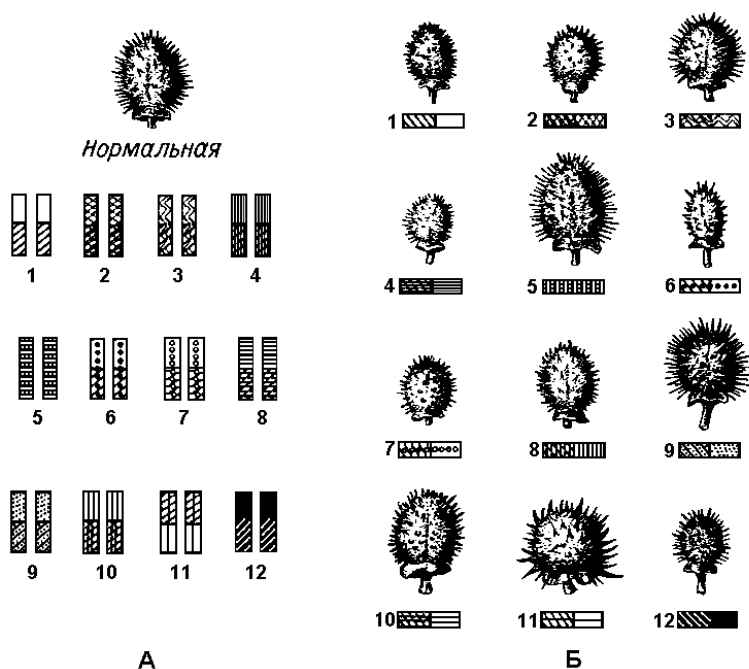


Рис. 39. Семенные коробочки у различных типов трисомиков растения дурмана *Datura stramonium*: А – диплоидный набор нормальной формы ($2n=24$); Б – морфология коробочек трисомиков; под ними указаны добавочные хромосомы. Цифрами указаны номера хромосом [13].

Анеуплоидию используют в селекции растений при изучении роли конкретных хромосом в детерминации хозяйственно ценных признаков. Например, у пшеницы ($2n=42$) экспериментально получен целый ряд нуллисомиков (21 форма). У каждого из них отсутствует какая-либо одна пара гомологичных хромосом. Их потеря вызывает изменение морфологии колоса по сравнению с исходной формой (рис. 40). После того как значение каждой хромосомы в формировании хозяйственно ценного признака установлено анеуплоидию можно использовать для переноса хромосом с известными генами в растения того сорта, который нужно улучшить.

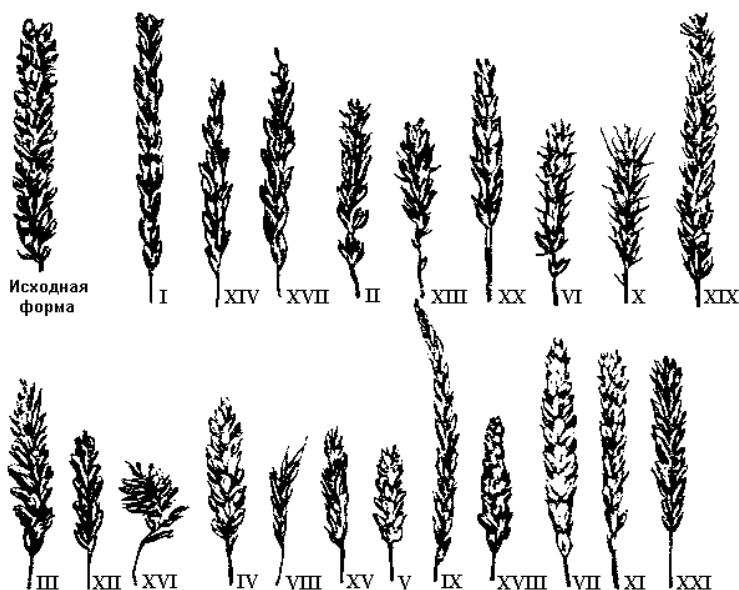


Рис. 40. Колосья 21 нуллисомика пшеницы *Triticum aestivum* сорта Chinese Spring. Изменения формы колосьев вызваны отсутствием одной пары гомологичных хромосом. Римскими цифрами указаны номера отсутствующих пар гомологов.

22.4.5. Использование в селекции полиплоидии

Важным источником изменчивости для селекции растений служат полиплоиды. **Полиплоидия** – это геномная мутация, при которой происходит кратное гаплоидному увеличение числа хромосом в кариотипе. Получение полиплоидов существенно интенсифицировалось после открытия алкалоида колхицина и его аналогов.

Колхицин – это алкалоид, выделенный из луковиц растений рода Безвременник (*Colchicum*), например безвременника великолепного и безвременника осенне-

го. Колхицин и, близкий к нему по строению, колхамин широко используют в селекционной практике как вещество, вызывающее удвоение хромосом и образование полиплоидных форм. Эти вещества также используют для лечения рака пищевода и рака кожи. Кроме того колхицин является очень эффективным средством против средиземной лихорадки.

Напомним, что полиплоидия может быть двух типов: автополиплоидией и аллополиплоидией. **Автополиплоидия** – это явление более чем двукратного увеличения в ядрах клеток гаплоидного набора хромосом одного и того же вида организмов. **Аллополиплоидия** – полиплоидия, обусловленная присутствием в одной клетке хромосомных наборов двух различных видов. Рассмотрим вначале примеры использования в селекции явления автополиплоидии.

У растений удвоение числа хромосом от диплоидного до тетраплоидного часто сопровождается увеличением размера и изменением темпа деления клеток. Это изменяет размер растения и его органов, величину семян и их химический состав. Например, вес 1000 зерен обычной диплоидной ржи равен 29 граммам, а тетраплоидной – 56 г. Вместе с тем автополиплоиды часто имеют пониженную фертильность. Каждое отдельно взятое семя у полиплоида крупнее, чем у исходной формы, но количество семян на растении, как правило, меньше. Причиной этих явлений являются нарушения мейоза. Однако путём дальнейшей селекции эту особенность можно устранить.

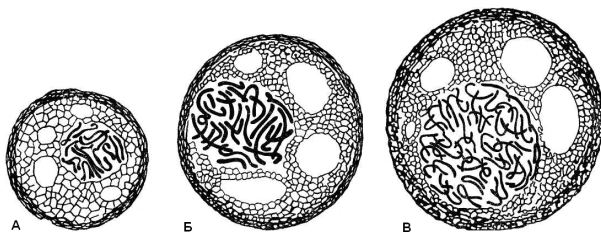


Рис. 41. Зависимость размеров пыльцы от плоидности растений у гиацинтов: А – гаплоидное пыльцевое зерно (12 хромосом); Б – диплоидное (24 хромосомы); В – тетраплоидное (48 хромосом) [6].

В природе известны большие автополиплоидные ряды растений. Иногда плоидность оказывается очень большой. Например, в клетках мощного мятлика *Poa litorosa* находятся 38 наборов хромосом. Клетки аутотетраплоидов более крупные, чем у диплоидов (рис. 41). Это приводит к увеличенной крупности всех вегетативных органов у растений тетраплоидов (рис. 42).

Полиплоидизация изменяет метаболические процессы в организме. В некоторых случаях это повышает содержание ценных для чело-

века химических веществ (например, некоторых органических соединений у мака опийного). В других – уменьшает синтез нежелательных для человека соединений (например, азотистых соединений у полиплоидной свеклы). Полиплоидные растения могут приобретать и другие ценные признаки, например, повышенную резистентность к заболеваниям.

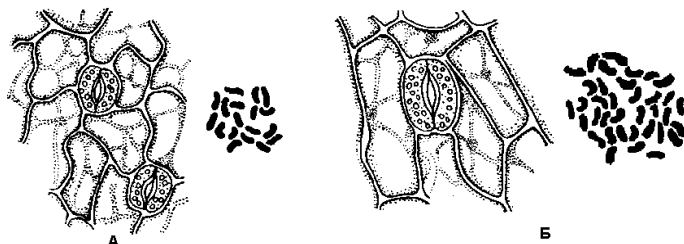


Рис. 42. Размеры замыкающих клеток устьиц, число хлоропластов в них у диплоидной (А) и тетраплоидной (Б) сахарной свеклы.

Большое значение для сельскохозяйственного производства имело использование триплоидных растений. Триплоиды или стерильны, или имеют низкую фертильность. В то же время они отличаются повышенной мощностью и высокой урожайностью вегетативной массы. Например, благодаря более крупному корнеплоду триплоидная сахарная свекла дает с единицы площади урожай сахара на 8-12% выше, чем диплоидная. Получают триплоидные растения свеклы, скрещивая диплоидные и тетраплоидные формы.

Аутотриплоиды, как правило, стерильны, поэтому товарные семена постоянно приходится получать при скрещивании диплоидов с тетраплоидами. Стерильность триплоидов в ряде случаев используется для получения бессемянных сортов, например арбуза, банана и других культур. Японские генетики получают триплоидные арбузы путём скрещивания диплоидной ($2n=22$) и тетраплоидной ($2n=44$) форм. Триплоиды не содержат семян, но имеют очень крупные плоды и большую устойчивость к заболеваниям (табл. 11).

Таблица 11. Урожайность гибридного триплоидного арбуза по сравнению с исходными сортами [14].

Сорт	Плоидность	Урожай на единицу площади	
		кол-во плодов	вес в кг
Отоме	$2n$	150	254
Син-Ямато	$4n$	115	156
Гибрид (Син-Ямато × Отоме)	$3n$	215	596

Теперь обратимся к примерам использования в селекции аллополиплоидии, поскольку многие сельскохозяйственные культуры являются аллополиплоидами (пшеница, хлопок, табак, многие плодовые и др.). Так, мягкая пшеница является гексаплоидом. Её геном состоит из геномов трех видов – генома пшеницы-однозернянки, генома эгилопса (*Aegilops spelloides*) и генома другого вида эгилопса (*Aegilops squarrosa*).

Метод экспериментального получения аллополиплоидов в современной селекции используется очень интенсивно. Так были получены высокопродуктивные сорта табаков и тетраплоидные сорта ржи (рис. 43).

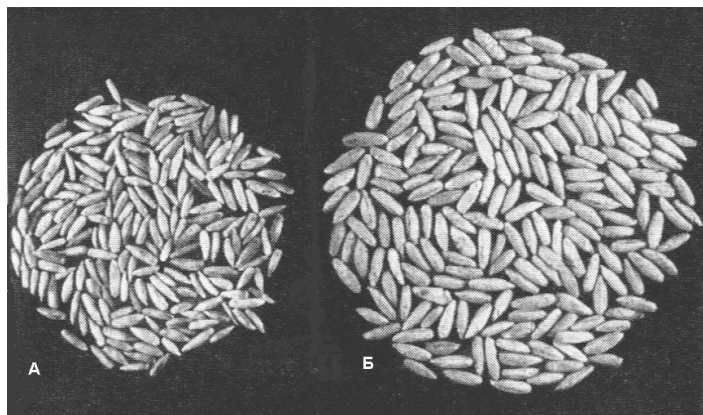


Рис. 43. Диплоидные (А) и тетраплоидные (Б) семена ржи [14].

Применяя аллополиплоидию в селекции растений, генетикам удалось сочетать в получаемых растениях комбинативную изменчивость с преимуществами полиплоидных форм. Например, скрестив пшеницу ($2n = 42$) и рожь ($2n = 14$), селекционеры получили амфидиплоид ($2n = 56$), названный *Triticale* (от латинских названий *Triticum* – пшеница и *Secale* – рожь). Растения *Triticale*, подобно ржи, хорошо развиваются в климатических условиях нечерноземной полосы, и, в то же время, подобно пшенице устойчивы к ржавчине и мучнистой росе.

22.5. СИСТЕМЫ СКРЕЩИВАНИЯ

Используя различные системы скрещивания можно объединить в одном потомке несколько разных признаков предков или же, наоборот избавиться от некоторых нежелательных свойств. Выбор конкретной системы скрещивания зависит от задач, стоящих перед селекционером,

особенностей исходного материала и типа изменчивости признака, используемого для селекционных целей.

22.5.1. Системы скрещивания и методы разведения

В селекции используют различные системы скрещиваний. Основные из них показаны на схеме (рис. 44).

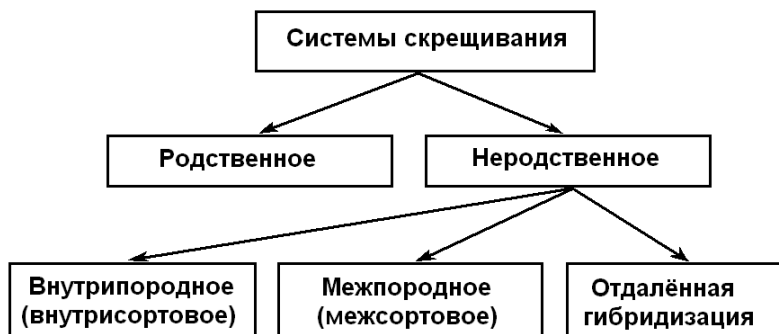


Рис. 44. Основные системы скрещивания [14].

Прежде всего выделяют родственное скрещивание. В животноводстве родственное скрещивание называют инбридингом, в растениеводстве – самоопылением и инцухтом. Неродственное скрещивание (аутбридинг) разделяют на внутрипородное (внутрисортное), межпородное (межсортное), и отдаленную гибридизацию.

Классическая селекция рассматривает две группы методов разведения: чистое разведение и скрещивание. Группа методов **чистого разведения** включает в себя: а) инбридинг, б) разведение по линиям и кросс инбредных линий, в) освежение крови. Группу методов **скрещивания** составляют: а) промышленное, б) вводное, в) воспроизводительное и г) поглотительное скрещивания (рис. 45.)

Вводное, воспроизводительное и поглотительное скрещивания, в свою очередь, выделяют в одну самостоятельную группу, отделяя от промышленного скрещивания. Связано это с тем, что животных, полученных путем промышленного скрещивания, используют исключительно в хозяйственных целях. Реализуемые на мясо, они не оставляют потомков. Во всех остальных случаях животных используют для дальнейшего разведения и улучшения последующих поколений.

При вводимом скрещивании использовали два частных метода:

- прилитие крови (партнера для скрещивания использовали только один раз);
- коренное улучшение породы (партнера для скрещивания использовали в течение нескольких последовательных поколений, чтобы, по возможности, быстрее исправить отдельные недостатки породы).

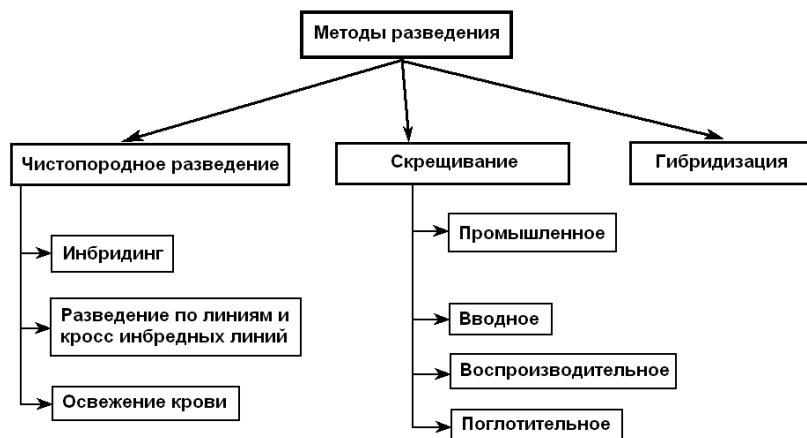


Рис. 45. Типичная классификация основных методов разведения.

В настоящее время использование в племенной работе достижений генетики сформировало новую классификацию методов разведения. Она строится по генетическим принципам без учета классической систематизации методов.

Новая классификация методов разведения выделяет следующие три группы [24]:

- I группа. Методы разведения, основанные на сходстве родителей с потомками:
 - инбридинг;
 - разведение по линиям (линейное разведение) ;
 - поглотительное (преобразующее) скрещивание.
- II группа. Методы разведения, использующие эффект гетерозиса с селекцией на комбинационную ценность:
 - кросс инбредных линий;
 - периодическая селекция;
 - периодическая реципрокная селекция.

III группа. Методы разведения, использующие эффект гетерозиса без селекции на комбинационную ценность:

- простое промышленное скрещивание;
- переменное и ротационное скрещивание;
- гибридизация.

Следует отметить, что приведённые выше классификации не являются абсолютными. Различные селекционеры предлагают иные варианты классификаций (см., например, [1, с. 194]). Связано это с тем, что биологические особенности различных видов сельскохозяйственных животных затрудняют создание единой генетически обоснованной системы методов разведения и для каждого вида эта система должна быть индивидуальной.

Ниже даны определения терминов, упомянутых в классификациях методов разведения. Некоторые из этих понятий будут подробно рассмотрены далее.

Инбридинг – это скрещивание организмов, находящихся в близком родстве.

Линейное разведение – такое разведение, при котором сохраняют родственные связи потомков с каким-либо определенным особо выдающимся животным (обычно с производителем). При линейном разведении в качестве родителей подбирают таких животных, которые оба состоят в тесном родстве с выдающимся предком, но не имеют других общих предков.

Преобразующее скрещивание – форма племенной работы, позволяющая достигнуть селекционную цель быстрее, чем при чистопородном разведении. Преобразующее скрещивание приводит к формированию новой популяции с новым генофондом. В зависимости от цели, различают три формы преобразующего скрещивания: вводное, воспроизводительное и поглотительное [24]. Преобразующее скрещивание предполагает жесткий отбор животных по общей племенной ценности.

Вводное скрещивание (*син.: прилитие крови*) – метод разведения сельскохозяйственных животных, используемый для улучшения или исправления некоторых качеств ценной породы животных без коренного изменения её основных свойств. Обычно для этой цели используют животных другой породы. Улучшающая порода большей частью представлена небольшим количеством производителей. *Не путайте с «освежением крови».*

Воспроизводительное скрещивание – метод разведения сельскохозяйственных животных, применяемый для создания новой, более совершенной породы, путём скрещивания животных разных пород. Если для создания новой породы используют животных двух пород то

такое воспроизводительное скрещивание называют **простым**, если используют три (и более) породы, то такое воспроизводительное скрещивание называют **сложным**.

Например, американская порода свиней Миннесота III была получена от скрещивания восьми исходных пород. Это были уэльская порода, глочестерская старая пятнистая (приспособленная к неблагоприятным условиям среды), крупная белая (хорошие убойные качества), белтсвилл II, Миннесота I (хорошая молочность маток), Миннесота II (высокое качество мяса), польско-китайская (линия С, выведенная из шести исходных линий) и сен-пьер (беркшир×честерская белая). В 1952 г. было выращено первое гетерогенное поколение, полученное при участии чистопородных хряков уэльской, глочестерской и белтсвиллской пород и гибридных хряков глочестер×крупная белая, которым подобрали чистопородных свиноматок сен-пьер, Миннесота I и II и помесных глочестер×крупная белая. Скрещивание животных в сочетании с жестким отбором вели до 5-го поколения. Результаты этих скрещиваний оказались чрезвычайно успешным, поэтому полученная популяция без применения инбридинга была признана породой.

Поглотительное (или преобразующее) скрещивание – метод разведения сельскохозяйственных животных, применяемый для коренного улучшения малопродуктивных пород. Оно заключается в спаривании животных двух пород – улучшаемой и улучшающей, для получения помесей, которых затем в ряде поколений спаривают с производителями улучшающей породы до получения животных желательного типа.

Периодическая селекция – метод разведения сельскохозяйственных животных, основанный на скрещивании особей улучшаемой популяции с членами константной популяции-тестера. Популяция-тестер обычно инбредна. В качестве родителей следующей генерации отбирают таких животных, которые при скрещивании с популяцией-тестером дают наилучшее потомство. Этот процесс продолжается непрерывно (рис. 46).

Периодическая реципрокная селекция – метод разведения животных, основанный на скрещивании особей из двух разных популяций и отборе лучших животных в анализирующих скрещиваниях получаемых гибридов с животными обеих исходных популяций (рис. 47).

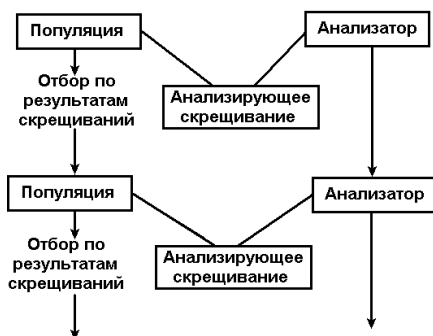


Рис. 46. Схема периодической селекции [24].

Две популяции или две линии, обозначенные буквами *A* и *B* скрещиваются реципрокно, т.е. $\text{♀}A \times \text{♂}B$ и $\text{♂}A \times \text{♀}B$. Из всех полученных потомков по результатам анализирующих скрещиваний отбирают лучших. Их скрещивают между собой, т.е. лучшие $\text{♀}A$ скрещиваются с лучшими $\text{♂}A$ в одной линии и лучшие $\text{♀}B$ с лучшими $\text{♂}B$ в другой.

Полученные гибриды вновь оцениваются по результатам анализирующих скрещиваний с особями исходных популяций. Этот процесс

повторяется каждое поколение. Все прочие животные, а также все полученные гибриды, которые служат лишь для оценки комбинационной способности их родителей, выбраковываются. Однако на практике невозможно выбраковать всех женских особей, так как популяция должна воспроизвести себя. Поэтому главное внимание

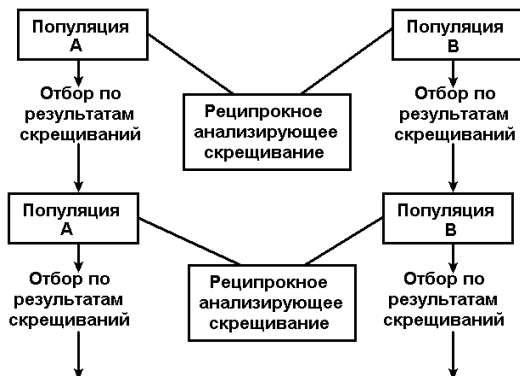


Рис. 47. Схема реципрокной периодической селекции [24].

концентрируется на производителях. Каждому производителю подбирают нескольких самок, чтобы лучше оценить его племенную ценность.

Промышленное скрещивание — скрещивание сельскохозяйственных животных двух или более пород для получения высокопродуктивных помесей первого поколения в пользовательских (неплеменных) целях.

Переменное скрещивание — особая форма *промышленного скрещивания* животных, при котором получают помеси от спаривания животных двух и более пород с последующим скрещиванием помесных самок в ряде поколений с производителями исходных пород. Это скрещивание позволяет использовать явление гетерозиса у помесных животных не только первого поколения, но и в ряде последующих.

Ротационное скрещивание — особая форма *промышленного скрещивания* животных, при котором получают помеси от скрещивания двух и более пород. В отличие от переменного скрещивания в ротационном скрещивании помесных самок скрещивают в ряде поколе-

ний с производителями не исходных пород, а с животными третьей породы.

Освежение крови – приём племенной работы в заводских стадах, направленный на устранение вредных последствий инбридинга или длительного однородного подбора в пределах одного хозяйства. Приём заключается в использовании производителей той же породы из других, неродственных стад.

Гибридизация – скрещивание разнородных в наследственном отношении организмов. Скрещивание особей одного и того же вида называют **внутривидовой гибридизацией**. Скрещивание особей разных видов или родов называют **отдалённой гибридизацией**.

Применяя различные методы разведения, селекционер предполагает, что у животных улучшаемой им популяции гены действуют на признак исключительно или преимущественно аддитивно. При этом неаддитивное действие генов во внимание не принимается. Целью методов разведения является получение животных, наиболее приспособленных к конкретным условиям среды. Селекцию ведут, прежде всего, по общей племенной ценности. **Общая племенная ценность** равна аддитивному генотипическому эффекту. **Специальная племенная ценность** некоего животного относительно группы особей может отличаться от общей племенной ценности этой группы за счет неаддитивного действия генов. Неаддитивное действие генов определяют по потомкам данного животного, полученным от его скрещивания с особями группы. Более детальное изложение методов определения племенной ценности читатель может найти в специальных работах [7, 24].

Ниже будут рассмотрены основные генетические принципы и закономерности селекции.

22.5.2. Инбридинг (родственное разведение)

Инбридинг (от англ.: *inbreeding* – разведение в себе) – это скрещивание особей, имеющих близкую степень родства. Примерами инбридинга могут быть следующие скрещивания: брат×сестра, отец×дочь, мать×сын, двоюродный брат×двоюродная сестра и т.п. Наряду с термином «инбридинг» в селекционной литературе часто используют синонимичные понятия: «родственное скрещивание» и «родственное разведение». Наиболее тесной формой инбридинга является самооплодотворение. Оно широко распространено у растений, но в животном мире встречается лишь у немногих видов.

Близкородственное скрещивание организмов имеет **два важных генетических следствия**: 1) с каждым поколением происходит повышение доли гомозиготных потомков (гомозиготизация); 2) популяция инбридируемых организмов разделяется на несколько генотипически различных линий. Ниже показано как это происходит.

Первое следствие – повышение доли гомозиготных потомков можно проиллюстрировать примером самого тесного инбридинга – самооплодотворения. Предположим, что нами создана популяция из гетерозиготных (*Aa*) самоопыляющихся растений. При их размножении в потомстве будет происходить расщепление по генотипам. Предположим также, что отбор отсутствует, т.е. шансы выживания и оставления потомства одинаковы у растений всех трех возможных в потомстве генотипов (*AA*, *Aa* и *aa*). То, как будет меняться от одного поколения к другому генетическая структура такой популяции показано на схеме (рис.48). Для упрощения расчета от каждого растения первого и последующих поколений будет взято всего по два потомка.

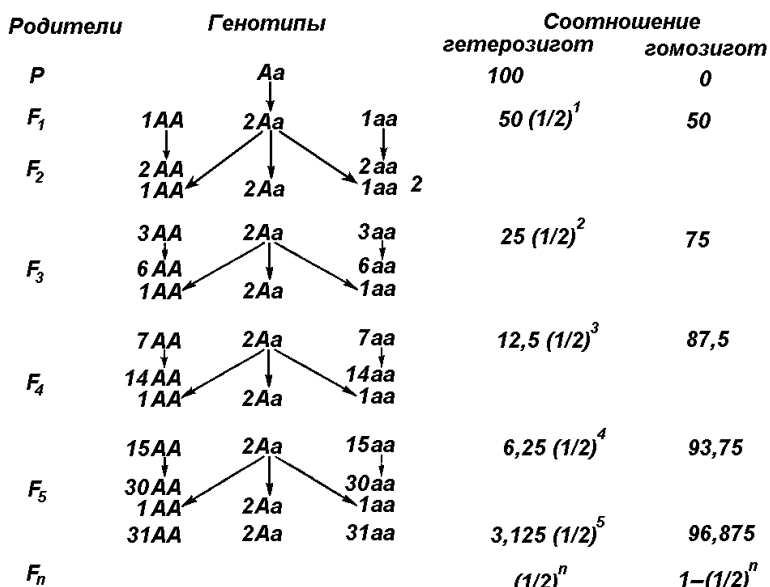


Рис. 48. Схема изменения гомозиготности по одной паре аллелей при самоопылении в течение нескольких поколений.

В результате расщепления первое поколение потомков от гетерозиготных родителей будет состоять из 25% особей *AA*, 50% особей *Aa* и 25% особей *aa*. Гомозиготы *AA* и *aa* дадут в следующем поколении

только подобных себе гомозигот. В потомстве гетерозигот *Aa* снова произойдет расщепление, поэтому соотношение трех генотипов у растений F_2 будет таким: 37,5% *AA* : 25% *Aa* : 37,5% *aa*. В F_3 это соотношение будет 43,75% *AA* : 12,5% *Aa* : 43,75% *aa*, а в F_4 – 46,875% *AA* : 6,25% *Aa* : 46,875% *aa*. Таким образом, в каждом последующем поколении самоопыляющихся растений доля гетерозигот будет уменьшаться вдвое по сравнению с предыдущим поколением, составляя в n -м поколении $(1/2)^n$ от доли гетерозигот в исходной родительской популяции. Таким образом, самооплодотворение (у растений – самоопыление) приведёт к почти полной гомозиготизации (99,9%) уже в 10-м поколении.

Другие формы менее тесного инбридинга также с каждым поколением повышают гомозиготность потомства, однако это происходит медленнее, чем при самооплодотворении (рис. 49).

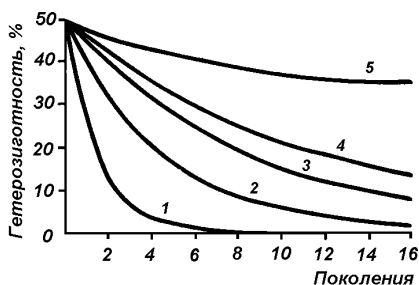


Рис. 49. Уменьшение частоты гетерозиготных особей в популяции в зависимости от степени инбридинга: 1 – самооплодотворение; 2 – сёстры × братья; 3 – полусёстры × полубратья; 4 – двоюродные сестры и братья с двумя общими предками; 5 – двоюродные сестры и братья с одним общим предком. [4].

Например, при скрещивании сестёр с братьями или родителей с детьми 99%-ный уровень гомозиготности будет достигнут между 20-м и 25-м поколением. При меньших степенях инбридинга гомозиготизация идет медленнее, но даже скрещивания между двоюродными родственниками обеспечивают, в конце концов, наступление 100%-ной гомозиготности. В то же время, скрещивания троюродных родственников друг с другом лишь незначительно увеличивают частоты гомозигот (от 50 до 52%) и после достижения этого уровня доля гомозигот в популяции не изменяется.

В животноводстве наиболее тесным инбридингом является спаривание родных братьев и сестер. В этом случае приближение к 100%-ной гомозиготности достигается в 30-40 поколениях. Такие родственные спаривания используются при создании чистых линий лабораторных животных, например, мышей. Большое внимание созданию линий, близких к чистым уделяется в птицеводстве. Скрещивая братьев и сестер в течение четырех поколений, селекционеры увеличивают гомозиготность птиц на 38%.

При постоянном инбридинге у потомков происходит постепенная гомозиготизация по всем независимо наследующимся генам, по которым исходная популяция была гетерозиготна. Однако чем больше генов отвечает за признак, по которому проводят инбридинг, тем медленнее идёт процесс гомозиготизации (рис. 50). Следовательно, у животных одной и той же популяции средние популяционные величины разных признаков будут изменяться при инбредной депрессии с неодинаковой интенсивностью.

Второе генетическое следствие инбридинга проявляется в расщеплении исходной популяции на ряд генотипически различных линий. Таких линий будет тем больше, чем больше число генов, по которым была гетерозиготна исходная популяция. Так, при гетерозиготности популяции по одному гену (*Aa*) возможно возникновение двух разных полностью гомозиготных линий (*AA* и *aa*). Если популяция была гетерозиготна по двум генам (*Aa* и *Bb*), то может возникнуть четыре гомозиготных линии

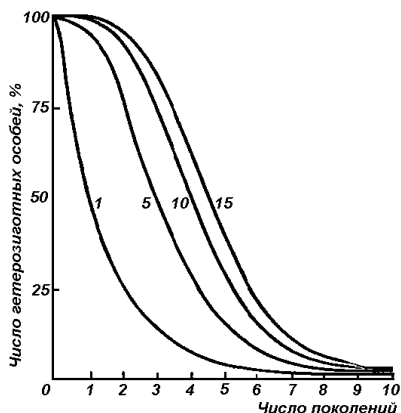


Рис. 50. Гомозиготизация в инбридируемой популяции в зависимости от числа пар аллелей (от 1 до 15), определяющих признак [4].

(*AABB*, *AAbb*, *aaBB* и *aabb*). В том случае, когда исходная популяция была гетерозиготна по n -генам, результатом инбридинга может быть выделение 2^n различных гомозиготных линий. Поэтому инбридинг особей, взятых из панмиктической популяции, приведет к образованию большого числа генотипически различных линий. Произойдёт это потому, что панмиктические популяции гетерозиготны по многим генам. При этом изменчивость всей инбридируемой популяции будет возрастать, в то время как изменчивость каждой выделяемой линии будет снижаться. Генетическая вариация этих полностью гомозиготных линий уменьшится до нуля, а генетическая вариация всей популяции из-за генетического расхождения между линиями возрастёт по сравнению с исходной в два раза. Однако следует подчеркнуть, что такие пределы практически недостижимы потому что инбридируемые линии не могут стать полностью гомозиготными. Объясняется это тем, что спонтанный мутагенез создаёт новые мутантные аллели и, следовательно, формирует некоторую гетерозиготность организмов по тем

или иным генам. По этой причине понятие «чистая линия», часто применяемое к линиям, полученным в результате тесного инбридинга (например, путём самоопыления у растений), не совсем точно: такие линии лишь приближаются к «чистоте» (т.е. к полной гомозиготности).

22.5.2.1. Коэффициент инбридинга

Обширные исследования закономерностей инбридинга провёл на морских свинках американский генетик Сьюэлл Райт. Используя скрещивания братьев с сестрами, а также другие типы скрещиваний, он исследовал генетический механизм родственного размножения. С. Райт разработал формулу для количественной оценки нарастания гомозиготности при разных степенях родственного размножения. Предложенный им коэффициент инбридинга (F) позволяет судить о том, насколько инбридирована та или иная особь, и, следовательно, оценивать степень ее гомозиготности.

Коэффициент инбридинга (F) вычисляют по формуле (30)

$$F_x = (0,5)^{n_1 + n_2 + 1} \cdot (1 + F_A), \quad (30)$$

где:

F_x – коэффициент инбридинга исследуемой особи,

n_1 – число поколений от отца до общего предка A (включая и его самого),

n_2 – число поколений от матери до предка A (включая и его самого),

F_A – коэффициент инбридинга общего предка.

Если общий предок не инбридирован или ничего не известно об его родословной (т.е. можно предполагать, что в ней не было инбридинга), то $F_A = 0$ и, следовательно,

$$F_A = 0; \quad F_x = (0,5)^{n_1 + n_2 + 1} \quad (31)$$

Если общих предков несколько, то вначале вычисляется коэффициент инбридинга по каждому из них, а затем полученные значения суммируют:

$$F_x = \sum \left[(0,5)^{n_1 + n_2 + 1} \cdot (1 + F_A) \right], \quad (32)$$

Поясним на примере, как определяют величины n_1 (число поколений от матери до общего предка) и n_2 (число поколений от матери до общего предка). Пусть от быка A (рис.51) при скрещивании с разными коровами были получены телята женского (B) и мужского (C) полов. После достижения ими репродуктивного возраста они были скрещены

с неродственными им животными и от этих скрещиваний были получены бычок **D** и телочка **E**. Выращенные до взрослого состояния, они были скрещены между собой. Результатом этого скрещивания стал телёнок **X**, коэффициент инбридинга которого нам нужно определить.

Так как n_1 – это число поколений от отца до общего предка **A** (включая и его самого), то n_1 будет равно 2; первым поколением до общего предка будет корова **B** и вторым поколением – сам общий предок **A**. Аналогично, n_2 (число поколений от матери до предка **A**, включая и его самого) также будет равно 2, т.к. первым поколением от матери будет бык **C** и вторым поколением – сам предок **A**. Следовательно степень, в которую нам нужно будет возвести 0,5 будет равна $2+2+1=5$ и

$$F_x = 0,5^5 = 0,031.$$

Российский генетик Д.А. Кисловский предложил модификацию формулы С.Райта. Д.А. Кисловский учёл, что в соответствии с общепринятым отсчетом рядов предков счет их начинается с отцовского ряда, деды же стоят во втором ряду, прадеды – в третьем и т.д. В связи с этой поправкой в формуле Райта-Кисловского для вычисления коэффициента инбридинга показатель степени изменён на выражение $(n_1 + n_2 - 1)$, а сама формула приобрела следующий вид:

$$F_x = (0,5)^{n_1+n_2-1} \cdot (1 + F_A), \quad (3)$$

$$\text{при } F_A = 0; \quad F_x = (0,5)^{n_1+n_2-1} \quad (3)$$

В российской животноводческой практике коэффициент инбридинга вычисляют именно по этим двум формулам.

Величина коэффициента инбридинга F_x колеблется от 0 (свободное скрещивание) до 1 (полная гомозиготность).

При самоопылении, как мы видели раньше, доля гетерозиготных особей в каждом инбредном поколении уменьшается в два раза, и соответственно возрастает доля гомозиготных особей. Таким образом, частота гетерозиготных особей определяется по формуле: $(1/2)^n$, а ча-

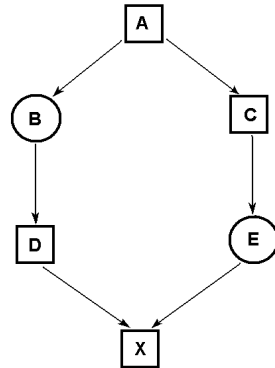


Рис. 51. Родословная быка **X**, имеющего общего предка **A** по отцовской и материнской линиям.

стота гомозиготных особей выражается величиной $[1-(1/2)^n]$. В десятом поколении самоопылителей частота гетерозиготных особей составит $1/1024$ часть. На долю гомозиготных особей будет приходиться 1023 части из 1024, то есть инбредные особи практически будут состоять из гомозигот.

Коэффициент инбридинга показывает, в какой мере в данной популяции частоты генотипов AA , Aa , aa (при данной концентрации аллелей A и a) отклоняется от теоретически ожидаемых частот при свободном скрещивании, определяемых по формуле Харди–Вайнберга. Величины этих отклонений, в зависимости от степени родственности скрещивания, представлены на рис. 52.

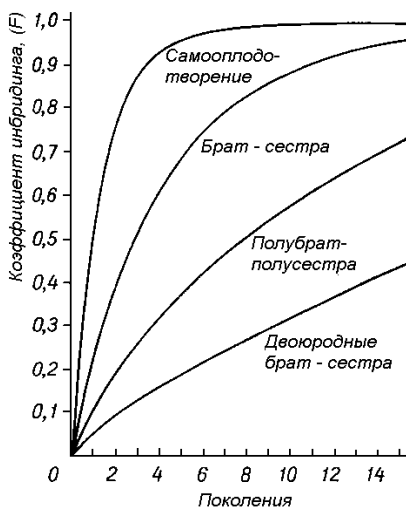


Рис. 52. Увеличение коэффициента инбридинга при размножении в ряде последующих поколений особей разной степени родства.

Близкородственные скрещивания увеличивают генетическое единообразие потомков. Степень этого единообразия быть оценена с помощью предложенного С. Райтом **коэффициента генетического сходства** (35):

$$R_{xy} = \frac{\sum [(0,5)^{n_1+n_2} \cdot (1 + f_a)]}{\sqrt{(1 + f_x) \cdot (1 + f_y)}}, \quad (35)$$

где:

R_{xy} – коэффициент генетического сходства между животными x и y ;
 n_1 и n_2 – число поколений от данных животных до общего предка по женской и мужской линиям родословной; f_x и f_y – коэффициенты возрастания гомозиготности для животных x и y ; f_a – тот же коэффициент для общего инбридированного предка.

Величина R_{xy} указывает на возможное, а не на фактическое возрастание генетического сходства в результате определённого инбридинга.

Коэффициент генетического сходства потомка первого поколения с отцом (или матерью) составляет 50%. Объясняется это тем, что гаметы каждого из родителей вносят в зиготу половину наследственности. Между потомками второго поколения и дедом (бабкой) величина генетического сходства составляет только 25%. Коэффициент генетического сходства R_{xy} между полными сибсами составляет 50%, а между полусибсами – 25%.

22.5.2.2. Инбредная депрессия

Инбредная депрессия – это снижение жизнеспособности и приспособленности потомства, получаемого в последовательных близкородственных скрещиваниях.

Генетический аппарат любого организма содержит некоторое количество вредных рецессивных мутаций в гетерозиготном состоянии. При инбридинге у многих потомков эти мутации переходят в гомозиготное состояние, вызывая понижение жизнеспособности, урожайности, устойчивости к заболеваниям и др. Это было показано в многочисленных специальных экспериментах, например, на кукурузе (рис. 53).



Рис. 53. Инбредная депрессия у кукурузы, проявляющаяся в результате самоопыления на протяжении нескольких поколений.

Принудительное самоопыление растений в течение 15 поколений вызвало двукратное снижение урожайность зерна (рис. 54). При этом инбредная депрессия в линии **Б** наступила скорее, чем в линии **А**. Это свидетельствует о том, что интенсивность инбредной депрессии зависит от набора генов (генотипа) инбридируемой линии.

У животных наблюдается аналогичная закономерность. Например, если в стаде кур ежегодно получать потомство в скрещиваниях «брат×сестра», то в течение нескольких поколений заметно снизится яйценоскость и жизнеспособность птиц, чаще будут появляться раз-

личные уродства. По этим же причинам запрещены родственные браки в человеческом обществе.

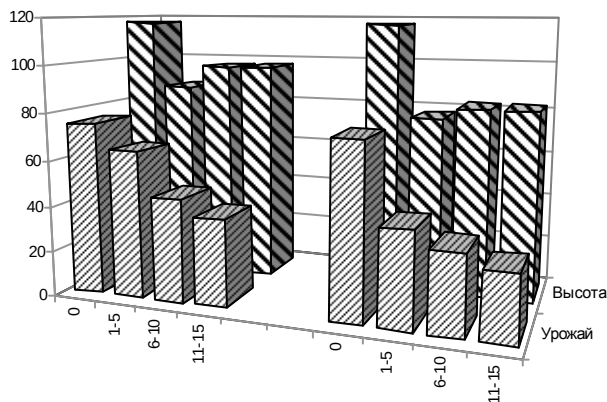


Рис. 54. Влияние инбридинга на урожайность и высоту растений кукурузы двух разных сортов. Урожайность указана в бушелях на акр, высота – в дюймах [14].

Установлено, что депрессия при инбридинге в разных линиях протекает с разной скоростью. Это может свидетельствовать о разной скорости перехода генов в гомозиготное состояние. Скорость наступления депрессии зависит от многих факторов: от числа генов, по которым родоначальники линии были гетерозиготными, от степени родства скрещиваемых форм и др.

С каждым инбредным поколением жизнеспособность инбридируемых организмов в среднем снижается на определённую величину. Некоторые из потомков из-за сильного снижения жизнеспособности могут даже погибать. Средний уровень жизнеспособности обычно происходит до тех пор, пока не будет достигнут **инбредный минимум** – такое состояние потомства, когда инбредная депрессия достигла своего наивысшего выражения и дальнейшего снижения жизнеспособности особей в последующих инбредных поколениях не происходит. (В растениеводстве это явление называют также инцухтминимумом).

Итак, много фактов свидетельствуют, что инбридинг обычно приводит к депрессии. Однако в природе существуют виды, для которых самооплодотворение является нормой, и при этом они не только не вымирают, а, наоборот, процветают. Примером могут служить ячмень, пшеница, горох, фасоль. Как объяснить тот факт, что инбридинг в одних случаях может быть полезным, в других – вредным? Инбредную депрессию вызывают мутантные гены, переходящие при инбридинге в гомозиготное состояние и понижающие жизнеспособность организмов

или имеющие летальный эффект. Однако среди мутаций могут быть не только вредные, понижающие жизнеспособность, но и полезные, повышающие ее. Отсюда следует, что не всегда при близкородственном размножении животных или растений должна наступать депрессия. Наоборот, в отдельных случаях могут быть выделены линии с повышенной жизнеспособностью и продуктивностью. Примером может служить эксперимент, выполненный немецкими генетиками. Из одного помёта лабораторных крыс они отобрали две пары сибсов, положивших начало двум инбредным линиям *A* и *B*. Скрещивание типа «брат×сестра» продолжалось в течение 25 поколений. Инбредные самцы 7-15-го поколения весили больше, чем их неинбредные сверстники из той же популяции. С 15-го по 25-е поколение инбредные крысы обоего пола по размерам превышали контрольных животных. Особенно интересно было повышение плодовитости. В контрольной группе величина помета была 6,7, а у инбредных – 7,5.

Отбор способствует при инбридинге выделению линий с комплексом признаков, обеспечивающих высокую жизнеспособность. Некоторые высокопродуктивные породы домашних животных были созданы из очень немногочисленной группы родоначальников и, следовательно, породы эти в значительной степени инбредированы, что не отразилось на их жизнеспособности и хозяйственных качествах. Например, тесный и многократный инбридинг был применен в России при создании орловской рысистой породы лошадей, а также при выведении крупной белой породы свиней. Порода шортгорн выведена от быка Губбэка-319 и его потомков Фаворита-352 и Комета-155. Немецкая короткоухая свинья имеет среди своих предков двух выдающихся хряков, Фридолия и Рихарда, а немецкая длинноухая – хряка Фюрста 1584. В датской племенной программе по свиноводству «Dan Bred» используют 4 породы: Датский Ландрас, Датский Йоркшир, Датский Дюрок и Датский Гэмпшир. Племенную работу селекционеры проводят совместно с 49 частными фермерами. Селекция в племенных стадах «Dan Bred» основана на анализе продуктивности, репродукции и качества туш животных. Благодаря глубокой научной проработке селекционной программы «Dan Bred» датские племенные свиньи более 30 лет экспортируются во многие страны мира [15].

У человека, для которого инбридинг, как правило, вреден, также известны примеры длительного и тесного инбридинга, не сопровождавшегося вырождением (рис. 55).

У самооплодотворяющихся организмов все особи возникают в результате инбридинга. Однако и у перекрестно оплодотворяющихся видов при спаривании любых особей происходит слабый инбридинг. Это заключение вытекает из несложных расчётов. Так, у перекрестно

оплодотворяющихся организмов число предков всякой отдельной особи возрастает в каждом восходящем поколении в геометрической прогрессии. В родительском поколении у особи 2 предка, в дедовском – $2^2 = 4$ предка, в прадедовском – $2^3 = 8$ предков, а в n -м восходящем поколении число предков каждой особи равно 2^n . Так как численность любого вида организмов в каждый данный момент представляет конечную величину, становится ясно, что число разных предков в каком-то более или менее далеком восходящем поколении должно было бы превысить численность вида, что невозможно. Отсюда следует заключить, что среди предков происходили скрещивания между родственными особями, вследствие чего фактическое число разных предков сокращалось. Это можно продемонстрировать и на примере человека.

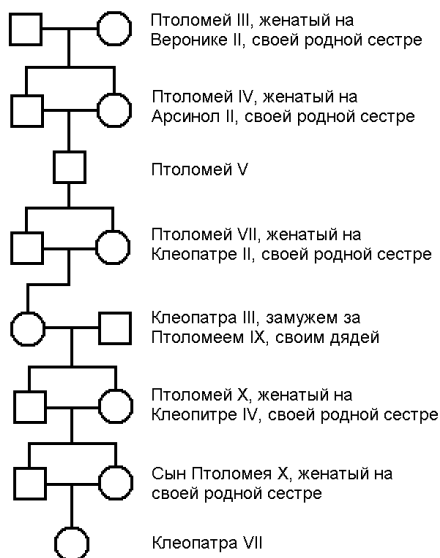


Рис. 55. Часть родословной Клеопатры VII, правительницы Египта, возлюбленной Юлия Цезаря и Марка Антония, известной своей красотой и умом [4].

У человека за столетие рождается в среднем четыре поколения. Тогда 1000 лет (40 поколений) назад, т.е. около 1000 г. н.э., у каждого из нас должно было быть по 2^{40} или по 1 099 511 627 776 предков. Между тем, данные истории говорят, что в ту пору численность человечества на Земле не достигала даже миллиарда ($1 \cdot 10^6$). Поэтому приходится сделать вывод, что в родословной каждого человека много раз встречались браки между родственниками, хотя в основном настолько отдаленными, что они даже не подозревали о своем родстве. На самом деле такие браки встречались даже гораздо чаще, чем следует из приведенных расчётов, поскольку на протяжении большей части своей истории человечество существовало в форме изолированных друг от друга народов и племенных групп, смешанные браки между которыми представляли большую редкость.

Если ценные признаки определялись рецессивными аллелями, скрытыми у родителей в гетерозиготном состоянии, то инбридинг приведёт к появлению гомозиготных особей, у которых проявятся положительные свойства (например, устойчивость к некоторому заболеванию). И, напротив, в тех случаях, когда исходные гетерозиготные особи обладают рецессивными аллелями, ослабляющими жизнеспособность или продуктивность, инбридинг будет приводить к отрицательным результатам. Вероятно, что в ходе естественной эволюции растений-самоопылителей происходил аналогичный процесс выщепления и сохранения генотипов с наиболее благоприятным сочетанием генов. В селекционной практике воспроизвести этот процесс очень трудно потому, что число вредных рецессивных мутаций в каждом генотипе значительно превышает число полезных. И, следовательно, вреден не сам инбридинг, а последствия гомозиготизации вредных мутаций.

Популяция гетерозиготных организмов в результате инбридинга может быть разделена на генетически различающиеся линии. Инбридинг позволяет выделить из популяции группы организмов с отдельными, необходимыми для селекции свойствами. Внутри одной линии родственные организмы скрещиваются между собой и в результате увеличивается число гомозигот. Поэтому особи одной линии оказываются менее изменчивы, более однородны и надежнее передают свои свойства потомству.

Можно ли при длительном инбридинге получить абсолютно гомозиготные формы? Генетики на этот вопрос отвечают отрицательно. Дело в том, что в любой линии непрерывно возникает множество различных мутаций, которые постоянно нарушают ее гомозиготность. По этой причине линии, полученные при длительном инбридинге, имеют лишь относительную гомозиготность.

Инбридинг в сочетании с отбором широко использовали для создания многих лучших пород животных. Инбридинг консолидировал наследственность, а отбор сохранял лучших особей. Так были созданы породы тонкорунных овец – мериносы и рамбулье, крупный мясной рогатый скот породы Герефорд и др.

Учение об инбридинге разъяснило биологическую сущность понятия «препотенция». В селекции животных **препотентностью** называют способность производителей передавать свои ценные признаки и свойства всему потомству. От таких производителей получают стабильно однообразных потомков, которые наследуют положительные качества своего отца. Теория инбридинга разъяснила, что препотентные особи являются гомозиготными по доминантным генам. Для расчёта препотентности производителей предложены два метода [см.: 1, с.

149]. Первый из них оценивает препотентность производителей по проценту положительной сочетаемости (ППС), рассчитываемой по формуле (36):

$$\text{ППС} = \frac{n [\text{дочерей, превышающих показатели матерей}]}{N [\text{всех дочерей}]} \times 100 \quad (36)$$

Производители считаются препотентными и могут быть использованы как улучшатели только в том случае, если рассчитанная для них величина ППС превышает 60%.

Второй метод расчёта препотентности предполагает использовать коэффициенты корреляции исследуемого признака у матерей и дочерей:

$$\Pi = 1 - \frac{C_v [\text{дочерей}]}{C_v [\text{матерей}]} \times 100, \quad (37)$$

где: Π – препотентность; C_v – коэффициент изменчивости (соответственно, дочерей и матерей). Чем меньше изменчивость дочерей по изучаемому признаку, по сравнению с изменчивостью этого признака у матерей, тем выше препотентность производителя.

Таким образом, инбредная депрессия – естественный процесс снижения жизнеспособности и приспособленности потомства, получаемого в серии последовательных инбредных скрещиваний. Она является следствием выщепления в гомозиготном состоянии рецессивных вредных мутаций. Если в ходе инбридинга селекционеру удастся отобрать жизнеспособных особей, то, вероятнее всего, генотипы этих организмов оказались свободными от вредных мутаций. Такую группу организмов, размножая, можно будет сохранять на протяжении многих поколений. В животноводческой практике при разведении небольших групп животных с инбредной депрессией можно бороться путём гибридизации этих животных с неродственными особями (например, с животными из других хозяйств).

22.5.3. Аутбридинг (неродственное скрещивание)

Аутбридинг (*от англ.: outbreeding* – неродственное разведение) – это скрещивание неродственных организмов. Генетические последствия аутбридинга прямо противоположны результатам инбридинга: 1) он повышает гетерозиготность потомков и 2) объединяет в гибридах аллели, существовавшие у родителей порознь. Вредные рецессивные гены, которые находились у одного из родителей в гомозиготном состоянии, у гетерозиготных по ним потомков подавляются доминантными аллелями другого родителя. Поэтому гибриды первого поколе-

ния часто оказываются более жизнеспособными, плодовитыми и продуктивными, чем родители.

Можно выделить три варианта аутбредных скрещиваний:

1) **внутрипородные** или внутрисортные, т.е. скрещивания организмов, принадлежащих к одной и той же породе или сорту;

2) **межпородные** или межсортные, т.е. скрещивания организмов, принадлежащих к разным породам или сортам;

3) **отдаленная гибридизация**, т.е. скрещивания организмов, принадлежащих к разным видам или родам.

При скрещивании неродственных особей вредные рецессивные мутации, находившиеся у родителей в гомозиготном состоянии, окажутся у потомков в гетерозиготном состоянии и поэтому не смогут влиять на жизнеспособность гибридного организма. Вся практика сельского хозяйства показывает, что при скрещивании неродственных организмов внутри одного и того же вида гибриды первого поколения часто оказываются более жизнеспособными и устойчивыми к заболеваниям, имеют повышенную плодовитость.

Неродственное скрещивание – это важный метод селекции и разведения. Используя его, селекционеры объединяют разные наследственные свойства в одном гибридном организме. С его помощью комбинируют различные ценные признаки для создания новой породы или сорта. Так, например, для того чтобы повысить живой вес кур породы леггорн, их можно скрестить с другой породой, характеризующейся большим живым весом, например, с белым плимутроком. Гибридные куры первого поколения по весу будут занимать промежуточное положение и окажутся в среднем большего веса, чем леггорны. Но если их скрестить с такими же гибридными петухами, то во втором поколении произойдет расщепление на различные по весу особи. Породы еще не будет, но зато в этом поколении могут встретиться нужные нам сочетания признаков. Дело селекционеров – отобрать наиболее ценные генотипы.

Таким образом, при аутбридинге у особей первого поколения величины количественных признаков, как правило, будут промежуточными и более единообразными, чем у второго поколения. Объясняется это тем, что во втором поколении происходит расщепление. И если в последующем не будут применены определенная система разведения и строгий отбор, то новой породы (или сорта) создать не удастся.

Выбор селекционером варианта скрещивания (внутрипородного или межпородного) зависит от стоящих перед ним задач и свойств селекционируемого признака. Допустим, что перед генетиком поставлена задача – повысить длину шерсти овец. Он может сделать это путем отбора и скрещивания наиболее длинношерстных животных внутри

породы. Но если выбрать таких овец не удастся, то целесообразно скрестить короткошерстную породу с длинношерстной и в дальнейшем отобрать гибридов с нужной длиной шерсти.

Применяя аутбридинг, всегда следует помнить, что за счет комбинативной изменчивости появляются гибриды как с лучшим, так и с худшим сочетанием признаков. Поэтому за скрещиванием всегда должен следовать отбор нужных форм.

22.5.4. Отдалённая гибридизация

Одной из разновидностей неродственного скрещивания, используемой в селекции, является отдаленная гибридизация.

Отдаленной гибридизацией называют скрещивание организмов, относящихся к разным видам и родам. При отдаленной гибридизации используются комбинации отдельных генов и хромосом разных видов, а иногда (при получении аллоплоидных гибридов) комбинации целых геномов. Благодаря отдалённой гибридизации иногда удастся совместить у гибридов свойства организмов, далеко отстоящих друг от друга в систематическом и биологическом отношении.

Отдаленная гибридизация, как правило, осуществляется с трудом. Причины этого могут быть разные: несовпадение циклов размножения, неспособность одного вида животных вызвать половой рефлекс у другого вида, несовпадение строения полового аппарата, гибель спермы в половых путях другого вида у животных, несовместимость пыльцевых трубок и тканей пестика у растений и т.д.

Для преодоления нескрещиваемости растений И.В. Мичурин разработал несколько методов: предварительные прививки в целях вегетативного сближения тканей, метод посредника, опыление смесью пыльцы.

Предварительная прививка одного вида растений на другой изменяет химический состав тканей, в том числе и генеративных органов. В некоторых случаях это способствует скрещиваемости видов, т.к. увеличивает вероятность прорастания пыльцевых трубок в пестике материнского растения. Например, И.В. Мичурин прививал черенки рябины к стволу дерева груши. При цветении привоя пыльцу груши наносили на кастрированные цветки рябины и, наоборот, пыльцу рябины на цветки груши. Подобным методом удастся получить гибриды между обычно не скрещивающимися видами.

Цель метода посредника состоит в том, чтобы преодолеть нескрещиваемость двух видов с помощью третьего вида. И.В. Мичурин намеревался создать персик, который мог бы плодоносить в средней полосе России. Для этого он скрестил монгольский миндаль с полу-

культурным персиком Давида. Полученный гибрид был назван посредником. Затем гибридные растения скрещивались с персиком.

Смесь пыльцы разных разновидностей и видов растений также может способствовать скрещиваемости видов, поскольку пылевые трубки с различными генотипами могут взаимно стимулировать друг друга, создавая в пестике условия, благоприятствующие росту трубок.

Широкому применению отдаленной гибридизации в селекции препятствует обычная для гибридов стерильность. Причины стерильности могут быть самыми различными, например, несовместимость ядра и цитоплазмы и в результате этого нарушение митозов в процессе развития генеративных тканей или же нарушения конъюгации хромосом в мейозе, результатом чего является образование гамет с несбалансированным набором хромосом. Вспомним, что, например, бычки, полученные от скрещивания зубров с крупнорогатым скотом бесплодны. Другой отдаленный межвидовой гибрид – мул, полученный от скрещивания (♀ лошадь × ♂ осел) также бесплоден.

Иногда у отдаленных гибридов животных часто один пол бывает фертильным, а другой стерильным. Например, у гибридов яка с крупным рогатым скотом самки плодovиты, а самцы бесплодны. В этом случае можно применять возвратное скрещивание гибридных самок с одним из исходных видов.

Перспективным методом преодоления стерильности отдаленных гибридов является получение амфидиплоидов – диплоидных организмов, возникших в результате объединения гаплоидных хромосомных наборов двух разных биологических видов.

Наибольшее значение отдаленная гибридизация получила в селекции растений, и прежде всего вегетативно размножаемых. Ее широко использовали многие селекционеры для выведения сортов плодовых и ягодных растений, совмещающих в себе ряд таких ценных качеств, как морозостойкость, устойчивость к заболеваниям и др. Вегетативное размножение отдаленного гибрида снимает проблему стерильности. Так, скрещивание диких, иммунных к вирусным заболеваниям видов сахарного тростника с культурными китайскими формами позволило в три раза повысить продукцию сахара.

Как правило, генотипы диких видов при скрещивании их с культурными формами привносят в гибриды первого поколения иммунность и устойчивость к заболеваниям, суровым условиям жизни, подавляя при этом «культурные» признаки. Это объясняется, по-видимому, тем, что природные виды передают гибридам преимущественно гены дикого типа, которые в большинстве своем доминантны.

Отдаленная гибридизация животных происходила на самых ранних этапах их одомашнивания. Для целей селекции в современных

условиях к ней прибегают довольно редко, хотя при решении определенных селекционных задач она может иметь значение.

Например, в России в 30-х годах были начаты исследования по гибридизации тонкорунных и грубошерстных овец с диким бараном архаром. В результате многолетней селекции была создана тонкорунная порода архаро-меринос, приспособленная к высокогорным пастбищным условиям.. Гибридизацией обычного крупного рогатого скота с зебу в США выведены породы, хорошо переносящие жару и мало привлекающие клещей – переносчиков болезни пироплазмоза, от которой в этих местах сильно страдает обычный крупный рогатый скот. Интересные результаты получены российскими учеными при скрещивании белуги со стерлядью. Этот межродовой гибрид (названный бестером) отличается скороспелостью, плодовитостью и способностью размножаться как в пресных водоемах, так и в морской воде.

Отдаленная гибридизация применяется в селекции микроорганизмов. Например, гибрид двух видов дрожжей – *Saccharomyces cerevisiae* и *S. carlsbergensis* обладает ферментами обоих видов, и поэтому способен гидролизовать сахара, на использовании которых специализировался каждый из родительских видов. В силу этого он дает повышенный выход спирта из патоки. Этот гибридный штамм может неограниченно долго размножаться вегетативно, не давая расщепления.

22.5.5. Явление гетерозиса

При скрещивании разных видов, рас, пород животных и сортов растений, а также животных или растений из различных инбредных линий получают гибридные организмы. Эти гибриды первого поколения часто превосходят исходные родительские формы по ряду признаков. Такое явление повышения жизнеспособности, плодовитости и продуктивности у гибридов первого поколения по сравнению с родителями называют **гетерозисом**. Скрещивание гибридов F_1 между собой ведет к постепенному затуханию этого эффекта в следующих поколениях.

Эффект гетерозиса известен с древнейших времен, но его природа до сих пор остается малоизученной. История изучения гетерозиса начинается работой И.Г. Кельрейтера, члена Петербургской Академии наук. В 1760 году И.Г. Кельрейтер получил гибрид от двух видов табаков, который был мощнее обоих родителей. Объяснить механизм гетерозиса и его значение в эволюции животных и растений первым попытался Чарльз Дарвин. Он полагал, что гетерозис является одной из причин биологической полезности скрещивания в эволюции видов и перекрестное оплодотворение поддерживается естественным отбором

именно потому, что оно служит механизмом поддержания гибридной мощности. Современные теории гетерозиса рассмотрены ниже.

Биохимические исследования гетерозиса показали, что у гибридов часто наблюдается усиление активности ферментов и увеличение их набора (полиморфизма). Например, у гибридов кукурузы, гетерозиготных по разным аллелям гена алкогольдегидрогеназы, этот фермент активнее, чем у гомозиготных родителей. У дрозофилы при скрещивании двух инбредных линий, различающихся по аллелям гена октанодегидрогеназы, получают гибриды, у которых этот фермент защищает личинок от избытка октанола в среде лучше, чем это происходит у личинок исходных линий. Молекулы этого фермента у гомозигот состоят из двух одинаковых субъединиц, а у гибридов молекулы фермента образованы двумя разными субъединицами, типичными для ферментов обоих родителей. У межвидовых гибридов гольцов белок крови трансферрин лучше связывает железо, чем трансферрины родительских видов. Межпородные гибриды птиц, а также кроликов имеют антигены не только обоих родителей, но и ряд новых, свойственных только гибридам. Экспериментальные исследования гетерозиса у свиней показали, что в трёх чистых породах средний вес поросенка при отъеме составлял 70 кг, для гибридов – 88 кг, а для трехпородных помесей – 114 кг. У кур гибриды F_1 , полученные от скрещивания двух инбридированных линий породы леггорн, превосходили родителей: по яйценоскости за 500 дней – на 22 яйца, по весу яйца – на 2 г, по весу взрослых кур – на 130 г.

Одна из причин гетерозиса состоит в том, что многие гены обладают плейотропным действием, т.е. каждый из них одновременно влияет на несколько признаков. Один и тот же плейотропный ген может положительно влиять на один признак и отрицательно – на другой. Естественный отбор усиливает доминантность положительного действия и рецессивность отрицательного действия генов-модификаторов. Поэтому в гетерозиготе проявляется только положительная сторона действия таких генов. Российский генетик Д.А. Кисловский назвал такие гены **облигатно-гетерозиготными**. Они, переходя в гетерозиготное состояние, оказывают благотворное действие на признаки организма. Наоборот, при возрастании гомозиготности облигатно-гетерозиготные гены проявляют свою неблагоприятную рецессивную сторону. Ярким примером облигатно-гетерозиготного гена может быть действие гена **D**, определяющего особенности породы скота декстер [12, с. 45–46]. В гетерозиготном состоянии ген **D** обуславливает повышенную скороспелость, склонность к отложению жира, пышное развитие мускулатуры. По сравнению с животными другой породы – керри у животных породы декстер проявляются заметные признаки гетерозиса.

При спаривании особей породы декстер между собой гетерозис сохраняется только у 50% потомков (**Dd**); 25% гомозиготных по рецессивному аллелю животных (**dd**) приобретают признаки породы керри, и гетерозис у них не проявляется, а 25% телят, гомозиготных по доминантному гену бульдогообразности (**DD**), погибают еще до рождения. В других, менее резко выраженных случаях неблагоприятного действия облигатно-гетерозиготных генов гибели гомозиготных особей может и не наблюдаться, но у них в той или иной степени будет ослаблена жизнеспособность, и гетерозис у них не проявляется.

Проявление гетерозиса у гибрида часто зависит от свойств цитоплазмы. По этой причине реципрокные скрещивания могут дать разный эффект. Например, от скрещивания (♀лошадь × ♂осел) получается высокогетерозисный гибрид (мул) – долгоживущий, выносливый и сильный. Реципрокная комбинация (♀ослица × ♂конь) дает лошака, у которого гетерозис полностью отсутствует.

В онтогенезе гетерозис реализуется неравномерно. На одних стадиях онтогенеза проявляется гетерозис по одним признакам, на других – по другим. Например, у одного и того же гибрида в раннем возрасте может наблюдаться гетерозис в отношении скорости роста отдельных частей организма и повышенной устойчивости к заболеваниям, но его может не быть, в отношении устойчивости к неблагоприятной температуре. Вместе с тем гетерозис по этому свойству может проявляться позднее.

Сильное влияние на проявление гетерозиса оказывают факторы среды, в которых развивается гибридный организм. Еще Ч. Дарвин предположил, что гетерозис у гибридов обусловлен более широкой нормой приспособительных реакций. Специальные исследования показали, что гибриды F_1 , в сравнении с инбредными линиями, вырабатывают больше различных метаболитов, ростовых веществ и ферментов. Отбирая гибриды с повышенной приспособленностью к экстремальным климатическим условиям можно достичь высокой продуктивности. Например, канадские селекционеры вывели быстро вызревающие гибриды кукурузы, что очень важно для этой северной страны. И, если до внедрения этих гибридов в производство, канадские растениеводы получали 18 центнеров зерна кукурузы с гектара, то на основе первых скороспелых гибридов (срок созревания – 90 дней) урожайность была доведена до 36 центнеров, а еще через 10 лет урожайность подняли до 60 ц/га. Часть этого прироста достигнута благодаря совершенствованию технологии выращивания, но как минимум половину эффекта дали генетика и селекция кукурузы.

Гетерозис может быть обусловлен различием в действии разных аллелей одного гена. При аллелях, влияющих на альтернативные пути

синтеза, резко возрастает приспособленность организма к колеблющимся условиям среды, т.е. ее способность противостоять изменениям внешних условий. Например, один аллель лучше обеспечивает жизнь особи в холодные дни, другой – в теплые. В результате, колебания погоды не задерживают развития организма.

22.5.5.1. Гипотезы гетерозиса.

В настоящее время существуют три гипотезы, которыми генетики пытаются объяснить возникновение гетерозиса: 1) гетерозиготным состоянием по многим генам, 2) взаимодействием доминантных благоприятных генов, 3) сверхдоминированием, 4) интегрирующим генетическим балансом.

Первая гипотеза – **гипотеза гетерозиготного состояния по многим генам** – объясняет явление гетерозиса следующим образом. При скрещивании гомозиготных инбредных линий гибриды первого поколения гетерозиготны по многим генам. При этом действие вредных рецессивных мутантных аллелей подавляется доминантными аллелями обоих родителей. Схематически это можно представить так: одна инбредная линия в гомозиготном состоянии имеет рецессивные аллели одного гена (*aaBB*), а вторая линия – другого гена (*AAbb*). Каждый из этих рецессивных аллелей в гомозиготном состоянии определяет какую-нибудь недостаточность, которая снижает жизнеспособность инбредной линии. При скрещивании линий *aaBB*×*AAbb* у гибрида объединяются доминантные аллели обоих генов (*AaBb*). Доминантные аллели подавляют отрицательное влияние своих рецессивных аллелей. При этом рассматриваемые признаки у гибридов F_1 проявят не только гетерозис, но и единообразие. В F_2 число дигетерозиготных особей (*AaBb*) будет лишь 4/16, поэтому гетерозис проявится лишь у части особей. В последующих поколениях число гетерозигот будет сокращаться, а число гомозигот увеличиваться. Именно поэтому гетерозис в последующих поколениях будет затухать. Серьезным препятствием для этой гипотезы является тот факт, что далеко не все межлинейные гетерозиготные гибриды проявляют гетерозис, т.е. гетерозиготность не всегда связана с гетерозисом.

Вторая гипотеза – **гипотеза взаимодействия доминантных благоприятных генов** – основана на том, что доминантные аллели дикого типа чаще, чем рецессивные, оказывают благоприятное действие. Поэтому подбор доминантных аллелей в гибридной комбинации может скорее обеспечить гетерозис. Таким образом, эта гипотеза основана на предположении о простом суммировании эффекта доминантных аллелей с комплементарным действием. Однако и эта гипотеза противоре-

чит некоторым установленным фактам. Например, при инбридинге идет гомозиготизация. Тогда в соответствии с этой гипотезой, следует ожидать проявления гетерозиса, у тех форм, которые случайно получили набор только доминантных генов в гомозиготном состоянии. Однако такого явления при инбридинге не наблюдали.

Третья гипотеза – **гипотеза свёрхдоминирования** – объясняет возникновение гетерозиса тем, что гетерозиготное состояние аллелей даёт определенное превосходство над гомозиготным ($AA < Aa > aa$). Данная гипотеза основана на предположении, что сочетание в гетерозиготе аллеля дикого типа и мутантного аллеля усиливает действие доминантного гена и благодаря этому вызывает максимальное накопление специфических веществ, синтез которых контролируется этим геном.

Ни одна из трех гипотез не является единственно правильной. Вероятно, каждый из механизмов, предполагаемых этими гипотезами, играет определённую роль в формировании гибридной мощности.

На основании описанных выше трёх теорий и многих экспериментальных данных Н.В. Турбин предложил обобщающую **теорию генетического баланса**. В отличие от генного баланса, рассматривающего влияние генов на развитие определенного признака, под генетическим балансом он понимал сбалансированность всего генома, влияющего на развитие организма как целого. Согласно теории генетического баланса, в процессе эволюции под влиянием естественного отбора в популяциях диких видов и под влиянием искусственного – в популяциях культурных видов создается определенная сбалансированность всех генов, определяющих наиболее оптимальные фенотипы. В результате этого достигается оптимальная для вида, породы, сорта мощность развития, делающая такие популяции наиболее приспособленными и наиболее продуктивными в конкретных условиях среды. Инбридинг будет вести к нарушению генетического баланса, в результате чего выраженность признаков организма будет меняться.

22.5.5.2. Практическое использование гетерозиса

В начале прошлого столетия генетики стали проводить систематические скрещивания между инбредными линиями кукурузы. Они установили, что скрещивания некоторых линий дают гибридные растения, более урожайные по зерну и вегетативной массе, чем исходные линии и сорта.

Для получения гибридных семян в производственных целях две исходные линии, дающие при скрещивании наибольший эффект гетерозиса, высевают рядами, чередуя материнские и отцовские формы. В

настоящее время в практике сельского хозяйства простые межлинейные гибриды кукурузы не используются, так как затраты на получение таких семян не окупаются. Теперь широко внедряется в практику посев семян двойных межлинейных гибридов. Их получают, скрещивая два простых гибрида, проявляющих гетерозис (рис. 56).

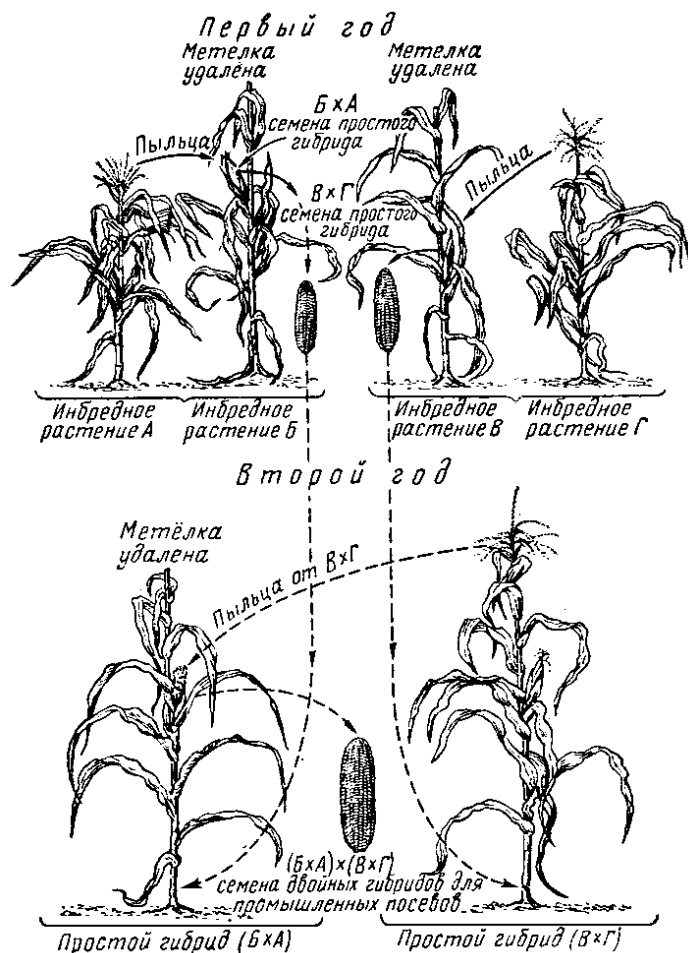


Рис. 56. Схема получения двойного межлинейного гибрида кукурузы [5].

Для получения гибридных семян сначала из лучших сортов, отвечающих требованиям данного климатического района, создают боль-

шое количество инбредных линий. Создание инбредных линий – необходимый этап работы для получения гетерозисных форм. Каждую инбредную линию создают в течение 5-7 лет путем самоопыления.

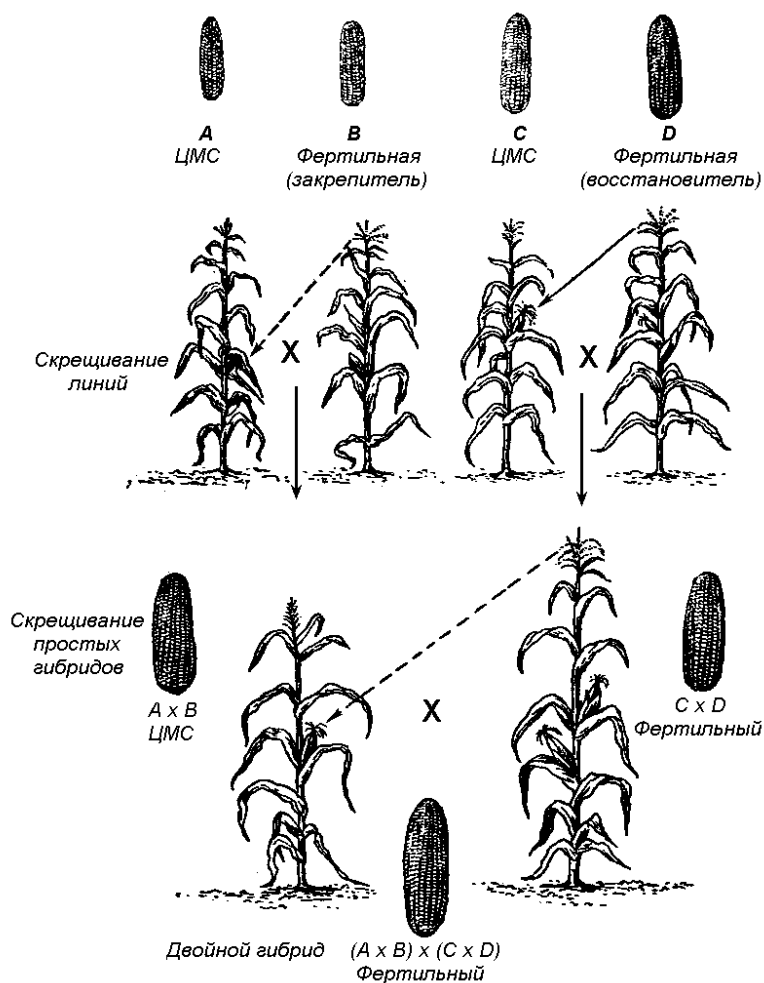


Рис. 57. Схема получения двойного межлинейного гибрида кукурузы с использованием цитоплазматической мужской стерильности (наследственно обусловленной стерильности пыльцы) [5].

При отборе линий оценивают качества, которые необходимо получить у будущего гибридного потомства. Большую часть линий (до

99%) бракуют из-за тех или иных отрицательных свойств. Создав большое число инбредных линий, приступают к скрещиванию между ними. Поскольку особи в пределах одной линии имеют сходные генотипы и являются практически гомозиготными, то скрещивание таких линий между собой дает одинаковых по генотипу гетерозиготных гибридов.

Межлинейные гибриды, первого поколения оценивают по эффекту гетерозиса и отбирают линии, дающие лучшие комбинации. Эти линии затем размножают в больших масштабах для производства гибридных семян.

Чтобы обеспечить перекрёстное опыление между ними генетики предложили использовать явление цитоплазматической мужской стерильности (наследственно обусловленную стерильность пыльцы, передаваемую через цитоплазму только по материнской линии). Это позволило значительно сократить затраты труда, связанные с удалением метелок с растений материнской линии. Так получают простые межлинейные гибриды кукурузы (рис. 57).

Подбор простых гибридов для получения наиболее продуктивных двойных гибридов является важным этапом селекции. Лучшие результаты дает скрещивание линий, происходящих из различных сортов. Например, первый простой гибрид получают, скрещивая инбредные линии двух сортов – $A \times B$. Второй гибрид получают от скрещивания линий третьего и четвертого сортов – $C \times D$. Двойной межсортовой гибрид $(A \times B) \times (C \times D)$ дает гетерозис чаще двойных межлинейных гибридов, полученных от скрещивания простых гибридов, происходящих от линий одного сорта: $(A_1 \times A_2) \times (A_3 \times A_4)$ или $(B_1 \times B_2) \times (B_3 \times B_4)$.

В большинстве случаев инбредные линии будут иметь более низкие показатели, чем сорта. О наличии гетерозиса следует говорить лишь в том случае, когда межлинейный гибрид превосходит не только исходные линии, но и сорта или породы, от которых произошли эти линии.

Все методы, используемые для получения гибридов у кукурузы, применяют и к другим (в том числе и перекрестноопыляющимся) растениям (лук, просо, свекла, томаты и др.). Аналогичным образом получают гибриды и у животных. В настоящее время в птицеводстве и в свиноводстве широко используется скрещивание инбредных линий, происходящих из одной или разных пород. Например в Дании разведение свиней осуществляется по эффективной и хорошо скоординированной программе «DanBred». Для получения межпородных гибридов датские селекционеры работают с постоянно улучшаемыми линиями Ландрас, Йоркшир и Дюрок.

Свиньи породы Ландрас отличаются высокой плодовитостью, продуктивностью, сильными ногами, крепким телосложением и хорошими убойными качествами. Свиньи породы Йоркшир характеризуются высокой плодовитостью, сильным материнским инстинктом, большим процентом содержания постного мяса, высоким среднесуточным приростом, хорошей конверсией корма в продукцию и отличным качеством мяса. Датский Дюрок был создан из животных экспортированных в 1977-1979 годах из США и Канады. Селекция животных велась на повышение количества постного мяса.

Для того чтобы добиться максимального проявления гетерозиса у свиноматок и их потомства датские свиноводы осуществляют межпородные скрещивания, используя все три породы. На первом этапе гибридизации получают гибридных свиноматок F_1 (Ландрас $\times$ Йоркшир). У гибридов первого поколения проявляются все полезные признаки, присущие исходным породам. При скрещивании гибридных свиноматок F_1 с хряками породы Дюрок получают максимальный эффект гетерозиса у их потомства (рис. 58).

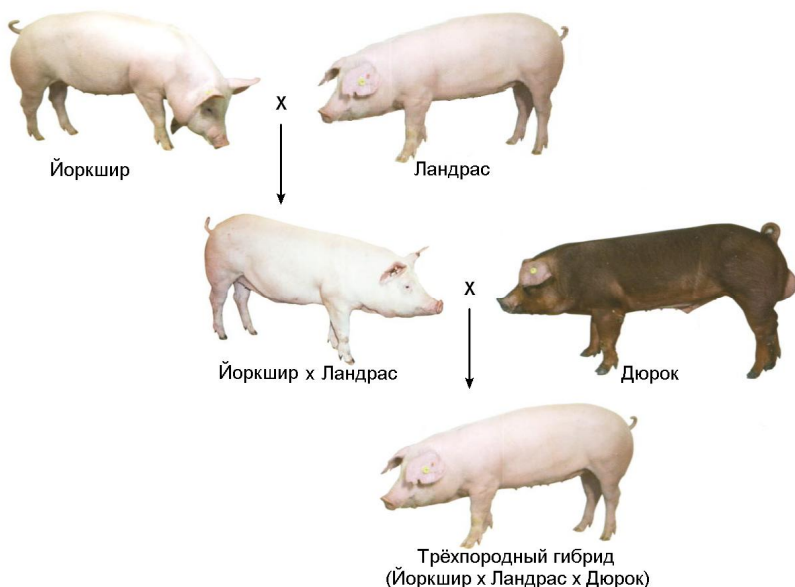


Рис. 58. Схема получения трёхпородных гибридов свиней для производства товарной свинины.

Практика птицеводства и свиноводства показала перспективность метода производства высокоинбридных линий с их последующей гибридизацией. С генетической точки зрения этот метод можно рекомендовать как наиболее благоприятный для всех видов животных. Однако из экономических соображений этот метод нельзя рекомендовать в качестве основного для скотоводства, коневодства, овцеводства. Такие моноплодные виды животных, таких как коровы, лошади или овцы имеют длительный интервал между поколениями. У этих животных выведение инбредных линий продолжается очень долго, а выбраковка непригодных линий связана с большими убытками.

22.5.5.3. Пути закрепления гетерозиса

Основной задачей использования гетерозиса в селекции является его закрепление, т.е. сохранение эффекта гетерозиса в процессе воспроизведения гибридов. Для этого необходимы такие условия, при которых полученная система гетерозиготности, без расщепления могла бы передаваться потомкам. Природа такое закрепление гетерозиса у некоторых видов осуществила. Например, в популяциях растительных и животных видов широко распространены инверсии в гетерозиготном состоянии. Это позволяет использовать блоки инвертированных генов. Имеются балансированные системы в виде леталей, связанных с хромосомными перестройками. Некоторые виды растений обладают комплексами транслокаций, которые благодаря леталям постоянно сохраняются в гетерозиготном состоянии.

Генетики решают задачу сохранения гетерозиса несколькими способами. У некоторых видов растений закрепления гетерозиса можно добиться путем перевода гибридного организма с нормального полового размножения на апомиктическое. (Напомним, что апомиксис – это развитие организма без слияния половых клеток; из неоплодотворенной яйцеклетки (партеногенез), из вегетативной растительной клетки зародышевого мешка (апогамия) или из вегетативной клетки окружающих его тканей (апоспория)). Использование диплоидного апомиксиса открывает большие перспективы для сохранения любой самой сложной гетерозиготной системы генов. При вегетативном размножении гетерозисной формы одно растение с выдающимися свойствами даёт начало сорту с любым количеством особей. Эти особи сохраняют свои ценные свойства в течение неограниченного числа поколений. Подобным образом размножают большинство сортов плодовых растений.

Второй путь закрепления гетерозиса заключается с переводе диплоидного гибрида, проявляющего гетерозис, в полиплоидное состоя-

ние. В этом случае вероятность сохранения гетерозиготных комбинаций генов в ряду поколений значительно выше. Подробнее этот метод рассмотрен в разделе, посвящённом полиплоидии.

Для животных перечисленные методы закрепления гетерозиса исключены. По этой причине для них используют переменное скрещивание, т.е. постоянное скрещивание гибридов попеременно с одной и другой исходной формой.

22.6. РОЛЬ СОВРЕМЕННЫХ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ В СЕЛЕКЦИИ

На современном этапе развития сельскохозяйственного производства успех селекционной практики зависит от внедрения в животноводство России информационных систем и технологий. Селекционная работа становится крупномасштабной. Это во много раз увеличивает объём анализируемой информации и требует математического моделирования основных направлений племенной работы. Компьютерные базы данных о животных определённых пород в отдельных хозяйствах, районах, областях должны быть объединены в единую информационную систему. Такая федеральная информационная система обеспечит племенные организации данными, необходимыми для быстрого решения селекционных задач на всех уровнях управления (хозяйство – район – область – федерация).

Международные организации, такие как Всемирная и Европейская ассоциации животноводства, Комитет регистрации племенных животных (ICAR), организация по «конвертированию» индексов племенной ценности животных в разных странах (Interbull) признают племенным только такое животное, которое зарегистрировано в Национальной базе данных племенных ресурсов.

В нашей стране до сих пор информационные технологии в племенном животноводстве не получили широкого распространения. В настоящее время наиболее развитой системой считается система «СЕЛЭКС».

«Правила определения видов организаций по племенному животноводству» (МСХ РФ, 2006 г.), предписывают организовывать управление селекционным процессом по иерархическому принципу в виде трехуровневой системы:

- 1) сеть племенных хозяйств (племзаводы, племрепродукторы);
- 2) региональные племенные службы (области, края), региональные информационно-селекционные центры; независимые лаборатории и службы регионального подчинения;

3) федеральный департамент животноводства и племенного дела с Головным (федеральным) информационно-селекционным центром, независимые лаборатории и службы федерального подчинения.

На каждом организационном уровне информационная система решает свои селекционные задачи. Рассмотрим их на примере блока информационной системы молочного скотоводства (рис. 59) [16].

Основными структурными подразделениями региональной информационной системы являются следующие шесть:

- 1) племенные хозяйства различной формы собственности;
- 2) орган учета, оценки и контроля продуктивности, племенной ценности животных, а также – качества продукции;
- 3) региональный информационно-селекционный центр;
- 4) племпредприятие по хранению и реализации спермы производителей;
- 5) организация по искусственному осеменению;
- 6) организация по трансплантации эмбрионов.

Рассмотрим назначение этих шести подразделений.

Племенные хозяйства различных форм собственности представлены племенными заводами и репродукторами. Федеральный закон «О племенном животноводстве» определяет эти предприятия следующим образом:

– племенной завод – это организация по племенному животноводству, располагающая стадом высокопродуктивных племенных животных определенной породы и использующая чистопородное разведение племенных животных;

– племенной репродуктор – это организация по племенному животноводству, которая осуществляет разведение племенных животных для обеспечения потребностей сельскохозяйственных товаропроизводителей.

Орган учета, оценки и контроля продуктивности и племенной ценности животных состоит из лаборатории селекционного контроля качества молока, лаборатории иммуногенетической экспертизы, лаборатории молекулярно-генетической экспертизы, группы независимых бонитеров. Каждая из этих служб решает свои конкретные задачи. Например, лаборатория контроля молочной продуктивности берёт в контролируемых стадах, доставляет и анализирует пробы молока, и проводит независимый контроль молочной продуктивности коров. Иммуногенетическая лаборатория контролирует происхождение племенных животных (обязательное тестирование по группам крови быков, коров (матерей) ремонтных быков, и их потомков, а также быков-производителей, проверяемых по качеству потомства).

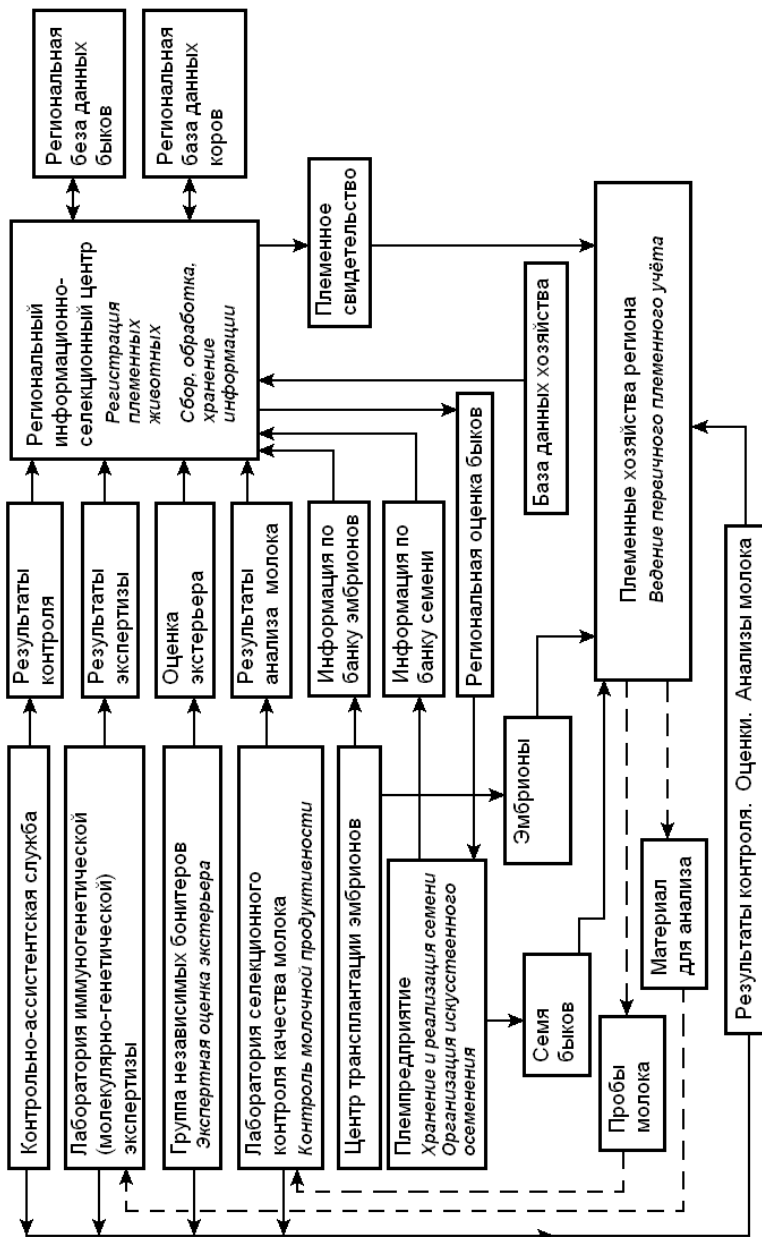


Рис. 59. Информационные потоки управления региональной системой селекции. [16].

Региональный информационно-селекционный центр (РИСЦ) – это орган, который осуществляет научно-методическое, сервисное и информационное обеспечение селекционно-племенной работы в регионе. РИСЦ собирает и контролирует информацию первичного зоотехнического учета, объединяет первичную информацию зоотехнического учета с данными, поступающими из молочной лаборатории (качественный состав молока) и иммуногенетической лаборатории (происхождение животных). Кроме того, РИСЦ обеспечивает хозяйства оперативными материалами и региональные организации по племенной работе необходимой информацией, а также осуществляет оперативный обмен данными с головным вычислительным центром.

Организация по искусственному осеменению сельскохозяйственных животных – учреждение племенного животноводства, которая содержит племенных производителей и использует их для получения спермы.

Организация по хранению и реализации спермы животных-производителей – это учреждение племенного животноводства, которое не содержит племенных производителей, но имеет банк спермы для долговременного её хранения в замороженном состоянии и обеспечения искусственного осеменения маточного поголовья животных.

Следует подчеркнуть, что в настоящее время значение криотехнологий сильно возрастает в связи с развитием биотехнологии искусственного разведения сельскохозяйственных животных. В России создана сеть региональных станций искусственного осеменения с криохранилищами. Криобанки и криохранилища организованы при научно-исследовательских институтах. В них хранится сперма и эмбрионы многих пород сельскохозяйственных животных, а также редких и исчезающих видов. Например, в генофондном хранилище Всероссийского НИИ генетики и разведения сельскохозяйственных животных хранят 142 тыс. доз спермы 246 быков 37 пород крупного рогатого скота. В этом хранилище есть образцы половых продуктов от животных тех пород, которые исчезли или находятся теперь за пределами России – в других республиках бывшего СССР [2].

Организация по трансплантации эмбрионов сельскохозяйственных животных – это учреждение племенного животноводства, которое получает, обрабатывает, контролирует качество, хранит и трансплантирует эмбрионы племенных животных. Это предприятие создается по согласованию с Минсельхозом РФ с учетом ст. 34 Федерального закона «О племенном животноводстве».

Информация из базы данных хозяйства поступает в региональную службу по племенному делу и региональный вычислительный центр. На основе накапливаемой информации вычислительный центр по за-

просу ежемесячно сообщает в племенные хозяйства необходимые данные: состояние стад (поголовье, породный и классный состав, возрастные и селекционные группы); показатели продуктивности (по каждому племенному животному) и др. Хозяйства также направляют информацию в независимые контрольные лаборатории. Они направляют результаты контроля в региональную племенную службу и вычислительный центр, а также информируют о результатах контроля само хозяйство. В нём зоотехник-селекционер, используя свою базу данных, и полученные материалы, решает селекционные задачи, стоящие перед данным хозяйством.

Региональная организация по племенной работе совместно с региональным вычислительным центром формируют свою региональную базу данных, используя данные из племенных хозяйств и независимых региональных лабораторий. Региональная база данных, как и федеральная, состоит из двух основных блоков: 1) базы данных быков-производителей племпредприятий и 2) базы маточного поголовья.

Информатизация селекционной работы в стране должна развиваться и совершенствоваться в двух направлениях: 1) разработка программных средств и 2) обучение специалистов племенной службы всех уровней использованию информационных технологий.

Селекционная работа может быть успешной лишь только в том случае, когда животные содержатся в оптимальных паратипических условиях. В странах с высокоразвитым сельским хозяйством и соответствующим уровнем подготовки сельскохозяйственных специалистов такие условия создают с помощью компьютерного моделирования животноводческих помещений ещё на стадии их проектирования. Примером может служить компьютерная программа «виртуального свинарника», созданная в Центре виртуального моделирования Университета штата Айова (США). Виртуальные инженерные модели систем производства свиней или, попросту, «виртуальный свинарник» – позволяет предупредить ошибки и сэкономить десятки, и даже сотни тысяч долларов. Для моделирования температурного режима, влажности воздуха, скорости движения воздушных потоков и пространства, необходимого для животных, позволяет инженеринг-дизайн. Животновод задает компьютеру базовую информацию проекта фермы, заходит в пустую затемненную комнату, надевает очки, и может самостоятельно исследовать помещение будущей фермы. Специальная компьютерная программа просчитывает движение воздушных масс, температуру в разных местах при разных погодных условиях, – все это специальными знаками и символами воспроизводит трехмерная модель свинарника. Животновод может ещё до начала строительства увидеть, как будет действовать ферма, и уже на этом этапе исправить ошибки

проектирования. Что значительно дешевле, чем строительство и последующая реконструкция. Сейчас в мире существует всего 5 центров виртуального моделирования: по одному – в Германии и Японии, еще три центра расположены в США. Программное обеспечение в массовое производство ещё не поступало – оно пока находится на этапе исследования и тестирования. Но животноводы уже убедились в преимуществах нового подхода к проектированию ферм, благодаря которому можно до начала строительных работ получить максимум информации об условиях содержания животных в проектируемом помещении [3].

Информатизация управления племенной работой должна ускорить темпы селекционного процесса в Российской Федерации и, тем самым, решить проблемы животноводства, поставленные национальным проектом «Развитие АПК».

Список новых терминов

Автополиплоидия – это явление более чем двукратного увеличения в ядрах клеток гаплоидного набора хромосом одного и того же вида организмов.

Аллополиплоидия – полиплоидия, обусловленная присутствием в одной клетке хромосомных наборов двух различных видов.

Анеуплоидия (*син.: гетероплоидия, полисомия*) – это состояние клетки, ткани или организма, при котором одна или несколько целых хромосом из обычного набора или отсутствуют, или представлены дополнительными копиями (например, кариотип $2n+1$; $2n-1$; $2n+2$; $2n+3$).

Вводное скрещивание (*син.: прилитие крови*) – метод разведения сельскохозяйственных животных, используемый для улучшения или исправления некоторых качеств ценной породы животных без коренного изменения её основных свойств.

Воспроизводительное скрещивание – метод разведения сельскохозяйственных животных, применяемый для создания новой, более совершенной породы, путём скрещивания животных разных пород. Если для создания новой породы используют животных двух пород то такое воспроизводительное скрещивание называют **простым**, если используют три (и более) породы, то такое воспроизводительное скрещивание называют **сложным**.

Гетерозис – явление повышения жизнеспособности, плодовитости и продуктивности у гибридов первого поколения по сравнению с родителями.

Гибридизация – скрещивание разнородных в наследственном отношении организмов. Скрещивание особей одного и того же вида называют **внутривидовой гибридизацией**. Скрещивание особей разных видов или родов называют **отдалённой гибридизацией**.

Инбредная депрессия – это снижение жизнеспособности и приспособленности потомства, получаемого в последовательных близкородственных скрещиваниях.

Инбредный минимум – такое состояние потомства, когда инбредная депрессия достигла своего наивысшего выражения и дальнейшего снижения жизнеспособности особей в последующих инбредных поколениях не происходит.

Инбридинг – это скрещивание организмов, находящихся в близком родстве.

Индукцированный мутагенез – это способ повышения генетической изменчивости за счет возникновения мутаций при обработке гамет мутагенами физической (ионизирующее и ультрафиолетовое

излучение) или химической (нитрозоэтилмочевина, диметилсульфат и др.) природы.

Линейное разведение – такое разведение, при котором сохраняют родственные связи потомков с каким-либо определенным особо выдающимся животным (обычно с производителем).

Линия генеалогическая (в животноводстве) – группа животных, происходящая от общего мужского предка (независимо от продуктивности и племенной ценности).

Линия животных (в животноводстве) – однородная группа родственных особей, отличающаяся от других особей той же породы определёнными признаками. В животноводстве различают: а) линии генеалогические и б) линии заводские.

Линия заводская – однородная, качественно своеобразная, создаваемая и поддерживаемая отбором и подбором группа высокопродуктивных племенных животных, происходящих от выдающихся родоначальников и схожая с ними по конституции и продуктивности.

Освежение крови – приём племенной работы в заводских стадах, направленный на устранение вредных последствий инбридинга или длительного однородного подбора в пределах одного хозяйства. Приём заключается в использовании производителей той же породы из других, неродственных стад.

Отбор – это процесс дифференциального воспроизведения генотипов в популяции. В зависимости от роли человека в отборе его разделяют на естественный и искусственный.

Отбор индивидуальный – это отбор организмов с лучшим проявлением исследуемого признака, основанный на оценке каждого из этих организмов по их потомству.

Отбор искусственный – отбор человеком из поколения в поколение животных, растений или микроорганизмов по одному или нескольким наследуемым признакам.

Отбор массовый – это искусственный отбор путем скрещивания в каждом поколении группы особей только с максимальной (или минимальной) степенью выраженности данного признака.

Отдаленная гибридизация – скрещивание организмов, относящихся к разным видам и родам.

Полиплоидия – это геномная мутация, при которой происходит кратное гаплоидному увеличение числа хромосом в кариотипе.

Порода – это группа животных, которая обладает генетически обусловленными биологическими и морфологическими свойствами и признаками, причём некоторые из них специфичны для данной группы и отличают её от других групп животных.

Преобразующее скрещивание – форма племенной работы, позволяющая достигнуть селекционную цель быстрее, чем при чистопородном разведении.

Препотентность – способность производителей передавать свои ценные признаки и свойства всему потомству; препотентные особи являются гомозиготными по доминантным аллелям, кодирующим хозяйственно ценные признаки

Селекция – это наука о методах создания новых гибридов, пород животных и сортов растений; с позиций практики – отрасль сельскохозяйственного производства, которая занимается выведением новых пород животных и сортов растений.

Селекция ступенчатая – многократный отбор организмов, который приводит к повышению значения селектируемого признака на каждом из промежуточных селекционных этапов называется

Скрещивание переменное – особая форма *промышленного скрещивания* животных, при котором получают помеси от спаривания животных двух и более пород с последующим скрещиванием помесных самок в ряде поколений с производителями исходных пород. Это скрещивание позволяет использовать явление гетерозиса у помесных животных не только первого поколения, но и в ряде последующих.

Скрещивание промышленное – скрещивание сельскохозяйственных животных двух или более пород для получения высокопродуктивных помесей первого поколения в пользовательских (неплеменных) целях.

Скрещивание ротационное – особая форма *промышленного скрещивания* животных, при котором получают помеси от скрещивания двух и более пород. В отличие от переменного скрещивания в ротационном скрещивании помесных самок скрещивают в ряде поколений с производителями не исходных пород, а с животными третьей породы.

Сорт – это созданная путём селекции совокупность растений, обладающая определёнными наследственными морфологическими, физиологическими и хозяйственными признаками и свойствами.

Контрольные вопросы

1. Что называется селекцией?
 - 1.1. Дайте определение селекции как научной дисциплины.
 - 1.2. Дайте определение селекции как отрасли сельскохозяйственного производства
 - 1.3. Какова цель селекции?
 - 1.4. Каковы основные задачи селекции?
2. Что называют породой, сортом, линией животных, линией генеалогической, линией заводской?
3. Что послужило материалом для селекции растений и животных?
 - 3.1. Назовите основные центры происхождения культурных растений?
 - 3.2. Кто открыл существование центров происхождения культурных растений?
 - 3.3. Что называется одомашниванием (доместикацией) животных?
 - 3.4. Какие 6 центров одомашнивания животных установлены в настоящее время?
 - 3.5. Приведите примеры domesticiрованных животных.
4. Что называют отбором?
 - 4.1. Какой отбор называется искусственным?
 - 4.2. Как отражается на популяции (стаде) отбор по доминантному гену?
 - 4.3. Как отражается на популяции (стаде) отбор против доминантного гена?
 - 4.4. Как отражается на популяции (стаде) отбор по рецессивному гену?
 - 4.5. Как отражается на популяции (стаде) отбор против рецессивного гена?
 - 4.6. Как отражается на популяции (стаде) отбор в пользу гетерозиготных особей?
 - 4.7. Как отражается на популяции (стаде) отбор против гетерозиготных особей?
5. Что называют массовым отбором?
6. Что называют семейным отбором?
7. Что называют внутрисемейным отбором?
8. Какой отбор называют индивидуальным?
9. Что называют селекционным плато?
10. Как используют мутагенез в селекционной практике?
 - 10.1. Какой мутагенез называют индуцированным?
 - 10.2. Как и для чего используют в селекции ионизирующее излучение?
 - 10.3. Как и для чего используют в селекции химические мутагены?
11. Какую значение в селекционной практике имеют генные мутации?
12. Какое значение в селекции имеют анауплоидия и замена хромосом?
13. Как используют в селекции явление полиплоидии.
 - 13.1. Что называют автополиплоидией?
 - 13.2. Что называют аллополиплоидией?
 - 13.3. Приведите примеры использования полиплоидии в селекции.
14. Перечислите и охарактеризуйте известные вам системы скрещивания.

15. Перечислите и охарактеризуйте известные вам методы разведения.
16. Что называют инбридингом?
 - 16.1. К каким двум генетическим следствиям приводит инбридинг?
 - 16.2. Как вычисляют коэффициент инбридинга? Что выражает коэффициент инбридинга?
 - 16.3. Как вычисляют коэффициент генетического сходства?
 - 16.3.1. Что выражает коэффициент генетического сходства?
 - 16.4. Что называют инбредной депрессией?
 - 16.5. Что называют инбредным минимумом?
 - 16.6. Приведите примеры выведения пород животных или сортов растений в результате инбридинга.
 - 16.7. Как теория инбридинга объясняет явление препотенции у животных?
17. Какое скрещивание называют аутбридингом?
 - 17.1. Назовите три варианта аутбредных скрещиваний. Объясните их селекционное значение.
 - 17.2. С какой целью в селекции используют отдалённую гибридизацию?
18. Какое явление называют гетерозисом
 - 18.1. Каковы генетические причины гетерозиса?
19. Охарактеризуйте 4 гипотезы, объясняющие гетерозис?
 - 19.1. Как объясняет гетерозис гипотеза гетерозиготного состояния по многим генам?
 - 19.2. Как объясняет гетерозис гипотеза взаимодействия благоприятных доминантных генов?
 - 19.3. Как объясняет гетерозис гипотеза сверхдоминирования?
 - 19.4.. Как объясняет гетерозис гипотеза генетического баланса?
20. Как на практике используют гетерозис?
 - 20.1. С какой целью получают промышленные межлинейные, межпородные и межсортовые гибриды?
 - 20.2. С какой целью получают трёх- и четырёхпородные производственные гибриды?
21. Какими путями можно закрепить гетерозис?
22. Какую роль в современной селекции играют компьютеризация и информационные технологии?

Рекомендуемая литература

Основная учебная литература

- Бакай А.В., Кочиш И.И., Скрипниченко Г.Г. **Генетика**. –М.: КолосС, 2006. –408 с.
- Клагг У., Камингс М. **Основы генетики**.–М.: Техносфера, 2007.–894 с.
- Петухов В.Л., Жигачев А.И., Назарова Г.А. **Ветеринарная генетика**. – 2-е изд. –М.: Колос, 1996. – 384 с.
- Петухов В.Л. и др. **Генетика**. //Петухов В.Л. , Короткевич О.С. Стамбеков С.Ж., Жигачёв А.И., Бакай А.В. –Новосибирск: Изд-во СемГПИ 2007. –628 с.

Меркурьева Е.К., Абрамова З.В., Бакай А.В., Кочиш И.И. **Генетика**. – М.: Агропромиздат, 1991, – 446 с.

Дополнительная литература

Алифанов В.В., Востроилов А.В., Котарёв В.И. **Разведение сельскохозяйственных животных**. –Воронеж: Изд-во ВГАУ, 2005. – 260 с.

Алифанов В.В., Котарёв В.И., Востроилов А.В. **Практикум по разведению сельскохозяйственных животных**. –Воронеж: Изд-во ВГАУ, 2005. –239 с.

Гинзбург Э.Х. **Описание наследования количественных признаков** /Отв. ред. З.С. Никоро. –Новосибирск: Наука, 1984. –249 с.

Гутман Б., Гриффитс Э., Сукузи Д. и др. **Генетика**: Пер. с англ. –М.: «Фаир-пресс», 2004. –448 с. *Электронный вариант книги смотри на сайте* <http://yanko.lib.ru/books/biolog/genetika-guttman.pdf>

Ефремова В.В. **Генетика**. Для студентов ВУЗов по агрономическим специальностям. М.: «Феникс». 2010. –256 с.

Жебровский Л.С. **Селекция животных**. –СПб: Изд-во «Лань», 2002. – 256 с.

Жученко А.А. и др. **Генетика**. / Жученко А.А., Гужов Ю.Л., Пухальский В.А., Смиряев А. В. –М.: КолосС, 2003. – 480 с.

Зиновьева Н.А., Эрнст Л.К. **Проблемы биотехнологии и селекции сельскохозяйственных животных**. –Дубровицы: ВГНИИЖ, 2006. –342 с.

Зипер А.Ф. **Воспроизводство и селекция сельскохозяйственных животных**. –М.: «АСТ». 2004. –80 с.

Иванов В.И., Барышникова Н.В., Билева Д.С. и др. **Генетика**. Учебн. для мед. ВУЗов –Москва, ИКЦ «Академкнига», 2007. –638 с.

Козлов Ю.Н., Костомахин Н.М. **Генетика и селекция сельскохозяйственных животных**. –М.: «КолосС». 2009. – 264 с.

Костомахин Н.М. **Породы крупного рогатого скота**. –М.: «КолосС». 2011. –120 с.

Мазер К., Джинкс Дж. **Биометрическая генетика**. / Пер. с англ. –М.: Мир, 1985. –463 с.

Солдатов А.П. **Каталог сельскохозяйственных животных** –М.: «АСТ». 2003. –208 с

Сотская М.Н. **Генетика окрасов и шерстного покрова собак**. –М.: «АСТ». 2010. –320 с.

Федин М.А., Силис Д.Я., Смиряев А.В. **Статистические методы генетического анализа**. Учебн. пособие. – М.: Колос, 1980. –207 с.

Фолконер Д.С. **Введение в генетику количественных признаков**. /Пер. с англ. –М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.

Электронные ресурсы

Асланян М.М. Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных: http://www.msu-genetics.ru/teaching/specificity/animal%20selection.htm#Генетические_основы_селекции (весь адрес в поисковой строке надо указать без пробелов)

Цитированная литература

1. Алифанов В.В., Востроилов А.В., Котарёв В.И. **Разведение сельскохозяйственных животных.** –Воронеж: Изд-во ВГАУ, 2005. – 260 с.
- 2.Ананьев В.И., Манохина М.С. **Новые аспекты в стратегиях сохранения и мобилизации генетических ресурсов** //Бюллетень «Охрана и использование природных ресурсов России, 2005, №2, – С. 72-78.
3. Виртуальный свиновод. //«Сельскохозяйственные вести». 2006, №1. –С. 3-8.
4. Гершензон С.М. **Основы современной генетики.** Учебник для вузов. –Киев: Наукова думка, 1979. –508 с.
5. Гуляев Г.В. **Генетика.** Учебник для аграрных специальностей вузов. –М.: «Колос». 1971. 344 с.
6. Дубинин Н.П. **Генетика.** Учебник для вузов. –Кишинёв: «Штиинца». 1985. –536 с.
7. Жебровский Л.С. **Селекция животных:** учебник для вузов. –СПб.: Изд-во «Лань», 2002. – 256 с.
8. **Жизнь животных.** В 7 т. /Гл. ред. В.Е.Соколов. **Т.6. Птицы.** –М.: «Просвещение». 1986. –527 с.
9. **Жизнь животных.** В 7 т. /Гл. ред. В.Е.Соколов. **Т.7. Млекопитающие.** –М.: «Просвещение». 1989. –558 с.
10. Зайцев Г.И. **Этот удивительный карп.** //Наука и жизнь. 1987, № 1, –С. 126-127.
11. Иллюстрированная энциклопедия животных /Пер. с англ. –М.: ТЕРРА-Книжный клуб, 1999. –616 с.
12. Крюков В.И. **Генетика. Часть 3. Закономерности наследования признаков. Взаимодействие неаллельных генов.** Учебное пособие для ВУЗов. Орёл: Изд-во ОрёлГАУ, 2006. – 165 с. с илл.
13. Лобашев М.Е. **Генетика.** –Л.: Изд-во ЛГУ. 1969. –752 с.
14. Лобашев М.Е., Ватти К.В., Тихомирова М.М. **Генетика с основами селекции.** Уч. для пед. вузов –М.: Просвещение, 1970. –431 с.
15. Лукичева Е.А. **«Агродек-2006»: Высокая эффективность с акцентом на условия для животных и окружающую среду** //«Сельскохозяйственные вести», 2006, №1, –С. 31-35.

16. Осадчая О.Ю. **Создание и функционирование информационных систем в молочном скотоводстве** //Аграрная наука, 2007, № 7, с.25-27.
17. Парамонов А.А. **Дарвинизм**. –М.: Просвещение, 1978, –335 с.
18. **Животные. Полный иллюстрированный путеводитель**. –М.: АСТ Астрель, 2005. –608 с. ([www/magicgroup.cz](http://www.magicgroup.cz)).
19. Райххолф Й. **Млекопитающие** /Йозеф Райххолф; Пер. с нем. Под ред. Штайнбаха. –М.: ООО «Изд-во АСТ», 2002. –286 с.
20. Рокицкий П.Ф. **Введение в статистическую генетику**. Учебник для вузов. –Минск: «Вышейшая шк.», 1978. – 448 с.
21. Станек В.Я. **Иллюстрированная энциклопедия животных**. – Прага: «Артия», 1972. –612 с.
22. Уиллис М.Б. **Генетика собак**. –М.: Центрполиграф, 2000. – 604 с.
23. Шмальгаузен И.И. **Проблемы дарвинизма**. –Л.: Наука, 1969, 493 с.
24. Шталь В., Раш Д., Шиллер Р. **Генетика популяций для животных-водов и селекционеров**. –М.: Колос. 1973. –439 с.

Учебные пособия профессора В.И.Крюкова

можно скачать с сайта www.labogen.ru

- 1 Введение в генетику.
- 2 Молекулярные основы наследственности.
- 3 Цитологические основы наследственности.
- 4 Размножение клеток и организмов.
- 5 Закономерности наследования признаков.
- 6 Взаимодействие неаллельных генов
- 7 Генетика пола и наследование признаков, сцепленных с полом.
- 8 Сцепление генов и кроссинговер.
- 9 Статистические методы изучения изменчивости.
- 10 Мутационная изменчивость.
- 11 Генетические основы иммунитета.
- 12 Полиморфизм систем групп крови.
- 13 Полиморфизм белков и изоферментов.
- 14 Генетика микроорганизмов.
- 15 Неядерная наследственность.
- 16 Генетика онтогенеза.
- 17 Основы биотехнологии.
- 18 Основы генетики поведения.
- 19 Основы генетики популяций.
- 20 Генетические основы эволюции.
- 21 Генетика количественных признаков ([данный файл](#)).
- 22 Генетические основы селекции.

- 23 Генетические аномалии и болезни животных.
- 24 Болезни с наследственной предрасположенностью
- 25 Методы профилактики генетических аномалий и повышения наследственной устойчивости животных к болезням.
- 26 Основы генетики человека.
- 27 Учебный толковый словарь по генетике.
- 28 Вопросы для подготовки к семинарам.



Об авторе



Крюков Владимир Иванович, русский, д.б.н., ст.н.с.; 160 опубликованных научных работ (2011), профессор кафедры частной зоотехнии и биотехнологии Орловского государственного аграрного университета (с 2002 г). Читает курсы лекций «Ветеринарная генетика», «Генетика и биометрия». В 2007-2010 гг – директор Инновационного научно-исследовательского центра ОрёлГАУ, с 2011 – заведующий лабораторией экологической генетики этого центра.

Подробнее см. на сайте www.labogen.ru.