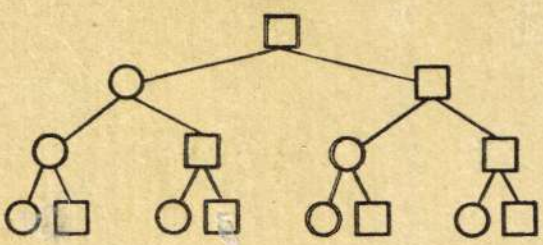
636.082
И-45

Ф. В. ИЛЬЕВ

ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС В СЕЛЕКЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ



Ф. В. ИЛЬЕВ

ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС В СЕЛЕКЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

КИШИНЕВ
КАРТЯ МОЛДОВЕНЯСКЭ
1987

ББК45.3
И45

Г Работа отрецензирована и рекомендована к изданию
доктором сельскохозяйственных наук,
профессором *Ф. Л. Гарькавым*

В работе доктора сельскохозяйственных наук, профессора КСХИ им. М. В. Фрунзе Ф. В. Ильева в доступной форме излагаются закономерности классической генетики, а также основные параметры популяционной и иммуногенетики, лежащие в основе интенсивных методов селекции, связанных с использованием инбридинга и гетерозиса в практической селекции.

Книга адресована зоотехникам-селекционерам, зооветработникам, студентам и аспирантам зооинженерных и биологических факультетов.

И 3804010300—077
М751(12)-87 136—87

© Издательство «Каргя Молдовеняскэ», *Щ7*

ВВЕДЕНИЕ

* Селекция — важнейший фактор интенсификации животноводства. Однако только интенсивные методы селекции, направленные на максимальное использование генетического потенциала разводимых популяций, позволяют (при оптимальных условиях кормления животных) резко повысить продуктивность селекционируемых стад и выйти на новые рубежи в производстве мяса, молока, яиц— как это предусмотрено Продовольственной программой СССР.

К таким интенсивным методам селекции, основанным на использовании инбридинга и гетерозиса, относится, в частности, межлинейная гибридизация, которая в настоящее время широко используется в животноводстве — главным образом в птицеводстве и частично в свиноводстве — в целях производства высокопродуктивных товарных гибридов - (бройлеров).

' В основе этого метода лежит использование специально отселекционированных сочетающихся линий, для формирования которых на предварительном этапе селекции на гетерозис, как правило, применяется инбридинг •—прием разведения, использование которого может привести и к нежелательным явлениям (инбредная депрессия).*

На первый взгляд, трудно понять, каким образом инбридинг может использоваться, пусть даже на первом этапе гибридизации, для получения гетерозиса. Ведь инбредная депрессия и гетерозис — это противоположные по характеру своего последействия на жизнеспособность потомства биологические явления.

Межлинейная гибридизация как раз и есть тот новый метод, в котором инбридинг и гетерозис как бы смыкаются, «сосуществуют» в едином комплексе селекционно-генетических приемов, обеспечивающих, в конечном счете, в процессе селекции на гетерозис получение «стандартной» продукции и «гарантированного» гетерозиса.

Не менее важна роль инбридинга в племенном животноводстве, особенно при закладке и формировании линий —

этих основных структурных единиц в современных породах.

Без всякого преувеличения можно сказать, что проблема инбридинга и гетерозиса интересует в настоящее время широкий круг специалистов — биологов, генетиков, зоотехников-селекционеров, которые понимают все сложности, связанные с изучением генетической природы инбридинга и гетерозиса, с противоречивыми порой результатами их использования в практике животноводства. Отсюда понятна необходимость углубления знаний специалистов-зоотехников, работающих в этой области, что, несомненно, будет способствовать повышению их квалификации, а значит, и эффективности их работы в указанном направлении.

Разобраться в этих и других сложных вопросах современной селекции поможет читателю предлагаемая книга.

РОДСТВЕННОЕ И НЕРОДСТВЕННОЕ СПАРИВАНИЕ (инбридинг и аутбридинг)

- Родственное спаривание, или инбридинг (от англ. inbreeding, что означает: in — внутри, breed—разводить), то есть разведение внутри родственных особей — это спаривание животных, имеющих сходную наследственность, то есть сходное происхождение от одного или нескольких общих предков, и находящихся вследствие этого в той или иной степени кровного родства между собой. В результате такого спаривания получается инбредное потомство' (от англ. inbred — рожденный от родителей, состоящих в родстве между собой).

• Инбридинг как прием селекции применяется лишь в особых, исключительных случаях для решения конкретных задач племенного дела, связанных главным образом с созданием новых и совершенствованием существующих пород, а также с внутрилинейным чистопородным разведением, применяемым при закладке и совершенствовании заводских линий. В последнее время его использование связано также с созданием специализированных (инбредных) сочетающихся линий, применяемых при межлинейной гибридизации, главным образом в птицеводстве; в молочном скотоводстве он используется при воспроизводстве быков-производителей.

Инбридинг применяется также и при межвидовой гибридизации для создания новых пород на основе сочетания методов отдаленной гибридизации и различных степеней родственного спаривания.

В практической селекции, в условиях массового и племенного разведения сельскохозяйственных животных, применяется, как правило, неродственное спаривание, или аутбридинг (от англ. outbreeding), иногда его еще называют методом ауткроссинга. В этом случае спариваются животные, между которыми нет родственных связей, по крайней мере, в первых пяти рядах родословной пробанда, то есть в пределах тех степеней родства, которые обычно учитываются в селекционно-племенной работе.

Инбридинг и аутбридинг в более широком плане можно рассматривать как отклонения от панмиксии (свободное спаривание) в двух основных направлениях •— животные, состоящие между собой в родстве, могут спариваться или чаще, или реже, чем при чисто случайном спаривании (панмиксия). В первом случае говорят об инбридинге, во втором — об аутбридинге.

С этой точки зрения всякое разведение животных идет по двум основным путям: или мы имеем дело со спариванием друг с другом особей, родственных в той или иной мере, или же особей, не связанных между собой никаким видом родства.

Это два противоположных по своим генетическим результатам метода: главное следствие инбридинга заключается в повышении гомозиготности (или снижении гетерозиготности) животных; аутбридинга же, наоборот,— в повышении их гетерозиготности (или снижении гомозиготности).

Инбридинг может применяться как при чистопородном разведении, так и при скрещивании животных,— самец может спариваться *со* своей дочерью, мать которой принадлежит к другой породе, а не обязательно к той, к которой принадлежит отец (бык симментальской породы, например, спаривается со своей дочерью, мать которой — красной степной породы). Поэтому правильнее рассматривать инбридинг как особую форму подбора, как метод спаривания, а не разведения.

Не следует также смешивать понятия «родственное спаривание» и «разведение в себе»; под последним подразумевается разведение продуктов скрещивания самих в себе, то есть спаривание помесей, полученных от простого или сложного скрещивания без внесения крови со стороны. При этом можно пользоваться инбридингом, но можно им совершенно не пользоваться (Кулешов, 1947).

Конечно, кровное (генетическое) родство или отсутствие такового не могут быть строго разграничены. При тщательном анализе родословной какой-либо группы животных за достаточно большой отрезок времени, скажем, лошадей орловской рысистой породы, не состоящих, на первый взгляд, в каких-либо- родственных связях между собой, обнаруживается, что в «глубинных слоях» родословной у них имеются общие предки и они при строгом подходе все же являются, хотя и весьма отдаленными, но кровными родственниками.

Поэтому можно сказать, что инбридинг — это спаривание родственных животных, состоящих между собой в бо-

лее близком родстве, чем в среднем в данной популяции,; а аутбридинг —• это спаривание неродственных животных, состоящих между собой в более дальнем родстве, чем в среднем в популяции, из которой они произошли.

• Простой расчет при анализе «вглубь» родословной животных любой заводской породы как популяции показывает, что все составляющие ее особи, в конце концов, генетически связаны между собой той или иной степенью родства, которой мы обычно пренебрегаем в практике племенной работы. Отсюда следует, что число разноименных предков любой особи всегда меньше их максимально возможного числа (2"), так как в результате инбридинга в предшествовавших поколениях постоянно имела место «утеря предков». Этот принцип, в частности, и был в • свое время использован (Пирл, 1915) для определения степени инбридинга (метод «утери предков»)*.

Покажем это на примере: потомок, полученный от спаривания между собой полусибсов, то есть двоюродных братьев и сестер (детей сибсов), например, будет иметь не 8, а лишь б прадедушек-прабабушек, так как две особи из них являются общими предками со стороны матери и отца.

Если бы родственное спаривание не применялось, то число предков любого индивида равнялось бы 2^n (где п —• число степеней от данного потомка к его прямым предкам). Это значит, что в* этом случае каждое животное имеет 2 родителей, 4 дедушек и бабушек, 8 прадедушек и прабабушек и т. д.

Отсюда следует, что в любом случае применения инбридинга фактическое число предков представляет собой всегда лишь некоторую долю теоретически возможного их числа в любой популяции животных.

Аутбредное чистопородное разведение по сравнению с инбридингом •— наиболее простой, доступный и надежный метод поддержания заданного уровня продуктивности и высокой жизнеспособности животных, их крепкой конституции и здоровья, приспособленности к условиям содержания. Отсюда — популярность этого метода среди селекционеров-практиков, его широкое распространение как главного метода подбора, прежде всего, в пользовательном животноводстве. Инбридинг же, пишет Дж. Ф. Лэсли, может завоевать популярность в некоторых крупных стадах, но это никогда не станет общепринятой практикой.

* Методики подсчета «свободных поколений» (Лендорф, 1882; Шапоружа, 1909), «утери предков» (Ф. Пирл, 1915) оказались неудовлетворительными из-за их малой точности.

При аутбридинге корова-рекордистка спаривается сбыком-улучшателем той же породы; полученные высокопродуктивные потомки спариваются также с быком-улучшателем, но с другим, не родственным ей. Полученный от этого спаривания приплод (телки) спаривается с третьим проверенным быком-улучшателем и т. д. Цель такого спаривания — насыщение потомства генами высокой продуктивности, высокоценной генетической информацией.

Эта цель в племенных хозяйствах может быть достигнута и более сложными методами спаривания, основанными на применении инбридинга различного типа.

При инбридинге на отца, например, лучшего по генотипу производителя спаривают с его дочерью; полученный от этого подбора приплод (самки) снова спаривается с тем же производителем и т. д.— в этом случае все время усиливается наследственность, свойственная генотипу производителя. Именно так при создании шортгорнской породы была получена корова Кларисса — в ее родословной четырежды применялся инбридинг на выдающегося быка Фаворита 252 по типу отецХДО^{чь}; в результате корова Кларисса приходилась Фавориту одновременно дочерью, внучкой, правнучкой, праправнучкой и прапраправнучкой.

При инбридинге на мать от коровы-рекордистки оставляется сын (бычок), который проверяется по качеству потомства. В случае подтверждения высоких наследственных качеств его спаривают со своей матерью; полученный от такого подбора производитель вновь спаривается с той же коровой (своей бабкой) и т. д. В этом случае наследственные качества коровы-матери усиливаются в потомстве через ее сыновей.

В случае инбридинга братХсестра проверенный по потомству производитель-улучшатель спаривается со своей сестрой, показавшей также высокую продуктивность. Полученные от него мужские и женские потомки, то есть братья и сестры, снова спариваются между собой; полученные потомки от этого спаривания — полные братья с полными сестрами — вновь спариваются между собой. В результате в потомстве концентрируются наследственные задатки, имевшиеся у родительских форм.

Конечно, родственное- спаривание — это не только и не столько спаривание родственных животных, первого поколения, но и спаривание животных в последующих поколениях инбридинга, о чем будет сказано дальше.

Если при инбридинге происходит консолидация, переход в гомозиготное состояние генов, имевшихся у исходных

животных (родители), то при аутбридинге увеличивается разнообразие получаемых генотипов, так как в потомке соединяются различные наборы генов, полученные от двух различных (неродственных) животных. Поэтому благодаря изучению аутбридинга может быть осуществлена вся обширная область комбинативной изменчивости. Вот почему аутбридинг, наряду с инбридингом, — действенное средство в руках селекционеров, так как при его помощи могут быть соединены в потомстве различные ценные признаки, присущие двум различным неродственным животным. Именно в этих целях в племенной работе аутбридинг часто чередуют с инбридингом. С этой точки зрения для селекционера инбридинг и аутбридинг всегда как бы дополняют друг друга: аутбридинг объединяет различные аллели, полученные от родителей, комбинируя их в потомстве в различных сочетаниях; при помощи же инбридинга можно закрепить (удержать) полученную ценную комбинацию, перевести ее в гомозиготное состояние и создать на этой основе новую константную по этому признаку группу животных — линию, стадо, породу.

Наследственную консолидацию можно осуществить и путем аутбридинга, однако именно при инбридинге переход аллелей в гомозиготное состояние происходит наиболее полно, быстрее и чаще, чем при каком-либо другом виде разведения.

Итак, генетическая сущность инбридинга заключается в повышении степени идентичности аллелей (гомозиготности) у инбредных особей.

Аутбридинг же повышает гетерогенность потомства, объединяя в гибридных животных аллели, существовавшие у родителей порознь.

Положительное значение инбридинга состоит также и в том, что он увеличивает силу передачи генетических задатков производителя потомству (препотенция производителя), что связано опять-таки с процессом повышения гомозиготности по ценным аллелям.

Биологическая сущность инбридинга и его практический смысл, писал П. Н. Кулешов (1947), сводятся к повышению наследственной устойчивости (препотентности) инбредного потомства, или, просто говоря, к «сгущению крови» лучших родителей.

Как видно, каждый из этих двух методов имеет свои достоинства; знание их генетической природы позволяет селекционеру сознательно и умело применять эти методы в

практической работе при решении той или иной, но всегда конкретной, задачи улучшения стада.

Вопрос о родственном спаривании, его биологической сущности и практическом применении в животноводстве — одна из актуальных и наиболее спорных проблем современной зоотехнии. Он являлся и поныне является порой предметом острых дискуссий между сторонниками и противниками его применения в тех или иных целях при разведении животных.

В различные периоды истории зоотехнии отношение к инбридингу со стороны животноводов было весьма противоречивым: от слепой веры в чудодейственную силу родственного спаривания до полного отрицания его положительных свойств. К этим двум крайним положениям и сводится обычно сущность всех споров в вопросе применения инбридинга в животноводстве. И это вполне понятно, так как, с одной стороны, умелое применение инбридинга позволяет закреплять в потомстве желательные качества выдающихся животных и на этой основе создавать новые породы, типы и линии, с другой — длительное использование родственных спариваний без учета вредных последствий этого приема разведения может привести к отрицательным явлениям — к инбредной депрессии, хорошо известной с давних времен.

В одних случаях, как писал Д. А. Кисловский (1965), инбридинг используется как верное средство сужения изменчивости, в других — как фактор усиления изменчивости или даже расщепления потомства.

Из истории зоотехнии известно отрицательное отношение к инбридингу животноводов древних и средних веков, которые уже в те далекие времена знали о вредных последствиях родственного спаривания. Об отрицательном отношении к инбридингу в период расцвета арабской цивилизации (VIII в. н. э.), например, упоминается в некоторых легендах того периода (Борисенко, 1939). В эпоху зарождения и развития капитализма в Англии (конец **XVII** — начало XVIII в.) инбридинг довольно интенсивно применяется в заводской работе, связанной с выведением новых пород, отвечающих социально-экономическим условиям того периода.

Примером удачного использования инбридинга в селекции в указанный период времени могут служить успехи английских заводчиков при создании новых пород: Р. Бэквел (1725—1795) — создатель лейстерской породы овец; братья Р. «и Ч. Коллинги — шортгорнской мясной породы

крупного рогатого скота, Тулей — крупной белой породы свиней и др.

Многие животноводы, следуя примеру английских заводчиков, стали необдуманно применять близкородственное спаривание в своих стадах, но, потерпев неудачу, были вынуждены отказаться от этого метода, так как бессистемный и длительный инбридинг приводил к депрессии животных, а в отдельных случаях — к полному вырождению целых стад.

Со второй половины XIX в. наступает период осторожного подхода к инбридингу: сначала в самой Англии, а затем и в Германии, где длительное неосмотрительное применение родственного спаривания, наряду с однородным подбором животных, привели к вырождению овец электорального типа. Как следствие этих и других подобных неудач— полное отрицание инбридинга как метода спаривания в животноводстве.

Русские зоотехники XVIII и XIX вв. также осторожно относились к родственному спариванию, хотя известна роль родственного спаривания при создании орловской породы лошадей (Витт, 1952). Потребовалось время и большая работа П. Н. Кулешова по изучению племенных книг и глубокому анализу родословных лошадей английской чистокровной верховой породы, чтобы доказать, что родственное спаривание определенных степеней может оказаться весьма полезным, особенно при создании новых пород.

Начиная с XX в. поднялась вторая волна увлечения родственным спариванием, проблема родственного спаривания привлекает внимание многих исследователей.

Касаясь разноречивости в оценке названного метода, известный русский заводчик М. М. Щепкин в своей книге «Из наблюдений и дум заводчика», вышедшей в 1915 году, писал: «Родственное разведение вообще, соединение близких родственников, в частности, было и остается одним из могучих творческих средств в руках талантливого и мыслящего заводчика. То же родственное спаривание, но как случайное явление в руках бесталанного, мало отдающего себе отчет в своей заводской работе хозяина, легко может оказаться лишь безусловно пагубным».

Переоткрытие законов Г. Менделя в начале нашего века," дальнейшее бурное развитие генетики и, в частности,, ее важнейшей ветви, популяционной генетики, позволили значительно углубить понимание генетической сущности инбридинга, поставить решение этой спорной проблемы на научную основу.

Накопленный в наше время богатый опыт по использованию инбридинга в племенной работе, связанной не только с созданием новых пород и заводских линий, но и с межлинейной гибридизацией инбредных линий, позволил всесторонне и более объективно подойти к оценке инбридинга, определить его место в системе племенной работы современного индустриализированного животноводства.

Какова же в общем ситуация, сложившаяся в современной зоотехнии, что касается общей оценки инбридинга?

Прежде всего, необходимо четко представить, что проблема инбридинга как зоотехнического приема — это общебиологическая проблема. Однако его биологическая сущность так же, как и гетерозиса, до сих пор далеко не ясна, нет общепринятой теории, объясняющей причины возникновения гетерозиса, характер его проявления, как нет единой общенаучной точки зрения на генетический механизм, обусловливающий положительное действие инбридинга в одних случаях и отрицательное — в других.

В настоящее время генетика разъяснила положительные и отрицательные стороны родственного спаривания. Все же трудно даже сегодня объяснить все то разнообразие явлений — как положительных, так и отрицательных,— встречающихся в практике животноводства как по характеру, так и по степени их проявления.

Отсюда и отношение селекционеров к инбридингу все еще остается весьма противоречивым: одни — за применение инбридинга, другие — в той или иной мере, возражают против этого. Во всяком случае, что касается использования инбридинга в практике племенного дела, до сих пор в зоотехнии единого мнения нет. Такое отношение специалистов к инбридингу можно понять — ведь, с одной стороны, инбридинг — благо, с другой — вред. В одном случае селекционер, пользуясь инбридингом, может в относительно короткий срок добиться больших успехов в селекционируемой популяции, в другом — при аналогичных условиях,— может столкнуться с отрицательным явлением инбредной депрессии.

Одной из причин такого положения, несомненно, является то, что до настоящего времени, как справедливо отмечает А. М. Машуров (1977), инбридинг у сельскохозяйственных животных недостаточно изучен на генном уровне.

Несмотря на такое двойственное отношение к инбридингу, история животноводства достаточно убедительно показывает, что все выдающиеся заводчики, как правило, поль-

зовались инбридингом для создания новых пород, чаще всего на первоначальном этапе их образования.

Так, например, близкое родственное спаривание в крупной белой породе свиней практиковалось (Н. Н. Завадовский) наиболее широко до 1885 г., то есть в период формирования породы.

Методом разведения «в себе» было создано (заводчик Джон Прайс, XIX в.) замечательное стадо герефордов, происходящее от одной выдающейся коровы Тоби Пиджон. Создатель шаролезской породы скотозаводчик Луи-Массе более 20 лет не покупал племенных быков на стороне и пользовался производителями только своего завода, которые находились между собой в родстве (Багрий, 1971).

Близкородственное спаривание применялось при создании новой американской породы сантагертруда, которая ведет свое происхождение от одного быка Манки.

И в настоящее время большинство селекционеров соглашаются с тем, что в племенной работе инбридинг незаменим — «это единственный прием, с помощью которого можно усилить в потомстве ценные свойства какого-либо предка» (Рузский, 1972), а при создании новых пород его просто не избежать.

В свиноводстве, например, как показывает опыт академика М. Ф. Иванова, на определенном этапе создания породы (украинская степная белая), когда возникает необходимость закрепить желательный тип, селекционер вынужден перейти к разведению помесей этого типа «в себе» и неизбежно применять инбридинг для закладки линии на выдающегося родоначальника (Асканий I, №46). В этой связи уместно привести известное высказывание М. Ф. Иванова по проблеме инбридинга: «Наш личный опыт при выведении украинской белой породы показал, что при умелом выборе производителей .самое тесное родственное разведение в течение двух-трех генераций, а именно спаривание отца с дочерью и внучкой и брата с сестрами, не оказывает вредного влияния на потомство. Наоборот, такое спаривание дает возможность быстро закрепить желательные качества и таким образом получить более однородные генотипы и более однородных животных» (Иванов, 1934).

Разработав четкую схему выведения новой породы и отдельных линий, смело применив родственное спаривание, он сумел блестяще использовать сильные стороны инбридинга и преодолеть слабые, создав в итоге выдающуюся по своим качествам первую советскую породу свиней.

Инбридинг — одна из наиболее распространенных форм

спаривания при разведении по линиям; он является почти что обязательным элементом чистопородного разведения при формировании линий и семейств, особенно в начальной стадии работы — при закладке линий и семейств на родоначальника (родоначальницу). Внутрилинейный подбор при разведении по линиям также часто сочетается с инбридингом.

Инбридинг — один из наиболее верных путей закрепления и повышения наследственной стойкости (препотентности) производителя. Получение препотентных животных, в первую очередь самцов-производителей, — основная цель инбридинга. Это подтверждается результатами специально проведенных опытов (Ёрохин, 1985) по изучению генотипов инбредных и аутбредных баранов, которые показали, что больше шансов для получения препотентных животных имеется при использовании инбридинга, а не аутбридинга.

Обычными методами аутбредного спаривания трудно закрепить ценные качества производителя, так как при этом, как говорят селекционеры, линия «уходит в матки». Если дочерей выдающегося производителя спаривать с неродственными им производителями, влияние родоначальника в стаде будет неуклонно уменьшаться и наконец исчезнет. Этим и объясняется, почему именно родственное спаривание применяется обычно при формировании линий и семейств.

Опыт мирового животноводства дает нам многочисленные примеры влияния отдельных, умело выбранных производителей на преобразование целых пород. Такие единичные индивидуально препотентные производители сыграли решающую роль в создании большинства, если не всех без исключения, заводских пород. Имея сами высокую продуктивность, они стойко передавали свои качества потомству, которое было более или менее однородно. В истории создания шортгорнской породы, например, такую роль сыграли бык Фаворит и его сын Комет. Таким родоначальником в орловской породе является знаменитый жеребец Барс 1, имеющий наибольшее значение среди всех производителей раннего периода Хреновского завода. Начиная со второго поколения, отмечал П. Н. Кулешов, инбридинг на Барса 1 во всевозможных формах и степенях, как правило, фигурирует во всех родословных хреновских лошадей. Вот почему Барс 1 — именно Барс 1, а не отец его Полкан и даже не дед, знаменитый выводной из Аравии Сметанка,— по справедливости получил титул «родоначальника» орловской рысистой породы. В дальнейших поколениях (начиная с

третьего) обычно инбридируется уже индивидуально тот или другой сын Барса, затем в следующих поколениях — внук и т. д. Причем линии отдельных сыновей Барса сохраняются как более или менее самостоятельные.

Все американское рысистое конезаводство строилось в свое время на крови английского скакуна Мессенжера и его замечательного потомка метисного жеребца Абдаллы, давшего знаменитого Гамблетониана (Кулешов, 1947).

Поскольку породы США выведены в большинстве случаев из относительно небольшого числа импортированных животных (Лэсли, 1983), в настоящее время в родословных свыше половины шортгорнов этой страны прародителем является всего лишь один бык.

Ярким примером применения линейного разведения в прошлом (Смирнов, 1966) может послужить работа английского заводчика Г. Спенсера, который 50 лет работал только с одной линией Самсона и получил выдающиеся результаты. Известная свиноматка № 8720 его завода имела в своей родословной 25-кратное повторение Самсона, в том числе Самсона 127 — девять раз.

И в наше время имеются многочисленные примеры, касающиеся роли выдающихся производителей в прогрессе породы. Племенное значение для прогресса породы таких выдающихся производителей — основателей высокопродуктивных линий, как, например, бык Мергель в симментальской породе или Адема 197 в черно-пестрой и других, трудно переоценить. Потомки Адема 197 (полный номер 19722231) встречаются во всех странах мира, где разводится черно-пестрый скот. Самым выдающимся потомком Адема 197 является его внук — известный бык Адема 30587, который оказал огромное влияние на формирование комбинированного типа животных в голландской породе. Он выведен путем родственного спаривания в степени IV—II на своего знаменитого деда Адема 19722231'. Отец его матери, бык Кляйне Адема 26604, является внуком быка Адема 19722231 через быка Бонтисс Адема 24674. Как известно, Кляйне Адема сыграл огромную роль в улучшении шведского черно-пестрого скота, распространенного и в нашей стране.

В голштино-фризской породе установлено (Сипачев, 1982), что из 275 быков (выборочная совокупность) методом инбридинга получено 33 быка, или 12% общего их количества. Так, бык-производитель Монтвик Гладиатор 827071, его сын, внук и правнук встречаются в третьем ряду предков учтенных (275) быков 117 раз, то есть 42,5%

пробандов несут в себе гены одного родоначальника. При этом 9 пробандов (7,8%) получены путем применения инбридинга разных степеней — один из них в степени I—II, четыре II—III, три III—III и один IV—IV.

Другой производитель, Вебер Бек Циклон 819476, представлен в родословных двумя сыновьями, восемью внуками, восемью правнуками, десятью праправнуками и тремя прапраправнуками. Имена потомков Циклона 819476 встречаются в родословных 95 пробандов (34,5%), из которых 8 получены путем инбридинга на одного из его сыновей (№933122) в близкой, умеренной и отдаленной степенях.

В начале формирования бурой латвийской породы инбридинг был частым явлением (Цалитис, 1982), в среднем в этой породе коэффициент инбридинга был равен 20% (1810 г.), а затем сохранялся на уровне 20—25% в течение 100 лет.

Интересен пример применения тесного инбридинга ка корову Маузе при разведении красно-пестрого скота в наше время в Латвии (рис. 1).

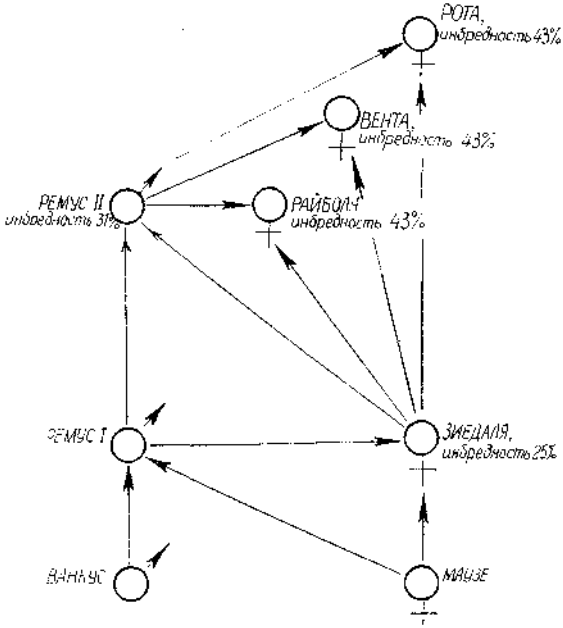


Рис. 1. Пример применения тесного инбридинга на корову (по А. А. Цалитису)

Сын Маузе Ремус 1 был спарен с матерью и получена корова Зиедаля, коэффициент инбридинга у которой равен 25%. В следующем поколении инбридированная Зиедаля спарена со своим отцом и получен бык Ремус II (F_x== = 31,25%). От Зиедали получено 8 телят, среди них трое — дочери Ремуса II — Райбаля, Вента, Рота, у которых F_x достиг уже 43%. Все три коровы, несмотря на инбридинг, отличались долголетием — 11 лактации.

Как отмечает А. А. Цалитис (1982), 73% (из 262 тыс. обследованных) коров бурой латвийской породы, лактировавших в 1971 г. в хозяйствах Латвийской ССР, происходили (по 7—20 рядам предков) от общей родоначальницы датской, литовской красной, эстонской красной и латвийской бурой пород, знаменитой рекордистки коровы Кристофер 4, рождения 1885 г.

В. Н. Мушкарев сообщает, что родословные всех (20 голов) импортированных в СССР быков кианской породы первого завоза (1970 г.) насыщены многочисленными инбридингами.

Родственное спаривание было использовано Н. С. Гигинейшвили при создании некоторых новых расцветок в каракулеводстве. Так был получен производитель Акалтын («белое золото») № 5101 — родоначальник линии белых баранов и нового типа каракульских овец (белого каракуля), созданного в ГПЗ им. Ю. А. Гагарина по заказу Союзпушнины. Его широкое использование в дальнейшем в качестве основного производителя путем применения неизбежного, как пишет Н. С. Гигинейшвили, инбридинга ускорило создание стада, а затем заводского типа белого каракуля.

Инбридинг в последнее время нашел самое широкое применение в межлинейной гибридизации в птицеводстве на основе использования инбредных линий при селекции на гетерозис. Линии АВС высокопродуктивного кросса 288, например, получены путем применения инбридинга: по линии А на 40%, В — на 30% и С — на 30%.

Значение инбридинга особенно возрастает в условиях крупномасштабной селекции при получении быков-производителей и создании их линий (Эрнст, 1982). При этом опасность в этих случаях уменьшается, так как все быки, включая инбридированных, проверяются по качеству потомства — это непременное условие крупномасштабной селекции.

Особо следует подчеркнуть значение инбридинга при семейной селекции в птицеводствеНЙябтждтт^г обеспечива-

<ет схожесть особей в пределах не только линий, но и семейств, в результате наследования' пробандом сходных признаков от отца и матери.

Повышение эффективности семейной селекции за счет применения инбридинга связано с тем, что инбридинг, во-первых, повышает внутрисемейное генетическое сходство «особей — члены одного инбредного семейства генетически более близки друг с другом, чем особи обычной аутбредной семьи, во-вторых, приводит к дифференциации семейства, в результате чего средние показатели каждого семейства отличаются резко от других.

Все это заставило многих селекционеров критически переоценить свое резко отрицательное отношение к инбридингу, переосмыслить его роль и значение в современном животноводстве, особенно "в том, что касается селекции на гетерозис.

Выше было сказано, что инбридинг имеет тенденцию увеличивать однообразие, аутбридинг — разнообразие особей. По выражению Давенпорта, инбридинг «обезоруживает» изменчивость.

Это означает, что инбридинг повышает генетическую однородность (чистоту) потомства, то есть повышает гомозиготность потомков По большему числу пар генов, чем если •бы они были получены в результате неродственного спаривания. С другой стороны, при повышении гомозиготности одновременно проявляется эффект многих рецессивных аллелей, с чем и связано увеличение при инбридинге вероятности появления в потомстве слабых, дефективных, медленно растущих и других нежелаемых особей. Тем не менее довольно часто наблюдаются исключения из этого правила я отдельные инбредные животные представляют довольно ценные, а порой исключительные, особи.

Таким образом, с одной стороны, инбридинг позволяет создавать в гетерогенной популяции, состоящей из различных гетерозигот, ценные гомозиготные генотипы и путем дальнейшего отбора (селекции) сохранить их, а с другой — очистить популяцию от рецессивных дефектов за счет их массового проявления. Если носителей этих дефектов можно удалить, то селекционер может освободить популяцию от нежелательной наследственности быстрее, чем это можно сделать без применения инбридинга.

По мнению известного генетика Лаша, уменьшение генетической изменчивости, обусловленной неаддитивной частью общей генетической изменчивости (доминирование и эпистаз),— главная функция инбридинга.

С точки зрения практики разведения, важно отметить,, однако, что этот процесс — сужение изменчивости среди животных стада в результате применения инбридинга и сопутствующих ему отбора и подбора — не зависит от того,, будут ли это хорошие или плохие животные. Последнее зависит всецело от того, какие признаки — хорошие или плохие—преобладали в первоначальном (исходном) .стаде. Кроме этого, селекционеру следует также иметь в виду, что уменьшение генетической изменчивости не всегда желательно, так как это может привести к утере ряда ценных генных комбинаций.

В последнее время среди селекционеров все более утверждается мнение (Почерняев, 1979), что длительный гомогенный подбор и инбридинг приводят к созданию мономорфных популяций — линий и пород. При размножении «в себе» таких популяций сужаются приспособительные свойства, понижается жизнеспособность животных. Вот почему для поддержания, высокой жизнедеятельности, нормального развития, устойчивой генетической структуры всегда необходимо наличие в популяциях определенного генетического полиморфизма (разнообразия).

Инбридинг играет решающую роль в изменении структуры популяции. В результате применения инбридинга происходит изменение структуры популяционной средней, однако это изменение происходит не за счет изменения генных концентраций (частот аллелей), не за счет притока новых аллельных генов, а только за счет изменения частот генотипов как следствие увеличения частоты гомозигот и снижения частоты гетерозигот*, вызванных инбридингом. Другими словами, изменения популяционной средней в результате применения инбридинга селекционеру следует связывать не с возникновением новых аллелей, а лишь с перестройкой существующих в стаде генотипов, с изменением соотношений гомо- и гетерозигот.

Возрастание гомозиготности. потомства при инбридинге имеет большое значение в племенной работе, так как гомозиготные по доминантным аллелям животные, в отличие от гетерозиготных, устойчивее передают свои качества потомству.

С эволюционной точки зрения инбридинг на протяжении какого-то периода времени может обеспечить данной популяции определенные преимущества — комбинирован-

* Гомозигота — зигота, полученная в результате объединения генетически идентичных гамет; гетерозигота — зигота, унаследовавшая различные аллели по одному или более локусам.

:ное влияние инбридинга и действие естественного отбора, который в условиях промышленной технологии действует "в форме технологического отбора, способствует формированию популяций (стад), все особи которых будут гомозиготны в отношении определенных генов. Отсюда можно •ожидать с большой вероятностью, что каждая особь будет обладать желательным фенотипом, наиболее соответствующим преобладающим условиям конкретной среды.

Исходя из сказанного, можно предположить, что при постоянстве (выравненное™) кормовых и других условий содержания животных инбредные популяции будут успешно конкурировать с теми, где применяется аутбредное спаривание. С другой стороны, нельзя не учесть, что для аут--бредных популяций, обладающих высокой генетической вариабельностью, более высока вероятность выживания, в результате чего они всегда оказываются в некотором смысле предадаптированными к изменениям среды, к условиям промышленной технологии, например.

В заключение надо сказать, что в настоящее время, несмотря на довольно широкое использование инбридинга в племенной работе, его «селекционный потенциал» далеко не исчерпан. Как показывают исследования (Поляничкин, 1980), инбридинг способствует решению самых сложных, еще не решенных проблем селекции, каковой, например, •является прогнозирование результативности селекции при скрещивании специализированных линий в птицеводстве, Установлено (Поляничкин, 1980), что с увеличением степени инбридинга и генетической дифференциации исходных линий роль специфической комбинационной способности возрастает, что и позволяет более эффективно оценить результативность скрещивания таких линий на основе показателей родительских форм. Можно заключить, что в настоящее время инбридинг в сочетании с отбором является, как и раньше, важным методом племенного улучшения сельскохозяйственных животных. Он успешно применяется, в допустимой степени, в высокопродуктивных стадах всех видов сельскохозяйственных животных для относительно быстрого и качественного улучшения отдельных популяций — племенных стад, линий, семейств и даже пород. Исключительное значение он приобрел в самое последнее время, став неотъемлемым элементом селекции на гетерозис при межлинейной и породно-линейной гибридизации.

Умелое применение инбридинга позволяет сравнительно быстро закрепить желательные наследственные признаки, стабилизировать тип животных за счет повышения их гене-

тической однородности (гомозиготности). Инбридинг позволяет сохранить и увеличить в популяции долю факторов (генов) выдающихся животных и тем самым распространить их генетическое влияние на породу в целом. Именно в этом состоит основное достоинство инбридинга.

В то же время в качестве общего положения необходимо отметить, что результаты инбридирования животных предсказать невозможно. Именно поэтому не существует заранее составленных рецептов применения инбридинга, так как его последствия во всем своем объеме и разнообразии, в общем-то, непредсказуемы. Все зависит от качества исходного поголовья, генотипа исходных родительских форм, а также от типа, степени и продолжительности инбридинга. О результативности применения инбридинга можно судить лишь на основе глубокого анализа свойств инбредного потомства, полученного в конкретном стаде; при этом обязательно надо считаться с явлением последействия инбридинга, описанным в свое время Б. Я. Борисенко (1940). Вот почему селекционер обязан помнить, что инбридишу и тем более тесный, не может служить самоцелью, это — зоотехнический метод, который используется обоснованно (планово) для решения конкретных задач племенного дела. Это острейший метод спаривания, используя который селекционер всегда обязан остерегаться его вредных последствий.

\# * *

Таким образом, вопрос о применении инбридинга в селекции сельскохозяйственных животных остается и до настоящего времени одним из основных, хотя и наиболее спорных, в зоотехнической науке и практике.

На вопрос, стоит или не стоит применять инбридинг в селекции животных, не может быть однозначного ответа. Другое дело — следует ли применять инбридинг в данной конкретной ситуации, и если да, то в какой степени, чтобы, избегая риска, добиться желательных результатов в короткие сроки — вот вопрос, который возникает перед селекционером-практиком каждый раз, когда идет речь о применении инбридинга.

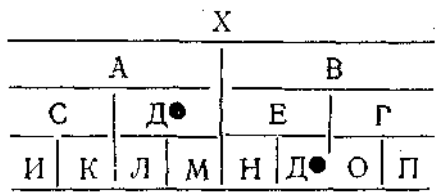
Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо сначала ознакомиться с методами учета и оценки инбридинга, определения степени (меры) его интенсивности, о которых и пойдет речь в следующей главе.

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ИНБРИДИНГА

Многим селекционерам инбридинг любой степени и продолжительности кажется тесным, а значит, опасным и нежелательным. Возможно, это происходит и потому, что лишь немногие из них вычисляют конкретную для данного случая степень применяемого инбридинга, затрудняясь произвести в общем-то несложные расчеты.

При изучении популяций, в которых наблюдается инбридинг, селекционеры пользуются двумя мерами — степенью генетического родства (сходства) и коэффициентом инбридинга.

-Степень родства спариваемых животных может быть установлена лишь путем анализа родословной каждой из спариваемых особей —• это наиболее простой и понятный способ учета родственных спариваний. Если в родословной как самца, так и самки имеется общий предок, то это означает, что они родственны между собой. В этом случае в родословной их потомка (пробанда) общий предок будет находиться в обеих ее сторонах—как в материнской, так и в отцовской. Юбщие предки обозначаются в родословной для: наглядности каким-либо условным знаком, чаще всего в. виде геометрических фигур (кружок, квадрат, треугольник),-—-так легче выделить общих предков среди кличек других животных. Приведем пример:



В этой условно упрощенной схеме, где клички животных заменены буквами, родители пробанда — мать А и отец В — имеют одного общего предка — Д(•). В результате их спаривания (АХВ) была получена особь Х (про-

банд), в родословной которой общий предок Д встречается дважды: во втором ряду с материнской стороны и в третьем .— с отцовской. Это означает, что Х инбридирован на общего предка Д в степени II—III и в нем «сконцентрирована кровь» этого общего предка.

Стало быть, при инбридинге в пробанде соединяется •сходная наследственность его родителей — отца и матери, так как они имеют общего предка — Д. Такое сходство выражено тем сильнее, чем ближе в родословной пробанда расположен общий предок и чем чаще он встречается.

При аутбридинге спариваемые особи не имеют общего лредка, то есть степень их генетического родства (сходства) будет равна нулю. Когда общий предок встречается в родословной дальше пятого ряда, то принято считать, что животное получено в результате неродственного спаривания (аутбридинга). Если общий предок встречается дважды, но лишь в одной, отцовской или материнской, стороне родословной, то степень инбридинга не отмечается, так как инбридированным оказывается лишь отец или мать пробанда, ло не сам пробанд. В этом случае свойства аллелей общего предка не могут встретиться в гомозиготном состоянии в генотипе потомка (пробанда).

Анализ по родословной прямых родственных связей, то есть изучение прямых предков пробанда по материнской и отцовской стороне можно проводить по нисходящей (от предков — к потомкам) или по восходящей (от потомков — к предкам).

Кроме прямой степени родства (родство первой степени) пробанд— его предки, различают боковую степень родства (родство второй степени) пробанд—его родные братья и сестры, а также полубратья и полусестры. В первом случае генеалогический анализ идет «вглубь», во втором — по горизонтали («вширь»).

Братья и сестры могут быть полными (сибсы), если они имеют общих мать и отца,, и неполными (полусибсы), если они имеют общую мать (единоутробные) или общего отца (единокровные)—полубрат—полусестра по матери или по отцу. '-

Как видно (рис. 2), потомки одного родителя (А) -— животные BQFJEF и B^1 C^1 $Д^1$ E^1 F^1 — связаны по прямой линии родством разных степеней, так, В будет в I степени родства с животным А, то есть это дочь или сын А; животное С находится во II, Д —в III и т. д. степени родства по прямой линии с животным А. По прямой линии родства связаны между собой и животные B^1 C^1 $Д^1$ E^1 F^1 соответст-

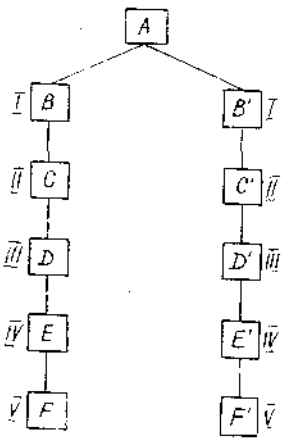


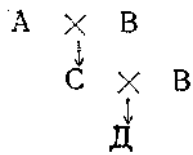
Рис 2. Родственные связи различных степеней (по Ч. Ли)

..венно в I, II, III и т. д. степени. Точно так же животные В и B^1 будут в родстве I степени, но уже не по прямой, а по боковой линии (коллатеральное родство), С и C^1 — во II,. Д и $Д^1$ — в **III** и т. д. степени по боковой линии.

Прямое родство, как уже было отмечено, является относительным показателем сходства между генотипом потомков и генотипом их предков.

Некоторые зоотехники-практики при анализе конкретной родословной определяют степень родства животных путем вычисления «доли крови», при котором участие каждого предка в генеалогии потомка выражается условно в дробной доли крови, переданной им пробанду. По этому методу считается, что пробанд наследует от каждого родителя по 7г (50%) крови, по ^1U (25%) крови — от каждого из **дедов,** ^{1}/s (12,5%) — от каждого из прадедов и т. д.

Для иллюстрации сказанного рассмотрим родословную, в которой теленок Д получен от спаривания чистопородного быка В с одной из своих дочерей, С:



Какова степень генетического родства между животными Д и В?

Из приведенной схемы видно, что В — одновременно и отец, и дедушка особи Д. Значит $^1/_2$ генов Д были получе-

ны непосредственно от отца. Однако Д также получил гены В непосредственно от своей матери (дочери В). Так как $^{2}/_{2}$ генов С были от В и $^{1}/_{2}$ генов Д были от С, то можно высчитать, что ^{1}Д (72Х72 = 74) генов Д, является генами В, которые пришли к Д от С. Отсюда степень генетического родства Д и В будет равняться 72 + 74 = ^{3}Л, или 75%.

При таком расчете обычно исходят из того факта, что родители действительно передают своему потомству половину своих хромосом. Однако это не означает, что их потомство в генетическом отношении на 100% родственно между собой, потому что 100-процентное родство бывает лишь у однояйцевых (идентичных) близнецов.

Хотя этот метод в силу своей простоты и удобства довольно часто применяется в зоотехнической практике, он весьма условен и научно не обоснован.

Дело в том, что кровь не является наследственным фактором и поколению передаются не «доли крови», а наследственная информация в виде факторов наследственности — генов.

Учет доли кровности используется в селекционной практике для выявления родства животных того или иного стада с выдающимися производителями, при оценке племенных достоинств по родословной и побочных родственников, фенотип которых уже известен (изучен). Сестры коровы-рекордистки, например, будут всегда цениться выше, чем ее полусестры, племянницы или более отдаленные родственники. Имено на этом и основана косвенная оценка генотипа по боковым родственникам.

Как же устанавливается степень самого инбридинга, как измеряется его величина?

Для обозначения степени инбридинга* можно использовать различные методы.

Наиболее часто степень инбридинга определяется по родословной, указывая в ней место того общего предка, на которого инбридирован приплод (метод Шапоружа). В приведенном выше примере инбридинг на общего предка Д(^{в}) по типу II—III означает, что общий предок по материнской линии, в качестве деда пробанда, находится во втором ряду, а по отцовской, уже в качестве прадеда— в третьем ряду родословной.

* Степень инбридинга, с генетической точки зрения, указывает на степень вероятности появления у пробанда идентичных аллелей того же предка — это показатель возрастания степени гомозиготности.

Пользуясь этим методом, определим степень инбридинга для особи X по нижеприведенной родословной, в которой предки пробанда условно обозначены цифрами:

X
(пробанд)

1								2							
3				2				4				5			
6		5		7		8		9		10		11		12	
9	13	14	15	16	5	17	18	19	20	21	22	23	24	9	25

Из приведенной родословной видно, что общего предка, например особь под номером 9, отделяет от пробанда по материнской стороне четыре поколения (IV ряд родословной), включая его самого, а по отцовской — один раз три (III), а второй раз четыре (IV) поколения. Такое родственное спаривание отмечается как IV—III, IV. Соответственно для животного 5 оно составит III, IV—II, а для особи ,2 — II—I.

Как видно из приведенных примеров, степень инбридинга находится в зависимости от позиции, занимаемой общим предком в родословной,— она будет тем выше, чем: ближе к приплоду (пробанду) находится общий предок.

В зоотехнической литературе приводятся различные системы классификации родственного спаривания (Борисенко, 1939; Кравченко, 1973; Красота, Лобанов, 1976; Овсянников, 1964) или родственного разведения (Райт и др., 1929), о которых можно узнать в соответствующих учебниках.

Различают следующие степени интенсивности инбридинга:

Кровосмешение (инцест — от франц. incest, в англ. терминологии in and in breeding) — наитеснейшая степень инбридинга, которая может встретиться в малых и замкнутых популяциях. Это спаривание ближайших родственников, коэффициент генетического сходства которых равняется Рч—0,5, — полнокровных братьев и сестер (II—II, II—31), отца с дочерью (II—I) или сына с матерью (I—И). Некоторые зарубежные специалисты считают, что спаривание ближайших родственников — отца с дочерью, матери с сыном, брата с сестрой, то есть теснейшие степени родственного спаривания,— и есть собственно инбридинг.

В этом случае пробанд имеет $^{x}j_{2}$ и больше доли наследственных задатков одних и тех же предков, имена которых повторяются в первом и втором родительских поколениях.

Здесь коэффициент инбридинга наивысший, 25,0%; он достигает 38,1%, если общий предок, в свою очередь, инбридирован на 12,5%. Столь тесный инбридинг нежелателен — он используется лишь в чрезвычайных случаях: при создании новых пород для выведения инбредных, а также специализированных линий при межлинейной гибридизации в птицеводстве, при воспроизводстве быков-производителей (для получения молодых быков от быкопроизводящей группы коров), а также для проверки быков по летальным генам.

: Тесный инбридинг (англ. breeding in)—менее острая форма инбридинга, при которой спариваются родственники, генетическое сходство которых находится на уровне R = = 0,25,— спаривание бабок с внуками I—III и дедов с внучками^ III—I (применяется при создании новых пород, для закладки новых линий), а также предков с правнуками или спаривание в еще большем отдалении (I—IV, IV—I, II—III, III—II, III—III, II—IV, IV— II). Эта форма инбридинга играет большую роль в разведении по линиям.

Некоторые селекционеры выделяют еще одну форму — близкий инбридинг — как промежуточную между тесным и умеренным инбридингом. Умеренный инбридинг — наиболее часто применяемая форма инбридинга для усиления влияния родоначальника («возврат на родоначальника», IV—IV); в этом случае коэффициент генетического сходства родителей пробанда не превышает R = 0,125.

Отдаленный инбридинг не оказывает существенного влияния на популяцию, так как общий предок находится не ближе чем в пятом ряду родословной (R = 0,1). Последние две формы инбридинга не связаны с проявлением инбридинг-депрессии и не вызывают нежелательных явлений.

Метод Шапоружа простой и доступный, поэтому им охотно пользуются селекционеры на практике при оценке степени инбридинга, однако он лишь констатирует наличие инбридинга, но не указывает на его степень.

Указанные выше степени инбридинга — ориентировочные величины, они не дают четкого представления о степени возрастания гомозиготности.

Имеются и более совершенные методы оценки инбридинга. В свое время (1919 г.) С. Райт предложил формулу, которая в самом простом варианте ее приложения (когда

допускается, что общий предок не инбридирован) выглядит так:

$$F_x = \sum \left(\frac{1}{2}\right)^{n_1+n_2+1},$$

где ri1 — число поколений между отцом и общим предком;
n_2 — число поколений между матерью и общим предком.

Формула Райта дает количественное выражение интенсивности инбридинга. Здесь инбридинг выражается числовым значением коэффициента, который показывает прирост гомозиготности в десятичных долях.

По существу, коэффициент Райта (Wright) представляет собой коэффициент корреляции между генетической структурой исходных родительских гамет. Эта формула несколько усложняется в тех случаях, когда общий предок пробанда сам получен в результате инбридинга.

Если общий предок инбридирован, то полученный результат умножается на величину $(1\text{-}i\text{-}F_x)$ или на единицу плюс коэффициент инбридинга общего предка. В этом случае вероятность того, что родители пробанда получат ген одного и того же происхождения увеличивается на $у_2$ (14- $+ F_A$), а для пробанда X она составит $У_2$ $(1 + F_A)$-$(V2)^{24+4}$* Тогда полная формула для вычисления вероятности возрастания гомозиготности (коэффициента инбридинга F_x) приобретает следующий вид:

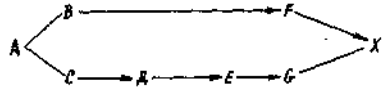
$$F_x = \sum 0{,}5^{n+n_1+1}\,(1+F_A),$$

где: $F_к$ — это коэффициент инбридинга для общего предка, если он, в свою очередь, был инбридирован;

2 — знак суммирования для случаев, когда имеет место многократный инбридинг на того же или других предков, то есть сумма коэффициентов инбридинга всех предков, на которых инбридирована особь в данной родословной (пробанд);

п — число рядов предков между общими родоначальниками и родительским поколением по материнской линии» п, — по отцовской линии.

В основе вычисления коэффициента инбридинга лежит следующая схема:

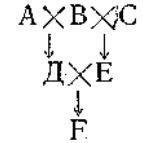


Допустим, что пробанд X имеет через своих родителей" (F и G) одного общего предка A. Проследим по схеме, какова вероятность передачи двух идентичных аллелей от общего предка A пробанду X через определенное число поколений как по линии A—B—F—X, так и по линии A—C—Д—E—G—X.

Вероятность того, что B и C наследуют от A один итог же аллель, равна y_2, такова же вероятность передачи этого гена далее от B к F и от F к X. Подобное происходит и по линии A—C—Д—E—F—X.

Отсюда допускается, что вероятность того, что пробанд X получит два идентичных аллеля от общего предка A равна $('/г)^{2n_1+n_2+n_3+n_4}$- Конечно, следует иметь в виду, что пробанд X может помимо A иметь и другого общего для F и G предка. Исходя из этого и строится общая формула для вычисления коэффициента инбридинга.

Рассмотрим еще одну схему, в которой спариваемые особи Д и E родственны по происхождению:



В данном случае инбридинга родительские формы — как особь Д, так и особь E,— могут нести идентичные аллели, полученные от их общего предка B, которые в дальнейшем могут стать гомозиготными в потомке F, то есть допускается вероятность того, что животное F может быть гомозиготным в любом локусе по аллелям, имеющимся у предка B; «п» равно 3, так какпуть «туда и обратно» в приведенной выше схеме идет от F к E, затем к B и снова наназад через Д. Отсюда вероятность того, что животное гомозиготно по отдельному аллелю, присутствующему в B, равняется здесь $(V2)^3$, или 12,5%- Исходя из всех генов F является гомозиготным по 12,5 аллеля, присутствующим в B. Но это лишь в том случае, если сама особь B неинбредна. Если же общий предок B является инбредным, то на его коэффициент инбридинга (обозначаемый в формуле символом F_A) необходимо внести поправку.

В такой инбредной родословной коэффициент инбридинга будет равняться $(^{\wedge}h)^n$ плюс (7_2) "• (FA) и выражается формулой:

$$F\left(\frac{1}{2}\right)^n \cdot (1+F_A).$$

Следует иметь в виду, что при этом методе, в отличие от метода Шапоружа, ряды предков считают начиная с дедовского поколения, родительские же ряды не учитываются, поэтому в случае инбридинга на отца или мать (первый ряд родословной) в приведенной формуле ставится соответственно 0.

Д. А. Кисловский приводит следующие примеры оценки инбридинга по формуле Райта, пользуясь родословными:

Копилка							
Кухарка				Колпак 1			
Бахча		Калач		Баронесса		Калач	
Спа	Бизори	Пушка	Пахарь	Арона	Бизори	Пушка	Пахарь

Вычисление *fa* ведется в следующем порядке:

	Общий предок	*fa*	*n*	n_1	
Копилка	Калач	0	1	1	0,125
	Бизори	0	2	2	0,031
					$\sum$=0,156

Таким образом, коэффициент инбридинга для Копилки равен 0,156.

Несколько сложнее высчитать коэффициент инбридинга Комета, где имеется общий предок бык Фаворит, для которого, в первую очередь, и необходимо определить fa в нижеследующей родословной:

Комет							
Юная Феникс				Фаворит			
Феникс		Фаворит		Феникс		Болинброк	
Л. Мэйнард	Фольджамб	Феникс	Болинброк	Л. Мэйнард	Фольджамб	Строберри	Фольджамб

Вычислим fa для Фаворита, а затем определим коэффициент инбридинга Комета.

	Общий предок	fa	n	n_1	$1/2^{n+n_1+1}(1+fa)$
Фаворит	1. Фольджамб	0	1	1	0,1250
	2. Л. Мэйнард	0	1	2	0,0625
					Σ=0,1875

	Общий предок	fa	n	n_1	$1/2^{n+n_1+1}(1+fa)$
Комет	1. Фаворит	0,1875	0	1	0,25×1,875=0,2969
	2. Феникс	0	1	1	0,1250
	3. Фольджамб	0	2	2	0,0312
	4. Л.Мэйнард	0	3	3	0,0156
					Σ = 0,4687

Коэффициент инбридинга для Комета равен 0,47 (округлено).

Гораздо удобнее *пользоваться этой* формулой, если учесть изменения, которые внес Д. А. Кисловский.

Учитывая эти изменения, степень инбридинга может быть выражена коэффициентом инбридинга по способу Райта-Кисловского. Он основан на определении возрастания гомозиготности у пробанда по формуле:

$$F_x = \sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1}\cdot(1+fa)\cdot 100,\right.$$

где F_x — коэффициент инбридинга;

n-fm — ряды родословной, в которых встречается повторяющийся предок со стороны матери (п) и отца (rii);

fa — коэффициент инбридинга для общего предка.

В этой формуле Райта при замене (Кисловский, 1965) + 1 на — 1 счет поколений (рядов родословной) начинают с родительского ряда родословной.

Пример расчета коэффициента инбридинга петуха

-№ 5425 (по методу Райта-Кисловского) с использованием родословной:

5425							
3110				7616			
4503		5855		5353		5855	
2420	9088	1226	9088	2420	9088	1226	9088
1194 258	2073 2350	1084 908	2073 2350	1194 258	2073 2358	1084 908	2073 2350

Коэффициент инбридинга у петуха № 5425 по его общим предкам 5855, 2420, 9088 составит:

Инбридинг на	n_1	n_2	$0{,}5^{n_1+n_2+1}$	f_a	$1+f_a$	$\sum$
5855	2	2	$0{,}5^{2+2-1}=0{,}125$	0,25	1,25	0,156
2420	3	3	$0{,}5^{3+3-1}=0{,}0312$	—	—	0,0312
9088	3	3	$0{,}5^{3+3-1}=0{,}0312$	—	—	0,0312
9088	3	3	$0{,}5^{3+3-1}=0{,}0312$	—	—	0,0312
9088	3	3	$0{,}5^{3+3-1}=0{,}0312$	—	—	0,0312
Всего						$\sum = 0{,}2808$, или 28,1 %

В зависимости от степени родства коэффициенты инбридинга могут иметь следующие значения: 25% и более — кровосмешение; 25% —тесный инбридинг; 12,5 — близкий; 6,25 — умеренный; 3,12—1,56—0,39% и меньше — отдаленный.

Выше было сказано, что величина коэффициента инбридинга, а значит степень гомозиготности потомства, зависит от степени родства родителей пробанда: они возрастают по мере возрастания степени родства спариваемых животных за счет накопления у инбредных потомков наследственного материала (генов) общего предка. Отсюда очевид-

на важность определения степени генетического сходства родственных животных при той или иной системе спаривания.

Степень генетического сходства родственных животных определяется также на основе анализа родословной путем вычисления коэффициента генетического сходства (родства) между спариваемыми особями (Rxy), который и является мерой родства между ними.

Коэффициент родства дает оценку доли генов, которые являются общими у двух или более родственных особей, чем их имеется в среднем по популяции. Чем теснее связаны родством две особи, тем больше они должны иметь общих генов. Чем больше они имеют обидах генов, тем при спаривании более велика вероятность передачи потомству одних и тех же генов. Когда потомок получает один и тот же ген (аллель) от обоих родителей, он будет гомозиготным по этому гену. Отсюда вывод: чем больше общих генов имеют родители (вследствие их родства), тем более гомозиготным будет их потомство (пробанд).

В основе методики определения степени увеличения генетического сходства лежит другая формула Райта:

$$R_{xy}=\frac{\Sigma\left[\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}\cdot(1+F_a)\right]}{\sqrt{(1+F_x)\cdot(1+F_y)}}.$$

Эта формула упрощается, если сравниваемые животные X и У имеют лишь одного общего предка, при этом все эти животные не инбридированы:

$$R_{xy}=\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}.$$

Пользуясь этой формулой в ее упрощенном варианте, определим, к примеру, степень генетического сходства (генетическую корреляцию) между двумя полными братьями, родословная которых представлена ниже:

Вычислим коэффициент генетического сходства:

— по общей матери $A=O/г)^{4=1}=0,5:2=0,25$,

— по общему отцу $B=(7_2)^{1+1}=0,5:2=0,25$.

Отсюда Rxy=0,25+ 0,25 = 0,5 (или 50%).

Если же сравниваются между собой полубратья, у которых лишь один общий родитель А/ Х У \ показа-

'A|B A!K/

тель их генетического сходства будет вдвое меньше Rxy= 0,5:2 = 0,25 (или 25%). Генетическое сходство близких родственников отец—сын, мать—дочь, полные братья, полные сестры = 0,5. Вдвое меньше (0,25) генетическое сходство между полубратьями и полусестрами, дедовским и внучатым поколениями.

Вот почему в селекции принято приравнивать оценку по сибсам к оценке по показателям родителей, а оценку по показателям деда или бабки к показателям полусибсов.

Коэффициент инбридинга (или гомозиготности) — это статистическая величина, указывающая лишь на среднее повышение гомозиготности у группы особей данной популяции как следствие применения инбридинга. Например, F_x =0,3593 означает, что данная система спаривания ведет к повышению у потомства степени гомозиготности в среднем по группе особей на 35,9% по сравнению с исходным состоянием изучаемой популяции.- Истинная же степень возрастания гомозиготности может сильно варьировать, отклоняясь в ту (+) или иную (—) сторону от средней статистической. Таким образом, этот коэффициент отражает не абсолютную степень гомозиготности, а лишь относительные изменения, происшедшие в популяции в результате применения инбридинга.

С генетической точки зрения степень инбридинга показывает, в какой мере та или иная особь обладает локусами с идентичными аллелями, то есть в какой мере она гомозиготна. Поэтому вместо «степени инбридинга» можно сказать «степень гомозиготности». Коэффициент инбридинга ; (F_x) как раз и высчитывается для выявления возможности того, что оба гена двух случайных пар данной популяции идентичны по своему происхождению.

Чтобы понять значение коэффициента инбридинга, следует учесть следующее:

1. Коэффициент инбридинга, рассчитанный для данной особи,— это величина статистическая, она отражает лишь средние генетические сдвиги (изменение частот аллелей и генотипов), происходящие в изучаемой популяции в результате применения инбридинга, и касается группы особей (популяции), а не отдельно взятой особи.

2. Коэффициент инбридинга указывает лишь на вероятное повышение гомозиготности (или снижение гетерозиготности). в данной популяции.

3. Нарастание гомозиготности в популяциях, которое отражается в рассчитанном коэффициенте инбридинга, возможно лишь в случае отсутствия отбора. Это гипотетическая (предполагаемая) ситуация, в реальной же ситуации в селекционируемых популяциях, как правило, применяет» ся племенной отбор и подбор, которые могут быть направлены как против отдельных аллелей, что приведет к снижению частоты отдельных генотипов, так и против гомозигот вообще, что, несмотря на применение инбридинга, может привести к сохранению гетерозиготности в отдельных группах данной популяции.

Взаимосвязь коэффициентов инбридинга и генетического сходства родителей показаны в таблице 1.

Таблица 1

Коэффициенты родства и инбридинга при разных системах спаривания (по Х. Ф. Кушнеру)

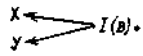
Тип родственных спариваний	Коэффициент родства у спариваемых особей, %	Коэффициент инбридинга у потомства, %
Полные братья и сестры (первая генерация)	50	25
То же (вторая генерация)	60	37,5
То же (третья генерация)	73	50
Родители и дети (первая генерация)	50	25
То же (вторая генерация)	67	37,5
Полубратья с полусестрами		
Деды и бабки с внучками и внуками		
Двойные двоюродные братья-сестры (4 общих деда)	25	12,5
Полные дяди и тети с племянницами и племянниками		
Полудяди и полутети с племянницами и племянниками	12,5	6,25
Полудвоюродные братья и сестры (один общий дед)	6,25	3,13

Приведенные выше коэффициенты родства и инбридинга могут быть вычислены также путем применения стрелочных диаграмм (схем), что в большинстве случаев упрощает расчеты. Чтобы понять методику построения стрелочных схем, приведем два простых примера, где общий предок не является инбредным:

1. Спаривание полусибсов —,— X—;— •
у
A | B C|B

Как видно, при спаривании полусибсов имеется лишь

один общий предок — в нашем примере животное В (общий отец), от него и идет генный поток к животным Х и У, что хорошо видно на стрелочной схеме, где стрелка указывает на путь генного потока:

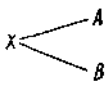


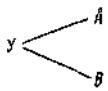
Этот путь можно обозначить и прямой линией, тогда он принимает вид:

$$X \xrightarrow{1} 1 \xrightarrow{2} У.$$

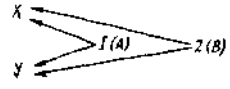
2. Спаривание сибсов $\frac{X}{A \mid B} \times \frac{У}{A \mid B}$.

Здесь таких потоков два, так как в этом случае имеются два общих родителя А и В, что и отображено в родословной и стрелочной схемах, приведенных ниже:





Родословная



Стрелочная схема

Следовательно, в первом случае (полусибсы) имеется один общий предок и, соответственно, один путь генного потока, во-втором (сибсы) — два общих предка и два пути генного потока. Воспользуемся конкретным примером, взятым из книги Дж. Ф. Лэсли «Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных» (1982), и рассмотрим родословную (рис. 3) герефордского быка Реал принс домино 33-й (2140675), придерживаясь при этом определенной последовательности:

1. Обозначим кличку пробанда — особи, чья родословная рассматривается,— буквой Х.

2. Обозначим кличку отца буквой S (от англ. sire — бык), а кличку матери — буквой Д (от англ. dam — самка).

3. Обозначим клички остальных особей в родословной номерами — 1, 2, 3, 4, 5 и т. д., соблюдая при этом следующее правило: если одна и та же особь встречается в родословной более одного раза, то ее обозначают одинаковым номером.

Теперь построим приведенную выше родословную, пользуясь вместо кличек предков цифрами.

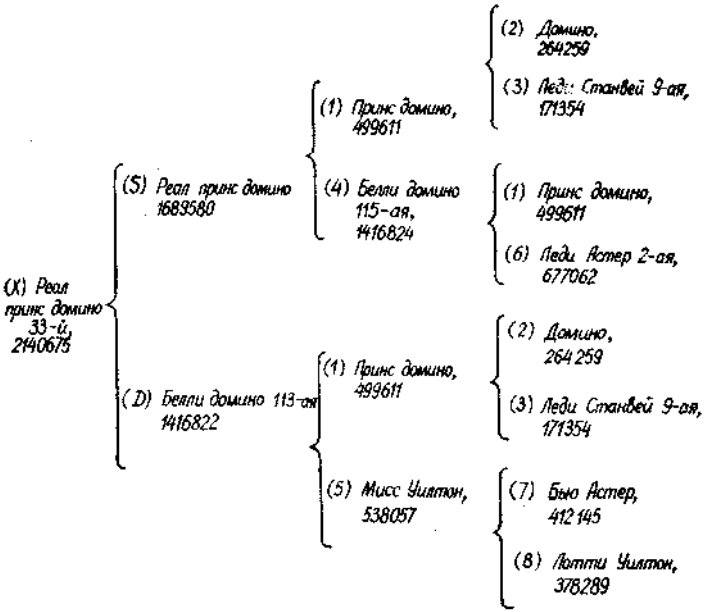


Рис. 3. Родословная быка Реал принс 33, 2140675 (по Дж. Ф. Лэсли)

Для этого:

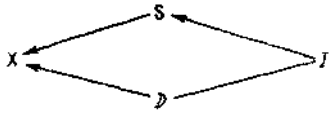
1. Проведем стрелки от родителей к пробанду, то есть от S к X и от Д к X, таким образом, чтобы острый конец стрелки всегда указывал на особь X.

2. Найдем ближайшего общего предка, который встречается как по отцовской, так и по материнской линии в родословной (в нашем примере первым общим предком будет животное, обозначенное цифрой 1,— это общий дедпробанда как по линии матери, так и по линии отца). Проведем стрелки от этого общего предка (1) к отцу (S) и матери (Д) таким образом, чтобы их острие было направлено в сторону отна и матери.

3. Найдем всех других общих предков (2, 3, 6) и проведем таким же образом стрелки от этих общих предков к отцу и матери. Следует запомнить, что номер каждого общего предка в построенной стрелочной диаграмме должен учитываться лишь один раз.

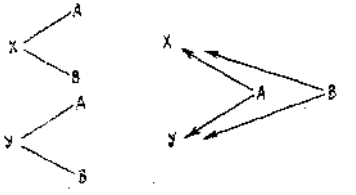
4. Как только в стрелочную диаграмму внесены всеобщие предки, составление схемы закончено и можно приступать к вычислению коэффициентов родства и инбридинга.

Законченная стрелочная схема пробанда (X) будет выглядеть так:



В нашем примере особи 2 и 3 также являются общими предками отца (S) и матери (Д), но они не включены в приведенную выше схему и в общих расчетах не участвуют, так как они связаны только с предком 1, участвующим в расчетах.

Теперь построим стрелочную схему родословной быка Реал принс домино 33-й (2140675), приведенной выше:



Родословная стрелочная схема

$$X \leftarrow \overset{1}{\text{—}} A \overset{2}{\text{—}} \rightarrow У = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0{,}250$$

$$У \leftarrow \overset{1}{\text{—}} B \overset{2}{\text{—}} \rightarrow У = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0{,}250$$

Всего 0,500

Путь генных потоков (R xy)

Затем рассчитаем коэффициент генетического родства отца S и матери Д этого быка. Как видно из родословной, отец (S) пробанда — бык Реал принс домино 1689580 — был инбредным, так как он был получен от спаривания быка-производителя Принс домино 499611 с одной из его собственных дочерей Белли домино 115-й (4), коэффициент его инбридинга при этом равен 0,25 (25%).

Приведем схему путей, ведущих от общего родственника (1) к отцу (S) и матери (Д):

$$S \leftarrow \overset{1}{\text{———}} 4 \leftarrow \overset{2}{\text{—}} 1 \overset{3}{\text{—}} \rightarrow D = \left(\frac{1}{2}\right)^3 = 0{,}1250$$

$$S \leftarrow \text{———————} 1 \text{———} \rightarrow D = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0{,}2500$$

Сумма 0,3750

Отсюда:

$$R_{SD} = \frac{0{,}3750}{\sqrt{(1+0{,}25)\ (1+0)}} = \frac{0{,}3750}{\sqrt{1{,}25}} = \frac{0{,}3750}{\sqrt{1{,}1180}} = 0{,}3354.$$

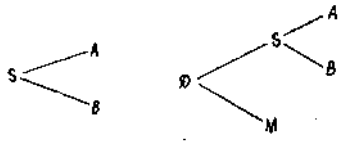
Итак, родство (R_{SD}) между S и Д равно 33,5%.

Такая же методика используется и для вычисления сте-

пени родства какой-либо особи с любым отдельно взятым предком в ее родословной. Особую ценность эта методика представляет при разведении по линиям, когда надо выявить степень родства потомства со своим выдающимся предком (родоначальником линии).

В этом случае используется формула, применяемая для расчета родства боковых родственников.

Теперь составим еще одну родословную для расчета, например, прямого родства между отцом S и его дочерью D (D = clothe — дочь):



Применяя стрелочную диаграмму, вычислим коэффициент родственной связи между указанными особями:

$$S \longrightarrow D = S \xrightarrow{1} D = \left(\frac{1}{2}\right)^1 = 0{,}500\ (50\%).$$

Это и есть коэффициент родства (генетического сходства) между отцом (S) и дочерью (D).

Эту же стрелочную диаграмму можно использовать для вычисления коэффициента родства между производителем Реал принс домино 33-м (X) и Принс домино (1). Учитывая, что производитель 1 получен аутбредным методом, вычислим коэффициент инбридинга для производителя X:

$$X \longleftarrow S \xleftarrow{1} 4 \xleftarrow{2} 1 \xrightarrow{3} D \longrightarrow X = \left(\frac{1}{2}\right)^3 = 0{,}1250$$

$$X \longleftarrow S \xleftarrow{1} 1 \xrightarrow{2} D \longrightarrow X = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0{,}2500$$

Сумма	0,3750

Отсюда коэффициент инбридинга $F_x = 0{,}5 \cdot 0{,}3750 = 0{,}1875$.

Далее надо выявить все пути, связывающие Реал принс домино (X) с его отцом Принс домино (1):

$$X \xrightarrow{1} S \xrightarrow{2} 4 \xrightarrow{3} 1 = \left(\frac{1}{2}\right)^3 = 0{,}1250$$

$$X \xrightarrow{1} S \xrightarrow{2} 1 = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0{,}2500$$

$$X \xrightarrow{1} D \xrightarrow{2} 1 = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0{,}2500$$

Сумма	0,6250

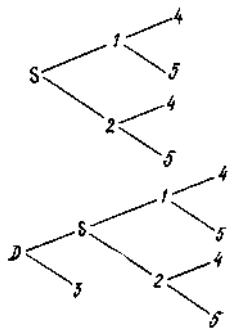
Величина 0,6250 есть не что иное, как вероятный процент (доля) крови особи X, полученной (унаследованной) от своего предка — отца (1).

Чтобы определить истинный (окончательный) коэффициент родства между особями X и 1, то есть чтобы узнать насколько идентичные гены особей X й 1 превышают среднее количество общих генов данной популяции (неинбредной), необходимо произвести следующий дополнительный расчет:

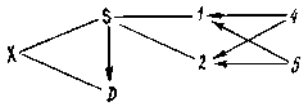
$$R_{x1}=\frac{0{,}6250}{\sqrt{1{,}1875\times 1{,}000}}=\frac{0{,}6250}{\sqrt{1{,}0897}}=0{,}5736.$$

Этот коэффициент (0,5736) и есть та вероятная доля генов, которые являются общими сверх среднего количества общих генов в популяции как следствие родства особи X и 1 (Дж. Ф. Лэсли, 1982).

Пользуясь принятой символикой, приведем еще один пример родословной, в которой инбредный пробанд получен от спаривания отецXдочь (I—II), причем сам отец был, в свою очередь, инбридирован:



Для расчета коэффициента инбридинга особи X (пробанда) построим стрелочную диаграмму:



Как видно из приведенной родословной, особь S является одновременно отцом особи X и особи Д. Пользуясь

стрелочной диаграммой, рассчитаем вначале коэффициент инбридинга особи S:

$$S \leftarrow 1 \xleftarrow{1} 4 \xrightarrow{2} 2 \rightarrow S = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0{,}250$$

$$S \leftarrow 1 \xleftarrow{1} 5 \xrightarrow{2} 2 \rightarrow S = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0{,}250$$

Сумма	0,500

Коэффициент инбридинга особи S (F_s) = V2 (0,500) = ==0,250 (25%). Теперь таким же образом вычислим коэффициент инбридинга особи X *(F_x):*

общая инбредность пробанда с учетом того,, что ее отец был, в свою очередь, инбридирован, высчитывается по полной формуле:

$$F_x = \frac{1}{2}\left[(0{,}50 \cdot (1{,}25) = \frac{1}{2}(0{,}625)\right] = 0{,}3125.$$

Таким образом, коэффициент инбридинга особи X = 31,25%.

Как видно, методы, используемые для вычисления коэффициента родства, очень схожи с методами расчета коэффициента инбридинга особенно тогда, когда в этих целях пользуются стрелочными диаграммами.

Что же вкладывается в само понятие «коэффициент инбридинга» особи (пробанда)? Чтобы пользоваться указанными коэффициентами, необходимо уяснить, что степень инбридинга можно оценить двояко: как корреляцию между двумя объединяющимися гаметами (г и г[1]), которые образуют, допустим, особь Z, или как коэффициент инбридинга особи Z, которая получена при объединении г и г[1]. Другими словами, "F определяется и как корреляция между г и г[1], и как коэффициент инбридинга самой особи Z. Это можно записать символами:

$$r\,\text{гг}^1 = F_z, \text{ где } z = \text{г} + \text{г}^1.$$

Таким образом, в практической селекции различают коэффициент родства у спариваемых особей (родители пробанда) и коэффициент инбридинга у их потомства (пробанда). В обиходе для удобства принято говорить, что F^- — это коэффициент инбридинга особи X, вместо того чтобы говорить о корреляции между двумя объединяющимися гаметами, которые образуют зиготу X. Это нисколько не меняет дела (не приводит к новым показателям инбридинга), а выполняется только для удобства.

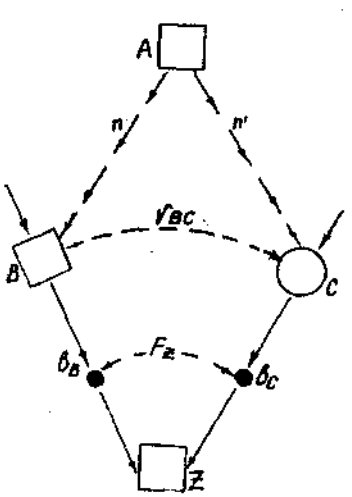


Рис. 4. Родство между двумя особями и степень инбридинга их потомка (по Ч. Ли)

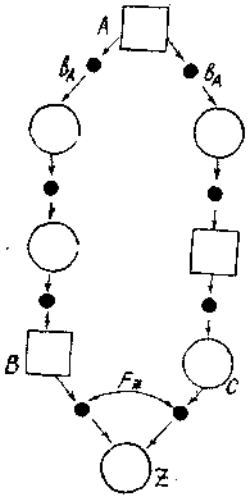


Рис. 5. Простая родословная с одним общим предком и одной соединяющей цепью (по Ч. Ли)

Под коэффициентом родства между двумя особями понимается такая связь между особями, когда они имеют одного или большее число общих предков.

Чтобы измерить близость между двумя особями (скажем, В и С), Райт предложил использовать коэффициент родства, который является, по существу, коэффициентом корреляции между ними.

Найти общее выражение для коэффициента инбридинга особи и коэффициента родства между двумя ее родственниками можно методом путевого коэффициента (p — path coefficient), предложенным тем же Райтом (метод путевого анализа). Покажем это на примерах, взятых из книги Ч. Ли (1978).

В приведенном примере (рис. 4) коэффициент корреляции между двумя особями (В и С) является суммой коэффициентов всех путей, которые их соединяют со своим общим предком (А).

Как видно (рис. 5), особи В и С являются потомками предка А и что А и В разделены между собой n числом поколений, а А и С, в свою очередь,— n^1 числом поколений. Особи В и С связаны между собой общей цепью, которая проходит через их общего предка А. Этот путь равен

pB-A + pC-A, принимая, что через A существует лишь один независимый путь. Величину этого пути можно выразить, как это изложено ниже:

$$\left(\frac{1}{2}\right)^{n_1}\sqrt{\frac{1+F_A}{1+F_B}}\cdot\left(\frac{1}{2}\right)^{n_2}\sqrt{\frac{1+F_A}{1+F_B}}=\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}=$$

$$=\frac{1F_A}{\sqrt{[(1+F_B)\cdot(1+F_C)]}}.$$

Найдем коэффициент инбридинга особи Z, чьи родители, как видно из рисунка, связаны родством $r_{вс}$. Коэффициент инбридинга особи Z можно выразить через коэффициент инбридинга ее родителей (B и C), однако, как это упоминалось выше, обычно удобнее выражать F_z прямо через общих предков родителей особи в данной родословной.

В данном примере, принимая, что общий предок (1 + Р.д). неинбреден, наиболее простой и удобной формой для расчета инбридинга особи F ,. будет:

$$F_z=\frac{1}{2}\sum\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}.$$

Рассмотрим еще одну простую родословную (рис. 5), в которой один общий предок (A) и одна соединяющая цепь, где особи B и C удалены каждая на три поколения от общего предка. В этом случае коэффициент инбридинга Z равен:

$$F_z=\frac{1}{2}\cdot\left(\frac{1}{2}\right)^{3+3}=\left(\frac{1}{2}\right)^{7}.$$

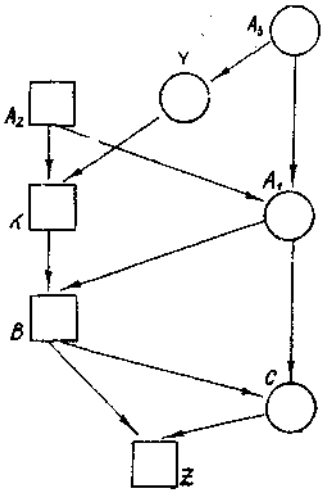


Рис. 6. Родословная быка Комета (Z) шортгорнской породы (по Ч. Ли)

Как видим (рис. 5), в соединяющем пути расположено семь зигот, общее число которых ($N = n + n_i + 1$) включает обоих родителей Z. Символ N обозначает обоих родителей, тогда как n и n_i представляют собой числа поколений между общими предками и соответствующими родителями.

Если коэффициент инбридинга вычисляется с учетом «поколений гамет», тогда полная цепь, связывающая две гаметы, которые образуют особь, равна, как и раньше,

$$F_z = \left(\frac{1}{2}\right)^3 \cdot b_A^2 \cdot \left(\frac{1}{2}\right)^3 = \left(\frac{1}{2}\right)^7.$$

В качестве примера рассмотрим родословную быка Комета (Z), родоначальника шортгорнской породы (рис. 6).

Из рисунка 7 видно, что особи B и C соединены тремя цепями, одна из которых проходит через всех общих предков (A_1, A_2, A_3). Кроме этого, B и C соединены дополнительно прямым путем BC, так как отец Комета (особь B) является одновременно отцом его матери (C). Рассчитаем сначала три последних пути, предполагая, что предки Ai—A_3 получены от неродственного спаривания ($FA = 0$), тогда:

$$A_1 : \left(\frac{1}{2}\right)^{1+1}, \quad A_2 : \left(\frac{1}{2}\right)^{2+2}, \quad A_3 : \left(\frac{1}{2}\right)^{3+2}.$$

Что касается пути BC, то для его расчета надо знать коэффициент инбридинга особи B, потому что, как видно из схемы, производитель B как общий предок сам инбридирован, так как два его родителя (K и Ai) соединены двумя цепями — одной через A_2 и другой через A_3.

Отсюда его коэффициент инбридинга равен:

$$F_B = \frac{1}{2}\left[\left(\frac{1}{2}\right)^{1+1} + \left(\frac{1}{2}\right)^{2+1}\right] = 0{,}1875.$$

Следовательно, величина прямого пути BC равна:

$$\left(\frac{1}{2}\right)^{0+1}(1 + F_B) = \frac{1}{2}(1{,}1875).$$

Если бы B был неинбредирован, то величина этого пути (BC) была бы равна просто $\left(\frac{1}{2}\right)^{0+1}$.

Коэффициент инбридинга Комета (Z) равен:

$$F_z = \frac{1}{2}\left[\left(\frac{1}{2}\right)\cdot\left(\frac{1}{2}\right)^4 + \left(\frac{1}{2}\right)^5 + \frac{1}{2}(1{,}1875)\right] = 0{,}46875.$$

Родословная Комета представляет собой четыре поколения скрещивания родительХпотомок ($F = \frac{}{32} = 0{,}46875$) или приблизительно три поколения спаривания братХсестра ($F = 0{,}50$), что является примером высокого коэффициента инбридинга.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СУЩНОСТЬ ИНБРИДИНГА

Селекционеру важно знать, что в генетическом отношении родственное спаривание ведет главным образом к двум последствиям: к возрастанию гомозиготности и к увеличению генетического сходства с тем предком, на которого проводится инбридинг.

Установлено, что гомозиготность и генетическое сходство, как правило, повышаются по мере возрастания степени родства спариваемых животных и продолжительности инбридинга, однако соотношение между ними при разных степенях инбридинга неодинаково. Прл очень тесных степенях родственного спаривания коэффициенты гомозиготности (инбридинга) и генетического сходства совпадают, но при умеренном родственном спаривании (III—III, IV—IV), которое применяется при разведении по линиям для усиления влияния родоначальника, коэффициент возрастания гомозиготности (коэффициент инбридинга) составит всего 3,1%, а коэффициент генетического сходства с данным предком будет почти в 8 раз выше — 24,7%.

Спаривание животных, состоящих в различной степени родства, приводит к весьма различным генетическим последствиям: при отдаленных инбридингах, когда спаривают, например, троюродных братьев и сестер, или при инбридинге на гетерозиготного родителя гомозиготность не возрастает; при инбридинге же типа кровосмешения гомозиготность повышается, причем в разных случаях в неодинаковой мере. Чем дальше от пробанда в его родословной повторяется общий предок, тем менее тесен инбридинг, или меньше возрастает гомозиготность.

Однако нужно иметь в виду, что принципиальной разницы в возрастании гомозиготности в зависимости от генерации, к которой относятся общие предки, нет; разница только в степени, которая может быть измерена коэффициентом ($\mathbf{F}_x$).

Кроме вышесказанного повышение гомозиготности имеет двоякое последствие — по рецессивным генам оно ока-

зывает депрессирующее влияние на хозяйственно полезные признаки и жизнеспособность, а по доминантным «концентрирует» (Кулешов, 1947) ценные признаки, повышает племенной потенциал животных.

Важно также понять, что при инбридинге повышается гомозиготность по всем локусам, в то время как, например, при рекурентной реципрокной селекции, где выявляют комбинационную ценность скрещиваемых форм, гомозиготность увеличивается только по локусам, определяющим продуктивность при сверхдоминировании. Кстати, увеличение специфической комбинационной способности объясняется повышением гетерозиготности по локусам, где можно предвидеть эффект сверхдоминирования по селекционируемым признакам (Поляничкин, 1980).

Следовательно, генетические последствия использования различных степеней инбридинга весьма различны, поэтому нельзя говорить о генетической и биологической оценке инбридинга вообще; к нему надо подходить дифференцированно, с учетом его степени.

Селекционер, применяя инбридинг, обычно заинтересован в повышении генетического сходства потомков с выдающимся предком и в наименьшем возрастании гомозиготности, которая в критической дозе приводит обычно к депрессивным явлениям. Желательно, чтобы отношение коэффициента инбридинга (F^) и генетического сходства *(Я$_{ху}$)* стремилось к минимуму *(F$_x$:R$_{ху}$-*mib)*.

С точки зрения селекционно-генетической практики на инбридинг следует смотреть как на вспомогательное средство, используемое в двух целях: укрепление наследственной основы и выравнивание популяции.

В этом смысле инбридинг — наиболее эффективный, *и*-короткий путь создания выравненных популяций и их генетической «чистокровности». Однако указанной цели можно достичь лишь при одном непременном условии: подбираемые для родственного спаривания животные (особенно самцы-производители) должны быть высокопродуктивными и обладать высокими индивидуальными племенными достоинствами, проверенными в процессе их оценки по. качеству потомства.

Конечно, наибольшей выравненное™ при инбридинге удается добиться только в отношении тех количественных признаков, которые обусловлены главным образом аддитивными генами и в меньшей степени зависят от влияния внешней среды: величина яиц у кур, содержание жира в

молоке животных, площадь «мышечного глазка», длина шерсти и т. д.

Повысить путем инбридинга выразненность популяции (порода, линия) по признакам с низкой наследуемостью, как плодовитость, жизнеспособность, пока не удавалось. Замечено к тому же, что инбридинг часто оказывает на эти признаки наиболее сильное депрессивное влияние.

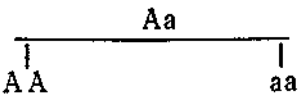
Каков же генетический механизм, обеспечивающий ту или иную степень повышения гомозиготности животных при применении инбридинга?

Рассмотрим вкратце, современные представления о генетическом механизме, обусловливающем при инбридинге гомозиготность животных.

Проследим сначала, как повышается гомозиготность у растений в случае самоопыления. Допустим, что в результате самоопыления исходного гетерозиготного по одной паре аллелей растения (Аа) в I поколении (Fi) наблюдается полное или неполное доминирование по данному качественному признаку. При дальнейшем "самоопылении (FiXFi) во II поколении (F2), в соответствии со вторым законом Менделя, произойдет расщепление по данному признаку в соотношении 3:1 — по фенотипу и 1:2:1 (1АА:2Аа:1аа)— по генотипу, то есть 25% растений окажутся гомозиготными по доминантному гену, 25%. — гомозиготными-по рецессивному гену, а 50% •— гетерозиготными. Таким образом, уже одйократное самоопыление дает 50% гомозигот.

В следующем поколении, полученном от самоопыления потомков I поколения (Fi), потомство гомозиготных растений будет полностью гомозиготным, а потомство гетерозиготных растений вновь расщепляется: 50% будет гомозиготным и 50% гетерозиготным. При дальнейшем самоопылении в каждом новом поколении доля гетерозиготных растений будет уменьшаться вдвое и соответственно будет увеличиваться доля гомозиготных особей: в I поколении 50%, во II — 75, в III — 87,5, в IV — 93,75, в V — 96,88% и т. д., пока наконец не образуется самоопыленная, или чистая линия.

Как видно, при самоопылении гомозиготность закономерно нарастает в каждом новом поколении. Однако самым важным моментом при этом является то, что при самоопылении исходная гетерозиготная по одной паре аллелей (Аа) особь даст гомозиготы уже двух различных видов:



В нашем примере мы взяли условно особь, гетерозиготную по одной паре аллелей, но то, что справедливо в"отношении одной пары, применимо и ко всем другим аллелям. Известно, что растения, которые опыляются перекрёстно, обычно гетерозиготны по многим аллелям. Это значит, что каждое такое растение после принудительного самоопыления может дать начало многим гомозиготным линиям, отличающимся друг от друга по тем или иным признакам. • • . >

Высокая гомозиготностьчистых линий достигается только при самоопылении. Теоретически можно создавать чистые линии и у гермафродитных (обоеполых) низших животных, если у них возможно • самооплодотворение (черви).

У сельскохозяйственных животных высокой гомозиготности можно добиться за счет последовательного многократного родственного спаривания по типу братХсестра (II, II—II, II) — самая вксокая степень родственного спаривания, возможная в животноводстве. Однако при этом понижается жизнеспособность и продуктивность потомства, наступает бесплодие и даже гибель инбредного потомства, происходит вырождение животных.

В животноводстве возможны гомозиготные (инбр'едные), но не чистые линии. Близкими к чистым линиям"Являются,-например, инбредные линии, создаваемые в птицеводстве методом чётырех-пятикратного тесного родственного спаривания по типу братХсестра, используемые в межл'инейцой гибридизации. Однако куры обычно не выдерживают такого сильного инбридинга, и большинство инбреднЫх линий вырождается. Целый ряд попыток длительного разведения кур путем проведения скрещивания типа братХ Хсестра заканчивалось, как сообщает Ф. Хатт, гибелью' инбреднЫх линий в VI—VIII поколениях вследствие полной утраты способности к размножению.

Попытки создать сильно инбридированные линии в свиноводстве пока встречают непреодолимые трудности. Вот почему в животноводстве селекционеры имеют дело не с чистыми линиями, а с популяциями, отличающимися в большей или меньшей степени разнородностью генотипов. Что касается создания чистых линий при разведении лабораторных животных (мышей), наивысшая гомозиготность достигается лишь в 30—40 поколениях наиболее тесного инбридинга (II, II—II, II).

Теперь рассмотрим, каковы же особенности и генетические следствия применения инбридинга в животноводстве? При инбридинге, как и при самоопылении растений, про-

исходит нарастание гомозиготности, однако оно протекает медленнее (спариваются хотя и родственные, но все же разлого пола особи). Для получения, например, популяции животных, в которой 91,3% всех локусов будут гомозиготными, необходимо постоянное спаривание полных братьев и сестер, то есть применение наиболее тесного инбридинга (кровосмешение), возможного у домашних животных на протяжении десяти поколений.

С. Райт высчитал, что скрещивание типа братХсестра уменьшает остаточную гетерозиготность в каждом поколении на 19%, в то время как при скрещивании полубратх Хполусестра она уменьшается лишь на 11%. Таким образом, последний тип инбридинга менее опасен.

Повышение гомозиготности зависит не только от степени интенсивности инбридинга и продолжительности его применения, но и от степени генетической однородности самого родоначальника (общего предка) — она выше, •если исходные родительские формы гомозиготны, так как *в* этом случае частота аллелей в потомстве по гомозиготным локусам общего предка увеличивается. Так, при инбридинге на гомозиготного (АА) предка уже в III поколении гомозиготность потомства достигается 87,5%, то есть такого уровня, который наблюдается при самоопылении растений. Очевидно, что степень сходства потомства с ро-.дононачальником повышается как за счет инбридинга, так й за счет гомозиготности самого родоначальника.

При инбридинге на гетерозиготного (АаВв) отца гомозиготность потомства в целом не повышается, она остается на уровне 50%, однако гомозиготность особей, сходных с родоначальником по сочетанию генов А и В, будет значительно возрастать при повторном спаривании с отцом (АаВв): в I поколении она составит 25%, во II—39%, в III — 47,3 и IV—61,6%. Отсюда вытекает важный вывод: последовательный инбридинг на гетерозиготного отца позволяет увеличить степень генетического сходства потомства с родоначальником, не повышая в то же время общую гомозиготность потомства, что дает возможность избежать отрицательных явлений инбредной депрессии.

Нарастание гомозиготности в линии зависит не только •от качества исходного материала и применяемых методов разведения животных, но и от размера популяции и числа •одновременно используемых производителей.

Чем меньше размер популяций и чем меньше число используемых производителей, тем быстрее нарастает гомозиготность в линии. Именно поэтому в мелких стадах чис-

топородных животных, как справедливо отмечает известный селекционер-генетик Дж. Ф. Лэсли, инбридинг никогда не будет популярен.

Следует отметить, что повышение гомозиготности и закрепление желательных признаков в потомстве достигается, правда значительно реже (в единичных случаях), и за счет гомогенного неродственного подбора — путем спаривания сходных по фенотипу животных, но, во-первых, значительно слабее, чем при инбридинге, и, во-вторых, такой подбор может быть достаточно эффективным лишь при высокой наследуемости (h^2) данного признака, при малой наследуемости он неэффективен.

Принципиальная разница, однако, заключается в том, что при инбридинге объединяются идентичные аллели независимо от их фенотипического выражения, поэтому гомозиготность при инбридинге нарастает гораздо быстрее, чем при однородном аутбредном подборе, когда происходит концентрация генов, сходных по своему фенотипическому проявлению, независимо от того, являются они аллелями или нет.

Выше было сказано, что гетерозиготная по одной паре аллелей особь дает зиготы двух разных видов, следовательно, при инбридинге, как и при самоопылении, происходит расчленение генотипа инбредных животных, тем самым вскрывается генотипическое богатство исходных форм (порода, линия), увеличивается разнообразие в пределах инбридируемой группы. Другими словами, при инбридинге происходит разделение популяции на ряд четко различающихся между собой групп животных (линий), в пределах которых особи имеют большее сходство. Отсюда вытекает, что формы, гетерозиготные по любой паре аллелей, в результате длительного инбридинга дают отдельные, отличающиеся друг от друга по всевозможным признакам линии, гомозиготные по аллелям данного локуса (инбредные линии). Именно это и создает необходимую исходную дифференциацию линий, что является первопричиной гетерозиса, возникающего при межлинейной гибридизации и обеспечивающего получение высокогетерозисных гибридов.

Еще в 1935 году Д. А. Кисловский на основе анализа применения инбридинга пришел к выводу, что тесный инбридинг «расщепляет» генотипы инбридируемых животных на ряд гомозиготных комбинаций, каждая из которых генетически уже, беднее генотипа исходных животных, в результате чего и увеличивается разнообразие в пределах инбридируемой группы. Он писал, что довольно тесное род-

ственное спаривание позволяет получать новые генетические комбинации за счет «расщепления генотипа родоначальников». Генетический механизм инбридинга, по его мнению, состоит в том, что последний расчленяет популяцию на отдельные группы (линии), увеличивая тем самым генетически обусловленную изменчивость между родственными линиями, с чем и связаны более надежные результаты отбора. Как показали последующие наблюдения, изменчивость продуктивности животных в пределах инбредной линии может быть выше не только по сравнению с межлинейными гибридами, но даже по сравнению с приплодом, полученным от спаривания межлинейных гибридов.

Повышенный интерес в связи с этим представляет также предложенная в свое время Д. А. Кисловским (1927) гипотеза облигатной гетерозиготности, согласно которой ряд важнейших хозяйственно полезных признаков получает высшее развитие именно при гетерозиготной обусловленности — АА<Аа>аа. В указаном случае гетерозигота Аа •всегда продуктивнее гомозигот АА и аа. Жизнеспособность организмов повышается в том случае, если облигатно гетерозиготные гены находятся в гетерозиготном состоянии, и резко снижается в связи с переходом их в гомозиготное состояние при инбридинге.

Если Д. А. Кисловский прав и эффект гетерозиготности ^внутри локуса) является наиважнейшим, то это означает, что снижение гетерозиготности сверх какого-то определенного оптимума приводит к понижению жизнеспособности животных. Этот оптимум гетерозиготности, как показывают опыты, будет предположительно выше для заводских пород, которые длительное время подвергались селекции и инбридингу; он будет ниже при аутбридинге и в свободно скрещивающихся популяциях. Другими словами, нельзя существенно снижать гетерозиготность в популяциях домашних животных без риска одновременного понижения их жизнеспособности.

Следует однако иметь в виду, что расчленение популяции на отдельные гомозиготные линии, в свою очередь, неизбежно предопределяет одновременный распад некоторых ценных комплексов, которые благоприятствуют высокой продуктивности, и по мере расщепления генов продуктивность прогрессивно снижается.

Как указывают Н. П. Дубинин и Н. П. Ромашов, сильное повышение гомозиготности имеет и отрицательную сторону: часть генов, входящих в генотип общего предка, теряется при разложении его генотипа, так как при широком

распространении тесного инбридинга усиливается потеря генов — утечка генов в процессе генетического дрейфа. Тем самым действие многократного инбридинга обедняет генотип. Например, инбридинг на родоначальника, имеющего генотип АаВвСс, приведет в конце концов к возникновению потомства с различными генотипами ААВВСС, ААВВсс, ааВВСС, ААввсс, ааввСС и ааввсс, где лишь в одном случае (ААВВСС) имеется полное желательное сочетание всех трех доминантных генов — А, В, С.

Однако обеднение генотипа не следует понимать как обязательное следствие любого инбридинга на родоначальника. В скотоводстве, например, инбридинг на отца (I—II), повышая шансы на консолидацию и накопление его ценных свойств в потомстве, не обязательно сопровождается, как считает С. А. Рузский, расчленением его генотипа в такой мере, какая отмечается при многократном близком инбридинге.

Выше было сказано, что с повышением степени инбридинга повышается степень гомозиготности, а значит, генетическая «чистокровность» («чистота») популяции.

Как это происходит?

Допустим, что мы имеем дело с популяцией, которая разводится путем неродственного (аутбредное) спаривания. Такая популяция находится, как говорят селекционеры, в состоянии генетического равновесия (гомеостаза).

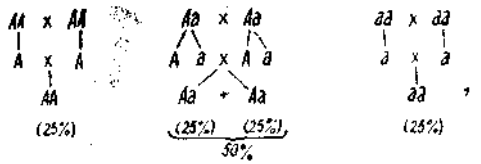
-Если в такой уравновешенной популяции применить родственное спаривание, существующее генетическое равновесие в данной популяции будет нарушено, так как инбридинг повысит процент гомозиготных пар генов и снизит процент гетерозиготных. Быстрота этого процесса будет определяться степенью родства спариваемых особей. Если, например, в уравновешенной популяции, имеющей определенную установившуюся пропорцию гомозиготных и гетерозиготных генов, мы начнем спаривать особей Аа, Вв, то постепенно в ходе инбридинга получим сочетания ААВВ, ААвв, ааВВ и аавв, то есть произойдет расслоение (дифференциация) популяции на отдельные, отличающиеся друг от друга генотипы, и в то же время в пределах групп возникнет определенная генетическая выравненность (однородность).

Если инбридинг продолжить и в следующих поколениях, то количество животных с «чистой» наследственностью, то есть гомозиготных, увеличится и в конце (через 23—24 поколения по Р. А. Фишеру) популяция будет состоять почти исключительно из гомозиготных («чистых») линий АА и аа.

Обратная картина получается при скрещивании особей, находящихся в отдаленном родстве,— в этом случае гомозиготнбсть увеличивается медленнее, чем при инбридинге.

Пример. Возьмем в качестве исходной популяции помесных животных (свиней) второго поколения (F_2). Генетический состав такой популяции будет следующим: одна четверть (25%) животных будет иметь генотип АА, половина (50%)—Аа и четверть (25%) животных — аа.

Предположим, что от каждого сочетания (без учета родства спариваемых животных) получается 4 хрячка и 4 свинки, тогда мы опять должны получить 25% животных АА, 50%' — Аа и 25% — аа, так как



то есть распределение генотипов будет таким же, как и в предыдущем поколении.

Если же применить инбридинг, то в следующем поколени произойдет иное распределение в потомстве: 28,125% —АА, 43,75 — Аа и 28,125% аа, то есть если до инбридинга было 50% гомозиготных животных (25% ААи 25% аа), то после инбридинга их будет не намного больше, всего — 56,25% (28,125% АА+,28,125% аа).

Пользуясь данными работ Н. А. Плохинского (1969), рассмотрим подробнее, что же происходит с исходной панмиктической популяцией, когда в ней начинается систематический тесный инбридинг?

Если до этого в популяции происходило скрещивание по принципу случайного спаривания (панмиксия)*, то в результате инбридинга первоначально единая популяция распадается на ряд самостоятельных инбредных линий, в каждой из которых происходит спаривание родственных особей. В результате в таких линиях гетерозиготность по большинству генов систематически понижается, а гомозиготность, наоборот, возрастает.

Однако в каждой отдельной линии в гомозиготное состояние переходят не одни и те же, а разные гены, так как

* Панмиксия — свободное скрещивание особей в пределах популяции, причем все комбинации партнеров имеют равную возможность. Отклонениями от панмиксии являются отбор, подбор, инбридинг, миграции, мутации и дрейф генов.

исходные формы, от которых эти линии произошли, имели различную генетическую структуру — в силу этого и возникает определенное генетическое различие (дифференциация) между линиями как по генотипу, так и по фенотипу.

Отсюда при анализе генетической вариации в популяции, где применялся систематический инбридинг, следует (Плохинский, 1969) различать вариацию внутри линий, между линиями и вариацию общую для всей популяции.

Если считать, что до инбридинга общая генетическая варианса была равна $б^2$, то варианс для каждой из указанных вариаций будут иметь следующие значения:

Варианса: внутри линии — (1—F) бД
между линиями — $2Fs^2$,
общая для популяции — $(1 + F)6i^2$.

Таким образом, роль инбридинга двояка: в инбредных линиях он приводит к уменьшению генетической вариации после длительного тесного инбридинга. Например, при приближении коэффициента инбридинга (F) к единице генетическая варианса внутри линии становится равной нулю; а во всей популяции к возрастанию генетической вариации она возрастет вдвое 2 6Q по сравнению с генетической вариацией ($б^2$) исходной популяции до начала инбридинга за счет дифференциации между линиями как следствие расчленяющего действия инбридинга.

Д.ак же влияет инбридинг на изменчивость внутри популяции (стада или породы) в целом?

Чтобы ответить на этот вопрос, проведем анализ глубинных процессов, происходящих при инбридинге, пользуясь материалом из работ Н. А. Плохинского (1969). Как известно, генотип возникающей особи образуется при оплодотворении в результате слияния сходных гамет неоплодотворенного яйца и сперматозоида. Именно в этом процессе и реализуется в той или иной степени вероятность передачи данной особи одинаковых генов от ее предков. Эту вероятность как статистическую категорию можно перевести (Малеко, 1978) на язык популяционной генетики, пользуясь моделью, предложенной Харди-Вайнбергом для свободно скрещивающейся популяции. В такой свободно размножающейся популяции, имеющей структуру p^2 AA+2pq Aa + q^2 aa, вероятность соединения идентичных аллелей уже обозначена через p^2 — для аллелей А, через q — для аллелей а и величиной 2 pq — для разных аллелей (Аа).

Результаты соединения мужских и женских гамет мож-

но показать с помощью четырехпольной таблицы (решетка Пеннета):

		Гаметы и их частоты, ♀	
		A	a
		p	q
Гаметы и их частоты, ♂	Ap	AA	Aa
		p^2	pq
	aq	Aa	aa
		pq	q^2

Как видно, в потомстве образуются три генотипа, имеющих соотношения, которые выражаются через p^2, 2 pq и q^2, что и соответствует формуле Харди-Вайнберга, т. е.

$$p^2\,AA + 2\,pq\,Aa + q^2\,aa.$$

Если в популяции применить инбридинг (F), то возникнут новые частоты для AA — $p^2+F\,pq$,

Aa — $2\,(1-F)\,pq$,

aa — $q^2+F\,pq$.

Это означает, что по группе гетерозигот (Aa) численность, генотипов уменьшится (на 2Fpq), а по каждой группе гомозигот (AA и aa), наоборот, возрастет (на Fpq).

Как уже отмечалось, применение инбридинга изменяет лишь соотношение гомо- и гетерозигот, а не создает новые генотипы. Но при этом соотношение генотипов изменяется по любому локусу A, B, C и т. д.

Отсюда коэффициент инбридинга (F), по существу, характеризует не только изменения соотношений генотипов по разным генам у одной отдельно взятой особи, но и отражает тем самым изменения в соотношении генотипов для всей популяции по одному взятому гену.

Вот почему оценку инбридинга, что касается характеристики изменения соотношения генотипов, можно относить двояко — и к особи, и к популяции в целом.

Важно понять, что при инбридинге общие частоты аллелей (p и q) не изменяются, в то время как при отборе происходит нечто обратное. Именно в этом принципиальное различие генетических процессов, происходящих при инбридинге и при отборе (Плохинский, 1969).

Действие инбридинга с генетической точки зрения сводится, как уже было сказано, к увеличению количества гомозигот и снижению тем самым доли гетерозигот. При этом доля гомозиготных локусов увеличивается при инбридинге как у отдельных особей, так и у популяции в целом.

Итак, при помощи коэффициента инбридинга измеряется степень инбридинга для популяции в целом. F как мера вероятности изменяется от 0 до 1. Например, F = 0 означает, что в популяции господствует свободное спаривание (панмиксия), F = 1 указывает на то, что все спаривания совершаются между родственными особями. Такая ситуация (F = 1) была бы возможна в гипотетической популяции, содержащей аллели A^1 и A^2, если бы каждый из них был получен от единого изначального аллеля A^1 или A^2 и если бы A^1 гаметы соединялись бы лишь с гаметами A^1, а гаметы A^2 с гаметами A^2.

Величину F можно вычислить, как было показано выше, и для отдельной особи, прослеживая происхождение ее родителей от общих предков.

Пример (Штерн, 1965). Пусть в нашем примере (рис.7, слева) данная особь происходит от спаривания типа братХсестра (II, II—II, II), допуская при этом, что аллель специфического локуса у бабки и деда данной особи будет A^1, A^2, A^3 и A^4.

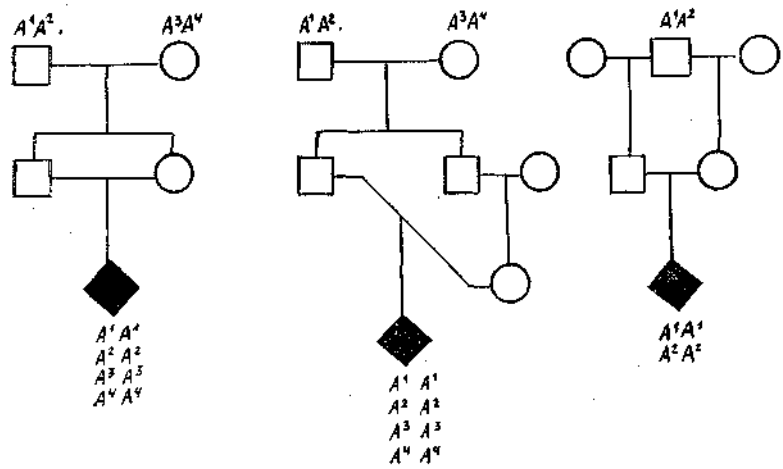


Рис. 7. Возможность гомозиготности по одному локусу для потомка, произошедшего от спаривания между братом и сестрой (слева), дядей и племянницей (в середине), полубратом и полусестрой (справа) (по К. Штерн)

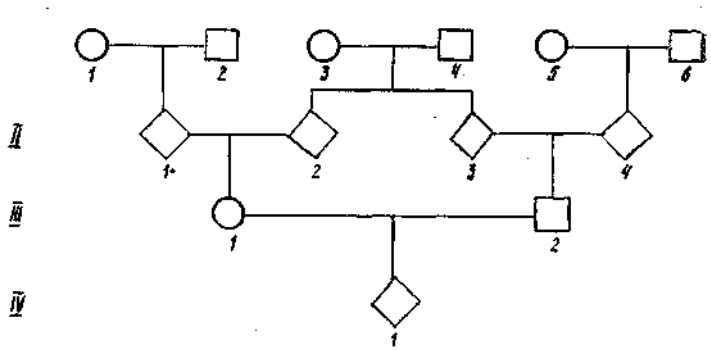


Рис. 8. Спаривание между двоюродными сибсами (по К. Штерн)

Какова же в таком случае вероятность для потомка оказаться либо $A'A^1$, либо A^2A^2, либо A^3A^3, либо A^4A^4?

Чтобы внук (слева) получил генотип $A'A^1$, нужно, чтобы аллель A^1 был передан от бабки (или от деда) в общем по четырем ступеням: по две ступени со стороны каждого из родителей. Так как вероятноть передачи для каждой ступени равна $'/_2$, то вероятность всех передач по четырем ступеням равна $('/г)^4$- Такая же вероятность существует в. отдельности и для каждого из трех других аллелей: A^2A^2, A^3A^3, A^4A^4. Отсюда общая вероятность F для потомка от спаривания брата с сестрой получится равной $4(72)^{4=1}/4$-

Для потомка от спаривания дяди с племянницей (рис. 7, середина) аллель одного из предков должен пройти пять ступеней, чтобы дойти до потомка со стороны каждого из его родителей: две ступени проходят через дядю (или тетку) и три ступени через племянницу (племянника). Каждому из четырех аллелей соответствует свой путь, так что коэффициент инбридинга для всех четырех аллелей оказывается $F-4(^1/2)^{5=!}/8$, а для потомков двоюродных сибсов $Fi = Vi6$- Если родители пробанда имеют не двух, а лишь одного общего предка (рис. 7, справа), тогда число возможных путей будет равно не четырем, а соотвественно числу аллелей — двум.

Пример (Штерн, 1965). Какое значение имеет кровное родство между родителями для гомозиготности их потомка по тому или иному аллелю, допустим, по аллелю *а?*

Пусть какая-либо особь гетерозиготна *(Аа)* по этому аллелю и в нашей упрощенной схеме (рис. 8) находится в позиции ///—I. Попытаемся ответить на вопрос: какова ве-

роятность, что двоюродный сибс этой особи (III—2), генотип которого мы хотим определить, также является гетерозиготным *(Аа)?* Другими словами, какова вероятность, что III—2 унаследовал указанную аллель от того же предка, что и III—1? При анализе представленной родословной (рис. 8) видно, что III—1 мог получить этот аллель от любого из своих родителей с вероятностью $^1/_2$ как матери II—1, так и от отца II—2. Отметим, однако, что только один из них, а именно II—2, является родственником обоих (III—1 и III—2) двоюродных сибсов, так как он происходит'от общих предков I—3, и I—4, которые, со своей стороны, могли передать этот аллель *(а)* с вероятностью $У_2$ своим потомкам как II—2 — родителю двоюродного сибса III—1, так и II—3 — родителю двоюродного сибса III—2.

Если II,—2 обладает аллелем *а* с вероятностью, как сказано выше, '/г, то вероятность обладания этим аллелем для каждого, из его родителей будет равна 'А-

Что касается потомка II—3, то вероятность получить этот аллель от своих предков (1—3 и 1—4) равна также половине, отсюда общая вероятность для II—3 получить аллель *а* от одного из своих родителей равна 74Х72 = 78- Однако родителей у него двое и он может получить аллель *а* от любого из них. Поэтому общая вероятность для II—3 получить аллель *а* равна 78+78 ='Д-

Остается сделать еще один шаг: от II—3 — к особи, о которой шла речь вначале, то есть к III—2. Если II—3 имеет аллель *а,* то вероятность III—2 унаследовать этот аллель от II—3 равна 7г, а так как вероятность для II—3 обладать аллелем *а* равна $^1U,$ то вероятность III—2 получить *аллель а* равна произведению 7гХ74 = 7в-

Отсюда следует: вероятность того, что III—*2* окажется носителем аллеля *а* в гетерозиготном состоянии, когда, как было обусловлено в задаче, его двоюродный сибс III—1 несомненно им обладает,— равна 7в-

Необходимо отметить, что если пробанд сам гомозиготен *(аа)* по данному рецессивному аллелю, то есть сам поражен какой-либо аномалией, то вероятность того, что его двоюродный сибс окажется носителем аллеля той же аномалии, равна уже не 7s, а 74- Это происходит потому, что гомозигота III—1 получает один из своих двух аллелей *а* от II—2 с полной (100%) достоверностью, а не с вероятностью в 7г, как в случае гетерозиготности *(Аа).*

Значение коэффициента инбридинга можно пояснить дополнительно на примере.

Допустим, что в какой-то свободно размножающейся

популяции, где отсутствует искусственный отбор и подбор (рандомизированная, панмиктическая популяция), животные гетерозиготны в среднем по 5000 локусам из 10 000, то есть на 50%. Возьмем из этой популяции более мелкие группы, в которых ведется тесный инбридинг. Допустим,, что коэффициент инбридинга для первого животного составил $F = 0{,}6$, а для другого $F = 0{,}35$. Тогда увеличение гомозиготности возрастает, так как это и бывает при обычных расчетах. Однако в исследованиях В. Я- Мещерякова (1977) установлено, что в одних случаях, при увеличении коэффициента инбридинга, уровень гомозиготности возрастает, в других — наблюдается снижение. Автор предполагает, -что скорость нарастания гомозиготности по локусам связана с числом аллелей в локусе — в многоаллельных локусах (В-системы группы крови, например) гомозиготность будет нарастать медленнее, в двухаллельных системах — быстрее. Инбридинг ведет к коренной перестройке наследственности.

По сравнению с инбридингом мутационный процесс действует в целом в обратном направлении, увеличивая долю гетерозиготных локусов. Как известно, постоянно возникающие мутационные изменения генетического материала являются первичной материальной основой генетического разнообразия популяций, увеличение этого разнообразия за счет рекомбинаций — процесс вторичный. При этом мутабильность, возникающая, как известно, на основе генетико-автоматических процессов, является адаптивным признаком вида; это один из главных факторов эволюции. Гипотетически считается, что при достаточно высокой скорости однонаправленного мутирования первоначально высокогомозиготная линия будет на протяжении бесконечного ряда поколений стремиться к нулю и соответственно коэффициент наследуемости признаков в такой популяции будет не уменьшаться, как при инбридинге, а увеличиваться от нуля к единице ($h^2 \to 1$).

Из сказанного выше следует, что в селекции возможно искусственное регулирование уровня генотипического разнообразия популяций двумя путями — путем применения целенаправленного инбридинга* и индуцированного (искусственного) мутагенеза, которые следует рассматривать

* М. Ф. Иванов, по словам Д. И. Грудева, называл Аскания 1, № 46, который был получен, как известно, в результате тесного инбридинга (II—I), мутантом. Это означает, что родоначальниками новых заводских линий в породах могут быть только лучшие генотипы, только такие «мутанты» могут вывести популяцию и даже породу на новые рубежи продуктивности.

как два разнонаправленных фактора одного процесса.

Если, например, в какой-либо популяции в результате предшествовавших поколений отбора достигнуто «плато» по какому-либо селекционируемому признаку, то генетическую гетерозиготность такой популяции можно увеличить искусственно путем индуцированного мутагенеза. В этом, пожалуй, и состоит основная цель использования индуцированного мутагенеза в селекции.

Хорошим доказательством эффекта облучения на отзывчивость к отбору служит опыт Скоссирали (приводится по материалам А. А. Яковлева, 1977) на дрозофилах — чередуя отбор и облучение, он удвоил число щетинок популяции дрозофил, которая достигла «плато» по этому признаку при предшествующей селекции.

Наиболее убедительным примером возможности искусственного увеличения гетерозиготности по полигенным системам в высокогомозиготной инбредной линии под воздействием индуцированного мутагенеза являются эксперименты, проведенные на дрозофиле Аствейн (приводится по Яковлеву, 1977), в которых было показано, что под влиянием мутагенной обработки самок инбредной гомозиготной линии улучами существенно увеличилась отзывчивость к отбору в обоих направлениях (разнонаправленный отбор).

Мутагенная обработка высокогомозиготных линий оказалась весьма эффективной для увеличения их генетической гетерозиготности и создания таким образом нового исходного материала для селекции.

Индуцированием у-лучами полигенных мутаций была,, например, увеличена гетерозиготность в инбредных линиях японского перепела, что в итоге привело к увеличению в два раза (от 0,062 до 0,139) в инбредной линии индекса приспособленности как суммарного показателя основных селекционируемых признаков: яйценоскость, выход инкубационных яиц, оплодотворяемость яиц, выводимость и выживаемость.

У птиц, однако, в эксперименте по облучению спермы петухов не удалось добиться увеличения отзывчивости на . отбор по яйценоскости в популяции кур, достигших «плато» по указанному признаку.

Из приведенных данных следует, что путем искусственного увеличения гетерозиготности, вследствие индуцированных у-облучением полигенных мутаций в подверженных инбредной депрессии линиях, приспособленность может быть повышена (Яковлев, 1977).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНБРИДИНГА В СЕЛЕКЦИИ

История зоотехнии знает немало примеров удачного использования инбридинга. Близкородственное спаривание в свое время широко использовалось английскими заводчиками для закрепления высоких качеств производителей-родоначальников, которые покрывали своих сестер, дочерей, внучек и других близкородственных им маток. В качестве примера такого тесного инбридинга П. Н. Кулешов приводит родословную быка Шекспира, выведенного в стаде известного заводчика Р. Бэквеля, которая фактически замкнута всего на трех кличках — одного быка (Вестморлэнд) и двух коров (Олд Комели и Коэнлей-Кау).

Классическим примером широкого использования инбридинга может служить работа английских заводчиков, братьев Р. и Ч. Коллингов по созданию шортгорнской мясной породы скота. Выведенный ими знаменитый бык Комет имел самый высокий коэффициент инбридинга, когда-либо полученный в животноводстве — 0,46 (46%).

Комет 155 получен в результате родственного спаривания быка Фаворита 252 с его собственной дочерью Феникс (II—I), которая, в свою очередь, была получена от того же Фаворита и коровы Феникс, его собственной матери (I—II). Сам Фаворит получен также в результате инбридинга, так как его отец Болинброк 86 и мать Феникс являются полубратом-полусестрой по общему отцу — быку Фольджамб 263. Общий инбридинг для Комета составил: на быка Болинброка III—II, на быка Фольджамба III, IV, IV—III, на корову Феникс, II, III—П.

О продолжительном влиянии Комета на породу можно судить по тому, что к 1920 г. на него было еще инбридировано 50% шортгорнов, разводимых в то время в Англии.

Таким же тесным инбридингом была получена в породе корова Кларисса — внучка, правнучка, праправнучка того же Фаворита 252.

Если в среднем по шортгорнской породе гомозиготность в результате применения тесного инбридинга возрастала

в отдельные периоды до 25% (в этих — 20—25% — пределах она сохранялась в течение ста лет), то в отдельных ее семействах (Дюшесе) она достигла 40»%. В этом семействе проявилась тяжелая инбредная депрессия, выразившаяся в низкой оплодотворяемое™ коров, что привело к выбраковке по этой причине многих животных, в том числе сильно заинбридированной (41%) коровы Дюшесе (Борисенко, **1939).**

Совсем другой характер носило применение инбридинга на Хреновском конном заводе А. Г. Орлова, где, как отмечает В. О. Витт, родственное спаривание применялось эпизодически и в менее тесных степенях. В верховом отделении завода ограниченно применялось спаривание полусестер с полубратьями (II—II), а один раз, при получении гнедого жеребца Собинка 1, даже спаривание родной сеет-, ры с родным братом (II, II—II, II).

Та же система инбридинга применялась и в рысистом отделении завода. Необходимость родственного спаривания: при создании орловского рысака диктовалась тем, счит?ет В. О. Витт (1952), что единственным выдающимся жеребцом, отвечающим поставленным требованиям, был несравненный Барс 1, на закрепление типа которого и был применен инбридинг.

В родословной Полкана 3 (рождения 1817 г.), например, Барс 1 встречается четыре раза **(III,** IV—IV, III), более тесный инбридинг применен при получении жеребца Горностая 4 (рождения 1822 г.), в родословной которого Барс 1 встречается пять раз, но он инбридирован дополнительно на Любезного 1 **(III,** IV—V, IV, **III)** и на Любезного 2 (II—**III).**

В заводе никогда не прибегали к кровосмешению типа отецХдочь, братХсестра, общие предки повторялись лишь во II—**III** и III—III рядах.

Применение инбридинга только в отдельных исключительных случаях и притом на протяжении не больше чем одного-двух поколений, по свидетельству В. О. Витта, «не повлекло за собой никаких дурных последствий».

По Н. А. Кравченко, ведущую роль в формировании всей: орловской рысистой породы сыграли множественные отдаленные инбридинги. Достаточно отметить, что в родословной Паши, например, Барс 1 встречается 85 раз.

Обобщая сказанное, следует отметить, что при создании известных заводских пород того периода инбридинг, за исключением шортгорнов, применялся в общем в более умеренных степенях — в джерсейской породе он колебал-

ся от 1—4%, в английской скаковой за период около 250 лет не превышал 8—9%, в русской рысистой породе в период ее создания, когда применялся инбридинг, гомозигот-ность поднялась всего до 8—9% (Борисенко, 1939).

. Как видно, коэффициент инбридинга во всех приведенных случаях был в несколько раз меньше, чем у шортгорнов (25%).

В более поздний период инбридинг довольно широко применялся при создании новых пород свиней в США— Белтсвил 1, Белтсвил 2, Миннесота 2 и др. Большинство новых пород свиней в США в настоящее время размножаются в значительной степени в родстве.

Инбридинг как зоотехнический метод довольно, широко применялся и в нашей стране при создании отечественных линий и пород, главным образом в свиноводстве.

Известен, например, опыт В. М. Толстого, создавшего в 30-х годах отечественные линии крупной белой породы с применением инбридинга: Свата 4659, который был инбридирован на Боба оф Сполдинга 10241 (IV—III), и Драчуна 421, инбридированного на Геркулеса 828 (III—IV).

В наибольшей степени инбридинг применялся при создании украинской степной белой породы $F^{\wedge} = 44{,}9\%$, брейтовской — 44 %, сибирской северной — 27%.

Советским селекционерам хорошо известна роль, которая отводилась инбридингу на решающем этапе создания украинской степной белой породы свиней академиком М. Ф. Ивановым. Как известно, на первом этапе работы по •созданию новой породы им ставилась задача получения в процессе скрещивания животных желательного типа. На этом этапе инбридинг II—III был применен лишь один раз при получении хряка Аскания 1 №46 — основателя первой линии в новой породе.

В основу создания линии Аскания 1, №46 был положен принцип использования двух неродственных хряков: первый (Керзон 378) давал первое поколение (Fi) и создавал фундамент для дальнейшего скрещивания, второй, формирующий, давал второе (F_2),. исходное поколение для «разведения в себе». В качестве формирующих работали чистопородные хряки Бар-Нон 197 и его сын Бар-Нон 15. Эта система «отец—сын» применялась и для создания других линий в породе. Отец (Бар-Нон 197) использовался на одной группе маток, от которых оставлялось на племя только женское потомство — маткопроизводящая группа (материнские линии), а сын Бар-Нон 15 использовался на другой группе маток, от которых оставлялось на племя муж-

ское потомство — хрякопроизводящая группа (отцовские линии).

В Fi использовались три свинки, из которых две были покрыты Бар-Ноном 197, а одна — его сыном Бар-Ноном 15. От первых двух использовались лишь две свинки второго поколения (F_2) — Аскания 350 и Наталка 352, а от третьей (матка 230) — один единственный хряк Асканий si, №46, которые в дальнейшем разводились «в себе» с применением многократного родственного спаривания на Аскания 1, №46 с целью максимальной концентрации в потомстве его крови как родоначальника линии.

Потомство, полученное от этого варианта разведения—скрещивания и спаривания, и легло в основу всей дальнейшей работы по формированию новой породы.

Одна из важнейших особенностей методики М. Ф. Иванова по созданию новой породы как раз и состоит в том, что в процессе формирования линий закладывается несколько различных инбридингов. Это обеспечивает неродственность линий между собой, что, в свою очередь, позволяет в дальнейшем избегать излишней степени инбридинга при межлинейных кроссах.

По М. Ф. Иванову, близкое родственное спаривание и одновременная жесткая браковка — хороший метод быстрого закрепления высоких качеств выдающихся помесных животных. В таких случаях предпочтительнее применять инбридинг на отца, чем инбридинг братХсестра, так как при одном и том же коэффициенте родства (25%), впервом случае инбридинг менее биологически вреден, к тому же при этом варианте усиливается генетическое влияние отца. Дело в том, что последовательное применение инбридинга на отца (II—I) ведет, как известно, к быстрому накоплению его наследственности в потомстве. Так, при первом спаривании (аутбредный подбор) в дочернем поколении доля отцовской наследственности составит примерно 50%. Затем, уже при инбредном подборе (отецХдочь), в потомстве начинает «накапливаться» кровь производителя-родоначальника, на которого проводится инбридинг. В этом втором (внучатом) поколении — оно же первое инбредное поколение — доля наследственности производителя возрастает до 75% (^{3}Д); при этом производитель выступает одновременно как отец и дед названного потомства. После повторного инбридинга на того же производителя доля его наследственности во втором инбредном поколении возрастает уже до $^7/_8$, а. затем при третьем последовательном инбридинге, что встречается в отдельных случаях в ме-

тодике М. Ф. Иванова — до 15/16, а производитель, на которого ведется инбридинг, будет выступать одновременно в качестве отца, деда и прадеда для своего одновременно дочернего, внучатого и правнучатого потомства. Так, трехступенчатый последовательный инбридинг приводит почти к полному преобладанию (15/16) доли наследственности производителя.

Методика, примененная М. Ф. Ивановым при создании новой породы и формировании в ней новых линий, стала уже классической, она легла затем в основу создания других пород свиней в нашей стране.

В последнее время получили известность работы, проведенные в Венгрии по гибридизации в свиноводстве (Анкер, 1982) с дифференцированным использованием в этих целях инбридинга: тесный инбридинг (37,5%) — при получении производителей, умеренный (6,25—12,5%) — для получения маточного стада. На этой основе разводятся так называемые умеренно-инбридированные линии.

Одной из наиболее распространенных форм применения инбридинга при чистопородном разведении является разведение по линиям. Это ведущий и одновременно наиболее сложный прием селекции в племенной работе с породами, поэтому для решения конкретных селекционных задач он применяется прежде всего в племенных хозяйствах — племенных заводах, племенных совхоаах, а также на племенных совхозных и колхозных фермах, в зоне действия госплемрассадников и селекционных центров, где основная задача состоит в том, чтобы выращивать племенное поголовье с выраженным консерватизмом наследственности по основным селекционируемым признакам.

Н. А. Кравченко (1973), пользуясь терминологией, принятой в советской зоотехнической литературе, и с учетом материалов VI Международного конгресса по животноводству приводит классификацию родственных спариваний при работе с линией, в которой по направленности инбридинга различают:

1. Внутрилинёйный инбридинг — спариваемые животные родственны между собой или по родоначальнику, или по продолжателю линии (допускается лишь тогда, когда продолжатель лучше родоначальника).

Внутрилинёйный инбридинг используют для закрепления ценных качеств отдельных представителей линии. Его проводят обычно начиная с 3-го поколения. В первых двух поколениях возможен подкрепляющий инбридинг.

2. Подкрепляющий инбридинг — ведется на предков

родоначальника линии, то есть на представителей исходной линии, которые наиболее близки по типу и племенным достоинствам к родоначальнику линии.

3. Внутрисемейный инбридинг — спариваются животные, родственные между собой по родоначальнице или продолжательнице семейства, к которому принадлежит матка.

На женские особи инбридинг проводят, как правило, только в тех случаях, когда они являются выдающимися рекордистками или прославились своим потомством. Часто инбридинги на такие женские особи имеют даже большее значение, чем на мужские (Кравченко, 1973).

Если общий предок представлен маткой, то возможны следующие варианты инбридинга:

— внутрисемейный — если отец и мать принадлежат к одному семейству;

— на семейство матери;

— на семейство, из которого происходит отец;

— на матку-посредницу из другого семейства, к которому ни отец, ни мать не принадлежат.

Если же спариваемые животные родственны между собой по родоначальнику (или продолжателю) той линии, к которой принадлежит матка, то говорят об инбридинге на линию матки. Различают еще инбридинг на посредника, когда спариваемые животные родственны между собой по предку, принадлежащему к другой, третьей, линии, с которой спариваемые особи родством не связаны — ни производитель, ни матка.

Инбридинг бывает простым, когда в родословной повторяется кличка одного общего предка (инбридинг на одного предка), и комплексным (сложным), когда спариваемые животные родственны между собой по двум или нескольким предкам из разных линий или семейств (инбридинг на двух и более предков).

Инбридинг бывает также открытым — наряду с инбридингом на одного родоначальника вводится продолжатель другой линии, и закрытым — вся родословная построена на повторении одного предка. При таком типе инбридинга селекция опирается на генотип одного и того же повторяющегося предка (III, III—III, III), в то время как при открытом инбридинге создаются условия для совершенствования линии за счет кроссирования, что позволяет полнее использовать племенной потенциал, накопленный в популяции (порода).

Когда общий предок или общие предки повторяются по обеим сторонам родословной пробанда, говорят о закреп-

ляющем инбридинге, в отличие от усиливающего инбридинга, при котором одноименные предки повторяются только по одной стороне родословной — либо по материнской, либо по отцовской. В этом случае пробанд не инбридирован, так как его мать и отец не родственны между собой. Однако один из них, как правило самец, получен в результате, инбридинга (заинбридирован), что получило название топкросса. В этом случае наследственность самого пробанда не закрепляется на общего предка — так как последний находится лишь в одной стороне родословной,— но его влияние на пробанда усиливается по сравнению с влиянием аутбредного предка.

Следует подчеркнуть со всей определенностью, что усиливающий или закрепляющий эффект инбридинга не действует «автоматически», он не гарантирует получения и накопления высококачественного потомства. Успех дела зависит не столько от применения той или иной формы инбридинга, а от того, насколько удачен подбор племенных особей сам по себе. Речь идет о том, что отдельные производители — самцы и самки,— обладающие высокими качествами сами по себе, могут при подборе плохо или хорошо сочетаться в своем потомстве. Отсюда известное селекционерам положение — систематически изучать результаты спариваний, использовать удачные, избегать неудачных сочетаний. Именно такой подход позволяет селекционерам получать от применения инбридинга наилучшие результаты, с одной стороны, и избегать депрессивных явлений в стаде — с другой.

Главный смысл разведения по линиям как зоотехнического метода состоит в выделении (создании) родоначальника — выдающегося животного экстра-класса по своим продуктивным и племенным качествам, по своей препотентности, с последующим закреплением его особенностей в потомстве, то есть накоплением в стаде его крови. Путем целенаправленной систематической племенной работы (отбор, подбор, выращивание) индивидуальные достоинства родоначальника распространяются в популяции, становятся групповыми (Кравченко, 1973), и в результате постепенно формируется в пределах породы новая линия — своеобразная по своим племенным и продуктивным качествам группа животных. Однако надо помнить, что при разведении по линиям сходство с родоначальником не самоцель, главное — получить высококачественное потомство, его сыновей, внуков, правнуков, которое превосходило бы показатели продуктивности самого родоначальника.

Степень применения инбридинга на отдельных этапах развития линии различна: на первом этапе (закладка и формирование линии) применяют близкородственное разведение. На последующих этапах ведения линии степень инбридинга понижается, так как имеется уже достаточно большое число выдающихся животных, использование которых позволяет избежать вредных последствий инбридинг-депрессии.

Когда же в дальнейшем в линии появляется выдающаяся особь и возникает необходимость в перестройке линии, тогда вновь применяется более близкое родственное спаривание, усиливающее в стаде влияние этих новых рекордных животных.

К внутрилинейному подбору в широких масштабах переходят, как уже было сказано, начиная с третьего поколения, применяя инбридинг на родоначальника в степенях IV—III, IV—IV, I—III, I—IV. Именно на этой стадии, когда имеется уже не менее двух поколений взрослых животных (сыновья, внуки)', относящихся к двум-трем ветвям, образовавшимся от родоначальника, проводят апробацию линии. Как видно, инбридирование на родоначальника — не застывшая формула. При определенных условиях, когда в линии появляются животные, превосходящие родоначальника по своим продуктивным и племенным качествам, более эффективно, как показали опыты, применить инбридинг на выдающихся продолжателей того или иного поколения линейного разведения.

Итак, заводская линия в стаде поддерживается направленной селекцией до тех пор, пока будет выявлен более ценный продолжатель линии, который и становится, в свою очередь, новым родоначальником, способным обеспечить дальнейшее совершенствование данной популяции.

Появление в линии выдающихся животных, будущих родоначальников своих линий, возможно в любом поколении. Так, в черно-пестрой породе в линии Адема 197 родоначальниками новых линий стали два его сына, три внука, четыре правнука.

Конечно, со временем от многих производителей, потомков родоначальника, в породе остаются лишь матки и только единицы (в среднем 6%) дают производителей, которые сохраняют тип родоначальника. Это свидетельствует о том, что в линии идет расщепление.

Выведение заводской линии, начиная с поиска родоначальника и закрепления его генотипа в потомстве и кончая распространением линии с изучением ее сочетаемости

в межлинейных кроссах и выявлением продолжателей линии,— это творческий процесс, в котором селекционер выступает как главный конструктор, создатель новых линий, типов и пород животных. Это — основной творческий метод селекционера по совершенствованию продуктивных и племенных качеств животных при чистопородном разведении.

Ценность любой заводской линии определяется, прежде всего, ее генетической природой, генетическим своеобразием. Именно этим и обеспечивается ее четкая разграниченность от других линий в пределах данной породы (стада).

Поэтому отбор по линии должен быть дифференцирован, то есть отбор в пределах линии следует вести не только по показателям продуктивности, но и по типу, в целях закрепления в потомстве генотипа родоначальника. Только тогда каждая линия будет иметь свои особенности. Создание определенной степени генетической дифференциации внутри породы необходимо для поддержания оптимального уровня изменчивости (гетерозиготности), что, в свою очередь, обеспечивает высокую жизнеспособность потомства, полученного от кросса таких заводских линий (внутрипородный гетерозис).

Конечно, племенное значение заводской линии не исчерпывается генетическим преобразованием линейных животных и повышением их продуктивных качеств лишь в данной популяции. Оно гораздо шире.

Являясь структурной единицей стада, заводская линия участвует в дальнейшем в межлинейных спариваниях с другими линиями, обеспечивая тем самым прогрессивное улучшение породы в целом, ее эволюционное преобразование.

Отсюда следует, что разведение по линиям — это особый, самостоятельный метод заводской работы, а не только лишь линейное разведение от одной особи с применением инбридинга, как это иногда упрощенно понимается. Поэтому очень важно понять, что, с точки зрения классической зоотехнии, разведение по линиям — это прежде всего система племенной работы, направленная на создание мужских линий и маточных семейств как качественно разнородных племенных групп в породе, а не просто линейное и тем более не родственное разведение «от лучшего». Нельзя отождествлять эти два противоположных по своему смыслу и содержанию понятия.

Селекционеру следует всегда помнить, что «накопление крови», то есть закрепление свойств выдающихся животных в их потомстве, не может быть достигнуто одним лишь род-

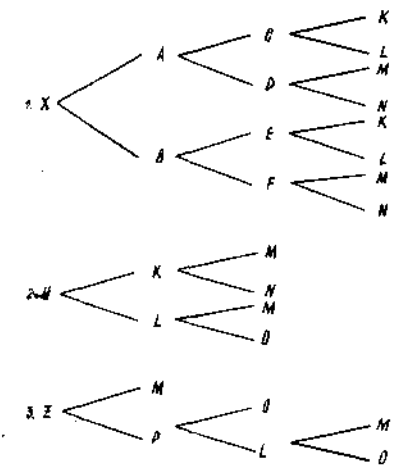


Рис. 9. Различные формы инбридинга (по Х. Ф. Кушнеру)

ственным спариванием даже с помощью самых тесных и продолжительных инбридингов, но без применения отбора. Это означает, что линия должна постоянно поддерживаться и формироваться целым рядом зоотехнических приемов, главными из которых являются отбор, подбор, выращивание.

В связи со сказанным следует уточнить, что в зарубежной литературе линейное разведение (лайнбридинг) понимается как разведение в умеренных степенях родства, при котором коэффициент инбридинга не превышает 15—20%; близкородственным* считается такое разведение, когда коэффициент инбридинга превышает 20%.

Существенные различия между разведением по линиям и другими формами инбридинга можно наглядно изобразить следующим образом (рис. 9).

Комментируя приведенные в работах Лэсли родословные, Х. Ф. Кушйер отмечает, что родители животного X являются двойными племянниками как по отцовской, так и по материнской линии, поскольку в обеих сторонах родословной у них одни и те же деды (K и M) и бабки (L и N).

* За рубежом под инбридингом понимают обычно спаривание только в первых двух степенях родства — кровосмешение (incest) и близкое (тесное) родство,—а умеренный инбридинг отождествляется обычно с линейным разведением (лайнбридинг), при атом родство далее пятого ряда предков не учитывается. В этой интерпретации лайнбридинг в своем узком понимании как внутрилипейное разведение не следует смешивать с разведением по линиям, под которым в советской зоотехнии понимается с и с т е м а племенной работы с породой.

В этом случае коэффициент инбридинга составит 0,125, а коэффициент генетического сходства животного X с любым из четырех предков будет равен 0,125. Родители животного Z являются полубратом и полусестрой, а животное У получено путем спаривания деда с внучкой.

Хотя интенсивность инбридинга (по Райту) для животных X, У и Z одна и та же, все же никто не станет говорить о животном X, что оно получено путем линейного разведения, поскольку его отец (A) и мать (B) родственны друг другу через четырех различных предков (C, Д, E, F), которые, как показывает родословная, могут принадлежать к четырем неродственным друг другу линиям (K.LMN). Раз животное X получено на основе четырех родоначальников, то это не что иное, как разведение по линиям.

В то же время родословные Животных У и-Р представляют собой типичные примеры линейного разведения (лайнбридинга) на одного производителя M. К тому же, хотя оба животные (У и Z) инбридированы в одинаковой степени (12,5%), генетическое сходство между Z и M выше, чем между У и M.

Главное преимущество разведения по линиям заключается в том, что при этом методе обеспечивается близкое генетическое сходство с родоначальником значительного числа линейных потомков и в то же время, несмотря на инбридинг, удается избежать очень высоких коэффициентов инбридинга, которые обычно приводят к инбредной депрессии.

Наглядное представление о соотношении коэффициентов инбридинга и генетического сходства при разных формах, инбридинга дает рисунок, приведенный Х. Ф. Кушнером из работы Лэсли (рис. 10).

Сопоставление коэффициентов инбридинга и генетического сходства при лайнбридинге показывает, что генетическое сходство потомства с родоначальником № 5 (первая родословная) составляет 42%, оно почти такое же, как сходство отца с сыном (50%), хотя в этом случае предок № 5 по отношению к животному X является только прадедом и коэффициент инбридинга составляет всего 0,125%.

В первых трех родословных наблюдается незначительное возрастание гомозиготности при достаточно высоком генетическом сходстве с родоначальником № 5.

Из приведенных данных вытекает, что лайнбридинг, понимаемый как метод разведения по линиям, дает возможность обеспечить достаточно высокое генетическое сходство

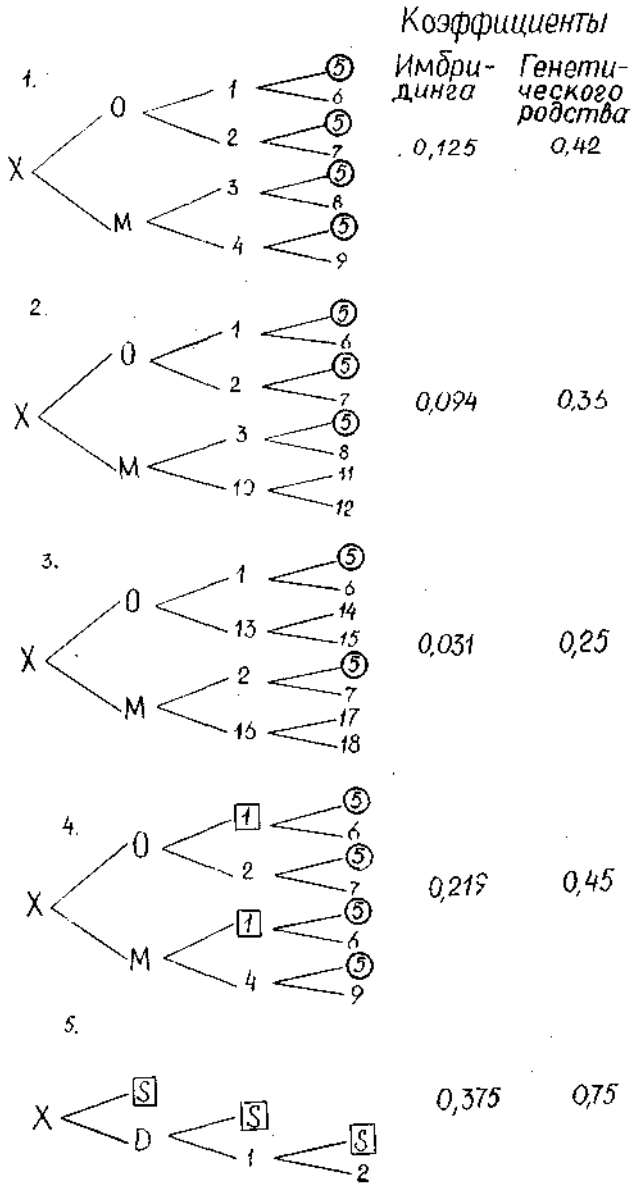


Рис. 10. Соотношение коэффициентов инбридинга и генетического сходства при разных формах инбридинга (по Х. Ф. Кушнеру)

с родоначальником без существенного наращивания коэффициента инбридинга.

Разведение по линиям как метод безусловно включает в себя не только подбор внутри линий (внутрилинейное разведение, или лайнбридинг), но и между ними, то есть кросс линий, поэтому племенная работа (отбор, подбор) ведется не только внутри линий (инбридинг), но и между линиями (кросс линий).

Отсюда главный фактор успеха при этом методе — не только и не столько инбридинг, сколько систематический отбор животных желательного типа, так как не все потомство родоначальника линии повторяет его полезные качества, не пригодных для целей селекции животных необходимо все время выбраковывать.

На роль близкого инбридинга при создании линий и их дальнейшем разведении, например, существуют по крайней мере две точки зрения: одни считают, что инбридинг типа I—II, II—I, II—II закрепляет наследственность, другие — наоборот, что он приводит к дифференциации, расщеплению генотипа.

Д. А. Кисловский, как известно, решительно высказывался в свое время по этому вопросу, считая тесный инбридинг мощным средством расщепления генотипа.

Вместе с тем следует признать, что вопрос о том, как вести линию — через инбридинг или без него, путем чередования родственного и неродственного спаривания или иным путем,— один из сложнейших в селекционно-племенной работе с породами при их чистом разведении.

Разведение по линиям решает две казалось бы несовместимые задачи — позволяет повышать однородность (гомогенность) животных, то есть получать животных с высокой устойчивой наследственностью, и в то же время сохранять в породе достаточную изменчивость (гетерогенность).

Важно понять, что спаривания, направленные на сохранение генетического сходства потомков с основателем линии, ведут одновременно и к возрастанию гомозиготности, что связано с рядом нежелательных явлений — инбредной депрессией, обеднением генотипа потомков в нисходящих поколениях, структурной перестройкой популяций. Вот почему в каждом отдельном случае применения инбридинга в заводской работе при разведении по линиям селекционеру надо правильно оценить применяемые системы спаривания и определить оптимальное соотношение этих двух процессов. Именно поэтому зоотехник-селекционер все время должен работать с родословными, анализировать их

(родословная — это «корни» популяции!), ведь линия как таксономическая единица немыслима без родственных связей: каждая ведется по двум, даже по трем родственным группам.

Из практики племенного дела известно, что закрепление в потомстве выдающихся продуктивных качеств осуществляется и путем аутбридинга с применением гомогенного подбора родительских пар по принципу «лучшее с лучшим дает лучшее». По-видимому, разведение по линиям при аутбредном чистопородном разведении приводит к более четкому «аддитивному эффекту»; в этом случае в популяции поддерживается определенный уровень гетерозиготности по генам аддитивного действия, что и создает гетерозисным особям определенное селективное преимущество, ведь гетерозиготность по многим локусам в общем-то и есть нормальное состояние генетической системы данного стада (Грудев, 1977).

При разведении по линиям аутбрядинг позволяет комбинировать ценные признаки и качества животных двух и более линий, укреплять конституцию и здоровье животных, повышать их продуктивность.

Аутбредный подбор, например по фенотипическому сходству (типу), позволяет достичь определенного прогресса в популяции за счет создания линий и семейств, так называемых открытых линий. Однако, и это очень важно, он не гарантирует одновременного возрастания генетического сходства животных. Это возможно лишь тогда, когда отбор и подбор по типу проводятся с учетом происхождения животных, то есть их родственных связей. В этом случае, при инбридинге, спариваются животные не только сходные по типу, но и идентичные по происхождению. Отсюда возрастание фенотитшческого сходства влечет за собой и возрастание генотипического сходства.

Кроме этого, обычный аутбредный подбор не дает возможности закрепить ценные качества ведущего производителя в стаде, так как при этом его кровь «растворяется» в многочисленных поколениях (говорят — линия «ушла в матки»). Для избежания этого селекционеры периодически замыкают родословные, используя для . этого умеренный инбридинг на родоначальника.

Дело в том, что нередко выдающиеся качества производителя выявляются в *его* потомстве тогда, когда его уже нет в живых. Вот тогда и возникает необходимость усилить его влияние через лучших потомков. В этих целях и применяется умеренный инбридинг по типу III—IV, IV—III или

чаще всего IV—IV («возврат на родоначальника»). Такое родственное спаривание не опасно, оно лишь незначительно повышает гомозиготность, увеличивая в то же время генетическое сходство пробанда с родоначальником, что и позволяет получать в дальнейшем более выравненный селекционный материал в типе родоначальника.

Именно этим путем чаще всего пытаются поддержать высокий коэффициент родства с высококлассным самцом-производителем либо с высокопродуктивной маткой.

В этом плане особый интерес вызывают исследования Н. З. Басовского (1975). Проведенные им анализы показали, что наиболее эффективной моделью получения препотентных быков является многократный инбридинг в умеренных степенях на ограниченное число выдающихся предков. Такой метод способствует повышению генетического сходства потомков с предками при небольшом возрастании гомозиготности, а следовательно, он не связан с инбридинг-депрессией. К тому же в последнее время выяснено, в частности, что при инбридинге повышается гомозиготность и по тем генам, которые определяют препотенцию. Учитывая доминантный характер этих генов, возникает возможность* путем применения инбридинга создавать ценных препотентных в племенном отношении производителей.

Используя метод разведения по линиям с периодическим применением умеренного инбридинга, например в свиноводстве, известные советские селекционеры Л. К- Гребень, Д. И. Грудев, В. Г. Козловский, Ф. К- Почерняев и другие добились выдающихся результатов. Именно таким методом выведены известные линии в крупной белой породе, например Леопард 8527, так в свое время был получен родоначальник хряк Сват 4659, чемпион ВСХВ.

Хорошей иллюстрацией такого приема использования инбридинга может служить ставший уже классическим пример селекционной работы В. Г. Козловского в племенном заводе «Никоновское» (Московская область), связанной с внутрилинейным «чистым» разведением линий в умеренном и отдаленном родстве в процессе их кольцевания (кольцевое спаривание). Внутрилинейное разведение по типу кольцевания линии может быть использовано и при трехлинейных кроссах.

Умелое применение родственного спаривания в умеренных степенях имеет порой решающее значение в селекции.

В молочном скотоводстве, например, установлено (Басовский и др., 1977), что родственное спаривание является

эффективным методом выведения высокоценных племенных быков (табл. 2).

По данным автора (табл. 2), из 125 наиболее высокопродуктивных коров опытной станции «Вяндра», содержание жира в молоке которых составляет 4,2% и выше, 80 голов, или 64%, получены путем родственного разведения. Если среди производителей, полученных путем кросса линий, выявлено около 20% улучшателей, то среди инбредных быков 40—-50%.

При этом лучшие результаты были получены по группе быков, многократно инбредированных в умеренных степенях на ограниченное количество выдающихся предков. Из 40 производителей-улучшателей по проценту жира оказалось более 50% (табл. 2).

Таблица 2

Количество быков-улучшателей, полученных различными методами родственного спаривания
(по Н. З. Басовскому)

Методы выведения производителей	Стада, в которых получены быки	Всего быков	Процент улучшателей
Многократный инбридинг в умеренных степенях на нескольких предков	«Вяндра»	27	59
	«Лесное»	13	54
Инбридинг в умеренных и близких степенях на одного предка	«Вяндра»	16	31
	«Лесное»	19	16

Этим примером еще раз подтверждается преимущество такого метода как способствующего повышению генетического сходства потомков с предками за счет многократного повторения их генотипа при сравнительно небольшом возрастании гомозиготности. Отсюда одной из острых проб: лем селекции является разработка наиболее эффективной модели родственного спаривания, обеспечивающей оптимальное решение конкретных задач селекции.

В настоящее время у нас в стране накопилось достаточно экспериментального материала, свидетельствующего о том, что наибольшего эффекта при использовании инбредных животных можно добиться путем применения аутбредных (неродственных) подборов.

Неродственные кроссы, в зависимости от того, какие спариваются животные — инбредные или аутбредные,— разделяются (Ы. А. Кравченко) на следующие варианты (рис. II):

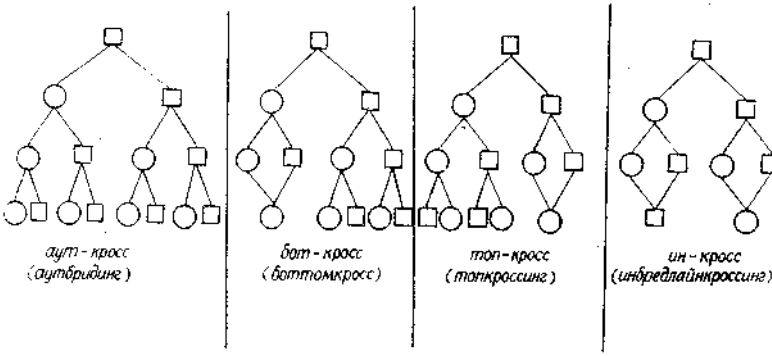


Рис. 11. Модели аутбредных кроссов

1. Ауткросс (аутбредная маткаХаутбредный производитель) применяется в товарном животноводстве как наиболее простой метод спаривания в целях предотвращения инбридинга.

2. Топкросс (инбредный произзодительХаутбредная матка) используется для внутрипородного гетерозиса.

3. Боткросс (инбредная маткаХаутбредный производитель) применяется для освежения крови главным образом в коневодстве по принципу «матка — инбред, производитель — аутбред».

4. Инкросс — это получение аутбредного животного от такого спаривания, в котором и мать, и отец являются инбредными, но не родственными между собой.

Считается, что аутбредные подборы оказываются наиболее эффективными, когда скрещиваемые линии дифференцированны, ибо высокая степень выраженности генетической или генеалогической дивергенции линии обеспечивает их наследственно обусловленную специфическую сочетаемость (специфическая комбинационная способность скрещиваемых линий). При этом программы селекции, рассчитанные на максимальное проявление эффекта специфической комбинационной способности (СКС) при аутбредных подборах, оказываются особенно эффективными по тем селекционируемым признакам, которые в большой степени подвержены действию инбридинга. В коневодстве применение аутбредных подборов при совершенствовании чистокровной верховой породы показало, что наиболее эффективной моделью является инбредлайнкроссинг — 1-1,8% победителей призов, затем следует боттомкроссинг — 10,2, топкроссинг — 8,6, аутбридинг — 7,4% (Пэрн, 1977).

Если при кроссах линий спариваются животные неродственные, то такие кроссы аутбредные; если же спариваются животные, родственные по каким-то предкам, то эти кроссы называют инбредными (стипкроссинг).

При кроссах родственных линий выделяются следующие инбридинги по направлению:

Усиливающий

I вариант — на родоначальника, или продолжателя линии отца;

II вариант — на предков из исходной линии отца.

Обогащающий

I вариант — на родоначальника, или продолжателя линии матери;

II вариант — на предков из исходных линий, к которым принадлежит мать.

На посредника,

то есть на представителей третьей линии.

Усиливающий инбридинг характеризуется тем, что общий предок является представителем линии, к которой принадлежит отец, в то время как мать относится к другой линии. В этом случае влияние отцовской линии на формирование генотипа пробанда значительно усиливается. Обогащающий, инбридинг ведется на представителя линии матери.

В зарубежной литературе, как было отмечено выше, разведение по линиям как метод определено понятием лайнбридинг (как синоним умеренного инбридинга) и все выдающиеся качества полученных животных объясняются лишь инбридингом. Это неправильно.

Надо иметь в виду, что при инбридинге IV—IV (умеренный инбридинг) влияние родоначальника составляет лишь $У_8$ (12,5%) наследственности пробанда,я 87,5% его наследственности — результат влияния остальных 14 предков того же ряда родословной, в котором фигурирует сам родоначальник.

Действительно, чтобы применить при межлинейных кроссах умеренный инбридинг для закрепления ценных особенностей родоначальника (возврат на родоначальника), нужно предварительно произвести значительное количество неродственных спариваний. Инбридинг III—III, например, будет уже седьмым по счету спариванием, так как ему предшествуют шесть аутбредных (неродственных) спариваний (кросс линий). При инбридинге IV—IV предшествую-

щих спариваний будет уже 14, а сам инбридинг возможен лишь в 15-м спаривании.

Отсюда следует, что в основе метода разведения по линиям лежат все же кроссы линий (аутбредное спаривание) при одновременном применении однородного подбора в пределах линий и на определенном этапе умеренного инбридинга.

Следует однако учесть, что кроссирование линий в заводских породах, как указывает О. А. Иванова, не ведет к повышению гетерозиготное™ потомства, так как в пределах породы в той или иной степени идет стихийный инбридинг и все животные в породе находятся, по существу, в той или иной степени родства. В голландской породе скота например, кросс любых из 10 линий, происходящих от Адема 197, сопровождается инбридингом на этого производителя (Иванова, 1969). Кросс линий ведет одновременно к систематическому дрейфу генов из одной линии в другую, из субпопуляции — в породу.

Пользуясь примерами из книги М. Г. Спивака, проиллюстрируем приемы создания и ведения известных линий с использованием инбридинга в разных степенях как при внутрилинейном разведении (простой инбридинг), так и при межлинейных кроссах (комплексный инбридинг).

В приведенной ниже родословной (рис. 12) быка Кулика 1592 черно-пестрой породы был применен инбридинг в степени III—III, от 72 его дочерей в четырех хозяйствах Ленинградской области надоено за первую лактацию в среднем по 4164 кг молока 3,97%-ной жирности. Бык Ку-

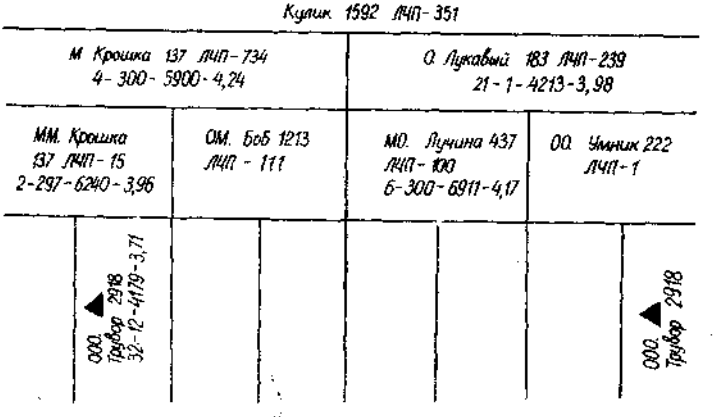


Рис. 12. Родословная быка Кулика 1592 ЛЧП-351 (инбридинг III—III на быка Трувора 2918)

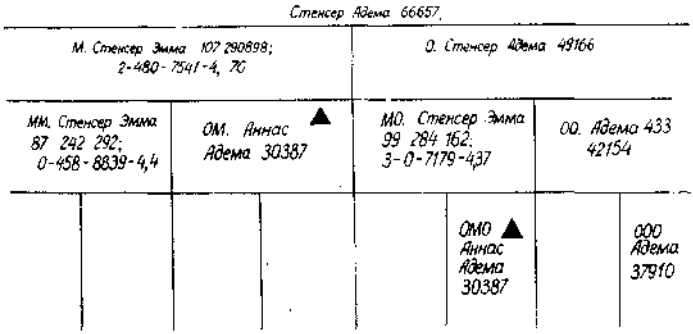


Рис. 13. Родословная быка Стенсера Адема 66657 ЛЧП-316 (инбридинг II—III на быка Аннас Адема 30387)

лик — родоначальник новой линии, его дочери превышали удой матерей на 304—452 кг, а по содержанию жира — ва 0,21—0,22%.

Родоначальник другой новой высокопродуктивной линии бык Стенсер Адема 66657 выведен (рис. 13) путем родственного спаривания в степени II—III на выдающегося родоначальника быка Аннас Адема. От 67 его дочерей получено в среднем за первую лактацию по 4096 кг молока жирностью 3,84% — на 497 кг больше, чем у коров-матерей.

Примером удачного сочетания различных линий служит родословная быка симментальской породы Салата 979, который по отцовской стороне родословной относится к известной линии быка Мергеля 2122 (ЧС—266), а по материнской — к другой знаменитой линии быка Лорда 231 (КС—62). Родословная Салата 979 (ЦС—452) насыщена животными, обладающими высокой продуктивностью, сыновья Мергеля (бык Аскет) и Лорда (бык Лог) дали дочерей со средним удоем 5684 кг (Л6 дочерей) и 5665 кг (13 дочерей).

Проследим, как распространялось при помощи инбридинга влияние в черно-пестрой породе родоначальника жирномолочной линии Адема 19722231.

Знаменитый родоначальник Хильтес Адема А 37910 был получен в сочетании с другими линиями в результате инбридинга III—II на Пиэта. Бык Рудольф-Ян 3455 (правнук Адема 197) — родоначальник другой линии — был получен в сочетании с другими линиями с использованием инбридинга по типу V—VI на Атлеста. Применяя инбридинг на Адема 197 или его потомков, выявили четыре но-

вых родоначальника, а всего создали 10 линий, из них 4 при внутрилинейном разведении (в том числе две линии с использованием близкородственного спаривания, другие две — умеренного инбридинга).

Использование инбридинга при ведении линии в племенных стадах может быть нацелено не только на родоначальника линии и на его продолжателей — сыновей, внуков, правнуков, но и на высокопродуктивную родоначальницу известного семейства.

Известна выдающаяся роль родоначальниц семейств, их ценной наследственности при создании продолжателей высокопродуктивной линии быка Мергеля 2122.

Для закрепления выдающейся наследственности коров — родоначальниц семейств, при выведении продолжателей линии использовался, как правило, инбридинг. Именно таким методом был получен бык-производитель 'Баз— продолжатель линии Мергеля.

Хорошим примером умелого использования инбридинга (III—III) для получения рекордисток может служить также родословная рекордистки коровы Куколки 838 (рис. 14).

Интересная племенная работа проводится в госплемзаводе «Молочное», где в родословных 96 рекордисток имеются 48 (50%) инбредных коров. При этом наиболее эффективным оказался (Лобанов, 1981) тесный инбридинг. Так, при инбридинге III—Н на быка Боукеса 62761 СВГП-—121 (линии Аннас Адема 30587) получена корова

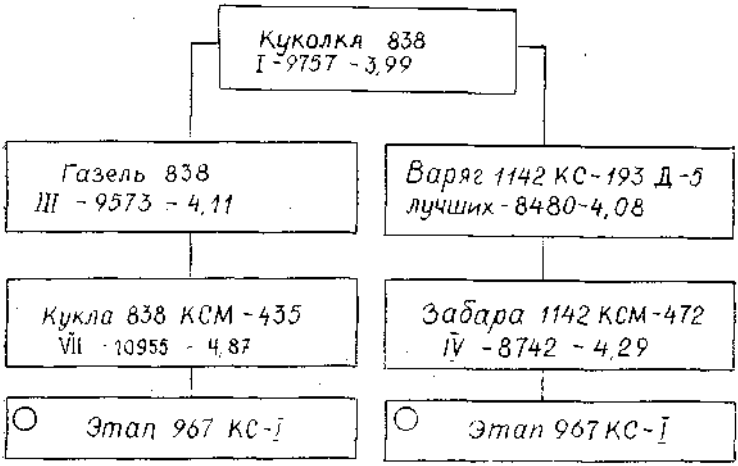


Рис. 14. Схема подбора при выведении рекордистки симментальской породы Куколки 838 (инбридинг III—III на быка Этапа 967 КС-I)

Муфта 1008, удой которой по III лактации (305 дней) составил 9705 кг молока жирностью 3,52%, а от коровы Уфы 3386, инбридированной (II—II) на быка Глобуса 55736 СВГП — 86, по IV лактации (305 дней) надоено 9638 кг молока жирностью 3,71%. Корова-рекордистка Мазайка 896 того же стада, давшая по VIII лактации за 305 дней 11350 кг молока, также получена путем инбридинга IV—III на Анштурма 53 и IV—V, VI—VII на Индера 191.

Следует учесть, что поддержание в линии невысокой степени родства возможно лишь при наличии в ней нескольких неродственных групп семейств. При этом чем больше количество таких семейств, тем больше возможность поддержать в линии относительно невысокую степень инбридинга. Расчеты показывают, что если, например, хотят поддержать неродственность до V—VI поколений, то линии с самого начала должны состоять не менее чем из 10 неродственных групп (семейств).

М. Ф. Ивановым при создании новой породы в пределах каждой линии было создано несколько неродственных семейств маток, отличающихся определенными качественными показателями.

Так, первая линия Аскания 1 и вторая Задорного закладывались на разных родоначальниц. При этом матки, входящие в линию Задорного, были неродственны хрякам и маткам линии Аскания. Именно это позволило в течение определенного времени применять разведение «в себе» в рамках линии с использованием различных степеней инбридинга для закрепления желательных качеств в каждой линии.

В дальнейшем однако, при разведении по линиям, был применен более умеренный инбридинг и в основном аутбредный подбор, чтобы сохранить высокую жизнеспособность и продуктивность животных в линии.

Конечно, степень применяемого инбридинга будет зависеть (что касается породы в целом) от величины популяции, количества линий и семейств в данной породе. Чем больше линий в породе, тем больше возможностей избежать тесного инбридинга. По расчетам.О. А. Ивановой (1969), если, например, в породе 15—16 линий, то «автоматический» инбридинг возможен лишь в IV—V поколениях.

Последействие инбридинга при внутрилинейном разведении* зависит как показали исследования, от располо-

* Внутрилинейное разведение — это спаривание между собой животных, представителей одной линии, то есть когда и отец, и мать пробанда имеют .одного и того же предка по мужской линии.

жения повторяющихся предков в родословной пробанда, а оно может быть разным. .

О. А. Иванова (1969) выделяет четыре возможных типа расположения общего предка, а отсюда четыре типа инбридинга:

Первый тип — отец и мать пробанда являются представителями одной линии. В этом случае за счет инбридинга повышается гомозиготность, но возможно проявление инбридинг-депрессии. По сути дела линия замыкается «в себе», не прогрессирует.

Второй тип — отец и мать пробанда представляют разные линии, но в родословной матери повторяется (через женских предков) родоначальник линии отца. Здесь можно ожидать эффекта от удачного кроссирования линий. К тому же гомозиготность пробанда возрастает слабее, а инбридинг-депрессия маловероятна.

Третий тип — отец получен в результате кросса с линией, к которой относится мать пробанда (удачный кросс линий). Здесь пробанд получен тоже путем инбридинга, но возможность депрессии ничтожно мала, так как отец и мать принадлежат к разным линиям.

Четвертый тип — отец и мать пробанда относятся к различным линиям, но оба родителя получены в результате кросса с третьей линией (С), поэтому опасности инбридинга нет, так как в генотипе пробанда участвуют три линии. Влияние линий отца и матери поддерживается отбором, а влияние третьей линии — инбридингом.

Инбридинг первого типа (тесный) используется на первых стадиях формирования пород, когда его применение — вынужденное мероприятие; инбридинг второго и третьего типов — чтобы поддержать сходство с родоначальником, а четвертого типа,— чаще всего в уже сформировавшихся породах.

Особую роль играют линии в определении структуры пород, их прогресса. Дело в том, что та или иная генеалогическая структура характерна не только для малых популяций (стад), но и для более крупных популяций, внутрипородных типов, породных групп, а также для пород в целом. Конечно, более современной генеалогической структурой отличаются прежде всего заводские породы, и в первую очередь те из них, с которыми ведется длительная целенаправленная племенная работа,— черно-пестрая порода скота, крупная белая порода свиней, каракульская порода

овец, чистокровная верховая и орловская рысистая породы лошадей и др.

Коневоды, например, считают, что ряд мировых пород—чистокровная верховая, орловская рысистая — в своем историческом развитии достигли стадии относительной стабилизации генеалогической структуры и их дальнейшее совершенствование в заданном направлении проводится в рамках существующего генофонда. Однако в настоящее время возникает необходимость доведения их до оптимальной генеалогической структуры.

Предлагаются различные модели оптимальной генеалогической структуры породы. Одна из таких моделей (Сорокина, 1977) основывается на четкой дифференциации линий, учете их разнокачественности. В этих целях предусматривается выделение в породе лучшей высокоценной линии (лидирующей) —30—50% поголовья породы, а также второй, третьей и т. д. линий, расположенных по рангу с учетом их качества и количественного состава животных. Ранжирование линий производится с учетом ценности каждой из них — относительная численность поголовья в линии снижается по мере снижения ценности животных, ее составляющих.

Дальнейшее развитие линий осуществляется с учетом их качества и положения в ранге. Основное направление в селекции — сочетание лучших линий (1Х2; 2Х1) по принципу «лучшее с лучшим» («золотой кросс»). В дальнейшем возможно применение умеренного инбридинга (в III, IV рядах) на комплекс «золотого кросса» или внутрилинейный подбор с простым инбридингом на родоначальника 1-й линии. Нижестоящие по рангу линии развиваются только в кроссах с животными вышестоящих линий.

Для избежания более тесного инбридинга и обогащения генофонда линий предусматривается их ротация по определенной системе: 1-я линия, развиваясь наиболее интенсивно, выделяет две ветви, из которых формируются новые линии— 1-я и 2-я, а бывшая 2-я отодвигается на третье место, 3-я — на четвертое, 4-я уходит в матки. В результате происходит закономерная смена родоначальника породы и начинается новый цикл ее развития на более высоком качественном уровне.

Анализ генеалогической структуры ведущих пород мира показывает лидирующее положение в породе отдельных выдающихся родоначальников линий, развитие которых определяет уровень оптимальности генеалогической структуры в целом.

В американской рысистой породе, например, это жеребцы ведущих линий — Воломайта (40%) и Скотленда (35%); в русской тяжеловозной породе это линии жеребцов Караула и Ларчика, составляющие среди заводских жеребцов семи линий породы около 50%; в структуре голландской породы крупного рогатого скота это линии Аннас Адема (54,7%), Хильтес Адема (26,4%), в то время как остальные линии составляют всего 18,9% по бычьему составу породы.

Далека от оптимальной структуры и орловская рысистая порода, где ни одна из линий не занимает более 20% поголовья, а две самые многочисленные линии (Барчука и Ловчева) составляют вместе всего 33% по жеребцам конных заводов 1971 года (Сорокина, 1977).

Ведущие селекционеры-коневоды подчеркивают, что указанные модели оптимальной генеалогической структуры породы не гарантируют ее автоматического совершенствования, они лишь указывают на основные оптимальные направления работы, с породой и с каждой линией в отдельности с учетом их относительной ценности и уровня развития. Одновременно отмечается, что ведение селекции в рамках оптимальной генеалогической структуры породы позволяет достичь высокого генетического сходства с выдающимися животными при относительно низком уровне возрастания гомозиготности (2,5—4,5%), что обеспечивает высокую эффективность племенной работы с породой.

В качестве оптимальной генеалогической структуры рекомендуется (Сорокина, 1977) иметь в породе уровень генетического сходства с ведущим родоначальником генеалогического комплекса R_{xv} =20—25%, со вторым родоначальником комплекса R_{Xv} =15—20%, при инбридинге F, =2,5-4.5%.

Сказанное выше можно проиллюстрировать примером развития в американской стандартбредной породе двух современных лидирующих линий — Воломайта и Скотленда, в которых ведущим родоначальником является знаменитый жеребец Питер Тэи Грейт. Анализ родословных указанных жеребцов показывает, что довольно высокое (20%) генетическое сходство лидирующих жеребцов с родоначальниками линий поддерживается за счет умеренного инбридинга, средний коэффициент которого по основным трем линиям в III, IV и V поколениях составил всего 3,8%.

Роль лидирующих линий в создании выдающегося современного производителя американской стандартбредной породы Невель Прайд (рекорд 1,54 ^{4}/s мин на милю —

1609 м) можно показать на примере анализа его родословной.

В этой родословной в качестве фундамента числится (в IV—VI рядах родословной) генеалогический комплекс Питер Тэи ГрейтХАксворти, а в ближайших рядах (II ряд) родословной — имена жеребцов лидирующих линий (Скотленд и Воломайт), кросс которых (ВоломайтХСкотленд) ляжет в качестве нового комплекса в основу будущих поколений.

Особое значение в селекции имеет подбор, направленный на максимальное использование эффекта аддитивного (суммарного) действия генов.

В коневодстве например, при совершенствовании быстроаллюрных пород лошадей максимальный эффект аддитивного действия генов достигается (Пэрн, 1977) прежде всего за счет использования производителей и маток высокой племенной ценности в подборах с применением комплексного инбридинга только на выдающихся по генотипу предков, то есть на предков, выдающихся по качеству потомства, которое от них получено.

Так, в чистокровной верховой породе лошадей при использовании инбредных производителей разной племенной ценности (лучших и худших) было получено в подборе при инбридинге от 0,3 до 3,1,2%: от лучших жеребцов — почти 15% потомков победителей международных и традиционных призов, а от худших — лишь 5,6%; при инбридинге от 3,12 до 9,3%: от лучших жеребцов — 8,7% потомков победителей призов, от худших 0,0% потомков; при топкроссинге: соответственно 12,4 и 3,2%; при инбредлайнкроссинге — 15,9 и 2,5%).

Приведенные данные весьма убедительно показывают, что эффективность подбора определялась, в данном случае, в основном племенной ценностью производителей, а не специфической линейной сочетаемостью, так как в потомстве лучших (высоко оцененных по качеству потомства) инбредных производителей не отмечалось преимущества по какой-либо модели подбора и в то же время имелась существенная разница в классе потомства лучших и худших производителей, независимо от системы подбора (Пэрн, 1977).

Возможность использования аддитивного эффекта находится в прямой зависимости от возрастания генетического сходства используемого производителя с его выдающимися предками, независимо от типа подбора. Так, например при использовании инбредных производителей чистокровной

верховой порды, наибольшее число (20%) потомков, победителей международных и традиционных призов, было получено при подборе инбредных жеребцов к инбредным маткам — генетическое сходство от 32,8 до 62%; меньше потомков-победителей — 9,4%, получено от инбредного самца при спаривании его с аутбредными матками — генетическое сходство = 28—56%; еще меньше, 8,1%, при инбредлайнкроссинге — генетическое сходство = 23—25%; и, соответственно, 3,3% таких потомков при топкроссинге — генетическое сходство = 18,75%.

Из сказанного выше вытекает, что ценность родоначальника состоит не столько в его гомозиготное™, сколько в тех ценных наследственных факторах (аддитивных генах), накопленных в его генотипе, будь он даже гетерозиготным. Имено накопление аддитивных генов у родоначальника играет главную роль в развитии желательных признаков, что можно показать на следующем примере, взятом из работ О. А. Ивановой (1969).

Сравниваются два производителя, сходных по фенотипу. Оба превышают среднюю (М) по популяции на 4 единицы.

Предположим, что у первого производителя указанное превышение над средним показателем по стаду возникло за счет гомозиготности по аллелям А и В, а у второго за счет накопления четырех разных аллелей в гетерозиготном наборе — А, В, С, Д.

Генотип первого производителя равен АА ВВ ее dd, второго — Аа Вв Сс *Rd*. Учтем при этом, что превышение производителей над популяцией обеспечивается за счет четырех аддитивных генов, каждый из которых увеличивает продуктивность на единицу.

В первом случае, при спаривани первого производителя с рецессивными матками, будет получено однородное потомство (Fi) с генотипом Аа Вв сс dd, превышающее среднепопуляционную (М) по продуктивности на две единицы. Все потомство, будучи однородным, не требует отбора, но в нем нет выдающихся животных-продолжателей. В связи с этим на определенном этапе требуется применение инбридинга для возврата на родоначальника (IV—IV). Что касается потомства сына производителя (F_2), то оно превысит среднюю (М) всего на 1 единицу.

Потомство второго, гетерозиготного производителя будет более разнородным — всего 26 генотипов, превышающим М на 2 единицы. Однако среди этих генотипов будут и такие, у которых все четыре аллели доминантны — А В

С Д (Vie) и с набором рецессивных аллелей — а в с ё (Vi6), превышающие М по продуктивности на 4 единицы, то есть в два раза выше, чем в первом случае (2 единицы).

В последнем случае требуется жесткий отбор, но зато оставленная лучшая часть потомства повторяет лучшие качества производителя (без инбридинга).

Использование особей А В С Д позволяет получить в F_2 выдающихся животных, препотентных по доминантным аллелям и сохраняющих свое преимущество и дальше, в «линии», в то время как генотип первого, гомозиготного производителя, уже утерян.

В приведенном примере оба производителя условно уравнены по фенотипу — оба превышают среднюю на 4 единицы.

Если допустить, что второй производитель был бы тоже гомозиготным по всем локусам (АА ВВ СС ДД), то его влияние на потомство было бы вдвое лучше — на 8 единиц, а не на 4 (АА ВВ).

В последнее время были разработаны методы, позволяющие контролировать уровень гомозиготности в инбредной популяции, чтобы бесконтрольное нарастание гомозиготности не сопровождалось тяжелыми случаями инбредной депрессии, как это имеет место при стихийном инбридинге, особенно в свиноводстве.

Отдельные исследователи (Мещеряков, 1977; Тихонов, 1967; Яковлев, 1977) установили, что фактические изменения уровней гетерозиготности по многоаллельным локусам при инбридинге часто не соответствуют теоретическим прогнозам.

Одной из причин такого положения является, несомненно, то, что.до настоящего времени инбридинг у сельскохозяйственных животных недостаточно изучен на генном уровне, без чего трудно делать выводы из имеющегося опыта (Машуров, Сороковой, 1977).

Роль инбридинга в нарушении равновесия в линии можно проиллюстрировать примерами анализа по маркерным генам генотипов быков-производителей симментальской породы на племзаводе «Еланский» (рис. 15).

Проведенный анализ показал (Машуров, 1977), что в зависимости от степени родства спариваемых животных ген предка, на которого ведется инбридинг, наследуется в нескольких вариантах: инбредные потомки вовсе не наследуют маркерных генов предка (рис. 15, а), они наследуют один из двух альтернативных аллелей (рис. 15, б), повторяют генотип гетерозиготного предка (рис. 15, в) или на-

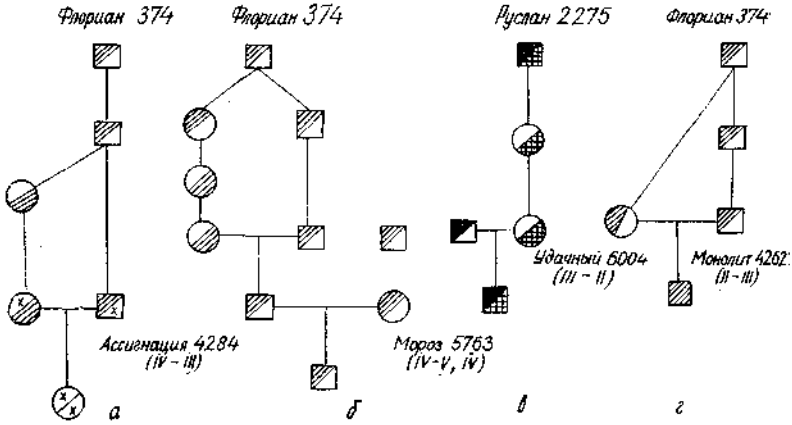


Рис. 15. Маркерный анализ при применении инбридинга различных степеней на родоначальника линии быка Флориана 374 (по А. М. Машурову)

следуют маркерные аллели предка в гомозиготном состоянии (рис. 15, г).

Из приведенных родословных коровы Ассигнации (а), быков Мороза (б), Удачного (в), Монолита (г) видно, что гены родоначальника ведущей линии в симментальской породе скота, быка Флориана 374, по маркерному аллелю 0_3 Q A?, *E*\ F' JJ, наследовались при инбридинге различно. Так, инбредная в степени IV—III корова Ассигнация 4284 не унаследовала В-аллелей своего предка; бык Мороз получил маркерный аллель родоначальника в гетерозиготном состоянии, то есть получил лишь один из альтернативных аллелей предка 0_3 Q *k*\ *E*\ FT2, но не получил второго аллеля OiJ'Q[1]; бык Удачный воспроизвел генотип своего прадеда, получив его маркерные аллели от отца и от матери в результате инбридинга Удачного на Руслана в степени II—III; бык Монолит, инбридированный в степени II—III, унаследовал тот же маркерный аллель OsQAgE/F'JgKaK от матери, так и от отца, быка Аполлона, то есть получил его в гомозиготном состоянии.

Из приведенных данных (рис. 15) вытекает, что при разных степенях инбридинга наблюдаются противоположные тенденции: с одной стороны, повышается генотипическая однородность популяции (варианты в, г), с другой — имеет место расщепление генотипа вследствие преимущественной

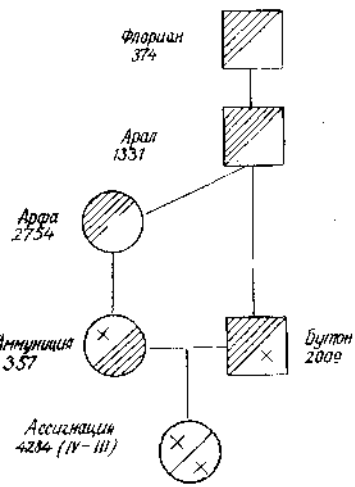


Рис. 16. Родословная инбредной коровы Ассигнации 4284

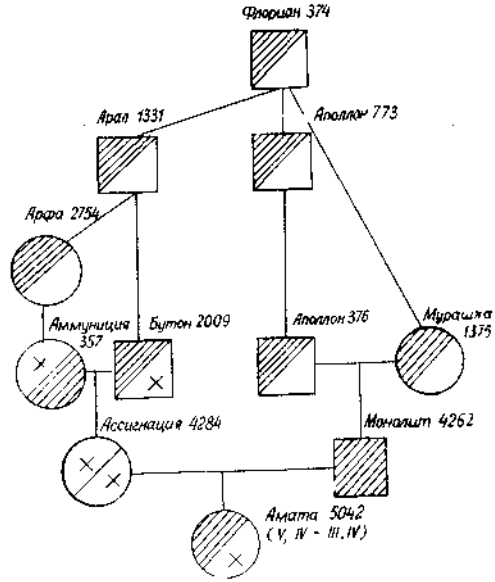


Рис. 17. Родословная коровы Аматы 5042

комбинации неидентичных аллелей при оплодотворении (вариант а).

Умеренный инбридинг (в данном случае, V, IV—III, IV) способствует также восстановлению у животных утерянного в прежних поколениях сходства с родоначальником. Проиллюстрируем сказанное на конкретном примере (Машуров, 1977), пользуясь следующими родословными коров Ассигнации 4284 и Аматы 5042 (рис. 16 и 17).

Отмеченные в указанных родословных условные обозначения (И (Sj) i\i. . . . .и т. д.) частот выявленных В-аллелей показывают, что утраченное коровой Ассигнацией 4284 ((2)) сходство с родоначальником, быком .Флорианом 374 (Н), восстановлено у ее дочери, Аматы 5024 (®), полученной от спаривания ее матери с инбредным быком Монолитом 4262 (ц).

Особого внимания заслуживает бык Монолит 4262, так как в его генотипе полностью повторяется (по В-системе) блок аллелей родоначальника линии (быка Флориана 374) — OsQA'zE'iF' J'_2.

Этот блок присутствует у всех бьжов данной линии, но в гомозиготном состоянии (OsQA^F/iF'Jj/OaC^'E'iF'^') он находится лишь у быка Монолита 4262, который инбридирован на родоначальника в степени II—III. В данном случае инбридинг обусловил высокое генетическое сходство пробанда (Монолит 4262) с родоначальником, более того, здесь можно говорить о полном восстановлении (реконструкции) в потомке генотипа родоначальника, Флориана 374.

Использование в селекции маркерных аллелей, как видно, имеет принципиальное значение для генетической аттестации линий, генеалогического анализа линий, а также пород в целом. Это имеет решающее значение в определении эффективности внутрилинейного разведения и межлинейного кроссирования.

Предполагается, что эффективность маркерного контроля объясняется тем, что гены, контролирующие хозяйственно полезные признаки, и гены, контролирующие синтез антигенов, белков и ферментов крови — их наследственных вариантов, расположены в одних и тех же хромосомах (кодоминантные* системы). По существу, маркерный контроль тем самым приравнивается к маркерной селекции.

Конечно же, надо иметь в виду, что получение Монолита 4262 (рис. 18), как и других ценных продолжателей линий — это результат не только и не столько применения инбридинга — инбридинг не самоцель,— сколько сопровождающего его целенаправленного отбора и подбора, нацеленного на повторение типа родоначальника. В этом единстве (инбридинг — отбор — подбор) и решаются основные задачи при линейной селекции.

Использование генетических маркеров для прогнозирования систем подбора позволяет в какой-то степени избежать инбредной депрессии при использовани инбридинга за счет подбора к ним коров гомо- или гетерозиготных по другим маркерам.

Использование электрофоретических и гемолитических тестов для изучения закономерностей наследования при инбридинге позволило более глубоко изучить его особенности.

Так, В. Я Мещеряковым (1977) путем изучения закономерности наследования эритроцитарных антигенов, тран-

* Кодоминирование — проявление у гетерозиготы Ai/A_2 признаков обоих аллелей; это появление у гибридов первого поколения (Fi) признаков аллелей того и другого родителя, выраженных в одинаковой степени и независимых друг от друга. По типу кодоминирования наследуются, в частности, группы крови животных и человека, различия строения белков, например гемоглобина или трансферрина, а так-><е ферментов.

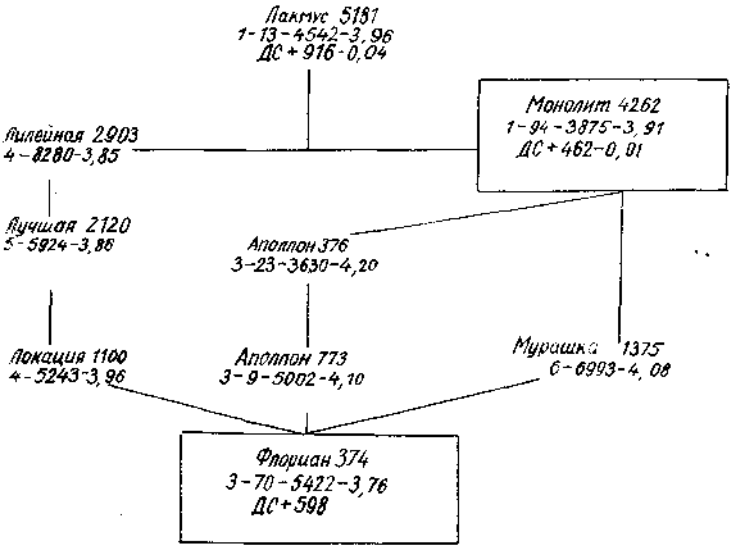


Рис. 18. Схема подбора с использованием инбридинга при выведении новой родственной группы быка Монолита 4262 (племзавод «Еланский» Воронежской области)

сферринов и гемоглобина, также было показано, что инбридинг не гарантирует получения только гомозиготных потомков. Для иллюстрации сказанного автор приводит родословные быка Моха и коровы Волокуши:

Мох O_1 T_1 G'K'/O_1 T_1G'K								Волокуша BGE$_2'$G'O'/G A' E$_2'$							
				Верный $O_1T_1G'K'$/—								Верный			
—		—		Воротка O_1T_1G' K'/—				Воротка O_1T_1G' K'/—		—		Воротка O_1T_1G' K'/—		—	
—	—	—	Воротка O_1T_1 G' K'/—												

Приведенные родословные показывают, что бык Мох и корова Волокуша инбридированы на корову Воротку: Мох

в степени III—II (F* =6,25), Волокуша в степени II—II (F_x =12,5%). Но если в первом случае бык Мох унаследовал аллель в гомозиготном состоянии и оказался «огомозигоченным», то во втором случае получен иной результат — корова Волокуша не унаследовала ни одной феногруппы своего предка, на которого она была инбридирована.

Таким образом, бык Мох и корова Волокуша, имея одного и того же отца и инбридинг на одно и то же животное, резко различаются между собой по унаследованным аллелям.

Эти и другие примеры наследования аллелей разных локусов при тесном инбридинге свидетельствуют о том, что повторение в родословной одного и того же имени животного— общего предка,— не может служить гарантией того, что пробанд унаследует аллели именно этого животного. Отсюда следует также, что повторение имен животных в родословной не может служить надежным критерием для суждения о генетических последствиях при той или иной степени инбридинга, критерием для суждений о степенях инбридинга и последствиях, связанных с их применением.

Приведенные факты не без основания позволили В. Я. Мещерякову сделать вывод о том, что коэффициент С. Райта, видимо, показывает лишь теоретический «потолок» возможности проявления локусов в каждом конкретном случае, в то время как изучение полиморфных систем позволяет в определенной степени фиксировать зиготность пробанда при родственных спариваниях.

В связи с изложенным следует, по-видимому, подходить к инбридингу и его последствиям строго дифференцированно. Зоотехнической практике хорошо известны случаи длительного применения инбридинга без депрессивных явлений; известно также, что инбридинг-депрессия никогда не проявляется сразу, в первом поколении. Более того, трудно провести грань в степени проявления инбридинг-депрессии при различных степенях инбридинга; с другой стороны, не у всех инбредных животных, полученных при одной и той же степени инбридинга, проявляется инбридинг-депрессия.

Учитывая вышеизложенное, селекционерам, работающим в стадах, которые разводятся по типу «замкнутых» популяций, следует, по-видимому, учесть, что наличие родственных спариваний в таких популяциях еще не означает, что они целиком могут быть подвержены инбредной депрессии, так как существующая возможность комбиниро-

ванных перестроек идентичных генов (перекомбинирования генов) в последующих поколениях и является тем «запасом прочности», который обеспечивает нормальное развитие инбредного организма, препятствует созданию летальных ситуации (Мещеряков, 1977).

Не следует ли в связи с этим согласиться с В Я Мещеряковым, что роль инбридинга, видимо, заключается не столько в закреплении гомозиготности, сколько в перекомбинации генетической информации, исходящей от общего предка? Еще проф. Д. А. Кисловский указывал, что инбридинг является одним из самых острых средств «расшатывания наследственности», а не средством «закрепления уже достигнутых результатов».

Дифференцированный подход к инбридингу как рази означает, что к этому сложному и острому приему селекции нельзя подходить однозначно, нельзя ожидать однозначных результатов при его применении. Он лишь гарантирует получение новых качеств, которые, однако, могут играть и положительную, и отрицательную роль как в жизнедеятельности организма, так и при оценке племенных достоинств пробанда.

В приведенном выше примере (рис. 19) было показано, что в одних случаях потомки наследуют аллели родона-

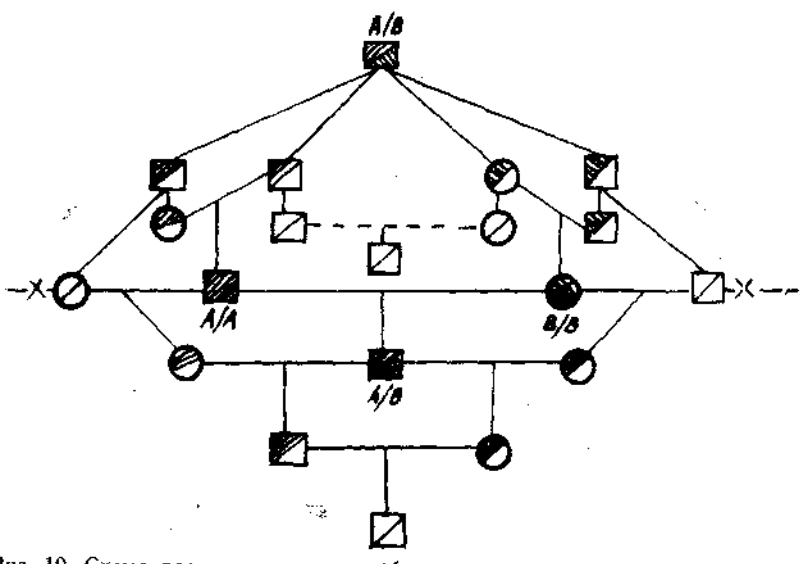


Рис. 19. Схема восстановления генотипа родоначальника с использованием инбридинга (по А. М. Мацурову)

чальника, в других наследуются разные аллели. Отсюда в первом случае — фактическая гомозиготность по локусам родоначальника увеличивается, во втором — нет.

Итак, нарастание фактической гомозиготности можно контролировать путем использования полиморфных систем. При этом установленный этим путем уровень гомозиготности (фактический) может не совпадать с коэффициентом инбридинга, вычисленным по Райту, который, будучи вероятностным показателем, отражает лишь статистическую закономерность, показывающую максимально возможный уровень гомозиготности.

Вот почему при одной и той же степени ожидаемой (по Райту) гомозиготности фактическая гомозиготность может быть разной.

К сожалению, пока не разработаны объективные методы, которые позволили бы оценить фактическую степень инбридированности не только на уровне популяции, но и по каждому животному в отдельности. В этом отношения наиболее перспективными в последнее время оказались иммуногенетические методы определения гомозиготности локусов, контролируемых кодоминантными системами групп крови и белковых фракций с генетически детерминированным полиморфизмом.

Использование антигенных факторов крови и полиморфных систем в селекции животных имеет отношение и к проблеме восстановления (реконструкции) генотипа родоначальника, пожалуй, одной из наиболее сложных проблем селекции, имея в виду, что инбридинг — это не всегда закрепление признаков родоначальника, но и расчленение его генотипа при- последовательном инбридировании. В этом отношении представляет особый интерес система восстановления генотипа, предложенная А. М. Машуровым (рис. 19), в которой генотип родоначальника сначала расчленяется на противоположные гомозиготные комбинации (А/А... В/В), а затем, на следующем этапе, восстанавливается в полученном потомстве (А/В).

В основе предлагаемой схемы лежит, применение метода родственного спаривания; на первом этапе — близких и умеренных степеней, иа втором •— более отдаленных степеней, с одновременным использованием генетических маркеров. По своей генетической сущности схема напоминает известный селекционерам прием «возврата на родоначальника», однако принципиальное отличие состоит в том, что использование генетических маркеров позволяет, как отмечает автор (Мащуров, 1977), «контролировать механизм

динамики наследования блоков аллелей» родоначальника по поколениям и тем самым сознательно регулировать весь процесс разведения по линиям, «сознательно управлять селекционным процессом».

*

В заключение надо сказать, что понятие, да и сам термин «линия», в современной зоотехнической литературе не уточнены и понимаются различными авторами не одинаково. Одни под линией понимают группу животных, происходящих от одного из отдаленных выдающихся предков по мужской линии (аналогично этому, семейство — по женской линии), другие считают «линией» потомство, инбридированное на какое-нибудь животное, отождествляя ее с понятием «кровная линия», или родственная линия. Это касается, как уже отмечалось выше, и распространенного в английской литературе аналогичного термина Hnebreeding, который необходимо в каждом случае дополнять понятием о линии, выяснять, есть ли это линия по предку или родственная линия, а это, как известно, не одно и то же. Отсюда неминуемая путаница в понятиях и постоянно возникающая необходимость уточнять, о какой же линии идеть речь.

В настоящее время, в условиях крупномасштабной селекции, возникает необходимость (Эрнст, 1982) в переосмысливании самого понятия «линия» как селекционно-генетической категории с позиций популяционной генетики.

Дело в том, что по общепринятой ныне методике подконтрольные животные при генеалогическом анализе относятся к той или иной линии на основе установления связи с определенным предком лишь с учетом крайне правой стороны родословной. При широком использовании искусственного осеменения это может привести, как справедливо считает Л. К. Эрнст, к массовому неконтролируемому инбридингу как следствие того, что многие быки-производители, формально относимые к определенным линиям, практически получены в результате кросса двух, трех, а то И больше линий. Анализ происхождения коров (17тыс. животных) в зоне Центральной станции искусственного осеменения (ЦСИС) показал, что 27,3% из них получены в результате умеренного, а 2,6% — тесного инбридинга. При этом инбредные коровы имеют удой меньше (на 200 кг), чем аутбредные сверстницы. В молочном скотоводстве в результате нечеткости ведения линий (бессистемное кроссирование линий) в настоящее время большинство быков-произвйди

телей не' являются чистолинейными. Поэтому особое значение приобретает анализ родословных тех животных, семя которых использовалось в хозяйствах данной зоны, и сопоставлять эти родословные с происхождением быков, которые используются в этой зоне в настоящее время и в будущем году — тогда можно избежать инбридинга ближе IV—IV (Эрнст, 1982).

Внедрение в практику животноводства крупномасштабной селекции **как системы племенной работы** (СЕЛЭКС) несколько меняет взгляд на роль и значение генеалогических линий, которые в условиях массового использования искусственного осеменения коров глубокозамороженным семенем лучших быков-улучшателей складываются сами по себе как недолговечные, короткие линии. Однако такие линии имеют исключительное значение в селекции, так как они получены в результате сочетания качеств лучших быков-улучшателей и лучшей части коров (быкопроизводящая группа) данной популяции. Отбор лучших коров — матерей будущих быков-производителей — не только из лучших стад, а из всей популяции, и массовая оценка быков по качеству потомства с максимальным использованием оптимального числа улучшателей — это краеугольный камень современной крупномасштабной селекции. Удачное сочетание качеств быков-улучшателей, показавших в испытании реальный улучшающий эффект, с высокопродуктивными особенностями быкопроизводящего маточного контингента — важнейший фактор генетического прогресса популяций в условиях интенсификации животноводства (Эрнст, 1982).

В результате этого планомерного процесса отбора быков-улучшателей в течение ряда лет и осеменения их спермой лучших коров-рекордисток и создаются отдельные, относительно однородные по своей природе и своеобразные по своим генетическим особенностям линии, значение которых в формировании генофонда будущих селекционируемых популяций, хорошо пригнанных к стандартным условиям промышленных технологий индустриализированного животноводства, трудно переоценить.

Перед селекционерами ставится вопрос (Эрнст, 1982), чем руководствоваться: принадлежностью быка-родоначальника к той или иной линии или реальными результатами его племенной оценки на лучшей части отобранных быкопроизводящих коров?

Произвольно также используется в зоотехнической литературе и практике термин «формальные линии»: для од-

них формальными являются длинные линии (родоначальник с IV по V ряд родословной), для других — короткие (родоначальник в 1 ряду родословной). Как быть?

В связи со сказанным выше возникает вопрос об оптимизации структуры породы, об управлении процессом ее изменения, что должно повысить эффект функционирования самой породы как динамичной системы, управляемой человеком (Эрнст, 1982). Переоценивается (Бегучев, 1982) роль и значение заводских, «длинных», линий и генеалогических, «коротких», линий в современной крупномасштабной селекции.

Спорным оказывается и вопрос о продолжительности (долговечности) таких линий. Уточняются основные зоотехнические критерии, которым должны отвечать линии в современном понимании, отстаивается право на существование «коротких» линий в том случае, когда родоначальник пробанда оказывается в первом ряду его родословной.

Ставится задача получить быка-лидера, а от него быков-потомков, принадлежащих к его линии. К такому быку-лидеру подбирают самых ценных коров, а затем, для закрепления выдающихся качеств родоначальника в его потомстве (линии), прибегают к инбридингу, чаще к близкородственному спариванию. Семенем отобранных быков разных линий осеменяются коровы товарных стад — именно здесь следует применять плановую ротацию быков разных линий (смена линий) во избежание неконтролируемого инбридинга. Само собой разумеется, что смена линий находится под строгим контролем селекционера, который следит за тем, чтобы сменяемые линии в товарном животноводстве не находились в родстве между собой. Только тогда ротация быков как важнейший племенной прием будет носить планомерный, а не стихийный характер.

Как видно, основным звеном новой системы становится выведение ценных племенных быков (улучшатели), полученных от высокопродуктивных коров быкопроизводящей группы, и создание на этой основе замкнутых (изолированные) заводских линий. Такие линии комплектуются не по родственным связям с родоначальником, как это практикуется обычно, а путем отбора нескольких генетических групп животных, сходных по селекционируемым признакам. Замкнутое разведение таких животных проводится путем однородного подбора с применением инбридинга и кросса линий. Быки разных изолированных линий, как правило, не имеют общих предков ближе, чем в четвертом ряду родословной, что позволяет избежать инбридинга (в степени

IV—IV *ш* теснее) при применении ротации заводских замкнутых линий на товарных стадах.

Поднятые вопросы непростые. Крайние точки зрения не способны решить столь сложную проблему племенного дела. Здесь не уместно упрощенчество, требуется время для обобщения накапливающегося материала. Важно лишь правильно понять, что крупномасштабная селекция «не ликвидирует возможность разведения по заводским линиям,, она лишь вносит в методику их создания существенные изменений,- касающиеся, главным образом, применения инбридинга» (Эрнст, 1982).

Оценившая создавшееся положение, Ф.Ф. Эйснер (1983) считает, что с позиций современной генетики возможны два пути создания линий в скотоводстве:

— систематическое применение умеренного инбридинга в целях «гарантированного» повторения в потомстве генотипа родоначальника, с одновременным объективным контролем степени генетического сходства «потомок-родоначальник» при помощи иммуногенетических методов по эритроцита рным антигенам, а также по белковым полиморфным системам-(крупный рогатый скот, лошади);

.— использование неаддитивного .наследования в целях создания сочетающихся линий за счет их интенсивного отбора и систематической проверки на комбинационную способность, как это широко применяется в птицеводстве, а в последнее время и в свиноводстве.

ИНБРЕДНАЯ ДЕПРЕССИЯ

Зоотехникам-селекционерам хорошо известно явление инбредной депрессии, которая отрицательно отражается прежде всего на витальных (жизненных) свойствах популяции — жизнеспособности, плодовитости, выживаемости, энерги роста, особенно при разведении скороспелых животных. Поэтому животноводы обычно избегают инбридинга или применяют его в ограниченном масштабе, остерегаясь его вредного влияния на большинство признаков продуктивности, а также появления в более тяжелых случаях различных дефектов — от бесплодия до уродств и мертворождений. Установлено, что сила проявления депрессии развития и продуктивности животных при инбридинге находится в прямой зависимости от его интенсивности и от продолжительности его применения. Наиболее опасен тесный инбридинг, умеренный же менее вреден; длительный многократный инбридинг опаснее, чем кратковременный, однократный.

. Не все виды животных одинаково переносят депрессивные явления; больше страдают от инбредной депрессий плодовитые виды — свиньи, птицы, меньше — крупный рогатый скот. Свиньи более чувствительны к инбредной депрессии, чем крупный рогатый скот; среди последнего менее чувствительны мясные породы. Депрессия от Инбридинга у крупного скота проявляется не сразу — он не то что устойчив к инбридингу, а просто у этого вида животных большой (5—7 лет) интервал между поколениями, в отличие от свиней (2 года), у которых инбредная депрессия проявляется быстрее.

В товарных стадах инбридинг недопустим, а там, где он все же применяется, его степень не должна превышать P = 5%,таккакинбредной депрессии подвергаются как раз Продуктивные (количественные) признаки, Наиболее ценные с экономической точки зрения (яйценоскость, скороспелость, удой). Отрицательные явления, связанные с при-

менением инбридинга в товарном свиноводстве и птицеводстве (многоплодные виды), хорошо известны. Отмечены они и при разведении животных других видов. В молочном скотоводстве например, установлено (Эрнст, 1982), что возрастание инбридинга на 1% ведет к снижению удоя в среднем на 32 кг и массы телят при рождении па 0,2 кг.

При массовом обследовании (1,5 млн. отелов) с помощью ЭВМ установлено (Эрнст, 1982), что частота мертворожденных телят при инбридинге повышается. По этим же данным, отход телят при умеренном инбридинге был в 1,5 раза выше, чем при неродственном спаривании, при близком — в 2 раза, а при кровосмешении — в 4 раза. Половая зрелость у инбредных телок наступала в среднем лишь на 412-й день, а у аутбредных — на 383-й день после рождения.

Опыт отдельных племзаводов свидетельствует о том, что спаривание в близком родстве (тесный инбридинг) в некоторых случаях приводит к весьма отрицательным последствиям. Так, по данным М. Г. Спивак (1979), в племзаводе им. В. И. Ленина Тамбовской области были выбраков;аны коровы Деталь 1577 и Полянка 865 по причине низкой молочной продуктивности и гибели их приплода. Обе были инбридированы на быка Монтера 5606 (линия Мергеля) в степени II—I (кровосмешение). Другая корова этого же племзавода Диктовка 2569, полученная в результате применения инбридинга в степени III—I, была выбракована из стада, так как принесла мертворожденного теленка.

На Белтсвильской опытной станции (США) было установлено (Вудворд, 1946), что при родственном спаривании крупного рогатого скота и свиней число покрытий,требуемое для наступления беременности, быстро возрастает с увеличением коэффициента инбридинга. В одном из опытов установлено, например, что для оплодотворения аутбредных свинок потребовалось в среднем менее двух случек, а инбредных — около пяти.

В птицеводстве считается, что каждые 10% повышения инбридинга снижают выводимость на 2%, яйценоскость на 4%, увеличивают смертность птицы на 5%. В соответствующих учебниках и учебных пособиях, научных трудах и других научных публикациях приводится немало данных различных авторов, свидетельствующих о вреде инбридинга.

Как известно, Ч. Дарвин в свое время обратил внимание на тот факт, что в результате применения родственного спаривания у потомков в ряду поколений накапливаются определенные отрицательные последствия инбридинга. Он

первый привлек внимание ученых к экспериментальному изучению последствий инбридинга у животных.

Именно в трудах Ч. Дарвина (1859, 1868, 1876) инбридинг впервые получил серьезное-научное объяснение.

" Многочисленные эксп-ерименты,л1роведенные_..._затем._на..._. сельскохозяйственных и лабораторных животных^ хотя порой и противоречивы в оценке полученных результатов, однако они дают основание считать, что при бессистемном и длительном инбридинге наступает, как правило, депрессия, которая в конце концов может привести к бесплодию животных и даже к полному вырождению стад^

Возможно, что отрицательные последствия инбридинга в некоторых случаях сильно преувеличены, однако независимо от этого тесный инбридинг, а тем более кровосмешение, конечно же, обоюдоострый прием — он может, как показывает опыт, сопровождаться поразительно успешными результатами, ас другой стороны, ошеломляющими неудачами, которые и в первом, и во втором случаях трудно предугадать, то есть, применяя инбридинг, нельзя сказать заранее, когда он будет полезным, когда вредным. ,

Отсюда определенная доля риска, на который всегда идет селекционер, применяя инбридинг. Степень.^Е.ска-у-величив1ается еще бод£&_если—иметь в~ виду,.....что нек-отерые недостатки, сопутствующие инбридингу, не заметны сразу, к тому же они могут вообще находиться в скрытом состоянии и до поры до времени не.проявиться/Дело в том, что депрессивные явления при инбридинге накапливаются медленно и их отрицательное действие обнаруживается со временем — в ходе смены поколений. Сравнивая действие инбридинга и скрещивания, Ч. Дарвин писал, что если скрещивание уже в 1 поколении сопровождается гетерозисом, то инбридинг дает относительно медленный, но аккумулирующий эффект.

Вот почему рано или поздно, в большей или меньшей степени тесный инбридинг (близкородственное спаривание) может дать о себе знать. В этом смысле задача анализа родословной как раз и состоит в том, чтобы своевременно определить степень риска намеченных родственных спариваний. Дело в том, что случаи проявления инбредной депрес^ сии в стаде, как правило, свидетельствуют о наличии в той_ или иной степени у некоторых животных летальных и полулетальных рецессивных генов.

Очень важно своевременно установить наличие таких генов, выявить животных-носителей этих генов (скрытое носительство).

Почему .же в одних случаях инбридинг дает исключительно полезные результаты, а в других приводит к вырождению инбредных особей?

Почему же родственное спаривание может принести вред и становится опасным для потомства далее в тех случаях, когда оба родителя как будто вполне здоровы и не обнаруживают никаких признаков вырождения или явных пороков?

Ключом для понимания всех основных явлений, встречающихся при применении инбридинга, может служить вскрытый генетическими исследованиями процесс возрастания гомозиготности в случаях родственного спаривания.

Дело в том, что..х^щес1вуе1^р.улт^_мследсщшшшс_б(>_лезней, связанных с мутационными изменения.м.и..генов_т--которое-обусловливают развитие тех или иных признаков или особенностей организма.. . . . . .

,Однако тут надо учесть одну характерную особенность: один измененный ген сам по себе еще никак не проявляется, -и его носитель — то или иное животное,—- будучи гетерозиготным по данному локусу, остается здоровым и дает noTcwyieiiBO, свободное от наследственных заболеваний. Но если только спариваются две особи, носители подобных мутантных генов, то возникает ситуация, чреватая описанными выше последствиями, так как потомство этих особей может получить мутантный аллель в двойном наборе и тем самым окажется гомозиготным по этому локусу. В этом случае скрытый у родителей аллель у гомозигот проявляется :И скрытый дефект становится явным.

Если, например, в генотипе спариваемых родителей имеются в наличии летальные и сублетальные гены в гетерозиготном состоянии, то сами родители будут фенотипически нормальными, так как рецессивы подавляются их доминантными аллелями. При инбридинге же (тесном) 25% потомства будет гомозиготным по летальным и сублетальным факторам и мы рискуем столкнуться по крайней мере с двумя нежелательными явлениями, характерными для игсбредной депрессии,— снижением плодовитости, появлением аномалий и уродов, если это сублетальный фактор, или летальным исходом (смертность), если у них проявится летальный фактор*.

* Летальное факторы — приводящие во всех случаях к гибели- обладающих ими г особей; полулетальные факторы — если погибает больше ЭС% отягощенных ими особей; субвитальные факторы — если доля выживающих носителей составляет не менее 50% (Р. Ригер, А.' №и~хаэлис, !1,967, 1976).

Отсюда следует, что передача летальных генов по наследству возможна только через гетерозиготы; так как в гомозиготном состоянии летальные гены ведут к смерти особи.

Итак, повышение гомозиготности приводит к проявлению действия полулетальных рецессивных генов, а с ними,' то есть с их действием, вернее с их частотой, и связаны неодинаковые отрицательные последствия инбридинга в разных популяциях. Если в популяции их частота высока, то инбридинг дает резтда отрицательный результат, если же она мала, то даже тесный инбридинг не приводит к отрицательным результатам (Эрнст, 1982).

Именно с этим и связаны разноречивые порой результаты по отрицательным последствиям' йнбрйДйнга даже в одинаковых степенях.

Если же в исходных формах таких генов не было или были скрыты гены ценных положительных признаков, тогда перевод их в гомозиготное состояние не только не приводит к депрессии, но, напротив, они могут обусловить процветание линии.

В этом случае результаты инбридинга' мОгут оказаться блестящими и полученные инбредные животные могут превзойти неинбредных того же прбисхождения, а сам инбридинг оказаться превосходным методом консолидации генотипа, создания гомозиготных форЖ

"""""" Таким образом, значение инбридинга в каждом конкретном случае определяется прежде всего тем генетическим материалом, который содержался в исходных животных, с генофондом исходного материала, с наследственной структурой популяции. Если селекционируемая популяция свободна от летальных и сублетальных факторов; то инбридинг, даже самый тесный, может и не привести к*депрессии.-.

"Объединение дефектных генов возможно и при' неродственном спаривании, однако вероятность этого ничтожна, она значительно возрастает, как уже было сказано", при инбридинге.

Наиболее быстро гомозиготность возрастает при'самом тесном родственном спаривании типа отецХдочь. В случае менее тесного инбридинга (братХсестра, полубратХ полусестра) гомозиготность также автоматически возрастает, но гораздо медленнее. Так, в случае спаривания бра'тХ Хсестра процент гетерозигот (Аа) станет меньше только в 22-м поколении, в то время как при инбридинге отца мы получим тот же процент гетерозиготности уже" в F_8. Имен-

но поэтому наибольшую опасность представляют родственные спаривания по типу кровосмешения (инцест).

Главная опасность такого интенсивного инбридинга как раз состоит в том, что он настолько быстро может привести нежелательные гены в гомозиготное состояние, что практически становится невозможным своевременно выбраковать всех животных, гомозиготных по этим генам^.

А поскольку рецессивные гены, в отличие от доминантных, способствуют проявлению нежелательных признаков, то при инбридинге как раз и происходит определенное снижение средней продуктивности отдельных животных.

В свое время в опытах Райта (1906—1921 гг.) по длительному (20 поколений) применению инбридинга на морских свинках было установлено, что в зависимости от генотипических особенностей семьи наблюдаются большие различия по плодовитости, жизнеспособности, весу, проценту мертворожденного потомства. В наше время, в опытах Р. И. Штанкялис (1982), установлено, что при спаривании аутбредных маток с инбредными хряками (F* —25%) репродуктивные качества были несколько выше, чем у инбредных свиноматок (F_x =25%), спаренных с аутбредными хряками. При использовании в топкроссах животных с разной степенью инбридинга лучшие репродуктивные показатели получены по хрячкам, чем по свинкам.

Изучая генеалогическую структуру стада коров черно-пестрой породы ГПЗ «Молочное» в связи с заболеванием лейкозом, В. И. Литвинов установил, что дочери отдельных быков в пределах конкретных заводских линий различаются по резистентности к заболеванию лейкозом. Оказалось, что из общего числа коров, больных лейкозом, инбредные животные составляли 79,5%. Пять лейкозных коров, в частности, были получены при тесном инбридинге II—II на быка Варгастера Бонбе 54257 линии Ретторда Пауля 54496.. *Г~* Итак, инбредная депрессия проявляется в разных случаях неодинаково, а в отдельных случаях вообще не проявляется.

Изучение генеалогической структуры стада позволяет селекционеру выявить частоту появления наследственных заболеваний и на этой основе разработать мероприятия по оздоровлению стада, неблагополучного по данному заболе-, ванию.

Вредные рецессивные признаки (вредные гены, по меткому выражению Давенпорта,— это своеобразный «генетический хлам») могут быть с большой вероятностью выявлены при помощи инбридинга, который автоматически

приводит к разбивке популяции на ряд гомозиготных *по* летальным генам линий, в части из которых вредные гены находятся в гомозиготном состоянии, в этих линиях и наблюдается инбридинг-депрессия. Именно такой метод (тесный инбридинг) был в свое время предложен известным советским генетиком-селекционером А. С. Серебровским для выявления наличия у самцов (быков) нежелательных рецессивных генов. При крипторхизме, например, достаточно спарить быка с 23 его дочерями, чтобы выявить (95 шансов из 100) все его рецессивные гены (Глембоцкий, 1969).

О. А. Иванова (1974) считает, что главная причина инбредной депрессии заключается в специфической вредности инбридинга, проявляющегося даже в тех случаях, когда наследственность общего предка, на которого он ведется, достаточно полноценна. Вредна недостаточная разнокачественность половых клеток при оплодотворении, обусловленная повышением гомозиготности, вызываемой инбридингом и изоляцией. Повышение гомозиготности ведет прежде всего к утрате ряда аллелей, а отсюда к обеднению наследственности. Утеря многих доминантных аллелей сопровождается тем, что прикрываемые ими рецессивные аллели переходят в гомозиготное состояние. По О. А.Ивановой, депрессия и даже гибель инбредного потомства могут быть вызваны суммарным действием многих рецессивных генов, перешедших в гомозиготное состояние, если даже среди них нет летальных. Таким образом, можно полагать, что уменьшение гомозиготности под влиянием инбридинга является одной из важнейших причин, вызывающих инбредную депрессию.

Говоря об инбредной депрессии, очень важно представить, что родственное спаривание само по себе не создает вредных (летальных) генов, оно лишь способствует проявлению этих генов, сохраняющихся у животных данного стада в скрытом (рецессивном) состоянии^,'

Инбридинг не создает и не уничтожает гены, а только создает условия, при которых возрастает вероятность сочетания их в гомозиготные пары. Но гомозиготными могут стать гены, обусловливающие развитие не только летальных факторов, но и нежелательных признаков животных данного стада.

ГИнбредная депрессия сильнее всего оказывает влияние на признаки с низкой наследуемостью ($h^2=0,3$) и на признаки, определяющие приспособленность животных,— многоплодие, жизнеспособность.

Это еще раз свидетельствует о том, что к депрессивным явлениям нельзя подходить однозначно./

Интересные данные по оценке инбридинга в разных условиях выращивания животных приводит А. И. Прудов (1955). В условиях хорошего питания (совхоз «Холмогорский») не наблюдалось заметной: депрессии в росте инбредного молодняка, а в совхозе «Молочное», где условия кормления были хуже, аутбредные телята несколько превосходили инбредных. Было также установлено, что в хороших условиях инбредные коровы, полученные от близкородственного спаривания, не уступали по своей продуктивности аутбредным, но как только кормовые условия ухудшались, инбредные коровы быстрее снижали продуктивность по сравнению с аутбредными.

\ Академик М. Ф. Иванов, как было сказано выше, применяя тесный инбридинг типа отецХдочь, братХсестра, получил при этом исключительно крепких, высокопродуктивных животных, без видимых дефектов. Однако тут же надо добавить, что уже в первом помесном поколении он применил жесткую браковку — до 90% животных, а в F_2 — 86%. Прав А. Я- Малаховский, когда отмечает, что тесный инбридинг следует применять кратковременно — в одном-двух поклениях, подкрепляя его затем жестким отбором полученного потомства. Лишь при тщательном отборе внутри линии, путем выделения особо ценных и отбраковки нежелательных животных, можно добиться желаемых результатов.

Отсюда общий вывод: инбридинг в заводской работе можно использовать лишь тогда, когда подбираемые животные абсолютно здоровы, конституционально крепки, без видимых дефектов. И тем не менее не следует забывать того, что хорошие результаты применения инбридинга получают только в первое время, а затем в стаде неминуемо появляется та или иная степень депрессии.

Вот почему селекционер всегда должен помнить, что, применяя инбридинг, можно увеличить число нежелательных рецессивных признаков и тем самым нанести урон стаду, а допущенную ошибку обнаружить слишком поздно.

Для практического (товарного) животноводства инбридинг всегда несет е собой больше опасности, чем аутбридинх. Поэтому примешгть инбридинг можно только в племенных хозяйствах с высокой зоотехнической культурой по заранее продуманным планам, с определенной целью. Не следует забывать, что при длительном применении инбридинга экономический ущерб нередко оказывается большим,

чем выигрыш. Инбридинг — это не самоцель, а лишь одно из средств достижения желаемых результатов.

Важно еще раз подчеркнуть, что возрастание гомозиготное™ и проявление инбредной депрессии в популяциях происходит-не адекватно степени инбридинга, оцениваемой.по родословным формулой Райта; уже одинаковые близкородственные спаривания в одной и той же популяции дают различные результаты в отношении продуктивности и жизнеспособности животных. Так, при последовательном спаривании полных сибсов было установлено, что инбредная депрессия сильно варьирует от линии к линии. Появились даже предложения измерять степень инбридинга с учетом величины инбредной депрессии, то есть с учетом реакции отдельных животных линии на инбридинг. Этот подход нашел конкретное применение в коневодстве. Так, в чистокровной верховой породе например, наиболее остро реагируют на применение инбридинга такие признаки, как скаковой класс и резвость, реакция которых на действие инбридинга начинается уже при коэффициенте инбридинга $F = 3{,}12\%$, в то время как граница проявления инбредной депрессии в русской рысистой породе проходит на уровне $F^* = 9{,}3\%$; это объясняется тем, что названные быстроаллюрные породы лошадей отличаются разной степенью ;.гетерозиготности(Пэрн, 1977).

У орловских рысаков повышение уровня инбридинга сильнее всего сказывается на их резвости: рысаков международного экстракласса (2,05 и резвее) удается получить лишь при коэффициенте инбридинга не более 1,6%. При повышении коэффициента инбридинга до 3% и выше снижается средняя резвость и процент лошадей класса 2,10 и 2,15 (Рождественская, 1977).

Для орловской рысистой породы установлены (Рождественская, 1977) следующие границы инбридинга: лошади, имеющие коэффициент инбридинга (F) менее 1,6%, рассматриваются как аутбредные, с F^. от 1,6 до 6% — умеренно инбридированные, с F_x выше 6% — близко инбридированные.

Отсюда коневоды предлагают (Пэрн, 1977) использовать инбридинг при совершенствовании быстроаллюрных пород лошадей в пределах границ проявления инбредной депрессии, свойственных каждой породе, которые соответствуют пределам границ умеренного инбридинга.

Предполагают, что инбредная депрессия представляет собой прямое следствие утраты гетерозиготности как ре-

зультат применения неконтролируемого или стихийного инбридинга.

Но если гомозиготизация — основная причина инбредной депрессии, то тогда как объяснить появление отдельных выдающихся в племенном отношении высокопродуктивных инбредных животных или единичных инбредных линий с удовлетворительной жизнеспособностью, которые превосходят по жизнеспособности, крепости конституции и даже продуктивности своих же сверстников, инбредированных в той же степени?

Дело в том, что, как показали опыты на лабораторных животных (Кушнер, 1969), в потомстве несмотря на инбридинг всегда сохраняется какой-то процент достаточно гетерозиготных животных, они-то и превосходят своих гомозиготных сверстников по тем или иным локусам.

Более того, в некоторых опытах на дрозофиле было показано, что несмотря на тесный продолжительный инбридинг в линии все еще сохранялась довольно высокая гетерозиготность, хотя по формальным расчетам полная гомозиготизация (по формуле Райта) должна была бы уже фактически наступить.

Известны и другие факты длительного размножения животных в условиях неоднократного инбридинга без каких бы то ни было вредных последствий (опыты Кинг).

Л. Робертсон, например, касаясь близкородственного разведения — длительного спаривания братьев и сестер в птицеводстве, отмечает, что многие семейства прекратили свое существование вследствие общего снижения жизнеспособности, энергии роста и плодовитости. Однако некоторые линии способны лучше переносить родственное спаривание, другие — хуже, и птицевод может работать с отдельными линиями и семействами с большим или меньшим успехом.

Об этом свидетельствует также успешная работа селекционеров-птицеводов по созданию инбредных линий путем применения четырех-, пяти- и даже шестикратного (шесть поколений) инбридинга по типу братХсестра (II, II—II, II) в целях создания в процессе гибридизации двух-, трех-, четырехлинейных гетерозисных товарных гибридов в птицеводстве. Достаточно высокая генетическая гетерогенность при инбридинге подтверждается также повышением у инбредной птицы изменчивости по жизой массе, экстерьеру, яйценоскости. Следовательно, можно говорить о различной «чувствительности» отдельных линий животных и птиц к инбридингу. Это свидетельствует о том, что организмы спо-

собны как бы приспосабливаться к гомозиготности, хотя именно гетерозиготам, как правило, свойственна большая «биохимическая гибкость», чем гомозиготам.

Основой такой приспособляемости организмов можно считать специфическую природу генов, их способность к интеграции в сбалансированный генотип.

Как видно, хотя в результате инбридинга первоначально гетерозиготный материал и распадается на самостоятельные группы (гомозиготные линии), где депрессия наблюдается во всех линиях, но проявляется она все же в различной степени. Все это подтверждает еще раз, что и к явлению инбридинг-депрессии следует подходить дифференцированно.

Боязнь родственного спаривания, то есть тех тяжелых последствий, которые могут быть вызваны инбредной депрессией, вынуждает селекционеров выбраковывать значительное число производителей, количество которых в отдельных случаях может достигнуть более 30%. В США, например, в отдельных стадах, чтобы избежать инбридинга, было выбраковано 34,5%, в Швеции — 38,7% животных.

По имеющимся данным, наибольший процент выбраковки быков-производителей обусловлен в первую очередь боязнью вредных последствий инбридинга, что в общем-то вполне обосновано, если учесть, что число выдающихся животных в породе очень ограничено и ценный генотип родоначальника линии в условиях применения искусственного осеменения быстро распространяется среди большого числа животных в отдельных линиях и в породе в целом.

Вследствие такого большого влияния отдельных выдающихся родоначальников на породу некоторые стада могут быть стихийно (автоматически, по выражению О. А. Ивановой, 1969) заинбридированы. Такому инбридингу способствует в определенной мере ограниченное число линий в породе, а также имеющееся родство между отдельными линиями, которые ведут свое начало от одного и того же предка.

Расчеты, произведенные О. А. Ивановой, показывают, например, что при наличии 16 линий в породе уже в пятом ряду родословной должно быть 16 мужских предков, поэтому избежать автоматического инбридинга трудно, а в шестом ряду, при 32 мужских предках, инбридинга уже не миновать — он будет неизбежным и многократным.

При малом числе линий в породе (5—6) автоматический инбридинг происходит уже в более близких рядах предков и избежать его невозможно, а при еще меньшем

числе линий он близок к стихийному. И наоборот, при достаточно большом числе линий инбридинг происходит в столь далеких рядах, что уже не снижает жизнеспособность потомства. Отсюда возникает большой принципиальный вопрос об оптимальном числе линий в породе.

С каким же количеством линий должен работать селекционер? Имеющийся опыт работы с черно-пестрым скотом в Белорусской ССР (Вильчинский, Жаворонкова, 1980) показывает, что в небольших стадах {до 200 коров) можно работать с одной линией, если в ней имеются обособившиеся ветви. Труднее работать с вновь созданными «молодыми» линиями, где ветвление линии только начинается или имеется небольшое число ветвей, а родоначальник находится во II—III поколениях. В этом случае трудно избежать тесного,инбридинга. Если даже у быков каждой из четырех ветвей, используемых в хозяйстве, родоначальник находится во II и III поколениях, то полученный от такого спаривания приплод будет инбридирован на родоначальника линии в степени III—IV. В каждом новом поколении общий предок будет отдаляться. В крупных хозяйствах следует работать с 3—4 линиями, чтобы на каждую линию было не менее 150—200 коров и телок в стаде. С каждой линией должны работать 4—5 хозяйств — это обеспечит выращивание ценных продолжателей и в достаточном количестве.. Нагромождение в одном хозяйстве большого количества линий (5—6) затрудняет работу.

Опасность инбридинга возрастает в условиях массового искусственного осеменения животных — овец, крупного рогатого скота, свиней.

Селекционеры хорошо понимают, что основное преимущество искусственного осеменения при крупномасштабной селекции состоит в том, что оно позволяет объединить крупные популяции, а это, в свою очередь, дает возможность более точно определить племенную ценность производителей и более полно использовать лучших из них. В то же время широкое использование искусственного осеменения в производственных массивах (товарных хозяйствах) создает опасность стихийного инбридинга и возникновения инбредной депрессии, если не принять специальных предупредительных мер.

В этих условиях требуется или большое число линий в породе, или минимальное родство между представителями различных линий.

Опасность инбридинга в условиях искусственного осеменения обусловлена малым числом используемых произ-

водителей, так как в настоящее время ценные производители госплемстанций используются более рационально — спермой одного быка осеменяется все большее количество маточного поголовья. Отсюда сокращение общего числа быков на госплемстанциях, что значительно повышает вероятность появления тесного инбридинга в товарных стадах.

Но каково их оптимально необходимое число, чтобы избежать инбридинга?

В селекционной практике для сравнения популяций с различным соотношением полов применяется термин «эффективная величина популяции».

Эффективную численность популяции Ne можно вычислить из соотношения особей мужского и женского пола по формуле:

$$Ne = \frac{4N♂ + N♀}{N♂ + N♀},$$

В животноводстве почти всегда число самцов значительно меньше, чем число самок. Для таких популяций установлено, 4TO,Ne = 4N^, возрастание гомозиготности за поколение составит около $\frac{1}{2Ne}$.

Пример (Рендель). Предположим, что имеется популяция коров определенной породы численностью в 100 тыс. голов. Для покрытия этих коров в естественных условиях потребовалось бы около 2000 племенных быков (1 бык на 50 коров). Тогда эффективная величина популяции составила бы Ne = 4NcT =8000 животных (2000X4=8000).

При использовании искусственного осеменения, когда глубокозамороженной спермой одного быка можно осеменить 10 000 коров, требуется лишь 10 быков-производителей, а следовательно, эффективная величина популяции составит всего 40 особей (10X4 = 40).

В этих условиях, несмотря на большую численность популяции (100 тыс. коров), вероятность случайных инбредных спариваний вполне реальна, она может играть такую же роль, как и в малых популяциях, где имеется одинаковое количество самцов и самок и где происходит непрерывная гомозиготизация.

В условиях интенсификации животноводства, специализации и концентрации производства на базе межхозяйственной кооперации и агропромышленной интеграции существенно изменился сам характер'производства. В молочном скотоводстве, в частности, организовано много специализи-

рованных крупных хозяйств. При этом система воспроизводства выходит за рамки отдельных хозяйств; она объединяет несколько спецхозяйств по производству молока (молочных комплексов) и одно по выращиванию нетелей. Отсюда постоянное вынужденное перемещение животных в пределах группы спецхозов, что приводит к увеличению генеалогической разнокачественное™ стада. Такое же положение создается и в предприятиях по выращиванию нетелей, а также в телочных хозяйствах по выращиванию нетелей.

Учитывая сказанное выше, в настоящее время в условиях специализированного скотоводства, например, разработаны новые формы подбора, основанные на ротации линий быков. Обычно за группой товарных стад закрепляют •быков-производителей одной заводской линии, замена которых производится через 2—2,5 года, тогда исключается по крайней мере теснородственное спаривание по типу отецХ Хдочь. Следовательно, ротация должна проводиться со строгим учетом генеалогической структуры породы.

Однако при ротации должна сохраняться преемственность производителей. Заменяющий производитель должен •обладать теми же достоинствами, что и предшествующий ему бык, например устойчивой передачей высокой жирности молока. Кроме этого, бык, идущий на смену, должен -быть по племенным качествам не хуже предыдущего.

Н. А. Кравченко считает, что во избежание бессистемного массового инбридинга производитель, заменяющий предшествующего, не должен иметь с ним близкого родства ни со стороны отца, ни со стороны матери.

При ротации производителей новые быки, закрепляемые за стадом, обычно принадлежат к другим заводским линиям, то есть в данном случае применяется линейно-групповой подбор. При такой системе подбора в течение десяти лет используются быки пяти разных линий, что и устраняет возможность стихийного инбридинга на предков. Однако и при этом может иметь место массовый неконтролируемый инбридинг, если только смена производителей проводится необдуманно (без анализа родословной). В этом можно убедиться на примере, который мы воспроизводим из работы С. А. Рузского (1977).

При замене одного быка другим, принадлежащим к иной мужской линии, не исключается возможность массового инбридинга в нежелательных степенях. Это происходит потому, что при отсутствии у двух быков, относящихся к разным линиям, одних и тех же (общих) предков в пра-

вой половине родословной они могут встретиться и часто встречаются в левой (материнской) ее части. Если, например, в стаде использовался бык костромской породы Суровый, то его вполне можно было бы заменить быком Силачом. Они относятся к разным линиям, и, как видно из их родословных, никаких общих близких предков с отцовской стороны у них нет.

Бык Силач принадлежит к линии Артиста, бык Суровый — к линии Шанго. Родословная быка Сурового следующая:

Суровый

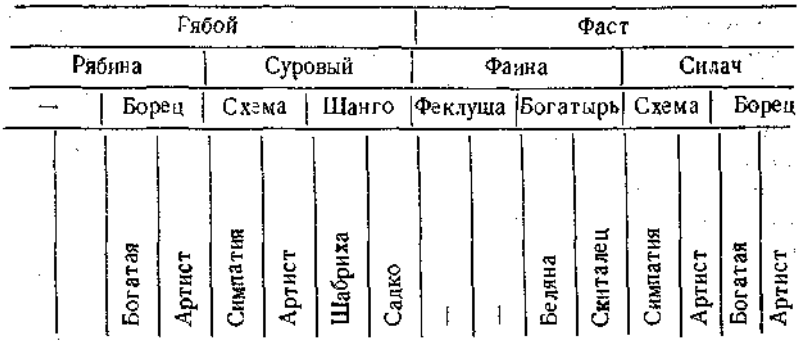
Схема				Шанго			
Симпатия		Артист		Шабриха		Садко	
Душка	Артур	Арагва	Рикардо	I	I	Сирота	Актер

Родословная быка Силача:

Силач

Схема				Борец			
Симпатия		Артист		Богатая		Артист	
Душка	Артур	Арагва	Рикардо	Беляна	Фаст	Арагва	Рикардо

Но стоит лишь взглянуть на материнскую половину родословных, как выясняется, что Силач и Суровый — полубратья по матери Схеме. Хотя они и принадлежат к совершенно различным линиям, сменить одного быка другим невозможно, так как это привело бы к теснейшему инбридингу на Схему. Не только самого Силача, но и сына его, быка Фаста, нельзя закрепить за тем стадом, на котором использовался бык Суровый, так как спаривание Фаста с дочерьми Сурового дало бы целую серию инбридингов в родословной потомка (см. стр. 116). Родословная потомка от спаривания быка Фаста (сына Силача) с дочерью Сурового (Рябой), как видим, полна инбридингов: инбридинг на Схему (III—III), инбридинг на Симпатию (IV—IV), инбридинг на Борца (III—III), инбридинг на Артиста (IV, IV—IV, IV).



Такое сосредоточение инбредных спариваний в родословной пользовательного животного, конечно, недопустимо. Исследования показывают, что если при смене производителей меняют только принадлежность к мужской линии, не учитывая родословной матери отца, то стихийные инбридинги, подобные только что рассмотренным, приобретают массовый характер. Если такие родственные спаривания не предвидены и ведут к закреплению наследственности животных случайных, то это причиняет двоякий вред: и со стороны вероятного снижения жизнеспособности и, что не менее важно, наследственного ухудшения стада в результате накопления в нем задатков посредственной продуктивности.

Линейные быки на племенном предприятии могут быть использованы в ротационной системе, предложенной А. П. Полковниковой, в которой используются быки шести линий на маточном поголовье шести районов, то есть в пределах одного района разводится скот одной линии. В основе этой схемы лежит принцип закрепления быков определенных линий за стадами отдельных хозяйств с их ротацией через каждые 2—2,5 года. Такая система доступна для применения в условиях специализированного скотоводства при закрытом воспроизводстве стада и позволяет избежать стихийного инбридинга в товарных хозяйствах.

Интересная схема племенного подбора при разведении по линиям предложена академиком А. С. Всяких, в которой учитывается принцип сочетаемости линий.

Есть и другие приемы племенного подбора, позволяющие избежать стихийного инбридинга при массовом искусственном осеменении коров товарных и племенных стад.

Племенные предприятия ныне комплектуются быками-производителями четырех-пяти линий с таким расчетом;

чтобы повторный подбор быков первой линии не мог бы осуществиться ранее чем через 10—12 лет.

Чтобы избежать спаривания более дальних родственников, подбирают группы быков, неродственных между собой. Если в хозяйствах региона хорошо налажено разведение по линиям, тогда применяют ротационное линейное скрещивание.

В последнее время для зон Госплемстанций при чистопородном разведении предлагаются схемы, в основу которых заложен принцип закрепления быков-улучшателей за коровами определенных поколений (Буркат и др., 1974; Корчемный, Торгало, 1974. Приводится по М. И. Сасину, 1978).

Такое использование быков обеспечивает стандартизацию стада по селекционируемым признакам, его генеалогическую однородность за счет стабильности использования быков, которые закрепляются за поколениями коров не на 2—2,5 года, как обычно, а на длительный период (до выбытия животных из стада).

Как показывает анализ, проведенный ДГ. И. Сасиным, (1978), этот тип подбора может использоваться в двух вариантах: в первом случае подбор не коровам быков, относящихся к разным линиям (рис. 20), а во втором— к одной линии, но разных ветвей (рис. 21).

Как видно из приведенной схемы (рис. 20), за определенной группой коров М (исходное стадо) закрепляется один бык-улучшатель (А), за дочерьми (Д) этих коров — другой (Б), за внучками (В) —третий (В), за правнучками (П)—четвертый (Г) и т. д. Используемые быки при-

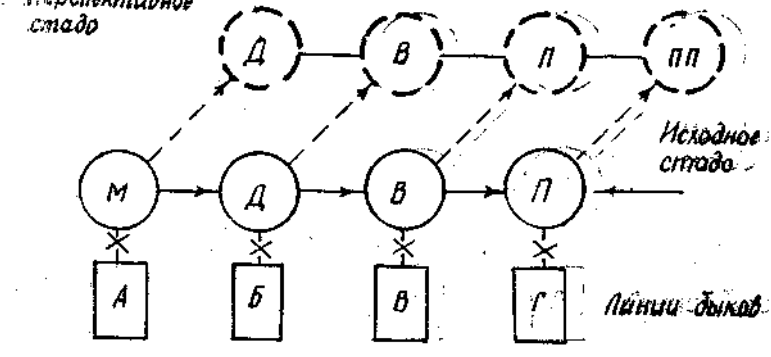


Рис. 20. Схема подбора в маточном стаде при использовании производителей нескольких линий (по М. И. Сасину)

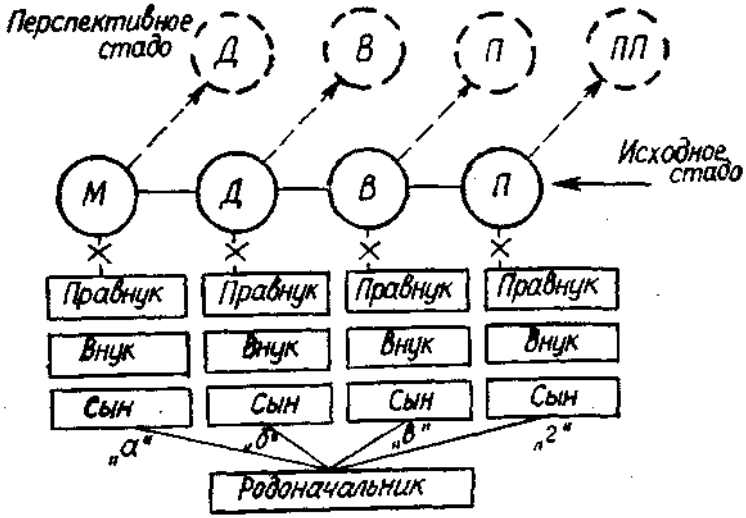


Рис. 21. Схема подбора в маточном стаде при использовании быков нескольких ветвей одной линии (по М. И. Сасину)

надлежат к разным линиям по числу имеющихся поколений. К коровам одного поколения (М) подбирается бык одной линии (А), к коровам другого (дочернего) поколения (Д) — бык другой линии (Б) и т. д. Итак, число линий соответствует числу поколений. При этом линия А закреплена за коровами и телками материнского поколения на все время до их выбытия из стада, за их дочерьми — линия Б, за внучками — линия В, за правнучками — линия Г. Непременное условие подбора по указанной схеме: отсутствие родства между быками разных линий и с маточным поголовьем исходного стада, по крайней мере, в первых трех поколениях. Иначе среди маточного поголовья возможен случай тесного инбридинга.

Расчеты показывают (Сасин, 1977), что при такой ротации повторное использование, скажем, быков линии А возможно лишь на праправнучках; причем в данном случае теснота у потомков не будет превышать умеренных степеней (V—I).

Другой вариант этого типа подбора (рис. 21) состоит в том (М. И. Сасин), что за коровами и телками каждого поколения так же, как и в первом варианте, закрепляют быков одной линии, но относящихся к разным ветвям, число которых соответствует числу поколений маток в стаде — четырем (рис. 21 а, б, в, г). При этом варианте подбора

инбридинг в маточном стаде неизбежен, так как применяется по существу однолинейное разведение. Вместе с тем такой внутрилинейный подбор позволяет избежать близкородственного спаривания и ограничивается умеренным родственным спариванием (IV—IV), в то же время он позволяет избежать генеалогической пестроты в стаде и сохранить преемственность племенной работы (Сасин, 1977).

Если в стаде использовать в качестве продолжателей линии по разным ее ветвям сыновей, то возможны следующие степени инбридинга у потомков разных поколений: у внучек III—II; правнучек IV, III—II; праправнучек V, IV, III—И.

При использовании только внуков родоначальника линии у коров и телок внучатого поколения степень инбридинга составит IV—III; правнучатого V, IV—III; праправнучатого VI, V, IV—III. Если же в спаривании используются только правнуки родоначальника, то внучки, правнучки и праправнучки будут инбридированы в степени V—IV; VI, V—IV; VII—VI, V—IV соответственно. В изображенной на рисунке 21 схеме такого варианта подбора на каждое поколение маток (исходное стадо) используются быки—правнуки родоначальника. В этом варианте подбора условно принято, что коровы и телки не состоят в родстве с линией используемых быков; следовательно, инбридинг исключается, так как потомки от такого спаривания не будут иметь в своей родословной общих предков. Инбридинг вышеуказанных степеней возникает лишь в дальнейшем, когда проводится спаривание женских потомков, I, II и III поколений с быками б, в, г. Приведенный вариант довольно сложен и требует четкого учета.

В. П. Потокин (1978) предлагает при условии использования глубокозамороженного семени делить область на 4—8 зон и соответственно иметь такое же число линий и племенных хозяйств. В приведенной ниже схеме (рис. 22) предлагается вариант, в котором имеется восемь племенных хозяйств АБВГДЕЖЗ. В каждом из них ведется одновременно работа с четырьми линиями. Ремонтные бычки (один из четырех) поставляются на элевер для выращивания, а затем с двенадцатимесячного возраста их сперма используется на маточном поголовье проверочных хозяйств, причем в каждом хозяйстве проверяют быков-производителей лишь одной линии из указанных восьми по схеме: два года оцениваются быки одной линии, два года — другой и т. д.

В результате проверки отбираются лишь 25% лучших

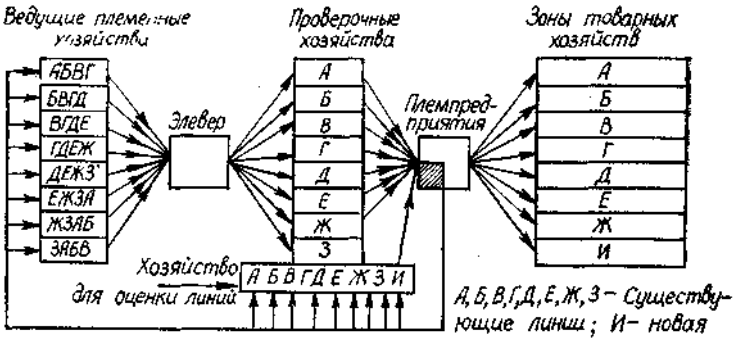


Рис . 22. Система племенной работы в области (по В. П. Потокину и А. В. Фролкину)

быков, которые поступают для дальнейшего широкого использования на племенные предприятия. Ремонтные бычки получаются на основе индивидуального внутрилинейного подбора. В этих целях в быкопроизводящую группу выделяются 0,15—0,20% лучших коров, а остальные используются в кроссах линий с учетом анализа сочетаемости линий. В целях избежания инбридинга в племенных хозяйствах проводится ротация всех ветвей линий (4 линии — 4 хозяйства). Через каждые два года в каждом племенном хозяйстве ветви линий поочередно меняются по схеме (табл. 3).

Таблица 3

Ротация ветвей линий в племенных хозяйствах

Ветвь	1—2	3—4	5—6	7—8	9—10
1	а	г	в	б	а
2	б	а	г	в	б
3	б	б	а	г	в
4	г	в	б	а	г

В результате такого подхода к моменту завершения оборота ветви возможный инбридинг при получении ремонтных быков будет на умеренном уровне IV—III или V—III.

Как видно из рис. 22, проверенные по потомству быки используются по той же схеме и в товарных хозяйствах. Дополнительно организуется еще одно хозяйство для оценки имеющихся, а также вновь создаваемых генеалогических групп.

Примером того, как ротация быков может способствовать освобождению стада от инбридинга, служит также опыт разведения скота бурой латвийской породы в Латвийской ССР.

Как отмечает А. А. Цалитис (1984), среди животных, занесенных в **ГПК** (родились в 1938—1939 гг.), насчитывается 11,3% инбридированных особей, а 1,4% животных получены от спариваний отца с дочерьми. Из 3888 коров, выращенных в 1946—1955 гг., было инбридировано 3%, у 46 коров (1,2%) коэффициент инбридинга достиг 25%. Их удой составил 3153 кг, что на 213 кг меньше, чем у остальных коров, а содержание жира в молоке—4,3%, или на 0,15% больше. Однако в 1965—1970 гг. среди 14 тыс. лактировавших коров уже не было ни одной инбридированной. Это связано с тем, что в Латвийской ССР, где внедряется система СЕЛЭКС, была введена четкая система ротации быков станции искусственного осеменения, которая исключает возможность родственного спаривания.

Схемы подбора, исключающие возможность родственных спариваний, разработаны также и за рубежом. Приведем один из наиболе простых примеров (Рендель):

Допустим, подлежат осеменению 50 тыс. коров, тогда:

1) выделяют лучших 300—600 коров—будущих матерей быков-производителей (быкопроизводящая группа) и делят их на 3 группы;

2) быков распределяют тоже на 3 неродственные друг другу группы — А, В, С;

3) в каждой группе должно быть по 2 выдающихся быкачгроизводителя для получения молодых быков;

• 4) внутри групп проводится умеренное разведение по линиям, при этом Коровы группы А происходят от быков той же группы А. Далее применяется ротационное скрещивание по типу дочери АХбыки В> а потомство АВ далее покрывается быками С и т. д. Таким образом избегают инбридинга.

Опасность возникновения инбредной депрессии создает большие трудности при планировании использования быков-производителей. Так, по данным Л.К.Эрнст (1984), в •Финляндии, например, где потомки быка № 19672 составляли в 1950 году 75% поголовья айрширского скота как по-

роды, в 1962 году для устранения инбредной депрессии всех производителей и их потомков распределили на 4 группы. Ротация осуществлялась в таком порядке: дочерей быков линии А осеменяли быками линии В; дочерей быков линии С — быками линии Д. В следующем поколении дочерей быков линии А спаривали с быками линии С и т. д. Полученное потомство относили к отцовской линии. Матерей быков спаривали только с быками тех линий, к которым принадлежала мать быков. Такая система, по мнению Л. К- Эрнст, позволила исключить инбридинг в промышленных стадах, но производители всегда были инбридированы в большей или меньшей мере. Подобная система — распределение поголовья черно-пестрого скота на 6 линий — была применена и в ГДР.

Следует отметить, что любой из рассмотренных выше методов имеет свои достоинства, однако этим не снимается проблема неконтролируемого инбридинга — регулирование степени родства остается в настоящее время главной задачей планирования спариваний. Об этом свидетельствует весьма авторитетное предостережение ведущих ученых страны. При широком использовании кроссированных быков-производителей через станции искусственного осеменения происходит массовый неконтролируемый инбридинг. Это случается потому, что такое кроссирование проводится часто бессистемно (Эрнст, 1984).

Возникновение неконтролируемого инбридинга весьма вероятно и при внедрении крупномасштабной селекции, если не принять для его предотвращения специальных мер предосторожности. Здесь регулирование спариваний с целью недопущения вызванной инбридингом депрессии должно стать особой заботой селекционера.

Использование метода искусственного осеменения сельскохозяйственных животных привело к резкому сокращению (примерно в 10 раз) числа производителей, вследствие чего уже через несколько поколений создаются целые массивы животных, находящихся между собой в родстве. Длительное сохранение глубокоохлажденного семени быков еще более ускоряет процесс сглаживания разнообразия генофонда не только отдельных зон, но и пород в целом.

Совершенствование технологии и техники искусственного осеменения животных обеспечивает возможность эффективного оплодотворения коров и телок небольшими дозами семени, в которых содержится 10—12 млн. активных спермиев, без уменьшения оплодотворяемости (65—70%) от первого осеменения.

Уменьшение числа активных спермиев в одной спермодозе с 25—30 млн. до 10—12 млн. позволяет получить от каждого быка-производителя в среднем 20 тыс. спермодоз в год, что вдвое превышает средний показатель (10 тыс.) спермодоз, характерный для традиционной технологии обработки спермы.

Этот прогресс в эффективном использовании спермы будет сопровождаться резким (в 2 раза) повышением строгости отбора быков и соответственно уменьшением их числа на госплемстанциях, что, несомненно, положительно скажется на темпах качественного улучшения стад молочного скота. Однако в этих условиях потребуется постоянный и оперативный контроль за инбридингом, так как вероятность* родственных спариваний значительно повысится из-за резкого сокращения численности и повышения интенсивности использования быков на ГПС.

Для сохранения ценной наследственности лучших животных в племенных заводах и стадах довольно часто используют не только умеренный и отдаленный, но и близкий инбридинг, поэтому уже через 7—10 лет в зонах деятельности государственных станций по племенному делу становится затруднительным широкое использование ценных быков из-за их родственных связей с маточным поголовьем.

Это обусловливается (Кравченко, 1985), в основном, двумя факторами. Во-первых, всего лишь через 4 поколения генетическая структура стад будет определятся наследственностью последовательно используемых 4 быков-производителей, а влияние наследственности исходных коров-родоначальниц будет уже незначительным. Во-вторых, оказалось (Кравченко, 1985), что в племенных заводах Украины, например, лишь около 15% поголовья коров симментальской породы имеют продуктивность 6000 кг молока и выше за лактацию при стандартной (3,8%) и повышенной жирномолочности (а ведь именно они имеют решающее влияние на генеалогическую структуру стад зоны деятельности ГПС). А это значит, что большинство ценных быков из года в год отбираются преимущественно от одних и тех же матерей (или семейств). Хотя эти производители и принадлежат к различным линиям, фактически же в их родословных встречаются одни и те же матери (или матери матери), поэтому даже при чередовании линий идет непланируемый стихийный инбридинг на общих предков через материнскую сторону родословной. Кроме того, большинство быков получено путем кросса линий, поэтому их родословные включают родоначальников нескольких ли-

ний. Это также является одной из причин, приводящих к стихийным инбридингам в зонах деятельности ГПС даже при использовании принципа систематической (через каждые 2 года) смены линий в каждом хозяйстве. Данные Шполянской ГПС (Украинская ССР) свидетельствуют, что в 1965 г. здесь использовался бык Камыш 2586 линии Лорда 231. Его семенем было осеменено 426 коров и телок. Через 3 года (в 1968 г.) закрепили за этим стадом быка Крота 2703 линии Флориана 374. Однако за прошедшие три года уже достигли возраста осеменения и первой лактации дочери Камыша 2586. Несмотря на,то что.при таком подборе идет кроссирование линий Лорда 231ХФлориана 374, фактически получается потомство, инбредное в степени III—II на корову Карусель 1516, которая является матерью указанных двух производителей (Камыш и Крот).

Отмеченные моменты значительно затрудняют ведение и планирование чередования линий при подборе, а также регулирование меры тесноты инбридинга в стадах. Чтобы не допустить стихийного, непланируемого разведения в-.скотоводстве, необходимо учитывать практически всех предков родословной. Однако эта задача непростая. Подсчитано, что для правильного, с учетом генеалогии, подбора быка даже для одного хозяйства необходимо провести анализ предыдущего использования быков не менее, чем за 10 лет, например, с 1960 по 1970 г. Но для этого в памяти необходимо удерживать минимум 180 кличек животных, которые встречаются в родословных быков-производителей.

Если ведется подбор группы быков численностью 250—300 голов (и более) для использования в зоне деятельности (например, 250—300 хозяйств), то ошибки неизбежны, так как анализ родословных охватывает уже десятки и сотни тысяч голов.

В результате анализа сводной родословной быков выяснилось, что за 10 лет получено около 320 голов животных,, инбредных в степени I—II, II—II, II—III, около 440 голов — в степени III—III и 150 голов — в степени IV—III, а всего — более 900 голов. Если учитывать и более отдаленные ряды родословной, то почти весь приплод 1970 г.— комплексно инбредный (IV—V) на таких общих предков: Пилота 269, Ноту 20, Амазонку 16, Памира 235, Лондона 314 и других (Кравченко, 1963).

Смена линий в хозяйствах зоны деятельности ГПС, однако, позволяет в полной мере избежать инбридинг даже близких степеней.

Предлагается (Винничук, 1984) способ оперативного

контроля sa интенсивностью инбридинга, основанный на составлении сводной родословной всех используемых быков за определенный период в данном хозяйстве (или зоне), а также составление алфавитной книги по данным сводной родословной, которые могут быть использованы в практической работе селекционеров. Для подбора быков в крупных зонах скотоводства (200—300 тыс. маток) целесообразно применять ЭВМ ЕС-1022 по разработанной к апробированной программе.

Какие же меры предосторожности от бессистемного родственного спаривания кроме вышеприведенных следует принимать селекционеру?

Среди мер внутрихозяйственного характера на первый: план следует отнести четкое ведение племенного учета. *Сел^у£цшзнер_*, который не ведет, записей происхождения животных своего" стада, не должен применять' йнбридинг,"пбтсJиу^..дхQ„.неJI)JMiXш^Q,хреди--IIотQMЖ*а отличить животных, полученных путем аутбридинга от тех, которые"'полуденьге ..применением инбридинга. Нёменьшее значение имеех„сдоев.ременное разделение молодняка по. долу.

Контролируемый подбор пар и комплектование стада производителями с учетом их происхождения (это относится и к искусственному осеменению), а также тщательный отбор — важнейшие действенные средства борьбы с вредными последствиями инбредной депрессии. Применяя в племенной работе родственное спаривание вообще и близкородственное в частности, селекционер особенно внимательно должен следить за возможными проявлениями депрессии и проводить строгий отбор и выбраковку тех животных, у которых заметны признаки ослабления конституmM^ШШ&ШЛ.тотвтост и,т„.д. Применяя жесткий отбор из поколения в поколение, селекционер может не только избавиться от нежелательных признаков, но и противодействовать снижению продуктивности вследствие применения, инбридинга, если коэффициент последнего увеличивается, не более чем на 2% за поколение.

Опасность инбредной дедрес^ии можно уменьшить также подбором для родственного, спаривания только выдающихся по своим продуктивным, и племенным качествам животных, свободных от явных недостатков и пороков, обладающих хорошим здоровьем и крепкой конституцией, Инбредное потомство, в свою очередь, должно находиться в отличных условиях кормления.,и содержания и разводиться в условиях строгого отбора.

И все же наиболее верный способ ликвидации нежелательных последствий инбридинга — это переход к неродственному спариванию, к аутбридингу.

При обычной массовой селекции аутбредный подбор лроводится, как известно, по принципу: лучшее с лучшим — улучшается. В этом случае основная задача — не допустить инбридинга. При такой системе нельзя говорить о линейном разведении, так как заводских линий и семейств нет, существуют лишь генеалогические линии — единицы, как известно, не селекционируемые. В этом случае производственные показатели стада улучшаются обычно не за счет собственного ремонта, а за счет завоза из ллемхозяйств.

Именно таким образом и избегают инбридинга в товарных хозяйствах при массовой селекции.

В случае острого проявления инбредной депрессии и необходимости быстро оздоровить стадо зоотехник всегда может прибегнуть к такому надежному приему, как освежение крови — завозу производителя той же породы из другой зоны, но не родственному животным данного стада.

Из истории зоотехнии известно, что многие заводчики, при проявлении в стаде нежелательных последствий весьма часто отказывались от применения родственного спаривания и прибегали к использованию крови со стороны (освежение крови), когда в этом была острая необходимость.

* * *

Излишняя боязнь инбридинга порой приводит селекционера к совершенно неоправданному кроссированию линий, что противоречит самому смыслу разведения по линиям. Примером этого служат данные анализа родословных 56 быков симментальской породы, записанных в каталог Черниговской области по линии Марса, которые показывают, что инбредных на Марса быков было всего лишь 8,9%. а инбредных на других родоначальников — 48,2%, причем 28 быков имели в родословной имена еще двух родоначальников линий, а 25 — трех родоначальников.

Иммуногенетическое сравнение симментальских линий (Мещеряков, 1974; — цитируется по Ф. Ф. Эйснеру) по аллелям В-системы показало, что в 12 случаях из 36 коэффициент сходства колеблется от 0,739 до 0,892, а в осталь-

ных случаях он был выше — 0,9, достигая 0,999 при сравнении отдельных линий. Это означает, что по наличию и частоте аллелей В-системы сравниваемые линии оказались, абсолютно идентичными. Например, из всех потомков быка Газуса его генотип полностью повторяет только его правнук Ирис, инбредный на Газуса в степени IV, V—V, в то время как его инбредный (III—II) внук Геркулес лишь наполовину повторяет генотип своего деда по указанной системе.

ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС (ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНБРИДИНГА В СЕЛЕКЦИИ НА ГЕТЕРОЗИС)

В последнее время инбридинг довольно широко применяется в межлинейной гибридизации в целях создания специализированных (инбредных) сочетающихся линий, используемых для получения гетерозиса и производства на этой основе товарных гетерозисных гибридов (бройлеров). Таким образом, использование инбридинга на предварительном этапе селекции на гетерозис стало непременным условием, обеспечивающим в конечном счете получение «стандартной» продукции и «гарантированного» гетерозиса.

Чтобы понять селекционно-генетическую сущность этого нового метода интенсивного животноводства, следует прежде всего разобраться в столь сложном и во многом противоречивом явлении, каким является гетерозис.

Что же представляет собой гетерозис как общебиологическое явление? В чем генетическая сущность гетерозиса? Каковы, наконец, причины возникновения гетерозиса, формы проявления и методы его получения в современном промышленном животноводстве?

Гетерозис — это свойство помесей и гибридов первого поколения (Fi) превосходить по биологическим и хозяйственно-полезным признакам исходные родительские формы.

Наиболее известным примером сознательного использования гетерозиса в практических целях является получение мула — 63-хромосомный гибрид от скрещивания лошади (Equus caballus) с ослом (Equus asinus), 64-хромосомная кобылаХ62-хромосомный осел. Этот межвидовой гибрид по сравнению с родительскими формами выгодно отличается долговечностью, выносливостью, большой работоспособностью, хотя и является бесплодным.

Другим примером наиболее раннего широкого использования гетерозиса для повышения продуктивности может служить применение его для повышения шелковой продук-

т/ивности тутового шелкопряда (Bombix mori). Использование гибридной грены позволило уже в наше время увеличить средний вес коконов вдвое—-с 200 мг (1910 г.) до 400 мг (1932 г.).

Впервые явление гетерозиса было описано И. Кёльрейтером, работавшим в Петербургской академии наук, на примере межвидового гибрида, который он получил в 1760 г., скрестив два разных вида махорки. Этот растительный гибрид оказался стерильным наподобие мула и автор назвал его «первым растительным мулом».

Научный термин «гетерозис» появился гораздо позже. Его предложил американский исследователь Дж. Шелл в 1914 г. для обозначения мощности гибридов (эффекта скрещивания), и с тех пор он прочно вошел в научную литературу как синоним старого названия «гибридная сила».

В настоящее время твердо установлено, что гетерозис проявляется не только при разведении животных и птиц, но и при селекции растений, а также микроорганизмов. Следовательно, гетерозис — явление общебиологическое.

Гетерозис играет важную роль и в эволюции диких животных, и в жизни домашних животных. В пушном звероводстве, например, среди полуодомашненных животных — норок и лисиц —• описаны (Беляев, 1975) интересные примеры гетерозиса, проявляющегося в более миролюбивом характере гибридных животных, что позволяет ускорять процесс их одомашнивания.

Считается, что явление гетерозиса позволяет повышать продуктивность животных в гораздо большей мере, чем это можно ожидать при чистопородном или линейном разведении. В настоящее время уже нет таких отраслей животноводства, где бы не использовался гетерозис, но особое распространение применение гетерозиса получило в мясном животноводстве.

С самого начала следует отметить, что гетерозис — явление сложное. Достаточно сказать, что до сих пор не раскрыта полностью его биологическая сущность, нет общепринятой теории гетерозиса, что позволило бы в полной мере использовать гетерозисный эффект в селекции сельскохозяйственных животных и растений.

Создалась любопытная ситуация: гетерозис используется самым широким образом в практике сельского хозяйства, в то время как теоретические основы этого явления полностью еще не раскрыты. Разработка теории гетерозиса и повышение эффективности его использования для практиче-

скёх Целей — важнейшая задача современной генетики и селекции.

Что известно в настоящее время о гетерозисе? Каковы причины возникновения гетерозиса?

На этот счет существует несколько точек зрения в виде отдельных самостоятельных гипотез.

Одна из первых изложена в фундаментальном труде Чарльза Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», в котором он изложил вопросы гетерозиса («гибридной силы»).

Изучив опыт английских заводчиков по созданию новых пород сельскохозяйственных животных, Ч. Дарвин отметил, что родственное спаривание (инбридинг), которое применялось им для закрепления в потомстве желательных признаков выдающихся производителей, приводит, как и самоопыление у растений, к отрицательным последствиям— к депрессии, в то время как скрещивание повышает, как правило, жизнеспособность потомства за счет проявления эффекта скрещивания (гетерозиса).

Дарвин предположил, что в основе этих двух явлений — инбредной депрессии и гетерозиса — лежит одна и та же причина — • степень различия половых элементов, объединяющихся в процессе оплодотворения.

Чем больше родительские формы, а следовательно, и их половые клетки различаются по своим биологическим особенностям, тем сильнее в потомстве проявляется гетерозис, и наоборот, отсутствие таких различий при близкородственном длительном спаривании приводит к инбредной депресии.

Конечно, указанные биологические различия между родителями не должны переходить определенных границ, за которыми мы сталкиваемся с нескрещиваемостью отдаленных видов или со стерильностью одного или обоих полов и т. д. С другой стороны, при очень тесном инбридинге в потомстве также наблюдается потеря фертильности, мертворожденность и т. п.

Исходя из этих соображений, Ч. Дарвин провозгласил «великий закон природы», но которому, с точки зрения эволюции вида, скрещивание всегда полезно, а родственное спаривание (инбридинг — у животных, самоопыление — у растений) — вредно. Именно в этом заключается по Ч. Дарвину биологическая целесообразность (с эволюционной точки зрения) процесса' оплодотворения как такового.

Степень разнокачественности половых элементов, объединяющихся при оплодотворении, которая является перво-

причиной эффекта скрещиваний, с одной стороны, и инбредной депрессии — с другой, и легла в основу гипотезы Дарвина о причинах гетерозиса.

В зачаточном виде она прослеживалась ранее в работах Кёльрейтера, а может быть, и еще раньше, в упоминаниях Аристотеля о том, что «природа лошади становится совершенной, когда имеет место совокупление разнородных особей».

На языке современной генетики это означает, что причина гетерозиса, проявляющегося у помесей и гибридов, полученных от скрещивания, кроется в их гетерозиготности.

Хотя гипотеза Ч. Дарвина представляет определенный научный интерес, она не объясняет нам истинных причин гетерозиса, не выявляет генетический механизм этого явления и не может, естественно, служить теоретической основой для направленного получения гетерозиса.

Повторное «открытие» законов Г. Менделя в 1900 г. вызвало новую волну исследований в области изучения гибридной мощности как со стороны ученых, так и селекционеров-практиков — растениеводов и животноводов. С тех, пор был предложен ряд новых гипотез о причинах и сущности гетерозиса, в которых теоретическая сторона проблемы излагается с позиций классической генетики. Ниже кратко изложим существующие гипотезы.

Гипотеза доминирования (Джонс, 1972). В основе этой гипотезы лежит идея благоприятного действия доминантных генов — гетерозис проявляется в результате взаимодействия при скрещивании благоприятных доминантных факторов, имеющихся у исходных родительских форм.

Предполагается, что при скрещивании происходит сочетание благоприятно действующих неаллельных доминантных генов и одновременное подавление ими действия различных вредных рецессивных аллелей, которые у разных линий, а тем более пород, находятся в разных локусах. При скрещивани доминантные аллели, внесенные одним родителем (линией), могут перекрывать рецессивные аллели,полученные гибридом от другой родительской формы (линии).

Поясним это на примере: допустим, что скрещиваемые линии имеют генотипы AAbbccDDeeff и aaBBccddEEFF. Число локусов с доминантными аллелями составляет: 2 — по первому родителю (AA, DD) и 3 — по вторму (BB, EE, FF); что же касается локусов a, Ь, c, d, e, f — это вредные рецессивные гены.

При скрещивании этих линий (не забудем, что половые клетки (гаметы) несут гаплоидный — одинарный набор хромосом) мы получим:

Генотипы родителей AAввссДДее!! aaBBccddEEFF

Гаметы АвсДеГ aBcdEF

Генотип гибрида AaBecc^dEeFf

Как видим, вредный эффект проявился у гибрида лишь по одной паре генов (ее), которые оказались у него в гомозиготном состоянии, в то время как у родителей он проявлялся по 3—4 локусам. Остальные вредные рецессивные аллели в большей своей части оказались у гибрида перекрытыми доминантными аллелями другого родителя партнера. Если гипотеза доминирования верна, то в этом случае у потомства должен проявиться гетерозис.

Из приведенного примера очевидно, что степень гетерозиса, возникающего в результате скрещивания, будет зависеть от структуры генотипа родителей, а значит, от удачного выбора исходных линий для скрещивания и степени их сочетаемости. Именно поэтому селекционерам приходится проводить значительное количество предварительных скрещиваний (проб) различных линий, прежде чем им удается найти линии, сочетание которых дает наибольший эффект гетерозиса. Испытание линий на сочетаемость при гибридизации — один из важнейших этапов селекции на гетерозис.

Кроме сказанного, гипотеза доминирования допускает также, что та или иная степень гетерозиса зависит от суммирующего (аддитивного) эффекта, "благоприятно действующих доминантных генов, в том случае, когда они оказываются в одинаковых локусах гомологичных хромосом. Проявление гетерозиса возможно также и за счет явления эпистаза, когда отдельные неаллельные гены (эпистатический ген) подавляют не только «свои» рецессивные, но и «чужие» доминантные гены (гипостатический ген).

Гипотеза доминирования общепризнана, однако она не объясняет полностью все вопросы, возникающие в связи с проявлением гетерозиса. Так, если исходить из названной гипотезы, то теоретически следует* ожидать, что при полигибридном скрещивании гетерозигота Аа будет в той или иной степени приближаться по продуктивности к гомозиготе АА — приближаться, но не превосходить ее.

Однако в практике давно установлено, что гетерозигота может превосходить по мощности не только рецессивную родительскую форму, но и доминантную, то есть обоих своих родителей. Это явление получило в генетике даже

специальное название — сверхдоминирование, или моногибридный гетерозис.

Моногибриды —- это гибриды, полученные от скрещивания ААХаа, и поэтому гетерозиготны только по одной паре аллелей. Моногибридный гетерозис установлен (Беляев, 1975) у одомашненных норок: более высокой плодовитостью и жизнеспособным потомством отличались норки, гетерозиготные по мутациям окраски алеутской и серебристо-голубой, по сравнению с норками, гомозиготными по доминантным аллелям указанных генов.

В свиноводстве отмечено (Горин, 1960), что гетерозиготное состояние по гаптоглобулиновому локусу, например, обусловливает достоверное проявление моногибридного гетерозиса по таким признакам, как среднесуточный пожизненный привес (2,2%), среднесуточный привес на откорме (3,9%), а одновременное гетерозиготное состояние трансферринового и гаптоглобулинового локусов обусловливает проявление дигибридного гетерозиса по таким хозяйственно полезным признакам, как возраст достижения веса 100 кг (7,6%, или на 16,7 дня) и др.

Гипотеза гетерозиготности (сверхдоминирование). С точки зрения гипотезы гетерозиготности проявление гетерозиса объясняется, говоря современным языком, разнокачественностью членов одной и той же пары аллелей у гибридных организмов как результат скрещивания различающихся исходных родительских форм. Соединение при гибридизации разнокачественных гамет родителей уже само по себе стимулирует более быстрый рост гетерозиготных гибридов, их лучшее развитие и т. д. В результате гибрид по мощности превосходит исходные гомозиготные родительские формы как рецессивную, так и доминантную, что и обусловливает эффект сверхдоминирования. В то же время гомозиготность родителей оказывает угнетающее действие на жизнеспособность потомства, что выражается формулой Аа>АА>аа.

Предполагается, что у гетерозиготы оба аллеля одного локуса выполняют различные функции, взаимно дополняя друг друга в биохимическом процессе. При этом эффект гетерозиса будет тем выше, чем в большей степени аллели каждого локуса различаются функционально между собой, чем больше они дополняют друг друга.

Названные гипотезы отстаивают положение о селективном преимуществе гетерозигот в сравнении с гомзиготами по определенным локусам и.связывают гетерозис с тремя эффектами доминантных генов: во-первых, с подавляющим

действием их в отношении вредных рецессивных аллелей; во-вторых, аддитивные доминантные гены, расположенные в одинаковых локусах гомологичных хромосом, взаимодействуют между собой, и это их благоприятное действие может суммироваться; в-третьих, возникает эпистаз* (взаимодействие доминантных генов, расположенных в разных локусах). Некоторые отдельные доминантные гены (эпистатический ген) могут подавлять проявление не только «своих» рецессивных, но и «чужих» доминантных генов (гипостатический ген), то есть генов другой пары хромосом.

Причины гетерозиса, указанные в обеих гипотезах, возможно, действуют одновременно, однако их, по-видимому, не достаточно для всестороннего объяснения механизма возникновения гетерозиса как общебиологического явления. По этому поводу проф. М. В. Лобашов (1969) писал: «Трудно предположить, чтобы в основе столь сложного явления, как гетерозис, лежал единственно генетический механизм». Что же касается понимания самого механизма генного взаимодействия при гетерозисе, то по современным воззрениям различие между обеими гипотезами незначительно или его совсем нет.

Для облегчения понимания сказанного ниже приводим классификацию взаимодействия генов, по которой построены гипотезы, объясняющие инбридинг и гетерозис.

Взаимодействия генов

Аллельные (доминирование):	Неаллельные (эпистаз):
1. Полное доминирование	1. Комплементарные
2. Неполное доминирование	2. Эпистаза-гипостаза
3. Сверхдоминирование	3. Полимерные (главным образом, аддитивные действия)
	4. Модификативные

Гипотеза генетического баланса, предложенная в последнее время, плодотворно разрабатывается в нашей стране академиком ВАСХНИЛ Н. В. Турбиным (1961). С точки зрения этой гипотезы явление гетерозиса нельзя объяснить действием одной какой-либо генетической причины — это суммарный эффект.

* Эпистаз — подавление действия одной аллельной пары генов доминантным — доминантный (благоприятный) эпистаз или рецессивным — рецессивный (неблагоприятный) эпистаз, геном другой, неаллельной им пары генов.

Предполагается, что в тех или иных популяциях в результате длительного отбора — естественного и искусственного — складывается определенная сбалансированная система наследственных факторов. Скрещивание приводит к нарушению этого исторически сложившегося генетического равновесия признаков, разнонаправленных по своему действию.

В результате у гибридов первого поколения генетический.баланс изменяется в сторону увеличения наследственных факторов, дающих положительный эффект.

Гипотеза генетического баланса*, принимая в обеих чертах отдельные положения ранее высказанных гипотез, больше внимания, однако, уделяет взаимовлиянию неаллельных генов, физическим и биохимическим факторам, а также внешней среде вообще, условиям выращивания гибридов в частности. Особое внимание придается цитоплазматическому влиянию. Предполагается, что плазматические различия между гаметами должны стимулировать жизненные процессы у гибридного организма. Сбалансированность систем генов делает популяции наиболее приспособительными и продуктивными в конкретных условиях среды.

Следует отметить, что в последние годы все большее значение приобретает также биохимическая теория гетерозиса, согласно которой скрещивание приводит к увеличению гетерозиготности по мутациям, регулирующим синтез бедка — отсюда проявление гетерозиса происходит за счет обогащения биохимических процессов в клетках и тканях гибридного организма.

* * *

Значение изложенных выше гипотез неоспоримо, однако ни одна из них не может быть пока признанной в качестве общепринятой теории гетерозиса. Нельзя одновременно не отметить тот общий принцип, который лежит в основе всех названных выше гипотез, заключающийся в том, что для получения гетерозиса в практической селекции необходимо сочетать гаметы различного происхождения, то есть спаривать генетически разнородных животных.

Следует также отметить, что приведенные выше гипотезы основываются на менделевских законах, которые так

* Под генетическим балансом понимается сбалансированность всего генома, влияющего на развитие организма как целого.

успешно применяются для анализа наследования качественных признаков (масть, форма гребня и т. д.). Между тем, эффект гетерозиса проявляется главным, образом по количественным признакам с относительно низкой наследуемостью (h^2) — яйценоскость, рост, живая масса,—-для изучения наследования которых использование упомянутых выше законов значительно сложнее.

Возможно, прав известный генетик Ф. Хатт, в своем высказывании: «Гетерозис все еще представляет одну из самых больших загадок генетики».

Что же представляет собой гетерозис как генетическое явление? Каковы формы проявления гетерозиса?;

Гетерозис — это совокупность явлений,, связанных с повышенной жизнеспособностью помесей (гибридов)., которая, как установлено, проявляется уже на ранних стадиях развития (онтогенез) животных и птиц. У эмбрионов гибридных кур, например, еще в эмбриональном развитии усиливаются обменные процессы, ускоряется их развитие, в результате чего вывод и качество суточного молодняка бывают выше по сравнению с теми же показателями линейных кур (Злочевская, 1968).

Преимущество в интенсивности развития и продуктивности помесного молодняка наблюдается практически в самом раннем постнатальном периоде. Гетерозисные животные, как правило, уже при рождении обладают повышенной жизнеспособностью, большей живой массой; отличаются крепкой конституцией, резистентностью, а в дальнейшем проявляют повышенную энергию роста и скороспелость, что обеспечивает их более высокую продуктивность и лучшую оплату корма по сравнению с животными исходных родительских форм.

Указанные качества в их совокупности обеспечивают, в конечном итоге, высокую эффективность откорма гетерозисных животных при их реализации на мясо, что имеет большое экономическое значение.

Гетерозис — явление неустойчивое (кратковременное), оно наиболее ярко (четко) проявляется лишь в первом поколении (Fj) скрещивания. Помесные (гибридные) животные при их дальнейшем разведении не дают подобных себе гетерознсных потомков, они не остаются «константными» по гетерозису. Поэтому их не оставляют на племя, а реализуют на мясо. Следовательно, гетерозис нельзя закрепить наследственно, его нужно всякий раз получать заново.

В отдельных случаях гетерозис можно поддерживать на относительно высоком уровне и в последующих поколе=

ниях, но в таких случаях используются специальные мето ды — переменное скрещивание и др. Считается, что углгл ние гетерозиса в последующих поколениях гибридов ре-зультат рекомбинационных утерь (Гарькавын, 197-1).

Наиболее четко гетерозис проявляется по признакам, связанным с жизнедеятельностью организма и обусловливающим конечную мясную продуктивность животных,—-живая масса, размеры тела, энергия роста, скороспелости. Именно поэтому гетерозис используется прежде,всего в мясном животноводстве. Не так четко и в меньшей степени гетерозис проявляется но таким признакам, как шерстная и молочная продуктивность.

Имеются, правда, данные (Хатт, 1969), что у помесных коров, полученных от скрещивания разных пород молочного скота в США, удои были на 20% выше тех, которые ожидались в том случае, если бы не было явления гетерозиса.

Анализируя результаты проведенного скрещивания молочных пород, М. М. Лебедев приходит к выводу, что при скрещивании хорошо отселекционированных, сравнительно одинакового направления продуктивности молочных пород имеет место гетерозис по удою, а при скрещивании контрастных по удою и содержанию жира в молоке пород гетерозис проявляется по общему количеству молочного жира, получаемого за лактацию. Однако, по мнению Ф. Ф. Эйснера, пока еще никому не удалось доказать преимущество помесей над чистопородными животными по молочной продуктивности.

Что касается резвости, то, по мнению коневодов, чистокровные верховые, равно как орловские рысистые лошади, как правило, резвее помесей, полученных от скрещивания с другими породами.

Формы проявления гетерозиса бывают различными. Обычно при скрещивании двух пород (А и В) уровень продуктивности помесного (АВ) потомства равен средней по-

казателеи продуктивности исходных пород $\frac{(A + B)}{n}$. Ь таких случаях говорят о гипотетическом (вероятном) гетерозисе.

Нередко продуктивность помесных (Fi) животных оказывается значительно выше средней продуктивности родителей, а иногда она превышает показатели лучшей из родительских форм — абсолютный (истинный) гетерозис. В других случаях, однако, продуктивность помесей превышает показатели лишь одного из родителей, худшего — относительный гетерозис.

В. Т. Гориным для определения степени названных форм гетерозиса предложены формулы:

абсолютный (истинный) $И=\left(\frac{Пг}{Пл}\cdot 100\right)-100;$

вероятный (гипотетический) $Г=\left(\frac{Пг}{(0{,}5(Пм+По)}\cdot 100\right)-100;$

относительный (обычный) $О=\left(\frac{Пг}{Пм}\cdot 100\right)-100,$

где: Пг — признак гибрида; Пл — признак лучшей породы; Пм — признак материнской породы; По — признак отцовской породы.

Конечно, из чисто практических соображений эффект гетерозиса представляет наибольший интерес лишь в том случае, когда гибридное потомство превышает по своей общей хозяйственно полезной ценности лучшего из родителей. Только в таких случаях скрещивание имеет экономический смысл. Поэтому селекционеры-практики под гетерозисом понимают свойство гибридов (Fi) превосходить по определенным признакам лучшую из родительских форм.

Касаясь многообразия форм проявления гетерозиса, встречающихся в практике разведения сельскохозяйственных животных, Х. Ф. Кушнер (1969) отмечает, что помеси и гибриды первого поколения, в одних случаях, превосходят своих родителей по весу и жизнеспособности, в других,— по жизнеспособности и плодовитости, а по массе тела занимают промежуточное положение или превосходят своих родителей по конституциональной крепости, долголетию, работоспособности. Помеси уступают им по плодовитости (полная или частичная потеря плодовитости мулов)*.

Помеси могут также превосходить среднеарифметические показатели продуктивности обоих родителей, но уступать по уровню продуктивности лучшей родительской форме. Бывает и так, что по основному виду продуктивности как суммарному показателю у помесей наблюдается гетерозис, в то время как каждый отдельно взятый признак, как составная часть конечной продукции, наследуется промежуточно.

Некоторые ученые, учитывая специфику форм проявления гетерозиса, выделяют самостоятельные его типы:

репродуктивный гетерозис •— более высокая общая продуктивность животных, связанная с повышением плодови-

* А. С. Серебровский считал, что гетерозис проявляется не при всяком скрещивании и что он не является специфическим свойством межвидовых гибридов.

тости (фертильности) и более мощным развитием их репродуктивных органов;

соматический гетерозис — более сильное развитие вегетативных частей (у растений), органов и частей тела (у животных);

адаптивный гетерозис — повышенная жизнеспособность животных, их лучшая приспособляемость.

У мулов, например, сильно выражен соматический гетерозис, то есть большая живая масса; выше тяговое усилие; повышенное долголетие; особая выносливость;, но в то же время репродуктивная система недоразвита. Как правило, они бесплодны. Сказанное выше — это пример частного гетерозиса (мощное развитие касается не всего организма животного, а лишь его отдельных признаков) в отличие от общего гетерозиса, когда имеет место развитие общей массы тела животного, повышение метаболических процессов в организме в целом, что обеспечивает повышение его продуктивности (Красота, 1979).

Следует отметить, что гетерозис проявляется у помесей и гибридов — межвидовых, межпородных, межлинейных — по ограниченному числу признаков. Он никогда не проявляется по сумме всех родительских признаков. Помеси (гибриды) превосходят своих родителей не по всем показателям продуктивности, не по всем признакам, не по их сумме, а лишь частично, по отдельным признакам (или группе признаков) или даже по отдельно взятому признаку.

Нередко по одному признаку наблюдается гетерозис, по другому—промежуточное наследование, а по третьему — отсутствие его.

Метисные куры первого поколения, полученные от скрещивания петухов мясных пород с курами яйценоских (легких) пород, могут превосходить исходные родительские формы по яйценоскости, но по живой массе они занимают промежуточное положение.

Отсюда под гетерозисом следует понимать превосходство потомства — помесей или гибридов — над родительскими формами не по всем, а лишь по определенным, конкретным признакам. Многочисленные исследования различных признаков у свиней, например, показали, что гибридная сила проявляется только в отношении определенных категорий признаков: воспроизводительная способность и выживаемость животного, признаки плодовитости, величина и вес поросят (Грудев, 1977).

В опытах по скрещиванию молочных пород (Лебедев,

1980; Дмитриев, Прохоренко, 1976) установлены две формы проявления гетерозиса: по молочной продуктивности — увеличение у помесей (Fj) удоев и количества молочного жира за лактацию при промежуточном наследовании процента жира в молоке, в одном случае, и увеличение количества молочного жира при промежуточном наследовании и удоев и жирности молока.

Отмеченные особенности следует учитывать при селекции на гетерозис: для скрещивания и гибридизации подбираются такие породы и сочетающиеся* линии, которые обеспечивают максимально возможное проявление гетерозиса по желательным признакам. При таком подходе имеется возможность дать количественную оценку гетерозиса, прогнозировать гетерозисный эффект.

Гетерозис не возникает автоматически. Степень его проявления в большой мере зависит от генетических (наследственных) особенностей скрещиваемых пар. Учитывая, что при скрещивании гетерозис проявляется не только вследствие общего генетического обогащения потомства, но и в результате лучшей сочетаемости спариваемых пород (линий), при межлинейных скрещиваниях прежде чем выбрать оптимальный вариант селекционеры испытывают на сочетаемость многочисленные линии.

Установлено, например, что при скрещивании кур тяжелых лангшанов с карликовыми бентамками помеси в 1,6 раза были тяжелее в том случае, когда матери принадлежали к тяжелой породе — лангшан. То же наблюдалось при скрещивании тяжеловозов породы шайр с карликовыми пони, курдючных овец с каракульскими. Во всех случаях помеси получаются крупнее в тех вариантах скрещивания, где мать относится к крупной породе — шайр, курдючная. При межвидовом скрещивании яка с коровами стельность помесных коров первого поколения продолжалась в среднем 258, а при обратном (быкХячиха) — 277 дней (Денисов, 1960).

Этот комплекс явлений, которые связаны с влиянием материнского организма на потомство ближайшего (первого) поколения получил название материнского эффекта (maternal effect).

Для выявления материнского эффекта, а значит степени влияния материнской породы при скрещивании, в зоотехнии применяют метод реципрокного (взаимного) скрещивания.

* Сочетающимися называют такие линии, при скрещивании которых у потомства проявляется эффект гетерозиса.

Реципрокное скрещивание — это спаривание животных двух пород (или линий) в двух возможных направлениях. Если, например, в первом случае в качестве материнской взята порода Л (А9 ХВс?), то во втором — порода В (В9ХАс?). Порядок очередности использования пород в качестве материнской или отцовской условный, то есть если в первом случае скрещивание считается прямым, то во втором оно будет реципрокным, и наоборот В качестве контроля для сравнения результатов скрещивания обе исходные породы (или линии) А и В разводятся в чистоте (А9Х ХАсП и (В9 ХВd*).

Опыты, проведенные в свиноводстве, например, показали, что в одинаковых условиях кормления, содержания и ухода помеси от реципрокного скрещивания пород крупная белая и северо-кавказская всегда уклонялись в сторону материнской породы по большинству признаков, связанных с гетерозисом: плодовитость, среднесуточный прирост н др.

Из сказанного следует, что степень проявления гетерозиса связана в той или иной мере с качеством матки, отобранной для скрещивания. И хотя матка в одинаковой степени с производителем влияет через свой геном на образование генотипа потомства, зоотехник должен иметь в виду, что в период внутриутробного развития потомства, а также в молочный период его выращивания материнский организм играет роль воспитателя (ментора), выступая в качестве плазмона*.

Стало быть, прежде чем.приступить к широкому проведению скрещивания (гибридизации), необходимо предварительно провести реципрокные скрещивания, чтобы выявить реципрокный эффект и определить, какую породу или линию следует использовать в качестве материнской, а какую в качестве отцовской, и тем самым эффективно использовать дополнительное влияние материнского организма (материнский эффект).

Выше мы говорили, что гетерозис наиболее четко проявляется при скрещивании. В связи с этим нельзя не отметить, что в степени проявления жизнеспособности потомства — одного из важнейших показателей гетерозиса, наблюдается некая градация в зависимости от применяемых систем спаривания родительских **форм.**

В общих чертах, чем больше будут различаться генети-

* • Плазмон — собирательное понятие для всех внехромосомных наследственных элементов клетки-носителя цитоплазматической наследственности. Геном — гаплоидный набор хромосом с локализованными в нем генами.

чески между собой спариваемые животные, тем выше степень проявления жизнеспособности в потомстве, и наоборот, эффект скрещивания снижается по мере увеличения сходства спариваемых пар.

Жизнеспособность потомства значительно возрастает по мере перехода к неродственному (аутбредному) разведению животных. Она будет еще выше при скрещиваниях межлинейных, межпородных, межвидовых. В свою очередь, крайние степени отдаленных скрещиваний (межвидовых, межродовых и т. д.) также могут привести к бесплодию.

Однако жизнеспособность потомства возрастает не только при спаривании животных, различающихся по своей наследственной природе, но и выращенных в, разных условиях. Животноводам хорошо известно, что при длительном разведении «в себе», даже без применения инбридинга, отдельные стада животных замыкаются в «собственных кровях». Наступает депрессия, которая получила (Дарвин, 1950) название «мнимое родство».

Для оздоровления таких стад, то есть для повышения жизнеспособности потомства и сохранения высоких продуктивных качеств животных, при разведении «в себе» применяют известный зоотехнический прием «освежения крови». Этот прием позволяет не только сохранить, но зачастую и повысить продуктивные качества стада (табл. 4).

Таблица 4

Влияние „освежения крови" на жизнеспособность и продуктивность кур (по данным Х. Ф. Кушнера и О. Н. Китаевой)

Группа	Выводимость, %	Живая масса молодок в возрасте 5 месяцев, г	Снесено яиц с начала яйцекладки по май, шт.
I	64,2	1090	60,6
II	82,7	1375	103,3

I группа — петухи своего хозяйства.
II группа — петухи той же породы, но другого хозяйства.

Эффект «освежения крови» весьма близок по своей природе к внутрипородному гетерозису. Вот почему среди зоотехников-практиков допускается, что повышение жизнеспособности, плодовитости, скороспелости и продуктивности потомства связано не только со скрещиванием животных, отличающихся по своим наследственным качествам,

но и со спариванием чистопородных животных, выращенных в разных условиях.

Примером внутрипородного гетерозиса в скотоводстве могут служить данные Е. С. Бирюковой по племзаводу «Терезино», где животные, полученные от спаривания разных внутрипородных типов симментальской породы, оказались крупнее и молочнее Так, коровы-дочери, полученные от скрещивания быков племзавода «Терезино» с завезенными коровами, дали на 477,6 кг больше молока, чем терезинские, и на 746,0 кг больше, чем завезенные. Этот случай (по В. Ф. Эйснеру) следует отнести к так называемому «комплементарному эффекту», который проявляется при достаточной генетической разобщенности животных в пределах породы.

В той же плоскости находится явление повышенной жизнеспособности потомства, которое наблюдается в результате периодического спаривания различных экотипов в пределах одной линии. Разведение животных одной линии в различных хозяйствах, зонах, в различных природных условиях приводит со временем, как это установлено, к экологической дифференциации генетически однородной линии.

Такая дифференциация, по-видимому, тежит в основе внутрипородного гетерозиса, который можно отнести к так называемому географическому гетерозису. К этой категории относится и интербридинг, о котором было сказано ранее.

Следует также упомянуть такой зоотехнический прием, испытанный в товарном свиноводстве, как двойное последовательное спаривание свиноматки с двумя хряками одной или двух разных пород или осеменение в одну охоту маток смешанной спермой двух и более хряков-производителей. Установлено, что полученные при этом поросята отличаются повышенной жизнеспособностью и энергией роста, увеличивается число поросят в помете, повышается.оплодотворяемость маток. Более того, как отмечают некоторые исследователи (Тихонов, 1967), гетерозис нередко наблюдается при спаривании животных одной породы, но иногда отсутствует при скрещивании животных разных, даже проверенных на сочетаемость пород. Аналогичные результаты получают иногда при изучении гетерозиса, получаемого в результате скрещивания инбредных линий и топкроссинге.

В свете сказанного нельзя обойти известные опыты (Сопиков, 1951; Курбатов, 1954 и др.) по переливанию крови животных разных пород и видов. Цыплята породы леггорн были тяжелее своих сверстников, если курам-матерям

леггорн предварительно переливалась кровь тяжелой породы (австралорп). Аналогичные результаты получались, когда белок куриного яйца заменялся белком индюшиного яйца.

Крольчата, развившиеся из чистопородной ангорской зиготы, были крупнее своих чистопородных сверстников, если крольчихе-матери предварительно переливалась кровь крольчихи тяжелой породы (фландр).

Все эти примеры свидетельствуют о разнообразии форм проявления жизнеспособности потомства по тем или иным признакам при различных вариантах подбора родительских форм. Приведенные примеры относятся к категории «физиологического гетерозиса», к которому относят эффекты в развитии растений и животных, напоминающие по своему проявлению гетерозис, но происходящие не по генетическим причинам (генетический гетерозис), не вследствие скрещивания неродственных форм, а под влиянием некоторых внешних воздействий, приводящих к физиологическим изменениям исходных родительских форм.

Именно поэтому зоотехники часто связывают степень проявления гетерозиса сельскохозяйственных животных с подбором для скрещивания родительских форм, различающихся не только по своим генетическим особенностям, но также по типу телосложения, продуктивности и по месту их" выращивания. _ • -•

Степень проявления гетерозиса в большой мере зависит от уровня и полноценности кормления гетерозисного молодняка во всех периодах его роста. Об этом свидетельствуют многочисленные данные. Вот почему промышленное скрещивание эффективно лишь в том случае, когда помесные животные обеспечены должными условиями кормления, содержания, ухода.

В скотоводстве (опыты Е. К- Бабич, 1968) при низком уровне кормления помесные бычки-кастраты, полученные в условиях Полесья Украины от абердин-ангуссов имели живой вес в 18-месячном возрасте 197 кг, а чистопородные (белоголовой украинской породы) —213,4 кг: При среднем уровне кормления чистопородные бычки весили в соответствующем возрасте 390,0 кг, а помеси от абердин-ангуссов — 404 кг.

То же установлено в опытах по скрещиванию коров молочных, молочно-мясных и мясных пород с быками мясных пород — у помесей, выращенных при недостаточном уровне кормления, эффект гетерозиса не проявился, их мясная

продуктивность; была даже ниже, чем продуктивность материнской породы.

На интенсивность проявления гетерозиса оказывает влияние.не только общий уровень питания помесей, но и уровень общего энергетического и протеинового, а также аминокислотного питания.

Оказалось, например, что привес подсвинков на беконном откорме, норма кормления которых была на 10—12% выше-установленных норм --энергетического питания, во всех случаях был выше у помесей (крупная белаяХмиргородская) по сравнению с обеими исходными породами (596—620 г против 494—515 г).

...При кормлении по заниженным нормам помеси указанного варианта скрещивания не имели преимущества перед исходными породами не только по привесу на откорме, но и пооплате корма (Баньковский, 1979).

Доказано, что при низком уровне протеина в рационе и несбалансированности его по аминокислотному составу помеси дают более-низкие привесы, чем чистопородные животные.

Не меньшее значение имеет уровень интенсивности самого откорма животных. При откорме помесей белая благороднаяХкрупная черная установлено, что по мере повышения интенсивности откорма эффект скрещивания снижается:, на уровне, привесов 605—661 г показатели помесей превышали исходную чистую породу на 9,26%, а при дальнейшем повышении уровня привесов до 705—718 г •— только на 1,84%,. Аналогичные показатели были получены и по затрате корма на 1 кг привеса.

Из приведенных данных следует, что проявление гетерозиса при скрещивании не может быть обеспечено только сочетанием генотипов родительских форм, оно во многом зависит от условий жизни, от системы кормления и выращивания помесных животных, от климатических условий. Селекционеру следует по мере возможности учитывать все эти факторы при выборе пород для промышленного скрещивания и его проведения.

Большое значение для зоотехника-практика имеет оценка степени проявления гетерозиса, определение экономической эффективности его использования в животноводстве.

Степень проявления гетерозиса можно выразить как в абсолютных, так и в относительных показателях, путем вычисления индекса гетерозиса по различным формулам. Наиболее простая и удобная из них формула К. Б. Све^

чина, в которой для сравнения берется показатель лучшей исходной родительской формы: $ИГ = \frac{Еп \cdot 100}{Ер}$, где

ИГ — индекс гетерозиса; Еп — показатель признака потомка (F_1);

Ер — показатель лучшей родительской формы.

Расчет эффекта гетерозиса можно вести и по формуле (приводится по Б. С. Москаленко), в которой показатели потомка сравниваются со средней по обоим родительским формам:

$$ИГ = \frac{2Е_п \cdot 100}{Е_о + О_м}, \text{ где}$$

Ео — показатель признака по отцовской породе; Ем — показатель признака по материнской породе.

В настоящее время в зоотехнической практике при оценке эффекта скрещивания пород и линий по отдельным признакам продуктивности пользуются единой методикой — сравнивают показатели продуктивности помесей первого поколения со средними показателями родителей, то есть с полусуммой соответствующих показателей скрещиваемых пород или линий, пользуясь формулой:

$$Н = \frac{F_1 - 0{,}5(P_1 + P_2)}{0{,}5(P_1 - P_2)} \cdot 100,$$

где Н — эффект скрещивания — гетерозис, в %; Fj — средний показатель помесей первого поколения; Pi и Рг — средние показатели скрещиваемых пород.

В указанных формулах мера гетерозиса выражена в процентах — • эффект гетерозиса будет наблюдаться в том случае, если индекс гетерозиса будет больше 100%.

Пример. Допустим, что яйценоскость кур исходных пород или линий составляет 252 яйца в среднем на одну несушку, а помесных несушек — 289 яиц, то есть на 37 яиц больше. В таком случае коэффициент гетерозиса помесей равняется 111,5%.

В любом случае гетерозис можно оценивать по суммарной хозяйственно-экономической выгодности его использования в данных условиях. Некоторые экономисты предлагают, например, высчитывать степень проявления гетерозиса в свиноводстве по формуле:

$$К = \frac{П}{П - (Р + Р_1)},$$

где К — коэффициент гетерозиса; П — себестоимость цент-

нера свинины; Р — разница в стоимости центнера привеса чистопородных и помесных поросят в период подсоса. Эта разница делится затем на 6 — индекс, выведенный путем деления одного центнера привеса на средний вес (16 кг) одного поросенка при отъеме; Pi — разница в стоимости центнера привеса чистопородных и помесных подсвинков в период откорма.

В этом случае степень проявления гетерозиса выражается суммарным индексом, в котором отражаются все затраты, связанные с производством свинины в данном хозяйстве. Тем самым он может служить для оценки гетерозисного эффекта с экономической точки зрения.

В последнее время генетиками установлена связь между степенью проявления гетерозиса по тому или иному признаку и степенью наследуемости последнего. Считается, что эффект гетерозиса тем выше, чем ниже наследуемость признака.

В свиноводстве, например, гетерозис в значительно большей степени проявляется по таким признакам, как репродуктивные качества — плодовитость, размер и жизнеспособность поросят. Указанные признаки, как известно, имеют невысокие коэффициенты наследуемости и сильно подвержены инбредной депрессии. И наоборот, небольшой эффект от скрещивания наблюдается по такому признаку, как морфологический состав туши, отличающийся относительно высокой степенью наследуемости и меньшей чувствительностью к инбредной депрессии. Среднее положение занимает признак «оплата корма».

Тем не менее надо помнить, что меньше всего при скрещивании следует ожидать повышения показателей (гетерозис) по таким высоконаследуемым показателям убойных качеств, как, например, длина туши, мясность.

Наглядное представление о поведении различных признаков при инбридинге и скрещивании в свиноводстве дает табл. 5.

Как видно из таблицы 5, гетерозис наиболее сильно (+++) проявляется по I группе признаков — репродуктивных, для которых характерны низкие коэффициенты наследуемости (+) и которые подвержены в высокой степени инбредной депрессии (———). И наоборот, наименьший (+) гетерозис отмечается по убойным качествам — признакам, отличающимся высокими (+ +"+) коэффициентами наследуемости при низкой (—) инбредной депрессии.

Промежуточное положение как по гетерозисному эф-

фекту (+ +), инбредной депрессии (——), так и по коэффициенту наследуемости (+ +) занимает II группа признаков — откормочные качества.

Сказанное подтверждается данными табл. 6.

Таблица 5

Гетерозис и инбредная депрессия по группам селекционируемых признаков (по А. И. Овсянникову)

Качество	Коэффициент наследуемости	Гетерозисный эффект	Инбредная депрессия
Репродуктивные	+	+ + +	— — —
Откормочные	+ +	+ +	— —
Убойные	+ + +	+	—

Таблица 6

Ориентировочное значение наследуемости и гетерозисного эффекта (по Картрайту, 1971)

Признак	Наследуемость	Гетерозисный эффект, %*
Поперечный разрез длиннейшей мышцы спины (муск. глазок)	Высокая (h^2=50% и выше)	Низкий (5% и ниже)
Оценка экстерьера (баллов)		
Живая масса взрослого животного		
Содержание молочного жира		
Привес при загонном откорме		
Количество молока		
Масса при рождении		
Масса при отъеме	Средняя h^2=(20—50%)	Средний (5—10%)
Мясные формы		
Материнские признаки	Низкая	Высокий
Период между двумя отелами	h^2=(20 и ниже)	(10% и выше)
Процент оплодотворения		

* Процентное значение, которым поколение F_1 превосходит средние показатели двух родительских пород.

В связи с этим* степень проявления гетерозиса при скрещивании по тем или иным признакам следует оценивать дифференцированно — с учетом их наследуемости.

Так, если для признаков с низкой наследуемостью гетерозисным эффектом можно считать разницу между про-

дуктивностью помесей и продуктивностью лучшего из родителей, то для признаков с высокой наследуемостью показатели продуктивности будут гетерозисными, даже если они превосходят лишь средние показатели родителей.

Большой научный и практический интерес представляет вопрос о прогнозировании эффективности скрещивания при разработке таких методов, которые позволили бы предвидеть результативность тех или иных систем подбора при селекции на гетерозис.

В этом направлении в последнее время ведутся интенсивные исследования. В некоторых случаях отмечается существование связи между гетерозиготностью животных по аллелям групп крови и гетерозисом при разведении крупного рогатого скота, свиней, кур. Это позволяет при подборе пар, маркированных по определенным эритроцитарным антигенам, значительно усилить проявление гетерозиса в потомстве.

* * *

Формы проявления гетерозиса тесно связаны с методами спаривания, которые используются для получения гетерозиса. Применяемые в этих целях методы пользовательного скрещивания делятся на две группы. К одной относятся те методы, где не применяется предварительная селекция на гетерозис (межпородное промышленное скрещивание разных видов), к другой — современные методы скрещивания, при которых предварительно проводится большая работа по селекции на гетерозис, включающая создание инбредных линий и их проверку на сочетаемость, а также получение гибридных родительских форм (кроссов) для производства товарных гибридов (межлинейная гибридизация).

Именно в этом методе, известном под названием «межлинейная гибридизация», инбридинг является основным обязательным компонентом селекции на гетерозис. На этой системе селекции необходимо остановиться подробнее.

Но что вкладывается в само понятие «гибридизация», какова генетическая сущность метода, связанного с селекцией на гетерозис?

Понятие «гибридизация» издавна использовалось как в зоотехнии, так и в генетике, однако в это слово вкладывался различный смысл. В генетике под гибридизацией животных понимают любое спаривание (скрещивание) самца и самки независимо от их видовых, породных, родственных

или Других различий. Возникающее при этом потомство I поколения (Fi) гетерозиготно.

В зоотехнии же под гибридизацией до недавнего времени понимали обычно скрещивание животных, принадлежащих к различным видам и родам (межвидовое и межродовое скрещивание). От такого скрещивания получают животных, которых называют гибридами (бастард, ублюдок). С точки зрения классической зоотехнии это и есть собственно гибриды.

В настоящее время термин гибридизация применяется селекционерами-животноводами в широком и узком смысле этого слова. В широком смысле под гибридизацией понимается всякое генетически разнородное спаривание (скрещивание) независимо от принадлежности животных к тем или иным таксономическим единицам — линии, породе, виду. В узком же смысле под этим термином понимают системное скрещивание линий или закрытых популяций как внутри породы, так и между породами с целью получения гетерозиса. А. И. Овсянников указывал, что под межлинейной гибридизацией понимают скрещивание в избранной последовательности специально выведенных и предварительно отселекционированных на сочетаемость линий для получения пользовательных гибридных животных, отличающихся высокими показателями продуктивности (гетерозисом).

Однако эффект гетерозиса проявляется не при каждом варианте скрещивания, а лишь при определенном сочетании тех или иных комбинаций, когда скрещивают сочетающиеся между собой линии и животных. Следовательно, селекция на сочетаемость — один из решающих этапов гибридизации, а поиск нужных комбинаций — наиболее трудоемкая часть этой работы. Ценна та матка, которая происходит не от любой комбинации, а от испытанных комбинаций. Чем шире проводятся испытания специальной комбинационной сочетаемости, тем больше надежд на успех. Но любая комбинация приобретает хозяйственное значение лишь в том случае, если ее можно воспроизвести, то есть когда гетерозис наблюдается не только при спаривании отдельных животных (как бывает при промышленном скрещивании), а при скрещивании всех животных этих линий. Значит речь идет не о простом, двух- или трехпородном скрещивании, а о межлинейной гибридизации.

Селекционер должен Делать четкое различие между промышленным межпородным скрещиванием и гибридизацией. Межлинейная гибридизация — более сложный, но в то

же время более эффективный метод получения гетерозиса.

Называть помеси, полученные от промышленного скрещивания, гибридами неправильно. Помеси получаются в результате скрещивания различных пород, а гибриды — при скрещивании специально выведенных и отработанных (отселекционированных) на сочетаемость линий.

Весь процесс селекции, связанный с закладкой и отработкой специализированных линий, их проверкой на взаимную сочетаемость (комбинационную способность) при помощи контрольных скрещиваний с целью получения высокогетерозисных и устойчивых товарных форм гибридов, и получил название селекции на гетерозис.

В отличие от традиционных методов скрещивания селекция на гетерозис при гибридизации строится не только и не столько на принципе учета индивидуальных особенностей животного — его свойств, породности, родственных связей, сколько, главным образом, на учете особенностей популяции как генетической совокупности.

Пользуясь основными параметрами популяционной генетики, селекционер вскрывает генетические особенности популяции, которые формируются совершенно по-иному, чем у особи как отдельной селекционной единицы.

В процессе гибридизации получают гибридных животных как племенного, так и товарного назначения. Родительские формы (отцовская и материнская) являются гибридными, но они имеют племенное назначение, то есть" их скрещивают для получения товарных гибридов с ярко выраженным эффектом гетерозиса. Товарными гибридами называют животных, которые получены для товарных (а не племенных) целей в результате межпородных или однопородных кроссов специализированных сочетающихся линий. Товарную форму гибридов в дальнейшем не разводят, от них получают только продукцию: свиней и цыплят-бройлеров убивают на мясо, яйца от кур-несушек поступают в торговую сеть. Следовательно, товарные формы гибридов получают ежегодно, каждый раз заново.

Преимущество межлинейной и породно-линейной гибридизации состоит в том, что с ее помощью без дополнительных капиталовложений можно увеличить производство продуктов животноводства, улучшить их качество, «стандартизировать» товарную продукцию и тем самым снизить себестоимость ее производства, повысить производительность труда.

Межлинейная гибридизация — это непрерывная селекция, и начинается она с закладки и испытания линий. Ка-

кова в общих чертах методика закладки инбредных и специализированных линий, закрепления в них селекционируемых признаков?

В птицеводстве сущность этого метода заключается в том, что на первом этапе предварительно создают инбредные линии путем многократного тесного родственного спаривания по типу братХсестра. Цель инбридинга — закрепить в каждой линии какое-то определенное качество, тот или иной признак (большая масса яиц, высокая яйценоскость, хорошая выживаемость цыплят, раннее созревание птицы и т. д.).

Для отбираемого признака (признаков) генетическая варианса (изменчивость) в линии должна быть возможно более сужена. Таким образом, с самого начала достигается дифференциация линий по селекционируемым признакам, что имеет определенное значение в возникновении гетерозиса на последующих этапах работы.

Для закладки инбредной линии используют исходную пару кур, полученную обычно от стандартного скрещивания. Отобранных молодок (сестры) в течение первого года спаривают с лучшими петухами — их братьями. Затем, в течение второго года, снова скрещивают лучшее потомство по типу братХсестра и так поступают с несколькими инбредными поколениями, пока инбредная линия не приобретет желательную наследственную устойчивость по селекционируемому признаку, что наблюдается обычно в III—V инбредном поколении. К этому времени в результате многократного кровосмешения во многих инбредных линиях наблюдается сильная депрессия — отставание птицы в развитии, снижение яйценоскости, массы яиц, плодовитости и жизнеспособности, что приводит к выбраковке до 90% инбредных семей. Процесс столь тесного многократного инбридирования очень сложен и связан с большими издержками, так как лишь немногие линии достигают уровня, установленного для гибридов. Однако отдельные сочетания пар оказываются более устойчивыми к инбридингу, их и используют в последующей работе. Весь процесс получения инбредных линий и их кроссирования в целях получения гетерозиса и составляет то, что называется методом гибридизации инбредных линий.

Специализированные линии, так же, как инбредные, селекционируют обычно по одному, двум признакам, что позволяет значительно усилить давление (интенсивность) отбора, однако при селекции специализированных линий в отличие от инбредных пользуются более умеренным (II—

П, II—I) и менее продолжительным инбридингом (в течение двух-трех поколений),

В птицеводстве, например, приступая к созданию таких линий, необходимо заранее определить желательный тип и параметры его основных биологических и хозяйственных признаков, а также перспективность использования новой линии в кроссах в качестве материнской или отцовской формы.

Для выведения новых линий могут быть использованы отдельные популяции, отличающиеся высокими хозяйственными качествами, выдающиеся семьи или группы существ вующих замкнутых популяций, а также потомство, полученное от скрещивания нескольких линий с целью синтеза их ценных свойств.

В последнее время немалое значение приобрели синтетические линии, создаваемые на основе скрещивания нескольких пород.

В. Ю. Лебедев (1968) сообщает, например, что стадо синтетических линий свиней, созданное в Эдинбурге (Шотландия), несет кровь следующих пород: крупная белая— 37%, Ландрас английский — 20%, Ландрас норвежский — 16%, американский йоркшир — 5%, пьетренов — 9%, уэссекская — седлбекская — 2%, темворская — 2%, лекомб — 2%, гемпшир — 4%, товарные свиньи — 30%.

Работа по созданию линий начинается с индивидуальной оценки особей исходных популяций для выделения родоначальников с последующей их оценкой по качеству потомства. Чтобы закрепить селекционируемые признаки в линии, применяют инбридинг типа II—II (полубратХполусестра) или II—I (отецХДочь) в течение двух-трех поколений в отличие от закладки инбредных линий, где используют длительное кровосмешение (братХсестра). Главная задача состоит в том, чтобы достигнуть достаточной генотипической выравненное™ внутри линии и более сильной генетической дифференциации между линиями.

Гибридизация как метод селекции может применяться в пределах одной породы (инкросс) или между разными породами (инкроссбридинг).

Широкая проверка межлинейной внутрипородной и межпородной гибридизации как у нас в стране, так и за рубежом показала, однако, что создание инбредных линий и их испытание в скрещивании связано с большими материальными затратами и неоправданным риском, вызванным чрезмерной выбраковкой птицы, не отвечающей требованиям, к тому же высокий эффект скрещивания не всегда

гарантирован. В дальнейшем было доказано, что отмеченных выше трудностей можно избежать, пользуясь при гибридизации более простыми и не менее надежными по своей результативности методами селекции на гетерозис. Так, с целью снижения степени инбредной депрессии, вызванной сильным инбрйдированием самок, было предложено использовать для производства гетерозисных гибридов только инбридированных самцов по методу топкросс.

Под топкроссом понимают спаривание инбридированных самцов (самцов инбредных линий) с неинбридированными (аутбредными) и неродственными им самками (самки аутбредных линий или открытых популяций). Использование в топкроссе инбредных петухов, а не кур, связано, в частности, с тем, что отрицательные последствия инбридинга проявляются в меньшей степени, когда потомство получают от инбредных петухов, а не от инбредных кур. Аутбредные самки, неродственные самцу, могут принадлежать к одной и той же породе, что и производитель (топинкроссинг) или относиться к другой породе (топкроссбридинг). Разумеется, что эффект от применения этого метода можно ожидать только в том случае, если для скрещивания используют высокоценных, а не просто инбредных производителей. В селекционной работе с птицей топкросс в основном используют для оценки общей комбинационной способности инбредных линий — испытательный топкросс. Этот прием состоит в том, что петухов всех инбредных линий спаривают с курами одного аутбредного стада (тестгруппа), а полученное гибридное потомство по каждому варианту скрещивания испытывается. Если продуктивность гибридов от скрещивания одной из линий с тестгруппой будет выше, чем в среднем по всем гибридам остальных кроссов, то такая линия используется для производства товарных гибридов с явным эффектом гетерозиса.

В последнее время в связи с распространением межлинейной гибридизации большое внимание уделяется получению препотентных инбредных производителей для использования их в топкроссинге. Такой инбредный производитель может уступать своим аутбредным сверстникам по ряду морфологических и даже продуктивных качеств, но, будучи использован в качестве производителя на. аутбредных матках (топкросс), он может обеспечить стабильную передачу ценных племенных особенностей родоначальника потомству, что в какой-то степени компенсирует снижение жизнеспособности и других его недостатков, связанных с применением инбридинга.

Использование высокогомозиготных инбредных быков, например, в молочном скотоводстве, где в результате низкой плодовитости и медленной смены поколений возможности для широкого применения инбридинга ограничены, обеспечивает лучшую передачу потомству генов, контролирующих развитие признаков молочной продуктивности и позволяет одновременно избежать родственного спаривания, а значит — избежать отрицательных явлений инбредной депрессии (Бассовский, 1984, и др.).

Инбредные производители по сравнению с аутбредными приобретают особую ценность, когда они не только получены от высокопродуктивных предков высокой племенной ценности, но и сами проверены по собственной продуктивности, главным образом по качеству потомства.

В связи со сказанным выше, надо иметь в виду, что при оценке инбредных производителей селекционера интересует прежде всего не собственная продуктивность производителя, его экстерьер, а те качества, которые позволяют судить о его препотентности, о возможности использования таких производителей в дальнейшей племенной работе, будь это закладка новой линии при чистопородном разведении или межлинейное скрещивание при селекции на гетерозис. Оценка с точки зрения их препотентности — главная оценка инбредных производителей.

Метод топкросса был испытан у нас в свиноводстве и овцеводстве, но в этих отраслях животноводства он не получил пока широкого распространения.

Интересные опыты по изучению влияния инбридинга и топкросса на племеннные и продуктивные качества каракульских овец были, например, проведены А. Х. Хаймовым. По мнению автора этих работ, использование инбредных каракульских баранов в целях закрепления в потомстве их желательных качеств может решить проблему «стандартизации» смушковой продукции по отдельным популяциям овец в каракулеводстве.

Изучение влияния инбридинга на смушковую продуктивность каракульских овец показало, что среди инбредных ягнят было получено 73,5% животных желательного ребристого типа, а аутбредных, полученных от того же производителя — отца, лишь 53,6%, то есть на 19,9% меньше.

Установлено (Елемесов, 1976), что с повышением коэффициента родства спариваемых животных в приплоде увеличивается выход ягнят селекционируемого племенного типа (ребристо[г]о). При этом наибольшее число таких *ягнят

(73,5%) получено при спаривании дочерей с отцом (F = 25,0%). В целом от родственного спаривания получено на 31,7% больше ягнят желательного типа, чем при аутбридинге. Кроме этого, при инбридинге получено на 8,7% больше высококлассных ягнят, чем от неродственного спаривания. Сортность каракуля от инбредных ягнят также была на 9,4% выше, в том числе по ребристому тонкому I — на 8,2%.

Среди инбредных баранчиков было оставлено на племя на 5,2% животных больше, чем среди аутбредных. В целом применение инбридинга позволило улучшить качество каракуля, но в то же время привело к снижению площади смушка в среднем на 15,6—21,5 квадратных сантиметров, а также снизило вес шкурки и привело к утонению мездры.

По К. Е. Елемесову и А. С. Алматишиеву (1976), применение инбридинга в каракулеводстве способствует получению производителей с закрепленной наследственностью, которые при дальнейшем использовании методом топкроссинга дают потомство более однородное по продуктивным качествам.

Повышение степени гомозиготности (выравненное™) и стабилизация основных признаков животных при инбридинге имеют решающее, первостепенное значение при эксплуатации животных в условиях поточного производства на промышленных комплексах для получения «стандартных» (откалиброванных) животных, хорошо приспособленных к жестким условиям промышленных технологий, а также при производстве убойных животных и птиц (бройлеров) одинаковбго качества. Именно в этом и состоит основное достоинство инбридинга как метода спаривания на современном этапе развития индустриализированного животноводства.

Любая программа селекции, направленная на создание новых форм животных — пород, типов, линий, кроссов, прежде всего в птицеводстве, а также в свиноводстве, как правило, обязательно предусматривает применение инбридинга в качестве основного приема генетической дифференциации исходной популяции и закрепления в последующих поколениях желательных признаков.

Действительно, нельзя Не считаться с тем, что применение инбридинга при межлинейной гибридизации привело в последнее время к значительным успехам и, по-существу, позволило в корне перестроить, технологию производства целых отраслей животноводства, например птицеводства.

Не следует, однако, считать, что основа всей селекции на гетерозис — это применение тесного инбридинга, что кроссирование родительских линий эффективно лишь в том случае, если они созданы путем: тесного инбридинга. Важна, прежде всего, генетическая дифференциация линий, их сочетаемость, а не степень их инбредности. Поэтому, несмотря на большое значение инбридинга, применяемое обычно предварительное сильное инбридирование линий при межлинейных скрещиваниях не является обязательной предпосылкой для получения высокого гетерозиса при гибридизации, ибо прямой связи между степенью инбредности исходного материала и эффектом гетерозиса не установлено. Об этом свидетельствует, в частности, высокая яйценоскость линий, выведенных А. Ю. Мээл в Эстонской ССР без применения тесного инбридинга — 261,5 — 276,1 яйца по группе породы леггорн и 264,8—270,9 яйца по группе линейных кур породы нью-гемпшир.

В целях селекции на гетерозис могут быть также использованы и традиционные племенные (заводские) закрытые линии, которые, как известно, создаются в основном также за счет однородного внутрилинейного подбора с применением инбридинга. За такой линией постоянно закрепляется определенный контингент маток, что обеспечивает выравненность поголовья в пределах ее. Кроме того, для* каждой популяции устанавливается какой-то ведущий показатель, отличный от других популяций (стадо, линия), что способствует дифференциации линий по основным хозяйственно полезным качествам. В процессе отбора животных в таких популяциях ставится также задача выявить лучшие сочетания маток и производителей. В результате этого достигается -определенная однородность, а значит, и специфичность линии, выявляются лучшие сочетания. Такие линии можно широко использовать для получения внутрипородного гетерозиса путем их кроссирования.

Что касается заводских открытых линий, то они не могут служить для селекции на гетерозис. Эти линии выводятся, как правило, на основе неродственного спаривания, без использования инбридинга, а если его применяют, то лишь-в умеренных степенях (IV—IV), при которых не происходит нарастание гомозиготности. Считается, что в таких линиях не обеспечивается преемственность, генетическая специфичность в поколениях. Следовательно, такие линии генетически неоднородны, в них не наблюдается сходства животных, а значит, отсутствует фенотипическое своеобразие линии, нет разницы (специализации) в показателях

продуктивности животных отдельных линий. Поэтому вести селекцию на комбинационную способность заводских открытых линий невозможно, а получить желательный уровень эффекта гетерозиса при их скрещивании нельзя.

К тому же такие открытые линии, как мужские линии, сравнительно недолговечны, так как со временем они «уходят в матки», и общность животных, в нее входящих, в конце концов, постепенно теряется.

Внутрипородный гетерозис возможно получать также путем применения интербридинга. Этот прием заключается в том, что ведущие племенные свиноводческие хозяйства отправляют иногда хряков в другие высокопродуктивные стада этой же породы, а мужское потомство их через определенное число поколений возвращают обратно для использования в своем стаде. Некоторые специалисты считают, что в результате такого приема возрастает «гетерозиготность» животных при внутрипородном разведении, что может привести к определенному повышению продуктивности потомства, благодаря внутрипородному гетерозису.

Существуют также линии, которые образуются за счет прямого наследования признаков по отцовской части родословной. При этом однородность животных в линии, само качество ее обеспечивается не в результате целенаправленного отбора и подбора животных по типу, а лишь благодаря генетическому влиянию производителя. При сравнении таких животных между собой достоверных различий между особями разных линий не обнаруживается ни по экстерьерным, ни по продуктивным признакам. Такие линии. называют генеалогическими (формальными). Считается, что они не могут служить основой генетического совершенствования стада, их нельзя использовать для селекции на гетерозис.

И все же генеалогическая линия представляет собой довольно ценный племенной материал; при последующей изоляции та.кой линии и применении внутри нее внутрилинейного подбора она может стать заводской линией, так как заводская линия формируется из животных, которых отбирают из генеалогической линии, то есть из потомков какого-то определенного производителя-родоначальника. В дальнейшем при последовательном целенаправленном отборе генеалогические линии можно консолидировать и превратить из «коротких» в «длинные», то есть в разобщенные (дифференцированные) линии, не родственные между собой, которые при скрещивании дают потомство с выраженным эффектом гетерозиса.

Выявление существующих перспективных генеалогических линий, превращение их в заводские — одна из главных задач селекционеров, работающих с породой.

Селекционер должен внимательно анализировать структуру своего стада, изучать качество племенных стад и выявлять лучшие генеалогические линии, которые являются резервом селекции на гетерозис.

Особый интерес представляют так называемые закрытые (замкнутые) популяции, которые получают в результате длительного изолированного разведения стада «в себе».

В случае саморемонта любое стадо со временем превращается в замкнутую (закрытую) популяцию, в которой устанавливается некоторое постоянство частоты генов. Всякая изолированная линия (популяция) — это самовоспроизводящаяся племенная, группа, состоящая из высокопродуктивных, генетически сходных животных. Генетическая выравненность животных в пределах таких линий и обеспечивает эффект гетерозиса при межлинейном скрещивании. При этом, чем больше генотипическая дифференциация (дивергенция) линий, тем больше шансов на получение гетерозиса при их скрещивании.

При разведении изолированных популяций (линий) применяют инбридинг различных степеней.

Теснейший инбридинг ($F=40\%$ и более) используется при выведении инбредных линий.

Очень тесный инбридинг ($F=25^{\circ}/о$) применяют при выведении полуинбредных линий. Инбридинг первых двух типов используется при выведении специализированных, синтетических (межпородно-инбредные) и других полностью или частично изолированных линий.

Тесный инбридинг ($F=6{,}25—12{,}25\%$) применяется при ведении закрытых заводских линий с использованием генофонда одного производителя.

Менее тесный инбридинг ($F=0{,}78—3{,}13\%$) используется в изолированных линиях — популяциях, которые выводятся на основе генофондов нескольких производителей, разводимых в одном или нескольких хозяйствах, но одного региона {ареала).

Умеренный и отдаленный инбридинг ($F=0{,}1-—1{,}5\%$) применяется при разведении изолированных породных типов, состоящих из трех-четырех отдельных заводских линий сходного типа продуктивности. В таком хозяйстве комплектование стада идет за счет саморемонта без завоза племматериала со стороны, по крайней мере, в течение пя-

ти поколений. Следует иметь в виду что при замкнутом разведении стада отдаленные инбридинги возникает как 'бы .автоматически и избежать их трудно.

Метод разведения закрытых стад довольно широко применяется в производстве. В Литовской ССР, например, для разведения литовских белых свиней планируется иметь пять закрытых популяций, в которых каждую линию разводят «в себе». Обмен высокопродуктивными животными между племхозяйствами проводится только внутри каждой популяции. Это позволяет обеспечить промышленные хозяйства генетически неродственными хряками. Каждая ферма ежегодно получает хряков из других популяций, что дает возможность поддерживать гетерозис на достаточно высоком уровне при чистопородном разведении (внутрипородный гетерозис). В таких популяциях консолидируется желательный тип животных, а гомозиготность возрастает относительно медленно.

Необходимо отметить, что генетические процессы при разведении закрытых популяций (линий) определяются при инбридинге преимущественно объемам популяций и, прежде всего, числом используемых производителей. Чем меньше объем популяций и чем меньше число используемых в ней производителей, тем быстрее она будет терять гетерозиготность и приближаться кинбредной (гомозиготной) линии. В последнее время в молочном скотоводстве в связи с широким использованием в системе крупномасштабной селекции лучших, уникальных по своим племенным качествам и пре • потентности быков-производителей методом искусственного осеменения глубокозамороженным семенем появилась возможность получения высококачественного потомства, которое в своей совокупности, по существу, представляет ценнейшую генеалогическую линию.

Отличие такой «короткой» линии от обычных генеалогических линий состоит в том, что родоначальник, находящийся в первом ряду родословной пробанда,— это особь экстра-класса и используется на специально отобранной группе высокопродуктивных коров (быкопроизводящая группа) с использованием тесного инбридинга на отца. Такая короткая линия, несомненно,— своеобразная селекционная группа, представляющая собой самостоятельную племенную единицу, работа с которой в дальнейшем обычными зоотехническими методами позволяет создать ценнейшие заводские линии, отличающиеся генетической специфичностью, а следовательно, дающие четкий гетерозисный эффект при их кроссировании. Следовательно, четкой гене-

+и-чеекой дифференциации популяций можно достигнуть также и при линейном разведении (селекции в пределах малых замкнутых групп). Как правило, потомство, полученное от скрещивания таких отработанных линий в пределах породы, отличается повышенной продуктивностью, свойственной помесям 1 поколения. Но такая селекция не дает столь значительных результатов, какие наблюдаются обычно при селекции на гетерозис специально отработанных сочетающихся линий, создаваемых с использованием интенсивного инбридинга (инбредные, специализированные линии).

* * *

В заключение необходимо сказать, что применение инбридинга в практике разведения оправдывается хотя бы тем, что, как писал Ч. Дарвин, «выгода от родственного спаривания превышает вред от легкой утраты в силе сложения», имея в виду при этом успехи английских заводчиков.

Современному .опытному селекционеру, вооруженному последними достижениями генетики и передовым опытом, не следует избегать применения родственного спаривания, если оно обоснованно и преследует четкие племенные цели, памятуя, однако, о том, что даже в.этих случаях нельзя забывать о возможных отрицательных проявлениях инбридинга.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕТЕРОЗИСА В ЖИВОТНОВОДСТВЕ МОЛДАВИИ

Изложенные выше методы селекции на гетерозис приобретают особое значение в зонах интенсивного земледелия, каковой, в частности, является Молдавская ССР, где в последнее время, как известно, интенсификация животноводства на базе межхозяйственной кооперации приняла широкий размах. В этих условиях использование гетерозисных животных для товарных целей на промышленных предприятиях (комплексах) и в системе НПО (научно-производственных объединений) республики приобретает плановый характер.

Учеными и специалистами на местах проведена большая работа и накоплен ценный материал по изучению разводимых в республике пород разных видов животных с целью использования их в селекции на гетерозис.

В свиноводстве, например, гетерозис получают за счет применения промышленного скрещивания четырех пород — крупной белой, украинской степной белой, эстонской беконной и ландрас. В исследованиях Ф. А. Гуч установлено, что помеси от сочетания крупной белой и украинской степной белой пород в прямых и реципрокных вариантах превосходят чистопородных животных по основным хозяйственно-полезным признакам: помеси по сравнению с чистопородными достигают массы 100 кг на 20—25 дней раньше, затрачивая при этом на 1 кг прироста на 0,3—0,5 кг к. ед. меньше. Было установлено, что при трехпородном сочетании, когда на заключительном этапе используются животные специализированных мясных пород и линий, удается получать помесный молодняк, который при интенсивном откорме достигает массы 100 кг в возрасте 5—6 месяцев при расходе на 1 кг прироста 3,5—4,0 к. ед. и значительном улучшении качества мяса.

Следует отметить эффективность использования на племя помесных (Fi) маток в следующих трехпородных скрещиваниях: хряки ландрасХматки крупная белаяХэстон-

екая беконная; хряки эстонская беконная Х матки крупная белая Хландрас. Плодовитость маток составила 11,6 и 11,8 поросенка (10,0 — у крупной белой); молочность 72 и 73 кг (59,7 кг); живая масса поросенка при отъеме 19,5 и 19,7 кг (17,3 кг); возраст при достижении 100 кг живой массы соответственно 188 и 189 дней (212 дней); среднесуточный прирост от двух месяцев до убоя 627 и 620 г (533 г); оплата 4,47 к. ед.

Весьма перспективным оказался также вариант скрещивания, в котором используется внутрипородный гетерозис. Так, на Сорокский комплекс поступают свиноматки, полученные от спаривания крупной белой породы разных типов — маток местной селекции, выращиваемых в Братушанском репродукторе, и хряков, завезенных из племхоза «Константинове» Московской области. Таких «помесных» (внутрипородный гетерозис) маток покрывают затем чистопородными хряками породы ландрас, завезенными из племхоза им. Солтыса Молдавской ССР. Таким образом, применяется, по сути дела, сложное промышленное скрещивание, в котором используются как внутрипородный, так и межпородный гетерозис, основанный на использовании двух пород — крупной белой и ландрас.

В настоящее время ученые Молдавского научно-исследовательского института животноводства и ветеринарии (НПО «Прогресс») ведут интенсивную работу по совершенствованию созданных специализированных линий свиней для применения их в гибридизации (рис. 23, 24).

Эта работа основывается на использовании свиней крупной белой, украинской степной белой, ландрас, эстонской беконной пород и специализированных линий собственной селекции, которые в условиях республики показали высокую продуктивность.

При гибридизации продуктивность свиноматок повышается на 8—10%, улучшается скороспелость подсвинков, а расход корма на 1 кг прироста снижается на 0,3—0,5 к. ед. в сравнении с расходом корма при кормлении исходных животных.

Гибридные свинки, получаемые в совхозе «Бируинца» на трехпородной основе крупной белой, ландрас, эстонской беконной пород, на конкурсном испытании на ВДНХ в Москве в 1982 году заняли по комплексу признаков второе место по таким показателям: возраст достижения живой массы 120 кг — 200 дней, среднесуточный прирост — 747 г, количество мясных туш (120 кг) — 80%.

Наибольший эффект гибридизации получен при скре-

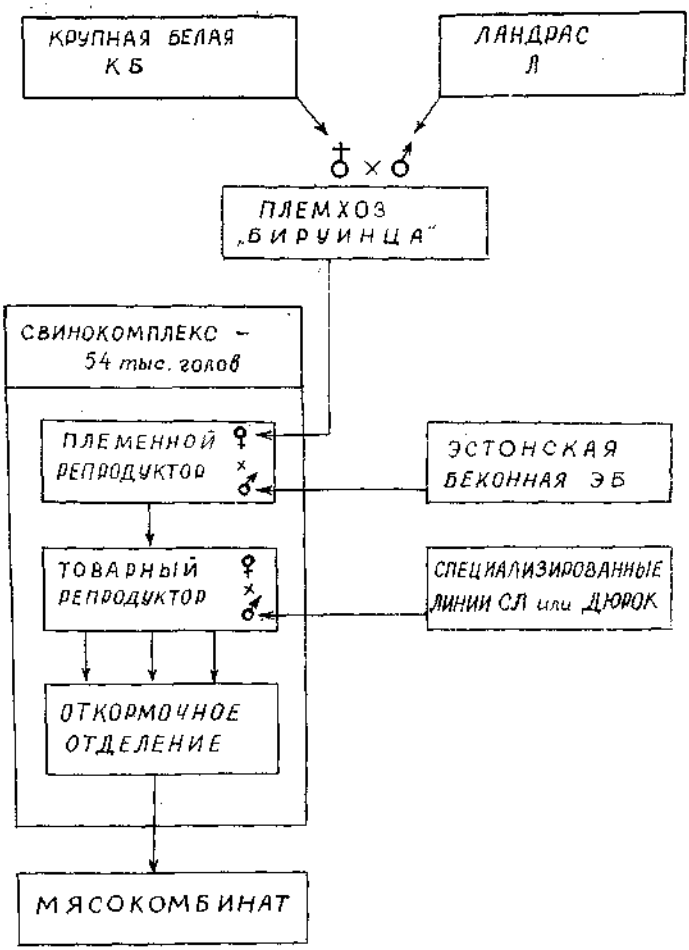


Рис 23. Принципиальная схема гибридного кросса «Бируинца» (по Ф. А. Гуч)

щивании маток трехпородного сочетания (крупная белаяХ ХландрасХэстонская беконная) с хряками специализированных мясоокорочных линий (табл. 7).

В отделе свиноводства Молдавского НИИЖиВ был поставлен опыт по изучению возможности использования инбредных хряков крупной белой породы в топкроссах с матками той же породы и в сочетании со специализированными линиями мясных свиней. Под опытом находилось

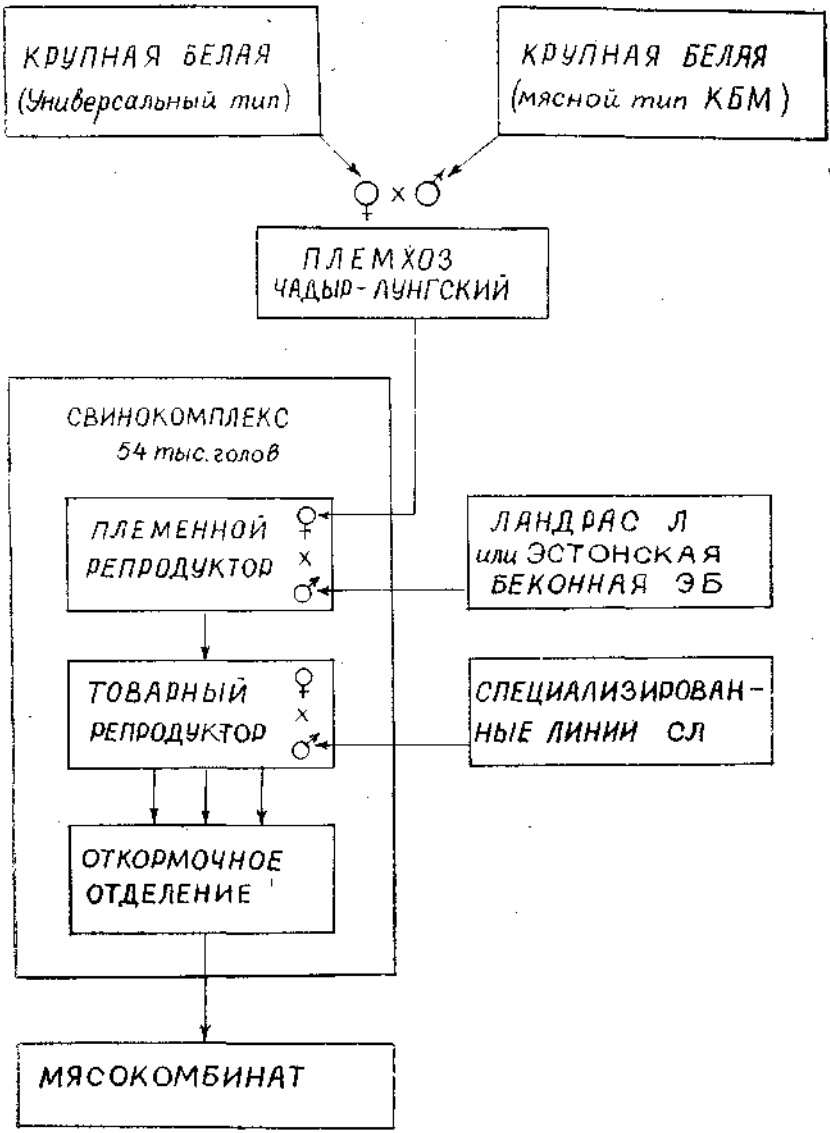


Рис. 24. Принципиальная схема гибридного кросса «Чадыр-Лунга» (по Ф. А. Гуч)

Таблица 7

Эффективность гибридизации свиней
(Ф. А. Гуч, М. Ф. Гуменный)

Показатель	Чистопородное разведение (КБ)	Скрещивание		Гибридизация (КБхЛхЭБСЛ)
		двухпородное (КБхЛ)	трехпородное (ЭКБххЛхЭБ	
Продуктивность маток				
Многоплодие, голов	10,3	11,2	11,8	11,8
Молочность (в 30 дней), кг	66,3	71,4	73,0	98,9
Вес поросенка при отъеме, кг	17,2	19,0	19,7	23,1
Откормочные качества				
Возраст достижения веса 100 кг, дней	208	190	182	174
Среднесуточный привес, г	580	611	641	736
Расход корма на 1 кг привеса, к. ед.	4,28	4,05	3,81	3,60
Мясные качества				
Толщина шпика, мм	32	30	26	24
Вес заднего окорока, кг	8,7	9,2	9,5	11,6
Выход мяса в туше, %	54,6	59,1	0,1	66,2

Примечание: КБ — крупная белая; Л — ландрас; ЭБ — эстонская беконная СЛ — специализированные линии мясо-окорочного типа.

573 головы животных. Для изучения интопкроссинга и топкроссбридинга были получены и выращены хряки крупной белой породы свиней различной степени инбредности. Одни инбредные хряки (Fi = 25,0%) были получены спариванием по типу II—I (отедХдочь), а другие (F = 12,5%) по типу II—II (полусибсы по отцу).

В опыте сравнивались инбредные и аутбредные (контрольные) хряки двух линий крупной белой породы свиней Свата 561 (коэффициент инбридинга по Райту (F== 12,5%), Свата 278 (F=12,5%), Свата 413, Драчуна 487 (F=25,0%), Драчуна 1205 (F=12,5%), Драчуна 97, которые были получены с неродственными им аутбредными свиноматками крупной белой породы и специализированных мясных линий свиней (ММ-2) по следующей схеме (табл. 8).

Таблица 8

Схема опыта*

Группы	Порода и линия			
	маток	голов	хряков	г. %
I аутбредная	Крупная белая	10	Крупная белая	
II интопкроссная	Крупная белая	10	Крупная белая	25,0
III интопкроссная	Крупная белая	10	Крупная белая	12,5
IV топкроссбредная	Специализированные мясные линии (ММ-2)	10	Крупная белая	25,0
V топкроссбредная	Специализированные мясные линии (ММ-2)	10	Крупная белая	12,5

* Схема, все цифровые данные и текстовая часть, касающиеся данного опыта, приводятся по материалам Г. С. Ткач.

В каждую из пяти групп было отобрано по 10 голов нормально развитых, типичных для породы и линии свинок-аналогов, по возрасту и развитию отвечающих требованиям класса элита и первого класса. На контроль была принята первая группа.

Установлено, что в равных условиях .кормления и содержания многоплодие маток III и V групп было соответственно на 1,70 и 2,7% выше, чем в аутбредной группе, крупноплодность поросят — на 6,71 и 11,77%, средняя живая масса поросенка в месячном возрасте — на 5,09 и 8,34%, а в двухмесячном возрасте на 9,27 и 10,86% выше.

Как видно из таблицы 9, потомство топкроссного происхождения по всем основным признакам превосходило потомство аутбредной группы. Изучение откормочных качеств подопытного молодняка показало, что их рост был весьма интенсивен и вполне равномерен по всем группам. Однако самую высокую энергию роста показали подсвинки III и V групп, соответственно 635 и 668 г (от сочетания маток крупной белой породы с инбредными хряками (F=12,5%) и маток специализированной мясной линии (ММ-2) и инбредными хряками (F= 12,5%) •

Среднесуточный прирост этих групп был на 12,9 и 16,6% выше по сравнению с аутбредным потомством. Потомстцр

Таблица 9

Продуктивность маток, рост и сохранность поросят в подсосный период

Подопытные группы	Многоплодие, голов	Крупноплодность, кг	В 30 дней		В 60 дней		Сохранность поросят, %
			средняя живая масса 1 поросенка, кг	масса гнезда, кг	средняя живая масса 1 поросенка	масса гнезда, кг	
I	10,35	1,19	7,06	72,14	18,212	184,16	94,54
II	10,14	1,16	6,81	67,35	17,84	175,04	90,36
III	10,53	1,27	7,42	77,15	19,54	201,23	94,89
IV	10,25	1,17	6,53	65,02	17,78	176,17	92,43
V	10,64	1,33	7,65	79,83	20,47	204,39	95,07

инбредных хряков (F=1?,5%), раньше на 5,5 и 7,6 дня достигло живой массы 95 кг по сравнению' с аутбредной группой. Подсвинкам II группы от свиноматок крупной белой и инбредными хряками (F=25%) потребовалось больше всего дней (190,3) для достижения этой живой массы..

Откормочные качества подопытных животных приводятся ниже (табл. 10).

Таблица 10

Влияние топкросса на откормочные качества свиней

Группы	Численность животных, голов	Возраст животных (в днях) при достижении живой массы 95 кг	Среднесуточный прирост, г	Затраты корма на 1 кг прироста массы, к. ед.
I	24	186	562	4,28
II	23	190	551	4,42
III	23	180	635	3,94
IV	22	186	559	4,34
V	24	176	667	3,76

Таблица 41

Мясные качества подопытных свиней; живая масса при убое — 100 кг

Показатели	Группы (M ±)				
	I	II	III	IV	V
Длина туши, см	94,3 ± 0,86	92,10 ± 0,94	97,43 ± 0,97	93,25 ± 0,79	98,52 ± 1,06
Убойный выход, %	76,43	76,15	77,05	76,38	78,32
Толщина шпика, мм	31,20 ± 3,3	31,30 ± 4,5	29,5 ± 4,7	33,5 ± 4,6	28,6 ± 3,2
Площадь «мышечного глазка», см²	30,50 ± 0,1	29,00 ± 3,7	32,75 ± 4,6	29,54 ± 3,8	33,47 ± 4,1
Масса заднего окорока, кг	9,74 ± 0,13	9,25 ± 0,09	10,28 ± 0,21	9,30 ± 0,13	10,63 ± 0,22
Морфологический состав туши, %					
мышечная	56,78 ± 0,52	51,90 ± 0,49	59,85 ± 0,53	55,44 ± 0,62	61,23 ± 0,67
жировая	31,47 ± 0,41	36,14 ± 0,01	28,47 ± 0,10	32,85 ± 0,10	27,39 ± 0,10
костная	11,75 ± 0,10	11,96 ± 0,01	11,68 ± 0,10	11,71 ± 0,10	11,30 ± 0,10

Как видно, депрессия, проявившаяся в некоторой степени во II и IV группах, вызвана повышенной инбредностью предков. Она отмечалась и в последующих генерациях потомков.

Топкроссное потомство инбредных хряков превосходило аутбредных и по мясным качествам: по длине беконной половинки на 3,20 и 4,45%, а также по площади «мышечного глазка» и массе заднего окорока. А толщина шпика у топкроссных подсвинков была на 6,74% меньше по сравнению с аутбредными (табл. 11).

С целью изучения эффективности использования инбредных хряков, давших потомство с лучшими откормочными и мясными качествами, был проведен экономический анализ полученных результатов (табл. 12).

Таблица 12

Экономическая эффективность откорма подсвинков различного происхождения

Показатели	Группы				
	I	II	III	IV	V
Откормлено голов	22	22	22	22	22
Средний прирост 1 головы за период откорма, кг	78,84	77,40	85,75	78,18	91,12
Общий прирост за период откорма, кг	1734,5	1702,8	1886,5	1719,9	2004,6
Себестоимость 1 ц прироста, руб.	73,84	76,27	69,38	75,59	67,19
Реализационная цена 1 ц прироста, руб.	145	145	145	145	145
Доход от реализации прироста, руб.	71,16	68,73	75,62	69,41	77,81
Выручка от реализации прироста, руб.	2513	2469,6	2735,4	2494	2906,7
Возможный доход от реализации потомства за год, руб.	8975,9	8617,7	10499,5	8770,5	11479,9

Себестоимость 1 ц свинины была ниже у подсвинков трпкроссного происхождения в среднем на 6,59% и составила 68,24 руб.

Рентабельность 1 ц свинины по группе подсвинков III и IV групп составила 108,93 и 115,80% и превысила соответствующие показатели по группе аутбредных животных на 13,92 и 20,79%. Экономический анализ свидетельствует о том, что использование инбредных хряков-производите-

лей крупной белой породы (F=12,5%) позволяет снизить себестоимость 1 ц прироста свиней, что положительно влияет на эффективность ведения отрасли.

Проведенные исследования показали, что в данном случае при топкроссе потомство инбредных хряков по ряду основных хозяйственно полезных признаков превосходило аутбредных сверстников, а экономический анализ результатов опыта свидетельствует об эффективности использования в топкроссах данных хряков.

В мясном скотоводстве республики в целях использования гетерозиса применяют скрещивание коров местных популяций с производителями ценных специализированных мясных пород — герефор декой, шароле, шортгорнской, абердин-ангусской. Лучшие результаты получены при использовании быков герефордских и шароле. Проведенные опыты показали (Килмар, 1970) что помеси 1-го поколения, полученные от промышленного скрещивания герефордскаяХкрасная степная и герефордскаяХ^{симм}ентальская, превосходили в целом своих чистопородных сверстников местных исходных пород.

При скрещивании герефордской породы с симментальской средняя живая масса помесей в годовалом возрасте составила 323,4 кг, а чистопородных животных исходной породы — только 304,6 кг. Помесные бычки (герефордскаяХкрасная степная) весили в годовалом возрасте 309 кг против 288 кг у чистопородных сверстников исходной породы. На 1 кг прироста помесных бычков затрачено 5,54 к. ед., а чистопородных — 6,03 к. ед. Калорийность мяса у помесей составила 2359 ккал, у чистопородных— 1784 ккал.

Весьма эффективным оказалось использование для промышленного скрещивания быков породы шароле. Средняя живая масса годовалых помесных (шаролеХкрасная степная) бычков достигала 370 кг против 332 кг у чистопородных красных степных. Помеси (шаролеХсимментальская) за период интенсивного выращивания от 2 до 15 месяцев затрачивали в среднем 5,59 к. ед. на 1 кг прироста, в том числе за период от 2 до 6 месяцев лишь 3,63 к. ед. В возрасте 15 месяцев помесные бычки (шаролеХсимментальская) весили 556 кг, убойный выход был 67% против 474 и 64,6% соответственно у чистопородных симментальских бычков. От реализации одного помесного животного получено чистой прибыли в среднем на 235 руб. больше, чем от контрольного симментальской породы.

В настоящее время обобщены результаты многолетних исследований, связанных с выявлением лучших вариантов

промышленного скрещивания коров местных пород (симментальская, красная степная и их помеси с джерсейской) с быками-производителями специализированных мясных пород — герефорд, шортгорн, абердин-ангусс, шароле (табл. 13).

Таблица 13

Эффективность промышленного скрещивания крупного рогатого скота в Молдавии (бычки)
Килимар, Лупан

Порода	Возраст при снятии с откорма,мес	Живая масса, кг	Среднесуточный прирост, г	Масса туши, кг	Убойный выход, %	Расход кормов на 1 кг прироста, к.ед.	Выручка при реализации 1 головы, руб.
Красная степная× шортгорнская	15	349	606	176	54,6	5,24	737
Красная степная× абердин-ангусская	15	336	670	179	57,1	5,37	730
Красная степная	15	320	623	149	51,8	5,74	462
Красная степная× герефордская	18	478	807	251	60,9	5,56	1154
Красная степная	18	394	660	213	60,6	7,89	957
Красная степная× шаролезская	18	401	952	216	57,1	5,73	977
(Красная степная× джерсейская)× шаролезская	18	392	948	217	57,5	5,83	961
Красная степная× джерсейская	18	356	865	185	54,6	6,64	739
Красная степная	18	373	912	198	55,1	6,09	871
Симментальская× шаролезская	15	556	1228	332	67,0	5,27	1544
(Симментальская× джерсейская)× герефордская	15	479	1048	266	64,8	5,83	1211
Симментальская	15	474	1033	267	58,9	5,74	1246
Симментальская× шаролезская	16,5	442	1068	242	64,1	5,48	1125
Симментальская× герефордская	16,5	438	887	227	62,0	6,28	1056
Красная степная× черно-пестрая	15	454	898	248	60,9	7,31	1139
Красная степная× герефордская	15	460	973	260	61,3	6,51	1195
Красная степная	15	454	790	223	60,7	7,39	1026

Проведенные исследования позволили сделать вывод о том, что помеси первого поколения (Fi) по сравнению с жи-

вотными плановых пород имеют ряд преимуществ, обусловленных проявлением гетерозиса; более.высокую скороспелость — достижение убойных кондиций в более раннем возрасте, более высокий убойный выход и другие, разумеется, при создании таких условий выращивания, которые соответствуют природе скороспелых, специализированных мясных пород, перечисленных выше.

Использование гетерозиса возможно, как показывают опыты, и в молочном скотоводстве республики, где применяется скрещивание коров местных популяций с быками черно-пестрой и голштино-фризской пород. В таблице 14 приводятся результаты одного из таких опытов (Черней, Килимар, 1982):

Таблица 14

Результаты контрольного убоя подопытных групп животных

Показатели	Группы животных			
	симментальская	симментальская черно-пестрая		
		F_1	F_2	F_3
Количество голов	4	4	4	4
Живая масса перед убоем, кг	433,7	444,0	433,5	428,5
Масса парной туши, кг	231,5	244,3	233,0	231,0
Выход туши, %	53,50	55,02	53,75	53,91
Масса внутреннего жира, кг	8,0	8,09	7,7	8,3
Выход внутреннего жира, %	1,84	1,83	1,78	1,94
Убойная масса, кг	239,5	254,4	240,7	239,3
Убойный выход, %	55,2	56,85	55,52	55,85

Как видно из приведенных данных (табл. 14), живая масса перед убоем была наивысшей у помесных бычков 1-го поколения — на 2,37—3,62% выше, чем у симментальских и помесных животных 2-го и 3-го поколений.

По степени развития мышц и полива жиром туши подопытного молодняка отнесены к I категории согласно требованиям ГОСТа.

Помесные бычки 1-го поколения имели также наиболее тяжелые туши. По этому признаку они превосходили симментальских и помесных животных (2-го и 3-го поколений) на 11,3—13,3 кг или на 4,85—5,76%. Разница статистически достоверна.

Соответственно и убойная масса у помесного молодняка 1-го поколения была на 4,86—5,47% выше.

Высокие показатели помесных бычков 1-го поколения (живой массы перед убоем, а'также массы туши, убойной

массы и убойного выхода) — убедительное доказательство их превосходства над сверстниками симментальской породы и помесями 2-го и 3-го поколений.

Гибридизация в яичном птицеводстве основана на использовании завезенных кроссов кур породы белый леггорн.

Кроме известных яйценоских кроссов Кристалл-5 и Сура-7 в республике разводится и птица других высокопродуктивных кроссов. Финальные гибриды кросса Заря-17, например, за 500 дней сносят по 250—270 яиц при затрате на 10 яиц 1,7—1,8 к. ед. Этот кросс внедряется во всех предприятиях, производящих диетические яйца. Начато испытание нового кросса Хайсекс коричневый, который имеет ряд специфических особенностей и преимуществ.

Начата работа по выявлению комбинационной способности линий, давно разводимых в Молдавии кроссов, отличающихся высокой адаптационной способностью. На этой основе предполагается создание нового отечественного* кросса.

Гибридизация применяется и в мясном птицеводстве республики. Так, в Дубоссарском племзаводе (НПО Молдптицепром) проводится (Сочкан, 1974) селекционно-племенная работа с четырехлинейным кроссом Нева-2 кур мясных линий. Отцовская родительская форма этого кросса включает две линии породы корниш, а материнская форма состоит из двух линий плимутрок. Птица этого кросса в условиях республики прошла акклиматизацию и внедрена на бройлерных птицефабриках.

Ряд хозяйств комплектуется высокопродуктивной мясной птицей кросса Бройлер-6. Живая масса бройлеров этого кросса в возрасте 56 дней на Ново-Брынзенском репродукторе 1-го порядка составляет 1,5—1,6 кг; при этом на килограмм прироста затрачивается 2,5—2,7 кг корма.

В 1978 г. в республику завезены также высокопродуктивные линии уток, живая масса которых в 7-недельном возрасте достигает 2,8—3,2 кг. Испытаны и внедрены гуси новой породной группы — оброшинской. Живая масса гусят в 70-дневном возрасте составляет 4,5—6,0 кг (на 1 кг прироста массы затрачивается 3,4—5,0 кг к. ед.).

Начаты поисковые исследования по межвидовой гибридизации мускусных и пекинских уток. Создаются цесариные фермы, которые позволяют увеличить ассортимент мяса птицы.

В связи со сказанным вызывают интерес исследования (Солонина," 1984), касающиеся использования топкросса на птице кросса Кристалл 5, в котором изучалось реципрокное

потомство линий 63 и 18 этого кросса, полученное от спаривания инбредных и аутбредных петухов с линейными и гибридными курами с учетом сочетаемости — с отбором семей по комбинационной способности и без отбора. Опыты показали, что топкроссные куры — гибридные дочери инбредных петухов — превосходили по яичной продуктивности лучшую исходную родительскую форму на 7,8 и 13,8% (линия 63), в то время как по труппе дочерей, полученных от аутбредных петухов, указанное превосходство составило, соответственно, всего лишь 3,7 и 6,6%- Таким образом, по группе топкроссных кур эффект гетерозиса оказался в два раза выше, хотя в обеих группах в скрещивании использовались семьи — аналоги по продуктивности и комбинационной способности. Лучшие результаты получены при использовании инбредных петухов в топкроссных скрещиваниях с семьями, отселекционированными на сочетаемость, что свидетельствует о возможности повышения эффективности реципрокного периодического отбора при селекции на гетерозис. В названных опытах установлены также четкие (достоверные) различия в степени проявления эффекта гетерозиса по яйценоскости в линейном и гибридном потомстве одних и тех же инбредных петухов — степень проявления гетерозиса у потомков петуха 961407 достигла 15,5%, у петуха 011102 — 3,1%.

На основании результатов опыта предложена существенная модификация применяемой схемы периодической селекции, суть которой — использование в топкроссе семей, отселекционированных на сочетаемость.

Итоговые результаты описанного опыта иллюстрируются на диаграмме (рис. 25). Приведенные данные свидетельствуют о большом значении подбора на сочетаемость при селекции на гетерозис.

В целях интенсификации овцеводства проводятся опыты по применению промышленного скрещивания в цигайском овцеводстве на основе использования мясо-шерстных скороспелых баранов по схеме, обеспечивающей сохранение чистопородности основных маточных стад цигайских, овец местной селекции. Изучаются также результаты скре-*- • щивания цигайских маток с баранами остфризской породы.

В первом случае при промышленном скрещивании гетерозис в потомстве первого поколения (Fi) проявляется довольно четко, достигая 30%, иногда и более, главным образом в тех вариантах, где использовались черноголовые бараны-производители латвийской черноголовой породы и асканийского черноголового типа.

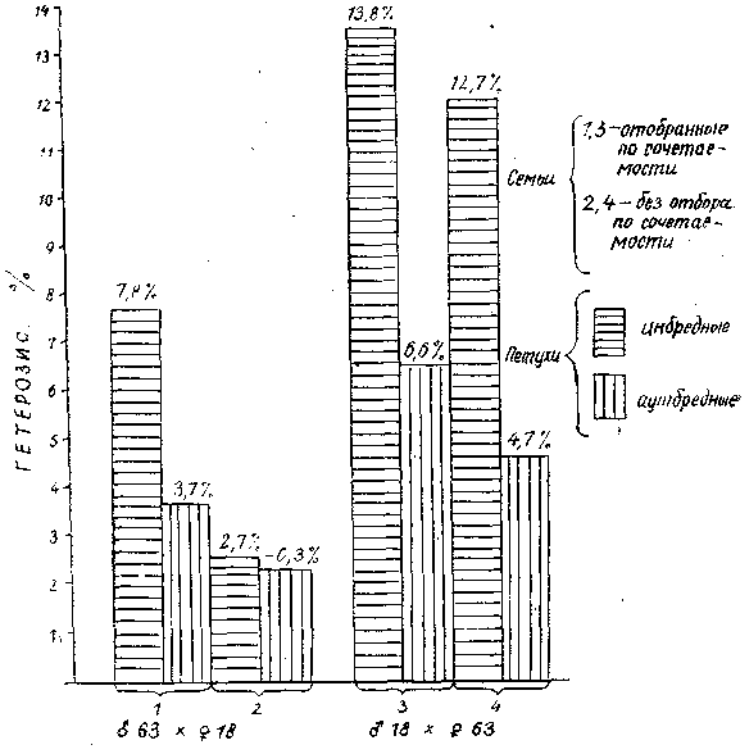


Рис. 25. Проявление гетерозиса по яйценоскости у гибридного потомства в зависимости от подбора родительских форм (по Т. И. Соловиной)

Во втором случае остфризские бараны используются методом вводного скрещивания для улучшения молочных качеств цигайских овец, а также повышения их плодовитости и скороспелости.

В каракулеводстве чистопородное разведение ведется в направлении создания местного типа каракульской овцы серой и черной окраски. В этих целях завозятся производители из лучших племенных заводов Средней Азии (в основном из Узбекской ССР), закладываются линии на баранов местной селекции с использованием инбридинга.

Особое значение имеет научно-производственная работа, связанная с созданием в республике (НПО «Заря») новой популяции скота на основе скрещивания коров красной:

степной и-симментальской-пород с черно-пестрыми и-толштино-фризскими быками-производителями.

По схеме поглотительного скрещивания предусматривается получение помесей желательного типа третьего поколения (F3) и разведение их «в себе» с одновременной закладкой линий как на завозных родоначальников, так и на высокопродуктивных быков собственной селекции.

* * *

Подводя итоги сказанному, следует подчеркнуть, что в основе всей селекционно-племеной работы, связанной с применением инбридинга и получением гетерозиса (включая все те сложные методы, которые используются для создания инбредных и иных специализированных линий при селекции на гетерозис) лежит порода как основная селекционируемая единица в зоотехнии.

С генетической точки зрения породы сельскохозяйственных животных — это ценнейшие генофонды, из которык человек может получить необходимые генотипы для решения конкретных практических задач племенного и товарного животноводства. Вот почему чистопородное разведение и внутрипородную селекцию следует рассматривать как основу основ всех методов разведения, в том числе и тех, которые используются при селекции на гетерозис, Именно поэтому существующие породы надо не только сохранять, но и постоянно приумножать и совершенствовать, пользуясь современными зоотехническими методами, опираясь на достижения науки и передового опыта отечественного и зарубежного животноводства. Однако селекция становится решающим фактором интенсификации животноводства лишь в том случае, если в каждом конкретном хозяйстве решены вопросы кормовой базы, технологии содержания, созданы оптимальные условия кормления животных.

СПИСОК
ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Анкер А. Задачи и проблемы селекции в гибридизации свиней.— В кн.: Актуальные вопросы прикладной генетики в животноводстве. М.: Колос, 1982.

Багрий Б. А. Мясное скотоводство Поволжья. Саратов, 1971.

Багрий Б. А., Доротюк Э. Н. Племенная работа в мясном скотоводстве. М.: Колос, 1-979.

Борисенко Е. Я. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз, 1940.

Вильчинский А. Д., Жаворонкова М. Н. Нов.ле заводские линии и семейства черно-пестрого скота. Минск: Урожай, 1980.

Витт В. О. Из истории русского коннозаводства. М.: Госсельхозиздат, 1952.

Гетерозис: теория и практика. Сборник по материалам объединенной: сессии ВАСХНИЛ и биологических отделений АН СССР, посвященной проблемам гетерозиса. Л.: Колос, 1968.

Гетерозис в животноводстве. (Сборник статей) Л.: Колос, 1,96&.

Генетические основы селекции животных. /Под ред. Н. П Дубинина. М.: Наука, 1960.

Глембоцкий Я. Л. Проблема инбридинга в условиях интенсификации животноводства.— В сб.: Использование инбридинга в животноводстве. М.: Наука, 1977.

Грудев Д. И. Повышение продуктивности свиней. М.: Россельхозиздат, ,1977.

Гуч Ф. А. План селекционно-племенной работы в свиноводстве МССР на 1976—1980 годы. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1977.

Дарвин Ч. Перекрестное опыление и самоопыление. Соч., т. 6. М.— Л.: Изд. АН СССР, 19&0.

Дубинин Н. П. Общая генетика. М.: Наука, 1970.

Елемесов К. Е., Алматишиев А. С. Использование инбридинга в разведении овец.— Овцеводство, № Г1, 11976.

Ерохии А. И., Солдатов А. П., Филатов А. И. Инбридинг и селекция животных. М.: Колос, 1985.

Иванова О. А. Генетика. М.: Колос, 11,975.

Иванова О. А. Генетические основы разведения по линиям.— В кн.: Генетические основы селекции. М: Наука, 1969.

Иогансон Н., Рендель Я., Граверт О. Генетика и разведение домашних животных. /Под ред. 3. С. Никоро. М.: Колос, 1970.

Иванов М. Ф., Свиноводство. М; ОГИЗ—Сельхозгиз, 1334.

Ильев Ф. В. Вопросы эффективности отбора сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1975.

Ильев Ф. В. Межлинейная гибридизация в животноводстве (селекция на гетерозис). М.: Колос, Ш80.

Ильев Ф. В. Селекция сельскохозяйственных животных (генотипичеекая селекция). Кишинев: Картя Молдовеняска, 1984.

Ильев Ф. В. Современные методы разведения сельскохозяйственных животных (явление гетерозиса) — на молдавском языке. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1975.

Козловский В. Г. Заводская работа в совхозе «Никоновское».— Животноводство, 1958, №Л.

Козловский В. Г., Смирнов И. П. Разведение по линиям в свиноводстве и применение инбридинга.— Генетика,' 1967, № 10.

Кравченко Н. А. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1973.

Красота В. Ф. Селекция на гетерозис у сельскохозяйственных животных. М.: М. В. А., 1979.

Красота В. Ф. Лобанов В. Т. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1976.

Кулешов П. Н. Теоретические работы по племенному животноводству. М., ОГИЗ Сельхозгиз, 19417.

Кушнер Х. Ф. Генетические основы использования гетерозиса в животноводстве.— В кн.: Генетические основы селекции животных. М: 11969.

Лебедев М. М., Дмитриев Н. Г., Прохоренко П. Н. Межпородное скрещивание в молочном скотоводстве. Л.: Колос, 1976.

Лэсли Дж. Ф. Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных. М.: Колос, Ш8.2.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978.

Лобанов В. Т. Выращивание коров-рекордисток и использование их в племенной работе.— Животноводство, **1981,** № **9.**

Машуров А. М, Сороковой П. Ш. Использование **иммуногенетических** методов при выведении инбредных животных.— В сб.: Использование инбридинга в животноводстве. М.: Наука, 11*977.

Мещеряков В. Я. Генетический полиморфизм при родственном разведении скота.— В сб.: Использование инбридинга в животноводстве. М., Наука, 1977.

Плохинский И. А. Наследуемость и повторяемость— В кн.: Генетические основы селекции животных. М.: Наука, 1969'

Полковникова А. **П.,** Сасин М. И. Чередование быков в зоне госплемстанции.— Животноводство, 1975), №12.

Полянничкин А. А. Популяционная генетика в птицеводстве. М.: Колос, 1980'.

Потокин В. П., Фролкин А. В. Система племенной работы с породой, скота в области.— Животноводство, 1978, № 9.

Почерняев Ф. К. Селекция и продуктивность свиней. М.: Колос, 1979.

Продуктивное животноводство США. М.: Колос, 1968.

Промышленное птицеводство. /Сост. В. И. Фесинин, Г. А. Тардатьян. М.: Колос, 1978.

Пэрн Э. М. Роль инбридинга при совершенствовании верховых и рысистых лошадей.— В сб.: Использование инбридинга в животноводстве. *Гл.:* Наука, 1977.

Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитологический словарь. М.: Колос, 1967.

Робинсон Л. Современное птицеводство Англии. М.: ИЛ, 1959.

Рождественская Г. А. Использование инбридинга при совершенствовании орловской • рысистой породы лошадей.— В сб.^ Использование инбридинга в животноводстве. М.: Наука, 1977.

Рузский С. А. Племенное дело в скотоводстве. М.: Колос, 1977.

Сасин М. И. О чередовании быков в зоне госплемстанции.—Животноводство, 1977, № 2.

Сборник переводов ВНИИТЭИСХ. Гибридизация в свиноводстве. М» 1971.

Свиноводство. /Под ред. Г. Н. Добрынина. М.: Колос, 1974.

Сипачев С. Г. Влияние давления отбора на улучшение голштино фризского скота.—Животноводство, 1982, №6.

Сметнев С. И. - Птицеводство. М.: Колос, 1970.

Смирнов Н. Записки зоотехника-селекционера. М.: Московский рабочий, № 6 .

Сорокина Н. И. Инбридинг в создании оптимальной генеалогической структуры пород лошадей.— В сб.: Использование инбридинга в животноводстве. М.: Наука, 1977.

Сочкан И. А. и др. Промышленное птицеводство Молдавии. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1976.

Спивак М. Г. и др. Современные методы селекции молочного и молочно-мясного скота. Л.: Россельхозиздат, 1979.

Эрман Э. М., Хаимов А. Х. Результаты применения топкроссов в каракулеводстве.— В кн.: Проблемы селекции и иммуногенетики животных. М.: Наука, .1972.

Эрнст Л. К., Цалитис А. А. Крупномасштабная селекция в скотоводстве. М.: Колос, 1982,

Яковлев А. А. Взаимосвязь исследований по использованию инбридинга и мутагенеза в селекции.— В сб.: Использование инбридинга в животноводстве. М.: Наука, 1977.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение . . . . . .

Родственное и неродственное спаривание (инбридинг и аутбридинг) . . . . . .

Методы оценки инбридинга . . . . . .

Генетическая сущность инбридинга . . . . . .

Использование инбридинга в селекции . . . . . .

Инбредная депрессия . . . . . .

Инбридинг и гетерозис (использование инбридинга в селекции на гетерозис) . . . . . .

Использование гетерозиса в животноводстве Молдавии

ПРОИЗВОДСТВЕННОЕ ИЗДАНИЕ

Федор Владимирович Ильев

ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС
В СЕЛЕКЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Зав. редакцией П. Беженару
Редактор Н. Качанова
Художник В. Зайченко
Художественный редактор В. Буев
Технический редактор Г. Андреева
Корректор И. Романова
ИБ № 3703

Сдано в набор 2.06.86. Подписано к печати 12.02.87. АБ 06007. Формат 84Х108'/з2. Бумага кн.-журн. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл.-печ. листов 9,66, Усл. кр.-отт 9,98. Уч.- изд. листов 10,10. Тираж 1200. Зак. *Ш* 1023. Цена 60 коп.

Издательство «Картя Молдовеняскэ»
277004, Кишинев, пр. Ленина, 180,.

Центральная типография, 277068, Кишинев, Флорилор, 1. Государственный комитет Молдавской ССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.

Ильев Ф. В.

И 45 Инбридинг и гетерозис в селекции сельскохозяйственных животных.— Кишинев: Картя Молдовеняска, 1987,— 182 с, ил., табл.

В настоящей работе в доступной форме излагаются закономерности классической генетики, а также основные параметры популяционной и иммуногенетики, лежащие в основе интенсивных методов селекции, связанных с использованием инбридинга и гетерозиса в практической селекции.

Книга адресована зоотехникам-селекционерам, зооветработнкам, студентам и аспирантам зооинженерных и биологических факультетов,

Й 3804010300—077 / №1751(12)— 87 136-87

ББК45.3