



ГЕНЕТИКО-ПОПУЛЯЦІЙНІ ПРИЙОМИ РОЗВЕДЕННЯ ТВАРИН

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1$$



**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЖИТОМИРСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРОЕКОЛОГІЧНИЙ
УНІВЕРСИТЕТ**

**Пелехатий М. С., Піддубна Л. М.,
Кучер Д. М., Кочук-Ященко О. А.**

**ГЕНЕТИКО-ПОПУЛЯЦІЙНІ ПРИЙОМИ РОЗВЕДЕННЯ
ТВАРИН**

Навчальний посібник

Рекомендовано як навчальний посібник для підготовки
фахівців спеціальності 204 «Технологія виробництва і переробки
продукції тваринництва»
у вищих навчальних закладах
III-IV рівнів акредитації Міністерства освіти і науки України

ЖИТОМИР – 2020

УДК 636.082(075)

Г64

Рекомендовано до друку Вченою радою Житомирського національного агроекологічного університету, протокол № 12 від «24» травня 2020 року.

Рекомендовано як навчальний посібник для підготовки фахівців спеціальності 204 «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва» у вищих навчальних закладах III-IV рівнів акредитації Міністерства освіти і науки України.

Авторський колектив:

Пелехатий М. С. – доктор с.-г. наук, професор;

Піддубна Л. М. – доктор с.-г. наук, доцент;

Кучер Д. М. – кандидат с.-г. наук, доцент;

Кочук-Ященко – кандидат с.-г. наук, доцент.

Рецензенти:

Юрій Іванович Савченко – доктор сільськогосподарських наук, професор, академік НААН України;

Савчук Іван Миколайович – доктор сільськогосподарських наук, професор, заступник з наукової роботи директора Інституту сільського господарства Полісся;

Юрій Юрійович Довгій – доктор ветеринарних наук, професор Житомирського національного агроекологічного університету.

Генетико-популяційні прийоми розведення тварин: навчальний посібник для студентів спеціальності 204 «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва» / Пелехатий М. С., Піддубна Л. М., Кучер Д. М., Кочук-Ященко О. А. Житомир: Полісся, 2020. 133 с.

ISBN

У навчальному посібнику викладено історію розвитку популяційної генетики та основні її поняття: структура популяції, зміни в генетичній структурі, успадкування кількісних ознак, відбір, вплив способів розмноження тварин на генетичну структуру популяції, популяційно-генетичні принципи великомасштабної селекції, стада і породи як популяції с.-г. тварин. Крім того, наведено методи розрахунку основних генетико-популяційних параметрів: визначення частоти фенотипів, генотипів та алелів популяції, оцінка генетичної рівноваги популяцій, обчислення ефекту селекції в популяціях с.-г. тварин, дисперсійний аналіз, визначення коефіцієнтів інбридингу та генетичної подібності, визначення ефекту гетерозису.

ISBN

© Житомирський національний
агроекологічний університет, 2020

ЗМІСТ

ВСТУП	11
1. ПОПУЛЯЦІЙНА ГЕНЕТИКА І ЇЇ РОЛЬ В СУЧАСНІЙ СЕЛЕКЦІЇ	14
1.1. ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ГЕНЕТИКИ	14
1.2. ПРЕДМЕТ ВИВЧЕННЯ. ПОНЯТТЯ ПОПУЛЯЦІЙ І ЧИСТИХ ЛІНІЙ	15
1.3. МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	17
2. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ	20
2.1. СТАТЕВА І ВІКОВА СТРУКТУРА	20
2.2. ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ	22
2.2.1. ВИЗНАЧЕННЯ ЧАСТОТ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ ЗА УСПАДКУВАННІ ОДНІЄЇ ПАРИ ОЗНАК	22
2.2.2. РОЗПОДІЛ ГЕНОТИПІВ В ПАНМІКТИЧНІЙ ПОПУЛЯЦІЇ	23
2.2.3. ВИЗНАЧЕННЯ ЧАСТОТ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ У ВИПАДКУ ДОМІНУВАННЯ	24
2.2.4. ЧАСТОТИ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ ЗА МНОЖИННОГО АЛЕЛІЗМУ	25
2.2.5. ЧАСТОТИ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ ДЛЯ ОЗНАК, ЗЧЕПЛЕНИХ ЗІ СТАТТЮ	26
2.2.6. РОЗПОДІЛ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ ЗА ДВОХ ПАР ОЗНАК, ЩО НЕЗАЛЕЖНО УСПАДКОВУЮТЬСЯ	27
3. ЗМІНИ В ГЕНЕТИЧНІЙ СТРУКТУРІ ПОПУЛЯЦІЇ	29
3.1. ФАКТОРИ, ЩО ПОПУШУЮТЬ ГЕНЕТИЧНУ РІВНОВАГУ ПОПУЛЯЦІЇ	29
3.2. МУТАЦІЇ	30
3.3. ДРЕЙФ ГЕНІВ	31
3.4. МІГРАЦІЇ	32
3.5. ВІДБІР	33

3.6. ПОРУШЕННЯ ВИПАДКОВОСТІ СХРЕЩУВАНЬ	38
4. УСПАДКУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК У ПОПУЛЯЦІЯХ ТА ВІДБІР	40
4.1. УСПАДКОВУВАНІСТЬ І ПОВТОРЮВАНІСТЬ	40
4.2. ВПЛИВ ТИПІВ ВІДБОРУ НА ПОПУЛЯЦІЮ	41
4.3. МЕТОДИ ВІДБОРУ ЗА КОМПЛЕКСОМ ОЗНАК	43
4.4. СЕЛЕКЦІЙНИЙ ЕФЕКТ ТА МЕТОДИ ЙОГО ВИЗНАЧЕННЯ	44
5. ВПЛИВ СПОСОБІВ РОЗМНОЖЕННЯ ТВАРИН НА ГЕНЕТИЧНУ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦІЇ	45
5.1. ІНБРИДИНГ ТА ЙОГО ВПЛИВ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦІЇ	45
5.2. СХРЕЩУВАННЯ ТА ЙОГО ВПЛИВ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦІЇ	49
6. ПОПУЛЯЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНІ ПРИНЦИПИ ВЕЛИКО-МАСШТАБНОЇ СЕЛЕКЦІЇ	51
6.1. ЗАГАЛЬНІ ВІДОМОСТІ ТА ВИЗНАЧЕННЯ ОСНОВНИХ ПОНЯТЬ	51
6.2. ШЛЯХИ ФОРМУВАННЯ І МАТЕМАТИЧНА МОДЕЛЬ ГЕНЕТИЧНОГО ПРОГРЕСУ	52
6.3. МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ СКЛАДАННЯ І ГЕНЕТИКО-ЕКОНОМІЧНА ОПТИМІЗАЦІЯ ПРОГРАМ СЕЛЕКЦІЇ	53
6.4. ОПТИМАЛЬНИЙ ВАРІАНТ ПРОГРАМИ СЕЛЕКЦІЇ МОЛОЧНОЇ ХУДОБИ ЖИТОМИРСЬКОЇ ОБЛАСТІ	55
7. СТАДО ЯК ПОПУЛЯЦІЯ С.-Г. ТВАРИН	57
7.1. ПОНЯТТЯ ПРО СТАДО ЯК БІОЛОГІЧНУ ОДИНИЦЮ ВИДУ	57
7.2. СТАДО ЯК ЕЛЕМЕНТАРНА ПОПУЛЯЦІЯ С.-Г. ТВАРИН	58
7.3. ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ СТАДА НА ПРИКЛАДІ МОЛОЧНОЇ ХУДОБИ	59
8. ПОРОДА ЯК ПОПУЛЯЦІЯ С.-Г. ТВАРИН	60

8.1. ВИЗНАЧЕННЯ ПОНЯТТЯ «ПОРОДА»	60
8.2. ОСНОВНІ КЛАСИФІЦІЇ ПОРІД	61
8.3. ЕТАПИ ПОРОДОУТВОРЕННЯ	61
8.4. АДАПТАЦІЯ І АКЛІМАТИЗАЦІЯ ПОРІД	62
9. ГЕНОФОНД СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТВАРИН В УКРАЇНИ	65
9.1. ЗМІНА СТАНУ ТВАРИННИЦТВА ЗА ОСТАННІ РОКИ	65
9.2. МІНІМАЛЬНА ЧИСЕЛЬНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЇ	66
9.3. ЗАХОДИ ПО ЗБЕРЕЖЕННЮ ГЕНЕТИЧНИХ РЕСУРСІВ	67
ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ	69
ДОДАТКОВІ ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ	78
ОБОВ'ЯЗКОВІ ТА ДОДАТКОВІ ЗАДАЧІ	79
САМОСТІЙНА РОБОТА 1. ВИЗНАЧЕННЯ ЧАСТОТИ ФЕНОТИПІВ, ГЕНОТИПІВ ТА АЛЕЛІВ ПОПУЛЯЦІЇ	79
САМОСТІЙНА РОБОТА 2. ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНОЇ РІВНОВАГИ ДЛЯ ОДНІЄЇ ПАРИ ГЕНІВ	81
САМОСТІЙНА РОБОТА 3. ОБЧИСЛЕННЯ ЕФЕКТУ СЕЛЕКЦІЇ В ПОПУЛЯЦІЯХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТВАРИН	83
САМОСТІЙНА РОБОТА 4. ДИСПЕРСІЙНИЙ АНАЛІЗ	93
МЕТОДИКА ТА ПРИКЛАДИ РОЗВ'ЯЗАННЯ ТИПОВИХ ЗАДАЧ	98
ВИЗНАЧЕННЯ ЧАСТОТИ ФЕНОТИПІВ, ГЕНОТИПІВ, АЛЕЛІВ ПОПУЛЯЦІЇ	98
ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНОЇ РІВНОВАГИ ПОПУЛЯЦІЇ ДЛЯ ОДНІЄЇ ПАРИ ГЕНІВ	108
ОБЧИСЛЕННЯ ЕФЕКТУ СЕЛЕКЦІЇ В ПОПУЛЯЦІЯХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТВАРИН	113
ДИСПЕРСІЙНИЙ АНАЛІЗ	119
ОСНОВНІ ТЕРМІНИ ТА ПОНЯТТЯ	129
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	132

**MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF UKRAINE
ZHYTOMYR NATIONAL AGROECOLOGICAL UNIVERSITY**

M. Pelekhaty, L. Piddubna, D. Kucher, O. Kochuk-Yashchenko

POPULATION GENETICS METHODS OF ANIMAL BREEDING

Tutorial

Recommended as a training manual for
students of specialty 204
«Livestock Production and Processing Technologies of Animal Products»
in higher education institutions
with III-IV levels of accreditation
of the Ministry of Education and Science of Ukraine

ZHYTOMYR - 2020

UDK 636.082(075)

P 64

Recommended for publication by the Academic Council of Zhytomyr national agroecological university, Minutes No. 12 from May 24, 2020.

Recommended as a textbook for the training of students of specialty 204 "Livestock Production and Processing Technologies of Animal Products" in higher educational institutions of the III-IV accreditation levels of the Ministry of Education and Science of Ukraine.

Authors:

M. Pelekhaty – D.Sc. of Agricultural Sciences, professor;

L. Piddubna – D.Sc. of Agricultural Sciences, associate professor;

D. Kucher – Ph.D. (Agricultural Sciences), associate professor;

O. Kochuk-Yashchenko – Ph.D. (Agricultural Sciences), associate professor.

Reviewers:

Yu. I. Savchenko – D.Sc. of Agricultural Sciences, Professor, Academician of the NAAS of Ukraine, adviser to the director of the Institute of agriculture Polissya;

M. Savchuk – D.Sc. of Agricultural Sciences, Professor, deputy research officer of the director of the Institute of agriculture Polissya;

Yu.Yu. Dovgii – D.Sc. of Veterinary Sciences, Professor, Zhytomyr National Agroecological University.

P64 Population genetics methods of animal breeding: a textbook
for students of specialty 204 "Livestock Production and Processing
Technologies of Animal Products" / Peltkhaty M. S.,
Piddubna L. M., Kucher D. M., Kochuk-Yashchenko O. A.
Zhytomyr: Polissya, 2020. 133 pp.

ISBN

The textbook describes the history of population genetics and its basic concepts: population structure, changes in genetic structure, inheritance of quantitative traits, selection, influence of methods of animal reproduction on the genetic structure of the population, population-genetic principles of large-scale breeding, livestock selection. In addition, the methods of calculating the basic genetic-population parameters are presented: determination of the frequency of phenotypes, genotypes and alleles of the population, estimation of the genetic equilibrium of the populations, calculation of the effect of selection in the livestock's populations, analysis of variance, determination of inbreeding coefficients and genetic similarity, determination of the effect of heterosis.

ISBN

© Zhytomyr National
Agroecological University, 2020

CONTENTS

PREFACE	11
1. POPULATION GENETICS AND ITS ROLE IN MODERN SELECTION	14
1.1. HISTORY OF POPULATION GENETICS	14
1.2. SUBJECT MATTER. CONCEPTS OF POPULATIONS AND PURE LINES	15
1.3. RESEARCH METHODS	17
2. POPULATION STRUCTURE	20
2.1. GENDER AND AGE STRUCTURE	20
2.2. GENETIC STRUCTURE OF THE POPULATION	22
2.2.1. DETERMINATION OF FREQUENCY OF GENES AND GENOTYPES IN THE INHERITANCE OF ONE PAIR	22
2.2.2. GENOTYPES DISTRIBUTION IN THE PANMIKTIC POPULATION	23
2.2.3. DETERMINATION OF FREQUENCY OF GENES AND GENOTYPES IN CASE OF DOMINATION	24
2.2.4. FREQUENCIES OF GENES AND GENOTYPES IN MULTIPLE ALLELISM	25
2.2.5. FREQUENCIES OF GENES AND GENOTYPES FOR MARKINGS CONCERNED WITH SEX	26
2.2.6. DISTRIBUTION OF GENES AND GENOTYPES IN TWO PAIRS ARE INDICATELY INHERITED	27
3. CHANGES IN THE GENETIC STRUCTURE OF THE POPULATION	29
3.1. FACTORS SUGGESTING THE GENETIC EQUAL POPULATION	29
3.2. MUTATIONS	30
3.3. GENE'S DRIFT	31
3.4. MIGRATIONS	32
3.5. SELECTION	33
3.6. BREAKDOWN INCIDENCE OF CROSSINGS	38
4. INHERITANCE OF QUANTITATIVE SIGNS IN	40

POPULATIONS AND SELECTION	
4.1. INHERITANCE AND REPEATABILITY	40
4.2. THE IMPACT OF SELECTION TYPES ON THE POPULATION	41
4.3. SELECTION METHODS FOR COMPLEX SIGNS	43
4.4. SELECTION EFFECT AND METHODS OF DETERMINATION	44
5. INFLUENCE OF ANIMAL BREEDING METHODS ON THE GENETIC STRUCTURE OF THE POPULATION	45
5.1. INBRIDING AND ITS IMPACT ON POPULATION STRUCTURE	45
5.2. CROSSING AND ITS IMPACT ON POPULATION STRUCTURE	49
6. POPULATION-GENETIC PRINCIPLES OF LARGE-SCALE SELECTION	51
6.1. GENERAL INFORMATION AND DEFINITIONS OF THE BASIC CONCEPTS	51
6.2. THE WAYS OF FORMATION AND THE MATHEMATICAL MODEL OF GENETIC PROGRESS	52
6.3. METHODICAL ASPECTS OF STORAGE AND GENETIC-ECONOMIC OPTIMIZATION OF SELECTION PROGRAMS	53
6.4. THE OPTIMAL OPTION OF THE PROGRAM OF THE DAIRY BREEDING SELECTION OF THE ZHYTOMIR REGION	55
7. HERD AS THE POPULATION OF LIVESTOCK	57
7.1. CONCEPTS ABOUT THE BREED AS A BIOLOGICAL UNIT	57
7.2. HERD AS THE ELEMENTAL POPULATION OF LIVESTOCK	58
7.3. FUNCTIONAL FEATURES OF THE HERDS ON THE EXAMPLE OF DAIRY LIVESTOCK	59
8. BREED AS A POPULATION OF LIVESTOCK	60
8.1. DEFINITION OF THE CONCEPT	60
8.2. BASIC CLASSIFICATIONS OF THE BREEDS	61
8.3. STEPS OF PREPARATION	61

8.4. ADAPTATION AND ACCLIMATION OF BREEDS	62
9. AGENCY OF AGRICULTURAL ANIMALS IN UKRAINE	65
9.1. CHANGE OF THE BREEDING STATE FOR THE LAST YEARS	65
9.2. MINIMUM POPULATION	66
9.3. GENETIC RESOURCES MEASURES	67
SELF-CONTROL TEST TASKS	69
ADDITIONAL TEST TASKS	78
COMPULSORY AND ADDITIONAL TASKS	79
INDIVIDUAL WORK 1. DETERMINATION OF FREQUENCY OF PENOTYPES, GENOTYPES AND ALLELES OF THE POPULATION	79
INDIVIDUAL WORK 2. EVALUATION OF GENETIC EQUILIBILITY FOR ONE PAIR OF GENES	81
INDIVIDUAL WORK 3. CALCULATION OF THE SELECTION EFFECT OF LIVESTOCK	83
INDIVIDUAL WORK 4. DISPERSIVE ANALYSIS	93
METHODS AND EXAMPLES OF SOLVING TYPICAL PROBLEMS	98
DETERMINING THE FREQUENCY OF PENOTYPES, GENOTYPES AND ALLELES OF THE POPULATION	98
GENETIC POPULATION FOR A POPULATION OF GENES	108
CALCULATION OF THE SELECTION EFFECT IN AGRICULTURAL POPULATION	113
DISPERSIVE ANALYSIS	119
BASIC TERMS AND CONCEPTS	126
REFERENCES	129

ВСТУП

Основою виробництва тваринницької продукції є селекційна робота з популяціями сільськогосподарських тварин і птиці. Природні популяції – це сукупності особин одного виду, які займають чітко обмежений ареал, вільно схрещуються між собою і відносно ізольовані від інших сукупностей. Штучні популяції формуються людиною у процесі штучного відбору і створення специфічних умов середовища. У тваринництві це породи, породні групи, зональні внутрішньопородні типи, стада. Популяції сільськогосподарських тварин можна визначити як досить великі групи особин для тривалого замкнутого розведення без вимушеного схрещування, що мають певну генетичну спільність і знаходяться у відносно схожих умовах конкретної природно-господарської зони.

При підготовці висококваліфікованих технологів з виробництва та переробки продукції тваринництва необхідне глибоке вивчення дисципліни «Генетико-популяційні прийоми розведення тварин», що передбачає засвоєння аспектів популяційної генетики тварин різних видів, їх розведення та селекції, використанню біологічних і породних особливостей з метою підвищення продуктивності та рентабельного ведення галузі тваринництва.

Головним завданням популяційної генетики є вивчення закономірностей розподілу співвідношень генотипів у популяціях, визначення частоти домінантних і рецесивних генів, оскільки біологічне і господарськи корисне значення гомозиготних домінантних, гетерозиготних і гомозиготних рецесивних тварин різне. Найкращими вважаються гетерозиготні форми, оскільки від них можна очікувати гетерозис. На другому місці – гомозиготні домінантні, на третьому – гомозиготні рецесивні, які найменше пристосовані до умов зовнішнього середовища. Тобто, популяція – це сукупність тварин з різними генотипами, для неї характерна генетична мінливість. Чим вища генетична мінливість, тим швидше популяція здатна змінюватись під дією штучного відбору. Генетичну мінливість можна визначити за поліморфними локусами білків і ферментів, які мають різні варіанти. Ще одним показником генетичної мінливості може бути гетерозиготність популяції – співвідношення кількості гетерозиготних особин за вивченими локусами до загальної кількості вивчених особин. Оскільки доведено, що гетерозиготні тварини продуктивніші і життєздатніші, необхідно підтримувати наявну гетерогенність у популяціях сільськогосподарських тварин, її значення може бути занижене

інбридингом або надмірно тривалим замкнутим розведенням. Одним з прийомів підтримання високої гетерозиготності може бути перемінне та складне ротаційне багатопородне схрещування.

У селекційній роботі необхідно також враховувати частоту бажаних генів у популяції та тип їх успадкування. Це дозволить розробити програму селекції для поліпшення певної ознаки, а також загальної резистентності організму. Одночасно слід виявляти шкідливі рецесивні гени та вилучати їх із популяції. Це має першочергове значення за використання штучного осіменіння, оскільки генетичні порушення в каріотипі плідників можуть швидко поширитись на усю популяцію. Заново виникаючі рецесивні мутації можуть не проявлятися у фенотипі й не вилучатись природним відбором досить довго. Крім рецесивності, існують інші генетичні механізми, які нівелюють прояв шкідливих мутацій: епістаз (пригнічення прояву неалельних генів), плейотропія (множинна дія генів), вплив генів-модифікаторів, неповна пенетрантність.

Порода сільськогосподарських тварин як популяція має свої закони генетичного існування та еволюційного розвитку. Забезпечуючи передачу генетичної інформації від одного покоління іншому, вона створює генетичне середовище, яке є основним еволюційним механізмом пристосування до умов існування і впливає на адаптаційну цінність кожної особини та популяції в цілому (життєздатність, плодючість, статева активність). Якщо природний відбір завжди діє на генотип через фенотип, то штучний може діяти безпосередньо на генотип. На рівні генотипу під вплив добору потрапляють алельні гени, генні блоки та функціонально пов'язані генні системи. У еволюцію популяції включається весь арсенал генної взаємодії.

Суттєвою відмінністю порід від природних популяцій, яка обумовлює вищу мінливість, є їх складніша структура. Порода є синтезом, системою генотипів, створеною тривалою працею селекціонерів багатьох поколінь. Поняття єдності і цілісності породи передбачають дискретність, внутрішню диференціацію її як джерело розвитку. До складу породи входять мікропопуляції (лінії, родини, типи), які характеризуються певними фенотиповими особливостями і відрізняються за фенотипом навіть в однакових умовах існування. Основу системи генетичного удосконалення порід становить свідомий пошук вдалих поєднань представників різних мікропопуляцій. Усе це робить структуру породи складною і генетично різноманітною. Але це упорядкована генетична різноманітність, що свідомо підтримується і створює цілісність усієї популяції.

Отже, не дивлячись на константність порід, тобто здатність тварин однієї породи досить стійко зберігати в ряді поколінь характерні для неї ознаки, породи мають достатній резерв мінливості і за відповідної роботи з ними здатні змінюватись у бажаному напрямку. Динамічність структури породи – необхідна умова її генетичного прогресу

У роботі з породами повинні вирішуватись два протилежних завдання: створення тварин з високою спадковою консолідованістю, зростання гомозиготності до рівня, який не викликає інбредної депресії, та збереження у породі достатньої мінливості, яка обумовлює її динамічність. Цілеспрямованою селекцією генотипи в межах породи приводяться в систему, завдяки чому вона має структуру: внутрішньопородні, зональні типи, заводські лінії і стада.

Пізнання цих процесів має вирішальне значення для подальшої цілеспрямованої селекційно-плеємної роботи за удосконалення існуючих та створення нових селекційних досягнень.

Метою даного навчального посібника є ознайомлення майбутніх спеціалістів з історією розвитку та основними поняттями популяційної генетики : структурою популяції, змінами в генетичній структурі популяції, успадкуванням кількісних ознак у популяціях, відбором, впливом способів розмноження тварин на генетичну структуру популяції, популяційно-генетичними принципами великомасштабної селекції, поняттями стада і породи як популяцій с.-г. тварин, генофондом сільськогосподарських тварин в Україні, а також оволодіння методами: визначення частоти фенотипів, генотипів та алелів популяції, оцінки генетичної рівноваги популяцій, обчислення ефекту селекції в популяціях сільськогосподарських тварин, дисперсійним аналізом, визначення коефіцієнтів інбридингу та генетичної подібності, визначення ефекту гетерозису.

1. ПОПУЛЯЦІЙНА ГЕНЕТИКА І ЇЇ РОЛЬ В СУЧАСНІЙ СЕЛЕКЦІЇ

1.1. ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ГЕНЕТИКИ

Пріоритет у вченні про популяції належить датському біологу, фізіологу рослин В. Йогансену, який у 1903 році опублікував роботу “Про успадкування в популяціях і чистих лініях”. Він ввів наукове поняття терміну “популяція” як спадково різномірної групи організмів одного виду.

У 1908 році світ побачив роботи Харді та Вайнберга.

Спочатку в генетиці існувало два протилежних напрямки. Перший напрямок спирався на дискретні явища в спадковості, пов'язані з відкриттям хромосомної теорії спадковості Т. Морганом (1917). Другий напрямок розвивався з допомогою статистичних методів на основі вивчення безперервності в явищах мінливості. Початок статистичним методам вивчення спадковості поклав Френсіс Гальтон (1822-1911), який вперше запропонував кореляційний метод для визначення ступеня подібності дітей з батьками і встановив поняття кореляції як міри спадковості. Його учень Карл Пірсон також вивчав спадковість статистичними методами і ввів кількісний показник спадковості – коефіцієнт успадковуваності, з допомогою якого можна прогнозувати розвиток ознаки у нащадків, знаючи розвиток його у батьків. На основі робіт К. Пірсона стали використовувати родоводи тварин при оцінці їх спадкових особливостей і визначенні успадковування кількісних ознак.

В розвитку популяційної генетики видатну роль відіграли роботи вчених колишнього СРСР. С.С. Четвериков в роботі “Про деякі моменти еволюційного процесу з точки зору сучасної генетики” (1926) на основі двох припущень (про безперервність виникнення мутацій у всіх видів і про накопичення їх у прихованому від тиску відбору гетерозиготному стані) приходять до фундаментального висновку про гетерогенність всіх природних популяцій. Він показав, що генетичний склад природних популяцій можна досліджувати, по-перше, методом інбридингу одержаних із природи особин, по-друге, схрещуванням “природних” особин з особинами лабораторних ліній, спадковість яких добре вивчена. С.С. Четвериков зі своїми учнями здійснили перші експериментальні дослідження генетичної структури популяцій дрозофіли. А.С. Серебровський (1927, 1929) сформулював поняття “популяційний

генофонд” і “геногеографія”. Р. Фішер, Дж. Холдейн і С. Райт ввели у вивчення структури популяцій методи математичного моделювання.

Всіх цих вчених називають основоположниками популяційної генетики, яка бурхливо розвивається в наші дні.

Своїми роботами вони показали, що одержані генетичні дані підтверджують і розвивають еволюційне вчення Ч. Дарвіна. Таке поєднання генетики і дарвінізму одержало назву популяційної (еволюційної) генетики. Поворот, який призвів до створення популяційної генетики, звершився до 1930 року.

Американський вчений Дж. Лаш, використовуючи положення популяційної генетики, розвинув генетичні основи селекції с.-г. тварин. Для аналізу популяцій тварин ним розроблені генетико-статистичні методи. Одночасно розвернулись дослідження М.Ф. Іванова, С.Г. Давидова, Д.А. Кисловського. Сучасні вчені в цій області: В.П. Коваленко, О.Л. Трофіменко, М.З. Басовський, Д.Т. Вінничук, М.С. Пелехатий.

Теорія і методи популяційної генетики дають можливість провести аналіз успадкування ознак в популяції, оцінити племінні якості тварин і прогнозувати ефект селекції.

1.2. ПРЕДМЕТ ВИВЧЕННЯ. ПОНЯТТЯ ПОПУЛЯЦІЙ І ЧИСТИХ ЛІНІЙ

Предмет вивчення популяційної генетики – структура популяції, її рівновага та динаміка під дією різних факторів.

Слово “популяція” походить від французького *population* – населення. У біологічному розумінні популяція – це сукупність особин даного виду, що займають певну територію, вільно схрещуються між собою і більш-менш ізольовані від інших сукупностей.

В селекції с.-г. тварин під популяцією розуміють генетично різнорідну сукупність тварин однієї породи, що знаходиться на певній території, має фенотипові і генотипові відмінності і знаходиться в стані панміксії. Наведемо декілька визначень. А. Мюнтцинг (1967) трактує її сумішшю з різних генотипів. В.В. Меншуткін (1971) – сукупністю особин, пов’язаних відносинами розмноження. Л.К. Ернст (1972) під популяцією розуміє генетично різнорідну, велику сукупність особин, які мають певну подібність.

Подібними є формулювання М.С. Лобашова (1967), О.А. Іванової, М.А. Кравченка (1967), З.С. Нікоро із співавт. (1968).

Популяція може знаходитись на різних рівнях, починаючи від породи і закінчуючи стадом або лінією.

Щодо живих організмів, то існує така класифікація популяцій:

➤ Потенційна популяція – віртуальна, теоретично можлива менделевська група особин одного виду, в якій реалізуються всі можливі комбінації варіантів наборів хромосом в гаметах та варіантів їх сполучення при заплідненні.

➤ Генеральна популяція – сукупність одного виду особин, котрі існують на цій планеті.

➤ Сімпатрична популяція – група особин одного виду, котрі існують в одній географічній зоні.

➤ Алопатричні популяції – групи особин одного виду, котрі існують в різних географічних зонах.

➤ Гомогенні популяції – групи особин одної породи, сорту, типу, котрі мають генетичну спільність за певними ознаками.

➤ Локальні популяції – групи особин, котрі займають довгостроково певне місце. В дикій природі це ендеміки, а в сільськогосподарській практиці – окремі стада.

➤ Мікропопуляція – найменша група особин, котра здатна до самовідтворення та самоіснування.

Потенційна популяція має такі властивості:

➤ Здатність пристосовуватися до змін умов середовища, в яких вони існують.

➤ Здатність еволюціонувати за рахунок невизначених мутацій спадкового матеріалу.

➤ Можливість добору окремих генотипів з метою подальшого їх розмноження.

Чиста лінія за сучасним визначенням це:

➤ Гомогенна група гомозиготних особин, тобто група особин, котрі мають однакові алелі, що знаходяться в гомозиготному стані. Мається на увазі весь генотип.

Чисті лінії можуть поділятися на тотальні та часткові.

➤ Тотальні лінії – це група особин, котрі мають весь однаковий набір генів, котрий знаходяться в гомозиготному стані. В таких лініях добір неможливий.

➤ Часткові лінії – це група особин, які мають лише частину однакових генів, що знаходяться в гомозиготному стані. До них відносяться породи, типи, лінії, тощо. Добір можливий лише за ознаками, котрі мають різні варіанти, тобто визначаються різними алелями одного гена.

Для аналізу конкретної популяції як вихідну приймають панміктичну популяцію. Її використовують як статистичну модель для вирішення питань популяційної генетики і теоретичної селекції. В такій популяції чисельність особин нескінченно велика, вона повністю ізольована, і в ній відбувається суто випадкове утворення батьківських пар (вільне схрещування, або панміксія). В ідеалізованій популяції будь-яка особина має однакові шанси схрещуватись з будь-якою іншою, і всі вони з рівною імовірністю можуть залишити однакову в середньому кількість нащадків. Тому можна розглядати всю сукупність статевих клітин – гамет, утворених в популяції, як одне ціле. Результати злиття чоловічих і жіночих статевих клітин, що відбувається випадково, будуть визначатись тільки частотою різних типів гамет, які несуть гени батьків. Розподіл генів в ідеальних популяціях і закономірності успадкування дозволяє вивчити статистичний аналіз.

1.3. МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Основним методом досліджень популяційної генетики є статистичний.

Статистичні закономірності дають можливість передбачати частоту певних подій. Тому в основу статистичного методу покладена теорія імовірності.

Імовірність – це об'єктивна можливість появи якоїсь події із загальної кількості всіх можливих рівноцінних випадків. Події розділяють на вірогідні (обов'язково виникають при відповідних умовах), випадкові (можуть виникати, але можуть і не виникати), та неможливі (не можуть виникати). Імовірність вірогідної події рівна одиниці, неможливої – нулю. Імовірність альтернативних (протилежних) подій p та q також дорівнює одиниці ($p+q=1$). Імовірність випадкової події може варіювати від 0 до 1. Математично імовірність якоїсь події можна виразити як відношення числа випадків (m), сприяючих наступу очікуваної події (P_A) до загальної кількості (n) всіх можливих та неможливих подій: $P_A=m/n$.

Так, щоб оцінити імовірність народження мертвого теляти, треба знати кількість народжених раніше в популяції живих і мертвих телят. Наприклад, в популяції за декілька останніх років зареєстровано 110 мертвих телят із загальної кількості 5500 народжених. В цьому випадку імовірність народження від корови мертвого теляти дорівнює $P_A=110/5500=0,02=2\%$. Отже, в середньому на кожні 100 розтелень припадає 2 мертвих теляти.

В основі всієї теорії статистики лежать теореми додавання і множення ймовірностей. Перша теорема відноситься до так званих

незалежних одна від одної подій, які несумісні. Імовірність здійснення двох незалежних подій дорівнює сумі ймовірностей цих подій: $P_{A+B}=P_A+P_B$. Наприклад, в стаді відносна частота корів з групою крові J складає 0,28, а з групою крові L – 0,12. Сума цих двох ймовірних подій в стаді буде: $P_{J+L}=P_J+P_L=0,40$.

Теорема множення ймовірностей стверджує, що статистична ймовірність здійснення двох або декількох незалежних одна від одної подій отримується шляхом множення ймовірностей для кожної події: $P_{AB}=P_AP_B$.

Наприклад, ймовірність появи в популяції гомозиготних особин за геном A при схрещуванні гетерозиготних батьків $Aa \times Aa$, якщо ймовірність передачі гена A від батька і матері дорівнює $\frac{1}{2}$, складе: $P_{AA(\text{нащадки})}=P_{A(\text{від батька})} \cdot P_{A(\text{від матері})}=1/2 \cdot 1/2=1/4$, або 0,25. Таким чином, ймовірність успадкування гена A від гетерозиготних батьків складає 0,25, або 25%.

У генетиці і селекції часто використовуються разом дві теореми – додавання і множення ймовірностей.

Всі ознаки тварин, які мають значення для селекціонера, можна розділити на дві категорії. Це ознаки якісні з переривчастим, або дискретним, розподілом і кількісні – з безперервним розподілом. Ознаки першої категорії можна розбити на класи, які чітко відрізняються між собою: жіноча і чоловіча стать, жива і мертва (або хвора) тварина і т.д. Для таких ознак не існує якихось переходів між класами, і, як наслідок, вони не мають безперервної варіації.

Більшість господарсько корисних ознак, з якими часто має справу селекціонер, відносяться до другої категорії – кількісних. До них можна віднести молочну продуктивність, вміст жиру і білка в молоці, живу вагу, проміри тулубу і ряд інших ознак. Для них неможливо виділити чітко окремі класи, тому що варіація безперервна. Тварини відрізняються одна від одної за такими ознаками тільки кількісними показниками, наприклад процентом жиру, кілограмами молока, сантиметрами в промірах і т.д. Іноді серед кількісних ознак виділяють лічильні (варіюють переривчасто, їх фіксують шляхом підрахунку і виражають тільки цілими числами), і мірні (мають неперервний характер і можуть фіксуватися цілими і дробовими числами).

Якісні ознаки, які завжди варіюють дискретно, або переривчасто, мають біноміальний розподіл. При ньому частота окремих класів пропорційна коефіцієнтам розкладу бінома $(p+q)^n$, де p – ймовірність появи даної події (або ознаки); q – ймовірність неяви; n – число класів, що відрізняються за появою даної події (або проявом ознаки).

Загальна кількість членів

$$(p+q)^1 = 1p + 1q$$

$$(p+q)^2 = (p+q)(p+q) = 1p^2 + 2pq + 1q^2$$

$$(p+q)^3 = (p+q)^2(p+q) = 1p^3 + 3p^2q + 3pq^2 + 1q^3$$

$$(p+q)^4 = (p+q)^3(p+q) = 1p^4 + 4p^3q + 6p^2q^2 + 4pq^3 + 1q^4$$

Коефіцієнти біноміального розподілу одержують із так званого трикутника Паскаля. В ньому кожний коефіцієнт є сумою двох коефіцієнтів, які лежать над ним. Для перших восьми значень n трикутник виглядає таким чином:

Ступінь

$$(n)^{-}$$
[illegible]

З допомогою формули розкладу бінома можна, наприклад, розрахувати ймовірність народження у корови бугайців і теличок. Відомо, що ця ймовірність однакова і дорівнює $\frac{1}{2}$ (приблизно, бо у більшості домашніх тварин народжується трохи більше самців, ніж самок). Якщо в середньому від корів породи молочного напрямку одержують 4 теляти, то ймовірність кожної із чотирьох можливих комбінацій буде:

Співвідношення статей	46	361т	262т	163т	4т
Імовірність за біномом	p^4	$4p^3q$	$6p^2q^2$	$4pq^3$	q^4
%	6,25	25,00	37,50	25,00	6,25

Отже, імовірність одержання від корови всіх бугайців або теличок складає 6,25%, трьох бугайців і однієї телички або трьох теличок і одного бугайця – 25% і двох бугайців і двох теличок – 37,5%.

Крім статистичного (біометричного) методу, на озброєння популяційної генетики нині виділяють такі методи досліджень:

- генеалогічний – використання даних родоводу для встановлення закономірностей успадкування ознак;

- феногенетичний – визначення факторіальної залежності фенотипу від складових генотипу та паратипових чинників;

- популяційний – визначення основних характеристик структурних одиниць породи, побудова і оптимізація селекційних програм, оцінка генетичного потенціалу продуктивності та очікуваного селекційного ефекту;

- імуногенетичний – виявлення антигенних структур еритроцитів і поліморфізму білків з метою ідентифікації окремих складових генофонду тварин і птиці;

- метод моделювання – прогнозування максимально точної комплексної оцінки щодо реалізації ознаки в онтогенезі, а також життєздатності і продуктивності відповідних генетичних систем, використання селекційних індексів.

2. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

2.1. СТАТЕВА І ВІКОВА СТРУКТУРА

Статева структура популяції визначається трьома рівнями співвідношення статей у тварин: первинним (при утворенні зигот), вторинним (при народженні малюків) та третинним (при досягненні статевої зрілості).

Процеси, що відбуваються у природних і штучних популяціях, забезпечують народження потомства (2 рівень) у співвідношенні приблизно 1:1, 50% самців і 50% самок. Однак у зрілому віці самців залишається менше, ніж самок не тільки в штучних популяціях (стадах), але й у природних. Це співвідношення змінюється в широких межах наведено у таблиці 1.(Серебровський П.В.,1925).

Таблиця 1

**Співвідношення самок і самців залежно від виду
сільськогосподарських тварин**

Вид тварин	Самців на 100 самок, гол.
Кінь	100,00
	102,44
	98,30
Велика рогата худоба	107,00
	104,86
	99,82
Вівця	98,34
	98,00
Свиня	112,00
	108,74
Домашня птиця	97,28
	97,64
Кролик	105,00

Автор сформулював два положення щодо дію на особини різних статей природного добору:

1. Природний добір іде, в основному, за рахунок самців, бо вони є біологічно слабшою статтю і тому будуть першими жертвами несприятливих факторів середовища.

2. При будь-якому надлишку самок вони будуть представлені у потомстві, тоді як надлишок самців не братиме участі у відтворенні і буде відмітатись статевим відбором.

У процесі доместикації тварин, використанні методів біотехнології у відтворенні суттєво змінилось співвідношення між самцями і самками, які беруть участь у розмноженні, а також вплив чоловічих і жіночих особин на генофонд стада. Середнє співвідношення між самцями і самками при штучному осіменінні для кращих бугаїв-плідників досягло 1:100 000.

Вікова структура популяції може визначатись різними способами:

- 1) співвідношенням груп індивідумів різного абсолютного віку;
- 2) співвідношенням різних поколінь;
- 3) співвідношенням до-репродуктивного, репродуктивного і пост-репродуктивного періодів;
- 4) характером росту особин.

Зміст основних термінів, що характеризують вікову структуру популяції сільськогосподарських тварин:

1. Покоління (генерація) – безпосередні нащадки, що народилися протягом усього репродуктивного періоду (періоду життя).

2. Приплід – одночасно народжені особини від певних батьків.
 3. Вікова група – група індивідумів тотожного астрономічного або фізіологічного віку.
 4. Цикл розмноження – період розмноження і формування нащадків.
- У популяціях майже всіх видів сільськогосподарських тварин кількість молодих особин завжди більша, ніж кількість особин старшого віку.

Відомі різні варіанти сполучень поколінь, приплодів та вікових груп.

У межах популяції може нараховуватись до десяти вікових груп. Враховуючи можливості штучного осіменіння, бугай-плідник, наприклад, може бути старшим за своїх партнерів по спарюванню на декілька десятків поколінь.

2.2. ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

Під *частотою*, або *концентрацією*, генотипів розуміють долю конкретних генотипів, що визначаються парою або серією алелів серед загального числа досліджених особин в стаді або в популяції. Вклад цей можна виразити в десяткових дробах або в процентах. Аналогічно, *частотою генів* називають вклад гена даної алельної пари або серії в загальну чисельність всіх генів популяції, що вивчається. Визначені вище показники входять в склад більш загального поняття – *генетичної структури популяції*, яка відображає кількісне співвідношення генів в конкретних парах і серіях і відповідне їм співвідношення генотипів. Генетичну структуру популяції відображають частоти фенотипів, які, в свою чергу, в значній мірі залежать від домінування, епістазу і інших форм взаємодії генів.

2.2.1. ВИЗНАЧЕННЯ ЧАСТОТ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ ЗА УСПАДКУВАННЯ ОДНІЄЇ ПАРИ ОЗНАК

З цим розрахунком можна ознайомитись на прикладі, взятому з роботи Рендела (1952). В одній з популяцій корів породи шортгорн, яка налічувала 2681 особину, 1234 особини мали червону масть (гомозиготний генотип ww), 1215 корів були чалими (гетерозиготи Ww) і 232 – білими. Знаючи число конкретних генотипів в популяції, можна точно визначити число алелів, які визначають масть:

Число генів $W = 2 \cdot 232 + 1215 = 1679$,

Число генів $w = 2 \cdot 1234 + 1215 = \underline{3683}$.

Всього генів $W + w$ 5362, або $2 \cdot 2681$.

Якщо одержані таким чином кількості обох генів віднести до їх сумарного загального числа, одержимо долі кожного з алелів, які називаються частотою або концентрацією даного гену в даній популяції:

Частота W складає $1679/5362=0,31$,

Частота w складає $3683/5362=0,69$.

Числові значення частот конкретних генотипів одержуємо з відношення числа особин з даним генотипом до загального числа всіх досліджених тварин. Ці частоти складають:

Генотип $WW=232/2681=0,0865$,

Генотип $Ww=1215/2681=0,4532$,

Генотип $ww=1234/2681=0,4603$.

2.2.2. РОЗПОДІЛ ГЕНОТИПІВ В ПАНМІКТИЧНІЙ ПОПУЛЯЦІЇ

Якщо допустити, що в даній популяції схрещування відбуваються випадково (по відношенню до ознаки масті), то, знаючи частоти прояву обох алелів, можна визначити очікуване співвідношення генотипів в наступному поколінні. Це можна зробити двома способами: за формулою Харді-Вайнберга або за допомогою решітки Пеннета.

Перший спосіб: $p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1$

Генотип $WW=0,31 \cdot 0,31=0,0961$

Генотип $Ww=2 \cdot 0,31 \cdot 0,69=0,4278$

Генотип $ww=0,69 \cdot 0,69=0,4761$.

Всього 1,000

Другий спосіб: (табл. 2)

Таблиця 2

Частоти генотипів в потомстві при випадкових схрещуваннях в популяції з відомими частотами генів

♀ \ ♂		W $p=0,31$	w $q=0,69$
W	$p=0,31$	WW $0,31 \times 0,31 = 0,0961$ p^2	Ww $0,31 \times 0,69 = 0,2139$ $p \times q$
w	$q=0,69$	Ww $0,69 \times 0,31 = 0,2139$ $q \times p$	ww $0,69 \times 0,69 = 0,4761$ q^2

Для спрощення підрахунку частоти можна замінити процентами. Тоді отримаємо, що в потомстві досліджуваної популяції шортгорнів слід очікувати 9,6% тварин з білою мастю, (WW), 42,8% чалих корів (Ww) і 47,6% червоних (ww).

Знаючи ці цифри, які означають очікуваний розподіл генотипів в популяції, цікаво порівняти їх з процентним співвідношенням генотипів в реально дослідженій батьківській популяції шортгорнів (табл. 3).

Таблиця 3

Порівняння частот генотипів в батьківському поколінні з очікуваними частотами генотипів у нащадків

Генотип	Фенотип	Розподіл генотипів і фенотипів		Різниця
		Фактичний	Очікуваний	
WW	Білі	8,65	9,61	+0,96
Ww	Чалі	45,32	42,78	-2,54
ww	Червоні	46,03	47,61	+1,58
	В с ь о г о	100,00	100,00	-

Порівняння частот генотипів в обстеженій популяції з очікуваним у її нащадків виявляє дуже велику подібність. Слабкі відхилення, які спостерігаються в кожній групі, скоріше всього обумовлені випадковими причинами. Однак не можна виключати і можливий вплив селекційних заходів. Для того щоб пересвідчитися, що дійсно відмінності несуттєві, а так воно і є, застосовують критерій χ^2 . Отже, в популяції особин, що вільно схрещуються при відсутності відбору частоти генів і генотипів з покоління в покоління не змінюються. Це твердження в генетиці популяцій відоме як закон Харді- Вайнберга.

2.2.3. ВИЗНАЧЕННЯ ЧАСТОТ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ У ВИПАДКУ ДОМІНУВАННЯ

В популяції кіз, що нараховує 1000 особин, 160 мають роги, а інші 840 безрогі. Виражаючи це співвідношення відносними частотами, можна написати, що 0,16 всієї популяції складають рогаті особини і 0,84 – безрогі. В другій, більш численній групі, одночасно знаходяться особини гомозиготні HH і гетерозиготні Hh .

Загальна закономірність розподілу генотипів: $p^2HH + 2pqHh + q^2hh$.

Оскільки відома частота рецесивного генотипу (0,16), а також те, що вона відповідає квадрату частоти рецесивного гену в популяції (h^2), можна визначити h : $h = \sqrt{0,16} = 0,4$.

Сума частот обох алеломорфних генів $H + h = 1$, звідки $H = 1 - 0,4 = 0,6$. Підставляючи в формулу уже відомі значення, одержим частоти всіх трьох генотипів:

Частота генотипу $HH = p^2 = 0,36$, або 360 особин ($0,36 \times 1000$)

Частота генотипу $Hh = 2pq = 0,48$ або 480 особин ($0,48 \times 1000$)

Частота генотипу $hh = q^2 = 0,16$ або 160 особин ($0,16 \times 1000$)

2.2.4. ЧАСТОТИ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ ЗА МНОЖИННОГО АЛЕЛІЗМУ

Використаємо приклад успадкування груп крові системи АВО у людини, яка визначається серією з трьох множинних алелів:

p – частота L_A , q – частота L_B , r – частота I .

У 1849 жителів Брукліна були досліджені групи крові (Серб, Овен, Едгар; 1969), результати чого представлені нижче:

Групи крові	0	A	B	AB	Всього
Число носіїв	808	699	259	83	1849
Частота фенотипу	0,437	0,378	0,140	0,045	1,000

При випадковому схрещуванні за цією ознакою в даній популяції отримаємо дев'ять варіантів розподілу генотипів.

Таблиця 4

Розподіл генотипів за трьома множинними алелями при вільних схрещуваннях в популяції

Частота генів	L_A p	L_B q	I r
L_A P	L_AL_A A p^2	L_AL_B AB pq	L_AI A pr
L_B q	L_BL_A AB pq	L_BL_B B q^2	L_BI B qr
I r	IL_A A rp	IL_B B rq	II 0 r^2

Сумуючи частоти для однакових генотипів, одержуємо наступний розподіл:

Генотипи	L_AL_A	L_AL_B	L_AI	L_BL_B	L_BI	II
Частота	p^2	$2pq$	$2pr$	q^2	$2qr$	r^2

Для того щоб визначити конкретне числове співвідношення генотипів в якійсь популяції, необхідно спочатку знайти частоти всіх генів, а це не просто, адже із шести різних генотипів тільки два можна розпізнати на основі фенотипу. Мова йде про особин з гетерозиготним генотипом L_AL_B (група крові AB) і про рецесивних гомозиготних II

(група крові 0). Інші 4 генотипи визначають два фенотипи груп крові А і В, в межах яких виявити гомозигот від гетерозиготи неможливо.

На основі даних таблиці можна встановити, що частоти конкретних фенотипів мають наступні значення:

$$\text{Частота групи А} \quad p^2 + 2pr$$

$$\text{Частота групи В} \quad q^2 + 2pr$$

$$\text{Частота групи АВ} \quad 2pq$$

$$\text{Частота групи 0} \quad r^2$$

Звідси можна виразити частоту фенотипів: $A+0=p^2+2pr+r^2=(p+r)^2$
або $p+r=\sqrt{A+0}$.

Оскільки сума частот всіх трьох алелів дорівнює одиниці:

$$p+q+r=1, \quad p+r=1-q, \quad 1-q=\sqrt{A+0},$$

після підстановки числових значень одержуємо
 $q=1-\sqrt{0,378+0,437}=0,10$.

Знайти r , тобто частоту рецесивного алеля, простіше, бо вона дорівнює квадратному кореню з частоти фенотипу 0:
 $r=\sqrt{0}=\sqrt{0,437}=0,66$.

Нарешті, частоту гену L_A , тобто p визначають, віднімаючи від одиниці суму двох уже відомих частот алелів ($q+r$): $p=1-(0,10+0,66)=0,24$.

Підводячи підсумки, можна зробити висновок, що в обстеженій популяції частоти конкретних генів складають: для гену L_A 0,24 (p), для гену L_B 0,10 (q), для гену I 0,66 (r).

2.2.5. ЧАСТОТИ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ ДЛЯ ОЗНАК, ЗЧЕПЛЕНИХ ЗІ СТАТТЮ

Приклад. Швидкість розвитку оперення у курчат залежить від зчепленого зі статтю гена. У птахів гетерогаметна стать – самки.

У курей ген, який визначає швидкість розвитку оперення, буде завжди проявлятися в гомозиготному стані, обумовлюючи два різних генотипи: k – швидке оперення і K – повільне оперення; в той же час у півнів виникнуть всі три можливих генотипи: KK , Kk , kk . Перших два будуть визначати повільне оперення, і тільки при рецесивному генотипі kk проявиться ознака швидкого оперення.

Півні, які мають в своєму генотипі дві хромосоми Z , дадуть смерті двох типів: Z^K і Z^k . Яйцеклітини курей будуть відрізнятися одна від одної

наявністю хромосом Z або W , і в свою чергу, гамети з хромосомою Z будуть містити або ген K , або k .

Частота гена K $p=0,9$, а його рецесивного алеля $k - q=0,1$.

При випадковому схрещуванні в такій популяції кінцевий розподіл генотипів набуде вигляду, що показаний в таблиці 5.

Таблиця 5

Розподіл генотипів в панміктичній популяції курей при частотах генів, зчеплених зі статтю

♀ \ ♂	Z^K $p=0,9$	Z^k $q=0,1$	W Частота - 1
Z^K $p=0,9$	♂♂ Z^KZ^K $p^2=0,81$	♂♂ Z^KZ^k $pq=0,09$	♀♀ Z^KW $p \cdot 1=0,9$
Z^k $q=0,1$	♂♂ Z^kZ^K $qp=0,09$	♂♂ Z^kZ^k $q^2=0,01$	♀♀ Z^kW $q \cdot 1=0,1$

З таблиці видно, що розподіл генотипів в потомстві у овок статей відрізняється. Якщо у півнів він буде відповідати $p^2+2pq+q^2$, то у курей з'явиться два генотипи з частотами, що відповідають загальним частотам обох генів: $p+q$. Фенотиповим результатом такого розподілу при даній частоті алелів буде в 10 разів частіша поява ознаки швидкого оперення серед молодих курей (10 %), ніж серед півнів.

Частота гамет, які містять хромосому W , дорівнює 1. Це пов'язано з відсутністю відмінностей між такими гаметами, тобто з відсутністю альтернативи.

2.2.6. РОЗПОДІЛ ГЕНІВ І ГЕНОТИПІВ ЗА ДВОХ ПАРАХ ОЗНАК, ЩО НЕЗАЛЕЖНО УСПАДКОВУЮТЬСЯ

Якщо ознака обумовлена сумісною дією декількох пар генів, можна розрахувати частоту для багатьох пар одночасно. Але розрахунок можливий тільки в випадку, коли можна виявити ефект дії кожної пари.

Візьмемо для прикладу морських свинок з чорною і білою шерстю (пара генів Aa) і кудлатою та гладенькою (Bb). В популяції, що налічує 2080 особин, присутні тварини чотирьох різних фенотипів в наступному співвідношенні:

Чорні з кудлатою шерстю – 382 особини,

Чорні з гладенькою шерстю – 679 особин,

Білі з кудлатою шерстю – 367 особин,

Білі з гладенькою шерстю – 652 особини.

В с ь о г о 2080 особин.

Спочатку будемо розраховувати послідовно частоти для однієї пари генів, потім для другої. Чорних свинок в стаді було 1061 (382+679), а білих – 1019 (367+652). Відомо, що білі тварини є гомозиготами за рецесивним геном (генотип aa). Частота цього генотипу складає $1019/2080=0,49$. В панміктичній популяції вона відповідає q^2 , отже $q=0,7$. Частоту домінантного гена p_A знайдемо з різниці $1-q=p=0,3$. Аналогічно знайдемо частоти генів другої пари, але позначимо їх r і z . В нашому прикладі ці частоти будуть мати наступні значення:

$$\begin{array}{ll} p = 0,3 - \text{частота гену } A, & q = 0,7 - \text{частоту гену } a, \\ r = 0,2 - \text{частота гену } B, & z = 0,8 - \text{частота гену } b. \end{array}$$

Розподіл генотипів для кожної пари генів має вигляд біноміального розподілу: $p^2+2pq+q^2$ для пари Аа; $r^2+2rz+z^2$ для пари Вв. Щоб визначити очікуваний розподіл генотипів за двома генами, слід пригадати правило розрахунку ймовірностей: сумісна поява двох незалежних подій дорівнює добутку ймовірностей кожної події окремо. При випадковому комбінуванні двох пар генів число всіх можливих генотипів буде дорівнювати 9, а їх частоти в популяції будуть відповідати добутку двох біномів $(p^2+2pq+q^2) \times (r^2+2rz+z^2)$.

В таблиці 6 приведений реєстр всіх очікуваних генотипів для нашого числового прикладу.

Таблиця 6

Розподіл генотипів з двома парами генів в панміктичній популяції (успадкування незалежне)

Очікувані генотипи	Фенотип	Частоти генотипів	Числові значення частот генотипів
ААВВ	Чорний кудлатий	$p^2 \times r^2$	$0,09 \cdot 0,04=0,0036$
АаВВ	- “ -	$2pq \times r^2$	$0,42 \cdot 0,04=0,0168$
ааВВ	Білий кудлатий	$q^2 \times r^2$	$0,49 \cdot 0,04=0,0196$
ААВв	Чорний кудлатий	$p^2 \times 2pr$	$0,09 \cdot 0,32=0,0288$
АаВв	- “ -	$2pq \times 2rz$	$0,42 \cdot 0,32=0,1344$
ааВв	Білий кудлатий	$q^2 \times 2rz$	$0,49 \cdot 0,32=0,1568$
ААвв	Чорний гладенький	$p^2 \times z^2$	$0,09 \cdot 0,64=0,0576$
Аавв	- “ -	$2pq \times z^2$	$0,42 \cdot 0,64=0,2688$
аавв	Білий гладенький	$q^2 \times z^2$	$0,49 \cdot 0,64=0,3136$
Всього		$(p+q)^2 \times (r+z)^2$	1,0000

Цей розрахунок можна було зробити і іншим способом. В популяції, де присутні всі можливі генотипи, формуються чотири типи гамет: AB , Av , aB , av . Частоти виникнення конкретних гамет залежать від частот генів. Так, гамети Av проявляються з частотою, рівною добутку частот генів A і v , тобто $0,3 \times 0,8=0,24=pz$. Після розрахунку частот всіх чотирьох типів

гамет можна скласти таблицю і розрахувати частоти всіх можливих генотипів.

Раніше говорилося про те, що для однієї пари генів порушена генетична рівновага в популяції в результаті вільного схрещування відновлюється за одне покоління. Якщо розглядати з цієї точки зору не одну пару ознак, а більше, то виявиться, що в цьому випадку порушена рівновага відновлюється поступово за ряд поколінь. Необхідний для цього час залежить від кількості ознак, що аналізуються.

3. ЗМІНИ В ГЕНЕТИЧНІЙ СТРУКТУРІ ПОПУЛЯЦІЇ

3.1. ФАКТОРИ, ЩО ПОПУШУЮТЬ ГЕНЕТИЧНУ РІВНОВАГУ ПОПУЛЯЦІЇ

Властивість кожної популяції – здатність підтримувати рівновагу генетичної структури. Головним фактором, що визначає таку рівновагу, є вільне схрещування особин в популяції. Однак структура, яка існує в популяціях домашніх тварин, рідко задовольняє селекціонера. Він прагне досягти більшої продуктивності своїх стад і в зв'язку з цим відбирає для розмноження більш продуктивних особин, одночасно елімінуючи гірших. Крім того, селекціонер застосовує свідомий підбір пар тварин для схрещувань. Тому діяльність людини порушує основні умови збереження генетичної рівноваги в популяції, сформульовані в законі Харді-Вайнберга (відсутність відбору і випадковість схрещувань). Вирощуючи тварин у відносно невеликих стадах, ізолювано одне від одного, вона тим самим значно обмежує можливості схрещування у всій популяції, а крім того, порушує можливість реалізації очікуваного розподілу генотипів через малу кількість особин. А ще в результаті торгівлі сільськогосподарськими тваринами особини з однієї популяції переносяться в інші.

Але не тільки людина несе відповідальність за виникнення змін генетичної структури популяцій. Так само і в природі внаслідок мутацій і природного добору може порушуватись існуючий стан рівноваги.

З цього випливає, що генетична структура популяцій відображає дві протилежні тенденції: консервативну, яка полягає в прагненні підтримати стан рівноваги і тенденцію до подальших змін.

В такій ситуації при розгляді великої кількості генних локусів припущення про рівновагу якоїсь популяції було б дуже спрощеним. Якщо користуватись цим уявленням, то тільки маючи на увазі деяку ідеальну популяцію, в якій здійснюється повна панміксія, що забезпечує

розподіл генотипів, який відповідає частотам конкретних генів. Такий ідеальний стан – важливий вихідний пункт для розуміння механізму і суті змін генетичної структури популяції.

Розуміння цих процесів для селекціонера дуже важливе, адже селекційна робота базується на постійній зміні генетичної структури популяції в бажаному для людини напрямку. Свідоме керування цими змінами можливе тільки тоді, коли селекціонер розуміє генетичні наслідки прийнятих рішень.

Зміни генетичної структури популяції викликаються наступними факторами: а) мутаціями; б) випадковими змінами генетичного складу в малих популяціях, або так званім дрейфом генів; в) міграцією особин; г) відбором; д) порушенням випадковості схрещувань.

3.2. МУТАЦІЇ

Значення мутацій як фактору, що викликає відхилення від генетичної рівноваги в популяції, порівняно невелике. Враховуючи несприятливий характер більшості мутаційних змін, можна говорити тільки про негативний вплив цих змін на генетичну структуру популяції. Механізм змін, обумовлених мутаціями, залежить від ступеня прояву їх патологічних ефектів, а результати – і від частоти виникнення даної мутації.

Якщо мутантний ген має летальний або напівлетальний ефект, то особини-носії будуть елімінуватись в результаті дії природного добору, що автоматично призведе до зменшення частоти даного гену в популяції. При малій частоті мутації швидкість таких змін дуже невелика. Якщо ж оцінювати їх значення для еволюції видів протягом сотень поколінь, то такі, здавалося б, незначні зміни можуть відігравати в цьому процесі велику роль.

Якщо мутантний ген не обумовлює летального ефекту, його частота в популяції збільшується відповідно з темпом мутування за рахунок зміни частоти пошкодженого мутацією алеля. Поряд з вихідною парою алелів виникає і поширюється третій алель, що призводить до зміни вихідної структури генотипів. При цьому збільшується різноманітність генотипів, а разом з тим змінюються і їх частоти.

Більшість мутацій має зворотний характер. Це означає, що якщо ген A мутує в напрямку a з певною частотою u , то одночасно відбувається зворотний процес: ген a мутує з частотою v в напрямку до A , що можна виразити наступною схемою:

$$A \leftrightarrow a.$$

Якщо позначити вихідні частоти алелів як p і q , то змінені частоти рецесивного гену можна виразити формулою $\Delta q = up - vq$. Оскільки частота одного з генів збільшується виключно за рахунок зменшення частоти його алеля, то $\Delta q = -\Delta p$.

З приведених формул випливає, що напрямок змін генів і швидкість цих змін залежать не тільки від частоти виникнення мутацій u і v , але і від вихідної частоти обох алелів. Це означає також, що тут може бути досягнуто стан рівноваги, при якому, не дивлячись на мутації, що відбуваються в протилежних напрямках, частоти обох алелів лишаються незмінними. Такий стан настане тоді, коли частоти мутацій, помножені на частоти генів, досягнуть рівності: $up_n = vq_n$, де p_n і відповідно q_n – частоти обох алелів, досягнуті після n поколінь дії мутаційного процесу.

Несприятливі мутації мають здатність накопичуватись в популяції, і це явище має назву мутаційного тиску. Воно призводить до того, що кожна популяція має так званий генетичний вантаж. *Під генетичним вантажем розуміють наявність в популяції несприятливих алелів в складі гетерозиготних генотипів.* Такі алелі виявляються шкідливими лише в гомозиготному стані (носова кровотеча у коней), а у поєднанні з домінантними алелями вони залишаються нейтральними.

3.3. ДРЕЙФ ГЕНІВ

Частоти подій, які витікають з теорії імовірності, що обумовлені дією випадкових факторів, відповідають дійсності тим в більшій мірі, чим більше число спостережень. В популярній грі імовірність випадання “орла” і “решки” однакова (1/2), але це не значить, що при 10 підкиданнях завжди 5 разів випаде “орел”, а 5 – “решка”.

Однак якщо перевірити розподіл цього співвідношення при нескінченно великій кількості кидань, то виявиться, що одержані результати ідеально співпадають з прогнозами.

Розподіл генотипів в популяції нащадків залежить від частоти генів в батьківському поколінні. Очікуваний розподіл обумовлений імовірністю поєднання відповідних гамет в результаті випадкового схрещування особин. При цьому відповідність одержаного розподілу очікуваному повинна залежати від числа особин в популяції. В малих популяціях відхилення одержаних результатів в порівнянні з очікуваними можуть бути досить великими.

Такі навіть одноразові сильні відхилення небайдужі для подальшої долі популяції. Порушена рівновага вихідного співвідношення генотипів призводить до зміни частот гамет, що визначають частоту генотипів в

наступному поколінні. В популяції відбувається так званий генетичний дрейф, що діє в напрямку, який відповідає або не відповідає бажанням селекціонера. *Дрейф генів можна визначити як непередбачувані порушення генетичної рівноваги популяцій в результаті серйозних випадкових відхилень в частотах генів і генотипів.*

В невеликій популяції така фіксація або втрата бажаних генів змінює її вихідну генетичну структуру. Наприклад, нехай частота особин з рідкісним алелем складає 1%. Якщо даний рідкісний алель зустрічається в популяції, котра нараховує 1 млн. особин з частотою 1%, то він буде присутнім у 10 тис. особин, а у популяції з 300 особин – лише у трьох особин. Ймовірність випадкової втрати цього рідкісного алеля у малій популяції дуже висока.

Можливість протидії дрейфу з допомогою відбору обмежена. В малих стадах, де не можна уникнути споріднених схрещувань, генетичний дрейф може швидко змістити все стадо в напрямку, протилежному відбору. В таких стадах дрейф здатний в значній мірі визначити успіх селекції.

3.4. МІГРАЦІЇ

Поняття міграції (або потоку генів) включає два протилежних процеси. Перший – це міграція, або переведення частини особин однієї популяції в іншу (продаж), другий – імміграція, або включення нових особин в дану популяцію (закупка). Міграційні процеси можуть реалізовуватись також через перенесення сім'я плідників або ембріонів без безпосереднього включення в популяцію нових тварин.

Імпорт плідників різних видів, особливо ВРХ, який широко використовується в тваринництві, вносить в популяції нові гени. Привезеному пліднику віддають перевагу порівняно з самцями власної популяції, що сприяє швидкому поширенню його генів. Застосування штучного осіменіння прискорює цей процес. Механізм генетичних змін в популяціях при цьому абсолютно очевидний. Гени, що поширюються, витісняють в чужій популяції аборигенні. Зміни частот генів і якісні зміни, обумовлені напливом генів, яких до цього не було в популяції, ведуть до змін в співвідношенні генотипів. Частоти аборигенних генотипів сильно зменшуються, а їх місце займають нові, що виникли в результаті взаємного комбінування генів, старих і нових.

Якщо міграція обмежується одноразовим схрещуванням місцевого матеріалу з привезеними плідниками, то на основі нового генетичного складу за певний час формується і новий стан генетичної рівноваги. При

повній заміні власних плідників чужими процес витіснення попередніх генів швидко набирає темпи і з часом популяція стає схожою на ту, звідки поступили плідники.

Наприклад, в популяцію, в якій частоти пари алелів A і a складали відповідно p і q , були введені особини з іншою частотою цих генів: p' і q' . Нехай нові особини складають m частину від всієї популяції. Для визначення частот генів в такій змішаній популяції скористаємось формулою:

$$p_1 = mp' + (1-m)p.$$

Тим же способом (або віднімаючи частоту домінантного алеля від одиниці) можна визначити частоту рецесивного алеля. Збільшення частоти бажаного гену в результаті міграції буде дорівнювати різниці між новою і старою частотами цього гена:

$$\Delta p = p_1 - p = mp' + (1-m)p - p = m(p' - p).$$

Із формули слідує, що величина зміни частоти певного гена залежить від інтенсивності міграцій (m) і від різниці концентрацій генів у місцевих і внесених в популяцію особин. Новий ген збільшує різноманітність алелів даного локусу з двох до трьох, зменшуючи частоти попередніх генів A і a в змішаній популяції.

Необхідно відмітити, що частоти в змішаній популяції в наступних поколіннях залежать від того, чи продовжується процес імміграції і чи буде віддана перевага переселенцям при розмноженні. Останній процес уже означає відбір, механізм дії якого на структуру популяції буде розглянуто окремо.

3.5. ВІДБІР

Будь-яка діяльність людини або випадкове поєднання умов середовища, в результаті яких одні тварини одержують перевагу в розмноженні і залишанні після себе нащадків при одночасному усуненні або елімінації інших, є *відбором*. Відбір — найважливіший фактор спрямованих змін генетичної структури популяцій. Він, правда, не створює нових генів, але через усунення від розмноження небажаних особин змінює їх числове співвідношення, тобто їх частоти. Це основний генетичний результат відбору, наслідком якого зміна частоти ознаки, за якою ведеться відбір. Він зберігається в популяції навіть тоді, коли подальший відбір припиняється.

Генетичні наслідки відбору найлегше проілюструвати на прикладі якісної ознаки, яка контролюється однією парою генів. В подальшому скористаємось ознакою, гени якої позначимо Aa . Нехай небажаним

генотипом є рецесивна гомозигота aa . Особини з цим генотипом будуть вибраковуватись зі стада з інтенсивністю s (s – коефіцієнт інтенсивності вибраковки; його значення може варіювати в межах від 0 при відсутності відбору до 1, якщо вибраковуються всі особини з небажаним генотипом). Слід відмітити, що взагалі то в популяційній генетиці показник s застосовується для природного відбору. Інтенсивністю штучного відбору називають стандартизований селекційний диференціал, тобто різницю середніх значень фенотипової ознаки у відібраних особин і в вихідній популяції, виражену в одиницях стандартних відхилень.

Припустимо, що всі особини, що залишились після вибраковки, допускаються до подальшого схрещування, яке в подальшому здійснюється випадково. До відбору генетична структура популяції у відповідності з правилом Харді-Вайнберга має наступний вигляд: $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$.

Відбір направлений проти особин aa , які усуваються пропорційно прийнятій інтенсивності вибраковки, або sq^2 . Відповідно після відбору в стаді залишаються ще $(1-s)q^2$ особин з таким генотипом. Абсолютна чисельність особин з іншими генотипами Aa і AA не змінюється при відборі, але за рахунок зменшення чисельності стада при вибраковці особин aa збільшується їх доля в складі популяції. Нову чисельність стада можна виразити формулою $1-sq^2$ (табл. 7).

Таблиця 7

Зміна генетичної структури популяції при відборі

Зміни частот генів	Генотип		
	AA	Aa	Aa
Частота перед вибраковкою	p^2	$2pq$	q^2
Частота після вибраковки	p^2	$2pq$	$q^2(1-s)$
Нова частота, віднесена до нової чисельності стада після вибраковки	$p^2 / 1-sq^2$	$2pq / 1-sq^2$	$q^2(1-s) / 1-sq^2$

Зменшення знаменника при збереженні попереднього значення чисельника призвело до того, що нова частота бажаних генотипів Aa і AA в порівнянні з вихідним станом збільшилась. Збільшення частот цих генотипів веде за собою і збільшення частоти бажаного гена A разом зі зменшенням частоти його алелі a .

Оскільки проведений відбір викликав зміни обох частот генів, то, визначаючи нову частоту p_1 , слід попереднє значення p віднести до зміненої частоти стада: $p_1 = p / 1-sq^2$.

При цьому виникає запитання, яка інтенсивність відбору, тобто на яку величину збільшилась частота бажаного гена a , або p_1 , в порівнянні з першопочатковою його частотою p . Цей приріст виразимо різницею:

$$\Delta p = p_1 - p = \frac{p}{1 - sq^2} - p = \frac{p - p + spq^2}{1 - sq^2} = \frac{spq^2}{1 - sq^2}.$$

Нове значення частоти небажаного гену a , або q_1 найпростіше одержати, віднімаючи одержане значення p_1 від одиниці: $q_1 = 1 - p_1$.

Оскільки збільшення частоти A досягається за рахунок зменшення рецесивного алеля a , різниця $p - p_1$ буде дорівнювати $q - q_1$.

Приклад. У популяції кіз ознака рогатості (гомозиготний рецесивний генотип hh) небажана і в зв'язку з цим вирішено елімінувати рогатих особин із стада з інтенсивністю $s=0,5$.

Це означає, що в кожному поколінні буде вибраковуватись половина рогатих особин. Більш жорсткий відбір проводити не можна, тому що частота небажаного гену досить велика ($q=4$, $p=6$), що при випадковому схрещуванні за даною ознакою обумовлює частоту генотипу hh , рівну q^2 , або 16% всіх особин. До цього слід додати, що рогатість не може бути єдиним критерієм відбору. Цим і викликано виключення із стада тільки половини небажаних особин, або $sq=0,5 \cdot 0,16=0,08=8\%$ від чисельності стада.

Відповідь на те, як зміняться частоти генів і генотипів після одноразової вибраковки, дають значення, приведені в табл. 8 і 9.

Таблиця 8

Зміна генетичної структури популяції після вибраковки небажаних особин

Зміни частот генів	Генотип		
	<i>HH</i>	<i>Hh</i>	<i>hh</i>
Частота перед вибраковою	0,36	0,48	0,16
Частота після вибраковки	0,36	0,48	$(1-0,5) \cdot 0,16 = 0,08$
Нова частота, віднесена до нової чисельності стада після вибраковки	$\frac{0,36}{1 - (0,5 \cdot 0,16)} = 0,391$	$\frac{0,48}{1 - (0,5 \cdot 0,16)} = 0,522$	$\frac{0,08}{1 - (0,5 \cdot 0,16)} = 0,087$

Таблиця 9

Зміна частот в популяції після вибраковки небажаних особин

Зміни частот генів	Г е н и	
	<i>H</i>	<i>h</i>
Нова частота гену	$p_1 = \frac{0,36 + 0,24}{0,92} = 0,652$	$q_1 = 1 - 0,652 = 0,348$
Зміна частоти в результаті вибраковки	+0,052	-0,052

Знаючи кінцеву формулу приросту частоти бажаного гену p , можна не проводити всіх цих розрахунків, а вирахувати тільки Δp :

$$\Delta p = \frac{spq^2}{1 - sq^2} = \frac{0,5 \cdot 0,6 \cdot 0,16}{1 - 0,08} = \frac{0,048}{0,92} = 0,052 \cdot$$

Наведений приклад не вичерпує всіх можливих варіантів відбору. Його задача – ілюстрація генетичних наслідків, до яких веде відбір в популяціях. Якщо ознака з проміжним успадкуванням (гетерозигота розпізнається за фенотипом) і треба елімінувати із стада ген a , то відбір може бути направлений не тільки проти гомозигот aa , але й проти гетерозигот Aa . В таких випадках коефіцієнт відбору для гомозигот, як правило, дорівнює 1 (відкидаються всі особини aa), а крім того, елімінується частина гетерозиготних особин.

В якій мірі такий відбір буде впливати на зміну генетичної структури популяції, легко визначити, розмірковуючи, як і раніше.

Ці розрахунки приводитись не будуть, вкажемо тільки частоти конкретних генотипів в популяції після елімінації небажаних особин (табл. 10).

Таблиця 10

Розподіл генотипів в популяції після вибраковки генотипів aa з коефіцієнтом відбору s і генотипів Aa з коефіцієнтом відбору s_1

Генотип	AA	Aa	aa
Частоти після вибраковки	p^2	$(1-s_1) \cdot 2pq$	$(1-s)q^2$

Зміни генних частот є стійким результатом відбору і підтримуються в популяції навіть тоді, коли подальша селекція припиняється. Уявимо, що в нашому прикладі зі стадом рогатих і безрогих кіз відбір після одноразового застосування був припинений. Частоти генів встановились

на рівні $p=0,652$ і $q=0,348$. При випадковому схрещуванні тварин (за цією ознакою) розподіл генотипів в дочірньому поколінні буде відповідати розкладу бінома $(0,652+0,348)^2$ і складе 42,5% особин з генотипом HH , 45,4% гетерозигот Hh і 12,5% рецесивних гомозигот hh (рогаті особини). При припиненні подальшого відбору і випадковому схрещуванні встановлене в результаті відбору співвідношення генів і генотипів в популяції у відповідності з законом Харді-Вайнберга повинне зберігатися постійним і в наступних поколіннях, в результаті чого ефект відбору виявиться зафіксованим.

Ефективність відбору, виражена в зміні частот генів на користь бажаних, залежить не тільки від коефіцієнта відбору, але і від частоти небажаних генів, які треба елімінувати. Якщо ця частота висока, то при рівній інтенсивності відбору, що вимірюється процентом елімінованих особин, ефективність відбору буде вищою, ніж у випадку низької частоти даного гену. Це означає, що при постійному відборі, направленому на елімінацію певних генів із стада, ефективність його буде зменшуватись з кожним поколінням.

Ми розглянули відбір проти рецесивних гомозигот, або на домінантний ген, який потребує багатьох поколінь. Цей тип відбору для селекції один із найважливіших. При штучному осіменінні через гетерозиготних плідників можуть поширюватись рецесивні спадкові аномалії або просто небажані гени (наприклад, ген червоної масті в стаді корів абердин-ангуської породи). Існують і інші типи відбору:

Відбір за рецесивним геном, або проти домінантного гену. Якщо в стаді є достатня кількість особин з рецесивною ознакою, то відбір буде ефективним, адже при схрещуванні рецесивних гомозигот не буде розщеплення. При схрещуванні, наприклад, сріблясто-голубих норок (pp) всі нащадки будуть також мати сріблясто-голубе забарвлення. При повній пенетрантності домінантного гену від нього можна звільнитись практично за одне покоління.

Відбір на користь гетерозигот. Цей відбір проводять в тому випадку, коли гетерозиготи за розвитком ознаки переважають гомозиготні форми (над домінування або гетерозис). Наявність наддомінування при природному відборі призводить до виникнення стійкої поліморфної рівноваги.

Частота алелів тоді визначається коефіцієнтом відбору проти гомозиготних форм. В результаті штучного відбору не можна підвищити частоту гетерозигот більше ніж на 50%, тому що при схрещуванні гетерозиготних організмів ($Aa \times Aa$) в наступному поколінні знову з'явиться 50% гомозигот. Гетерозиготність, а значить і гетерозис не

можна зберегти, але можна одержати при схрещуванні різних гомозиготних форм батьків. В тваринництві для цього проводять схрещування різних порід і ліній.

Відбір проти гетерозигот. Цей відбір проводять в тому випадку, коли у гетерозигот розвиток ознаки гірший, ніж у гомозигот. Прикладом можуть служити транслокації, носії яких мають пониженою плодючістю.

3.6. ПОРУШЕННЯ ВИПАДКОВОСТІ СХРЕЩУВАНЬ

Невипадкове схрещування має місце як у природних, так і у штучних популяціях.

Характер забарвлення, особливості поведінки при шлюбних церемоніях самок і самців риб, птахів, диких звірів і навіть комах підвищують ймовірність вибіркового схрещування.

Так, у популяції дрозофіли, яка нараховувала спочатку однакову кількість червонооких і білооких самців і самок, через 25 поколінь зникли всі білоокі особини. Як показали спостереження, це сталося тому, що і червоноокі, і білоокі самки надавали перевагу при паруванні червонооким самцям (!).

У штучних популяціях характер змін, обумовлених дією цього фактора, наступний: якщо невипадкові схрещування, при яких підбір пар проводиться за певними критеріями, не супроводжуються відбором, то вони не викликають змін генних частот, а змінюють лише частоти генотипів тварин.

Приклад. Пара генів Aa контролює виникнення трьох різних генотипів: AA , Aa і aa . Частота гену A складає $p=0,4$, гену a $-q=0,6$. При випадковому розмноженні частота схрещувань конкретних генотипів один з одним пропорційна їх частоті в популяції. Число можливих типів схрещувань для однієї пари генів дорівнює 9 (кожний з кожним, тобто 3×3). Розподіл генотипів буде наступний: $p^2AA=0,16$; $2pqAa=0,48$; $q^2aa=0,36$.

Однак селекціонер може ввести в стаді певну систему схрещувань, що обмежує якісь з перерахованих можливостей, наприклад вирішить схрещувати одну з одною схожих тварин. Тоді число можливих схрещувань обмежиться до трьох, тобто до числа існуючих генотипів (табл. 10).

Як видно з таблиці, невипадкові схрещування суттєво змінюють розподіл генотипів в потомстві.

Використавши уже відомий нам прийом, перевіримо, чи змінюється при цьому частота генів (табл. 11).

Таблиця 11

Частоти схрещувань і частоти генотипів в потомстві при схрещуванні “подібний з подібним” без відбору

Тип схрещувань	Частота схрещувань	Частоти генотипів в потомстві		
		<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>
<i>AA</i> x <i>AA</i>	0,16	0,16	-	-
<i>Aa</i> x <i>Aa</i>	0,48	0,12	0,24	0,12
<i>aa</i> x <i>aa</i>	0,36	-	-	0,36
В с ь о г о	1,00	0,28	0,24	0,48
Розподіл генотипів в попередньому поколінні		0,16	0,48	0,36

$$p=0,28+(0,5 \cdot 0,24)=0,4$$

$$q=0,48+(0,5 \cdot 0,24)=0,6$$

Розрахунок показав, що існуюча в попередньому поколінні частота генів залишилась незмінною.

Приведений приклад не вичерпує всіх можливих варіантів схрещувань. В протипагу попередньому прикладу, схрещування може здійснюватись за правилом “неподібний з неподібним”, при якому схрещуються тварини тільки різних генотипів. Одержаний в результаті таких схрещувань розподіл, звичайно, буде відрізнятись від приведеного в таблиці 10. Однак правило зміни генетичної структури популяції в результаті порушення структури схрещувань залишиться незмінним: зміна частот генотипів не буде супроводжуватись зміною частот генів.

Подібне явище можна спостерігати і в тому випадку, коли ознака, за якою проводиться відбір, визначається епістатично. В цьому випадку не існує понять бажаного і небажаного генів, оскільки цінність ознаки залежить не від того чи іншого гену, а від загальної генетичної конструкції, в яку цей ген вбудований. При відборі за епістатично обумовленими ознаками перш за все відрізняються особини проміжного типу. Це не веде до переваги якогось конкретного гену, а відтак і не змінює генних частот. Така селекція призводить до швидких результатів протягом перших поколінь, після чого її ефективність зводиться нанівець. Якщо відбір продовжується і далі, можна утримати значення ознаки на незмінному рівні, однак, як тільки селекція припиняється, популяція швидко повернеться до вихідного стану.

Отже, генетичні зміни популяції, обумовлені застосуванням певної системи схрещувань, нестійкі. При переході до випадкових схрещувань знову виникає біноміальний розподіл генотипів, який відповідає частотам генів. Система схрещувань може бути спрямована або на збільшення ступеня гомозиготності, або на збільшення ступеня гетерозиготності.

4. УСПАДКУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК У ПОПУЛЯЦІЯХ ТА ВІДБІР

4.1. УСПАДКОВУВАНІСТЬ І ПОВТОРЮВАНІСТЬ

Кількісні ознаки досить складні. По-перше, тому, що вони відзначаються сукупністю анатомічних, фізіологічних, морфологічних і інших особливостей. По-друге, такі ознаки успадковуються полігенно. Основна різниця полігенного успадкування від моногенного полягає в значному відхиленні від середньо популяційних значень від стандартів. При цьому спостерігається повільна зміна частот генів. При збільшенні генів (n) інтенсивність селекції на ген знижується у співвідношенні $\frac{1}{\sqrt{n}}$,

порівняно з моногенним випадком.

Дію окремих генів тут можна визначити відносно, лише у загальній мінливості. Загальна фенотипова мінливість особин будь-якої групи характеризується варіансою (σ^2). Корінь квадратний цієї величини є стандартним відхиленням. Звичайно, у цьому відхиленні селекціонера цікавить генетична варіація. Тому фенотипову мінливість грабують на генетичну (спадкову) і паратипову (середовищну):

$$\sigma_{\phi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 + \sigma_{\pi}^2 \quad \text{або} \quad \sigma_y^2 = \sigma_x^2 + \sigma_z^2,$$

де σ_y^2 - загальна варіанса, σ_x^2 - факторіальна (генетична), σ_z^2 - випадкова.

Ефективність селекційно-плеємної роботи багато в чому залежить від ступеня успадковуваності ознак. Цей термін введений в генетику Д.Лашем. Успадковуваність ознаки відображає відносну частку спадкової мінливості в загальній фенотиповій мінливості популяції.

Ця частка вимірюється *коефіцієнтом успадковуваності* (h^2). Символ h^2 визначає успадковуваність, а не її квадрат. Його величина коливається від 0 до +1.

Коефіцієнт успадковуваності визначається шляхом використання двох методичних підходів – за схемою коефіцієнтів шляхів між спорідненими тваринами за С.Райтом (1921) та дисперсійним аналізом. У першому випадку використовуються формули:

$$h^2 = 2r_{m\phi}; \quad h^2 = R_{m\phi}; \quad h^2 = 2r_c; \quad h^2 = 4r_{nc},$$

де r , R – відповідно коефіцієнти кореляції і регресії між спорідненими тваринами, m – матері, ϕ – дочки, c – сібси, nc – напівсібси.

При використанні дисперсійного аналізу застосовується формула:

$$\eta_x^2 = \frac{c_x}{c_y} \cdot 100 \quad \left(\sigma_x^2 = \frac{c_x}{v_x}, \quad \sigma_y^2 = \frac{c_y}{v_y} \right),$$

v – число ступенів свободи)

де: η_x^2 - показник сили впливу; C_x – факторіальна дисперсія; C_y – загальна дисперсія.

При використанні h^2 потрібно мати на увазі, що цей коефіцієнт відноситься до тієї популяції, в котрий він був визначений.

Коефіцієнт повторюваності (r_w). Під повторюваністю розуміють ступінь відповідності між декількома оцінками одних і тих же тварин за певною ознакою, котрі одержані в різний віковий період. Основними властивостями коефіцієнта повторюваності є наступні: він характеризує генетичну обумовленість ознаки і є міркою верхньої межі коефіцієнта успадковуваності, тобто $r_w > h^2$; визначає надійність поправок до ознаки; знаходиться в межах від 0 до +1.

При високій величині коефіцієнта повторюваності селекція є ефективною. Якщо $r_w < 0,4$, рівень повторюваності низький, при 0,5-0,6 – середній, 0,7 і більше – високий.

Коефіцієнт повторюваності обчислюється як коефіцієнт кореляції між суміжними оцінками ознаки, наприклад, між величиною надою за суміжні лактації у одних і тих корів.

Точнішим є метод визначення коефіцієнта повторюваності шляхом проведення однофакторного дисперсійного аналізу за формулою:

$$r_w = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_x^2 + \sigma_z^2},$$

де: σ_x^2 – факторіальна варіанса (між особинами),
 σ_z^2 – випадкова варіанса (“внутрі” тих же особин).

4.2. ВПЛИВ ТИПІВ ВІДБОРУ НА ПОПУЛЯЦІЮ

За характером дії на генетичну структуру популяції розрізняють три типи відбору: стабілізуючий, спрямований, дизруптивний. Показником дії кожного типу відбору служить збереження або усунення фенотипів, які вступають у розмноження в наступному поколінні.

Стабілізуючий відбір. При стабілізуючому відборі із популяції виводяться особини з крайнім рівнем варіюючої ознаки, зберігаються в ряді поколінь особини модального (середнього) класу, як найбільш пристосовані до умов зовнішнього середовища.

Стабілізація популяції відбувається під дією природного відбору за несприятливих для життєдіяльності умов середовища.

Наприклад, в екстремальних умовах Півночі природний відбір виключає із популяції як дрібних і ослаблених, так і дуже великих тварин, яким важко взимку забезпечити себе необхідною кількістю корму.

Стабілізуючий відбір має місце також в штучних популяціях, зокрема при “стандартизації” тварин в умовах великих тваринницьких комплексів, наприклад, молочних.

Спрямований відбір. Ця форма відбору виникає у відповідь на постійну зміну умов середовища.

Спрямований відбір впливає на діапазон (розмах) фенотипів, які мають місце в даній популяції, і справляє селективний тиск, зрушуючи середній фенотип в той чи інший бік. Після того, як середній фенотип прийде в оптимальне співвідношення з новими умовами середовища, вступає в дію стабілізуючий відбір.

Спрямований відбір призводить до еволюційних змін, сприяє збільшенню в популяції частоти нових алелів.

Його покладено в основу штучного відбору в роботі з домашніми та с.-г. тваринами. Передбачуване схрещування особин з бажаними фенотиповими ознаками підвищує частоту цих ознак у с.-г. популяції. При цьому дія спрямованого відбору співпадає з метою зоотехніка-селекціонера. Його мета полягає в тому, щоб відібрати фенотипово пристосованих, кращих за продуктивністю тварин і шляхом цілеспрямованого підбору закріпити в стаді, лінії, породі спадковість бажаних ознак. Цей процес називається консолідацією.

Дизруптивний (розриваючий) відбір. Ця форма відбору зустрічається найрідше, але вона може відігравати важливу роль у виникненні еволюційних змін. Коливання умов середовища, пов’язані, наприклад, із зміною пір року та кліматичних факторів, можуть сприяти наявності у даній популяції не одного, а двох або декількох фенотипів. Тиск відбору, який діє в самій популяції, може призвести до відхилення фенотипів від середнього для даної популяції до обох крайніх типів. В результаті цього популяція виявиться розділеною на дві субпопуляції. Якщо потік генів між цими субпопуляціями чомусь порушився, то кожна з них може започаткувати новий вид.

В деяких випадках така форма відбору призводить до появи в одній популяції декількох фенотипів. Це явище називається поліморфізмом.

4.3. МЕТОДИ ВІДБОРУ ЗА КОМПЛЕКСОМ ОЗНАК

1. Метод ступеневої (тандемної) селекції це послідовна селекція, при якій відбір проводять по черзі за кожною ознакою. Відбирають племінних тварин в декілька етапів. Спочатку проводять селекцію за однією ознакою. Після досягнення задовільного рівня розвитку певної ознаки починають відбір по другій ознаці і так до тих пір, поки не будуть добрані всі включені до програми ознаки. Такий відбір потребує багато часу і передбачає відсутність суттєвої залежності між ознаками, що покращуються.

2. Метод селекції за незалежними рівнями або так звана порогова селекція встановлює мінімальні вимоги для кожної селекційної ознаки, внаслідок чого всі тварини, які мають нижчі показники, виключаються із подальшого розведення. Так само, як і тварини, у яких за межами встановлених лімітів знаходиться показник хоча б по одній ознаці.

3. Метод селекції за залежними рівнями (селекційним індексом). *Селекційний індекс* – це показник племінної цінності тварини, побудований з урахуванням декількох показників господарських і біологічних ознак. Прикладом селекції за залежним рівнем відбору є бонітування тварин за загальною схемою балів. На цій підставі визначається класність тварин. Однак способи бальної оцінки не завжди точні і диференційовані щодо племінної цінності. Адже при бонітуванні не враховується генетична характеристика тварин. Оцінка за селекційними індексами дає змогу більш диференційовано використовувати племінних тварин, вести більш ретельний їх відбір за селекційними ознаками. Селекційний індекс враховує і генетичні ознаки. В простій формі селекційний індекс визначається формулою:

$$A_x = h^2 \cdot (P_x - \bar{P}),$$

де P_x - фенотип (показник) пробанда (тварини, що оцінюється);

$\bar{P}$ - середній фенотип (показник) ровесниць (ровесників) тварин;

h^2 – коефіцієнт успадкованості ознаки.

Більш складний селекційний індекс складається із економічних показників і генетичних кореляцій між ознаками.

Теоретичну основу побудови селекційних індексів для племінної оцінки тварин розроблено Р.Р. Тейнбером (1974). Його приклад: продуктивність корів дослідної станції з врахуванням поправочних коефіцієнтів становила: надій – 4667 кг, вміст жиру в молоці – 4,25%, білка – 3,42%, $b_1=0,062$; $b_2=96,343$; $b_3=12,01$. Селекційний індекс у вигляді рівняння множинної регресії для даного стада буде:

$$I = b_1(P_1 - \overline{P_1}) + b_2(P_2 - \overline{P_2}) + b_n(P_n - \overline{P_n}),$$

де b_1, b_2, b_n – коефіцієнти множинної регресії, P_1, P_2, P_n – фенотипові показники тварин, $\overline{P_1}, \overline{P_2}, \overline{P_n}$ – фенотипові середні по стаду.

Індекс для окремої корови вираховується за таким прикладом. У корови Волги №400 конкретного стада надій молока – 6310 кг, його жирність – 4,29%, білковість – 3,42%. Тоді її селекційний індекс визначається так:

$$I_{400} = 0,062(6310 - 4667) + 96,343(4,29 - 4,25) + 12,01(3,42 - 3,42) = 94.$$

За індексом можна оцінити племінну цінність корів у стаді, а за середнім значенням селекційного індексу дочок – племінні якості бугая.

У свинарстві розвинених країн селекційні індекси широко використовуються при оцінці і відборі тварин за відгодівельними та м'ясо-сальними якостями свиней з урахуванням їх віку, статі. У птахівництві застосовують як індивідуальні індекси (тобто індекси для відбору особин), так і родинні селекційні індекси, а також селекційні індекси популяцій, ліній, груп і т.д.

Для оцінки плодючості корів, а також популяції в цілому ряд дослідників використовують методи індексної оцінки. Селекційні індекси, будучи теоретично обґрунтованими критеріями оцінки і відбору тварин, враховують економічні, фенотипові і генетичні характеристики ознак.

У залежності від використання в індексах інформації їх розділяють на дві групи: індекси племінної цінності (враховані показники ознак родичів і власна продуктивність), селекційні індекси (враховано декілька ознак без урахування показників родичів).

4.4. СЕЛЕКЦІЙНИЙ ЕФЕКТ ТА МЕТОДИ ЙОГО ВИЗНАЧЕННЯ

Результативність відбору виміряється *селекційним ефектом* (R) який обчислюється за формулою:

$$R = Sd \times h^2 = i \times \sigma_p \times h^2,$$

де: R – селекційний ефект за покоління, Sd – стандартизований селекційний диференціал, i – інтенсивність відбору в стандартних одиницях, σ_p – фенотипове стандартне відхилення. Інтенсивність відбору (i) залежить від частки тварин, які включені у відтворювальну групу. Ця величина визначається за спеціальною таблицею. Інтенсивність відбору для різних категорій племінних тварин неоднакова. Якщо для подальшого розведення залишають самок 60-80%, то самців не більше 3-5%.

Ефект селекції за один рік (R_ℓ) визначається шляхом ділення ефекту селекції за покоління на генераційний інтервал (ℓ). Цей показник у великої рогатої худоби складає в середньому 5 років.

Ефект селекції залежить від точності і достовірності оцінки кількісних ознак та від умов утримання і годівлі тварин. Відбір в різних умовах дає неоднаковий результат: в оптимальних умовах відбирають найкращих за ПЦ тварин, в скудних, де переважає природний відбір – найвитриваліших до несприятливих умов. Отже, проводити результативну племінну роботу можна лише в нормальних умовах утримання тварин.

5. ВПЛИВ СПОСОБІВ РОЗМНОЖЕННЯ ТВАРИН НА ГЕНЕТИЧНУ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦІЇ

5.1. ІНБРИДИНГ ТА ЙОГО ВПЛИВ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦІЇ

Значний вплив на генетичну структуру популяції мають методи розведення тварин, серед яких найбільш вагомі – схрещування і споріднене розведення (інбридинг).

Особини, що паруються між собою, можуть бути спорідненими або неспорідненими. *Парування споріднених між собою самок і самців називається інбридингом (від англійського слова inbreeding – розведення “в собі” або всередині). Парування неспоріднених тварин називають аутбридингом.*

Спорідненість між тваринами означає, що вони мають одного або декількох загальних предків, тому вони мають певну генетичну подібність, зокрема за складом алелів в їх генотипі: в них наявні алелі спільного предка.

В результаті парування споріднених, а отже подібних генетично між собою тварин, у їх нащадків відбувається накопичення алелів і генотипів спільного предка.

Найтіснішою формою інбридингу є самозапилення культурних рослин. У сільськогосподарських і домашніх тварин самозапліднення відсутнє. В практиці тваринництва застосовують такі типи інбридингу: батько х дочка, мати х син, брат х сестра (повні сибси), напівбрат х напівсестра (напівсибси), двоюрідні та троюрідні брати х сестри та більш віддалені родичі.

Потрібно відмітити дві найважливіші особливості дії інбридингу:

1. Всі типи спорідненого парування призводять до *підвищення у нащадків частоти гомозиготних генотипів та зниження частоти гетерозигот* при одночасному збереженні частоти алелів.

Цей процес супроводжується зниженням генетичної мінливості. Якщо інбридинг здійснюватиметься протягом ряду поколінь, то кількість гетерозигот зменшуватиметься і теоретично можна очікувати в популяції тільки два генотипи – AA і aa , тобто будуть створені дві *чисті лінії*.

Наприклад, в системі генів (локусі) з двома алелями проводиться планомірний інбридинг, при цьому частота зигот у всій популяції буде змінюватись наступним чином:

Генотип	Частота	
	У вихідній популяції	У новій популяції
AA	p^2	$p^2 + pqF$
Aa	$2pq$	$2pq - 2pqF$
aa	q^2	$q^2 + pqF$

2. Споріднене парування (розведення) *супроводжується зниженням життєздатності та плодючості нащадків, народженням потвор, тварин з різними спадковими дефектами*, які нерідко призводять до загибелі.

Комплекс негативних наслідків спорідненого розведення одержав назву інbredна депресія. Причому, чим більша спорідненість між особинами, що паруються, та чим довше у поколіннях практикується інбридинг, тим сильніше проявляється інbredна депресія.

З генетичної точки зору *інbredну депресію пов'язують з переходом, в результаті дії інбридингу, в гомозиготний стан летальних і напівлетальних генів*, котрі у спільних предків знаходилися в гетерозиготному стані.

Не дивлячись на негативну дію інbredної депресії, інбридинг як селекційний захід широко використовується в практиці, зокрема при створенні нових порід, породних груп, ліній або для закріплення в породі спадковості видатних тварин.

В сучасному птахівництві тісний і тривалий інбридинг застосовують з метою одержання консолідованих інbredних ліній птиці, які потім схрещують між собою для одержання так званої гібридної птиці племінного і товарного призначення.

Інбридинг широко використовували відомі селекціонери 18-19 століття (Беквелл, Коллінг, Орлов, Щепкін та інші) при виведенні цінних порід овець, свиней, великої рогатої худоби і коней.

В 20-му столітті академік М.Ф. Іванов розробив теорію створення нових порід свиней з використанням тісного інбридингу в ряді поколінь, поєднуючи це з відбором тварин міцної конституції.

Слід відмітити, що ступінь реагування на інбридинг у тварин різних видів неоднаковий. Більш виражена інbredна депресія спостерігається у птиці та свиней, у меншому ступені – у овець і великої рогатої худоби. Інbredна депресія сильніше проявляється за ознаками, для яких властивий полігенний тип успадкування та низька успадкованість.

З метою послаблення дії інbredної депресії застосовують комплекс заходів, а саме:

- вирощують самців і самок до парування в різних умовах, це дозволяє одержати в потомстві так званий екологічний гетерозис;
- серед інbredного потомства проводять ретельну вибірку ослаблених тварин (за методикою М.Ф. Іванова);
- для інбридингу використовують гетерозиготних плідників.

Найчастіше на практиці застосовують облік інбридингу, запропонований Шапорушем (1909). За цим методом враховується кількість рядів поколінь, які віддаляють нащадка від предка, на якого проведено інбридинг. При цьому батьківське покоління позначається римською цифрою I, надалі кожний наступний ряд записують як II, III, IV і т.д. Спочатку записують материнську сторону родоводу, а потім – батьківську. Наприклад:

Карат 5454 (II-II на Класа 182)

М Угроза 4-5003-5,04		Б Капітал 2637	
ММ	БМ Клас182*	МБ	ББ Клас 182*

Точніший метод визначення ступеня інбридингу розроблений Райтом в 1921 році. Ним запропоновано формулу визначення коефіцієнту інбридингу, яка після уточнення, внесеного академіком Д.А. Кисловським, набула такого вигляду:

$$F = (0,5)^{n_1 + n_2 - 1}, \text{ де}$$

n_1 – кількість рядів предків до загального предка по матері;

n_2 – те ж по батькові;

F – коефіцієнт інбридингу.

Карат: $F = (0,5)^{2+2-1} = 0,5^3 = 0,125$ або 12,5%.

Чим більше величина F наближається до одиниці (або до 100%), тим сильніше інbredований нащадок на предка, тим більше у нащадків можна очікувати проявлення інbredної депресії і тим більша ймовірність підвищення гомозиготності потомка за генами предків.

Таблиця 12

Чотири ступеня інбридингу

Види інбридингу	Ряди	F, %
Кровозмішення	II, II – II, II (сібси)	25,0
- “ -	I – II (батько-дочка)	25,0
- “ -	II – II (напівсібси)	12,5
- “ -	I – III (дід-онука)	12,5
Близький	I - IV	6,2
- “ -	II - III	6,2
Помірний	I - V	3,1
- “ -	III - III	3,1
- “ -	II - IV	3,1
- “ -	II - V	1,5
- “ -	III - IV	1,5
Віддалений	III- V	0,8
- “ -	IV - IV	0,8
- “ -	IV - V	0,4
- “ -	V - V	0,2

Кровозмішення і близький інбридинг відносяться до тісного.

Випадкова гомозиготація безперервно відбувається в малих популяціях або при використанні невеликої кількості плідників. Якщо локус випадково перейшов в гомозиготний стан, то він більше варіювати не може.

Роль випадковості в зміні генетичної структури популяції значно підвищується з ростом її ефективної чисельності. Під ефективною чисельністю популяції розуміють ту її частину, яка дає в даному поколінні потомство. Ефективна величина популяції розраховується за формулою:

$$N_e = 4N_{\sigma} \times N_{\varphi} / N_{\sigma} + N_{\varphi},$$

де N_{σ} і N_{φ} - кількість чоловічих і жіночих особин.

Приріст інбридингу ΔF на покоління розраховується за формулою $\Delta F = 1 / 2 N$. Ефективна величина популяції і приріст інбридингу за покоління сильно залежать від співвідношення статей, що видно на прикладі популяції, що складається з 1000 голів худоби (табл. 13).

Таблиця 13

Вплив співвідношення статей на N_e і ΔF

Кількість бугаїв	Кількість корів	N_e	ΔF , %
500	500	1000	0,05
100	900	360	0,14
10	990	40	1,26
1	999	4	12,51

5.2. СХРЕЩУВАННЯ ТА ЙОГО ВПЛИВ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦІЇ

Вплив схрещування на генетичну структуру популяції проявляється залежно від його типу. Так, при промисловому схрещуванні частота алелів у помісному потомстві наближається до 50% від кожної вихідної породи. При поглинальному схрещуванні з покоління в покоління збільшується концентрація алелів поліпшуючої породи. При відтворному схрещуванні відбувається перекомбінація частот вихідних порід до бажаного рівня, який потім зберігається постійно при розведенні “в собі” створених генотипів.

Схрещування супроводжується *гетерозисом* (грецьке heteroiosis – зміна, перетворення). Під *гетерозисом* розуміють перевагу нащадків першого покоління над батьківськими формами за життєздатністю, витривалістю, продуктивністю, яка виникає при схрещуванні різних видів, порід тварин і зональних типів.

Основними показниками гетерозису у тваринництві є: підвищення ембріональної та постембріональної життєздатності; зниження витрат корму на одиницю продукції; підвищення скоростиглості, плодючості, продуктивності; розширення можливостей пристосування до змінених умов та до нових елементів технології.

Існує декілька пояснень явища гетерозису:

1. *Явище гетерозису пояснюється явищем наддомінування, коли дія гетерозигот (Aa) на формування фенотипу є сильнішою, ніж гомозиготного домінантного генотипу (AA).*

2. *Переходом при схрещуванні організмів гомозигот (наприклад, AaBb, aaBB) в гетерозиготний стан (AaBb) у помісних тварин, в результаті чого усувається шкідлива дія рецесивних генів.* Вплив домінантних генів на прояв гетерозису пояснюється при цьому простою сумарною дією, тобто має місце адитивний ефект. До аналогічного

висновку прийшов академік Кисловський, який запропонував гіпотезу *облігатної (obligatus – обов'язковий) гетерозиготності*.

3. Існує також гіпотеза, яка пояснює явище гетерозису *взаємодією неалельних домінуючих генів* обох батьків, що дає сумарний ефект, тобто спричиняє гетерозис.

4. Виявлений також так званий *екологічний тип гетерозису*, який спричиняється процесом акліматизації і проявляється у тварин першої екологічної генерації.

Явище гетерозису широко використовується в сучасному тваринництві для одержання так званої *гібридної птиці*. Її виводять в два етапи: спочатку створюють шляхом тісного інбридингу так звані інбредні лінії, які потім схрещують між собою і одержують гібриди.

Гетерозис широко використовується в *м'ясному скотарстві*. Для утримання гетерозису в декількох поколіннях застосовують *перемінне схрещування*, коли на помісях порід *A* і *B* використовують плідників породи *C*, а на їх нащадках (трьохпорідні помісі) – плідники породи *D*.

Інших методів, які б дозволили зберегти ефект гетерозису протягом декількох поколінь, не існує.

Ефект гетерозису вважається позитивним, якщо помісі перевищують ровесників чистопородних не менше, ніж на 10-15%. Розраховують ефект гетерозису за формулою:

$$EG = \frac{(Wt - Wo) \times Z}{[(Wt - Wo) \times X + (Wt - Wo) \times Y] : 2} \times 100, \text{ де}$$

W – значення ознаки на початку (o) та в кінці (t) періоду обліку;

Z – помісні нащадки;

X, Y – породи ровесників.

6. ПОПУЛЯЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНІ ПРИНЦИПИ ВЕЛИКОМАСШТАБНОЇ СЕЛЕКЦІЇ

6.1. ЗАГАЛЬНІ ВІДОМОСТІ ТА ВИЗНАЧЕННЯ ОСНОВНИХ ПОНЯТЬ

Традиційні методи племінної роботи, які базуються в основному на засадах масового відбору, не забезпечують потрібного рівня генетичного поліпшення порід. Виходячи з сучасних досягнень популяційної генетики і передового вітчизняного і зарубіжного досвіду сформована концепція великомасштабної селекції.

Великомасштабна селекція найширше використовується у молочному скотарстві. Основними передумовами її розвитку в цій галузі були наступні: 1) широке використання штучного осіменіння; 2) розвиток біотехнології та генетичної інженерії; 3) розвиток популяційної генетики; 4) опрацювання сучасних методів оцінки племінної цінності (ПЦ) тварин; 5) впровадження сучасної обчислювальної техніки та комп'ютеризації.

Великомасштабна селекція – це система науково обґрунтованих взаємно пов'язаних заходів, які забезпечують покращення спадкових якостей тварин у великих масивах худоби: у масштабах області, зони, цілої країни.

Пріоритет у розробці основ великомасштабної селекції належить О.В. Гаркаві та О.С. Серебровському, які у 30-х роках вперше застосували методи популяційної генетики в селекції тварин. Сучасні селекційні програми забезпечують щорічний приріст молочної продуктивності худоби понад 50 кг молока.

Популяційна генетика є теоретичною основою великомасштабної селекції, оскільки вона вивчає закономірності руху генетичної інформації в межах певної популяції. У природних умовах, при відсутності міграцій, мутацій та відбору, популяція, згідно закону Харді-Вайнберга, перебуває у стані генетичної рівноваги.

В популяціях с.-г тварин, поряд з природним відбором, вирішальне значення має цілеспрямований штучний відбір, який виключає у кожному поколінні до 30% жіночих та до 90-95% чоловічих особин. Проте основні положення популяційної генетики, опрацьовані для диких видів, можуть бути використані для популяції сільськогосподарських тварин.

6.2. ШЛЯХИ ФОРМУВАННЯ І МАТЕМАТИЧНА МОДЕЛЬ ГЕНЕТИЧНОГО ПРОГРЕСУ

Процес передачі спадкової інформації від батьків до нащадків здійснюється в популяції по чотирьох «шляхах» передачі генів: батько-син, батько-дочка, мати-син, мати-дочка. У зв'язку з цим в селекції молочної худоби виділяють 4 категорії племінних тварин: батьки бугаїв (ББ), батьки корів (БК), матері бугаїв (МБ) і матері корів (МК).

Як показали теоретичні розрахунки і фактично одержані результати, генетичний вклад кожної категорії тварин в результат селекції неоднаковий. Загальна формула прогнозованого генетичного прогресу з розрахунку на 1 рік наступна:

$$G_{\Delta} = \frac{h^2 \cdot SD}{l} = \frac{h^2 \cdot i \cdot \sigma_p}{l},$$

де h^2 – коефіцієнт успадковуваності ознаки;

SD – селекційний диференціал;

i – інтенсивність селекції;

σ_p – фенотипові середнє квадратичне відхилення;

l – інтервал між поколіннями.

Коефіцієнт успадковуваності є показником, який однаково впливає на величину генетичного вкладу кожної категорії племінних тварин. Тому їх відмінності щодо формування щорічного генетичного прогресу залежать в основному від двох факторів – інтенсивності відбору та генераційного інтервалу, які є різними для розглянутих категорій тварин.

Максимальну частку поліпшення популяції (в середньому 41%) забезпечують за рахунок високої інтенсивності відбору ББ. Як батьків наступного покоління племінних бугаїв використовують лише окремих (не більше 6-8 на популяцію) найбільш цінних бугаїв-лідерів. МБ відбирають у кількості не більше 3-5% загальної чисельності поголів'я племінних заводів. Завдяки високому селекційному диференціалу їх вклад в генетичне поліпшення популяції досягає в середньому 32%.

Вагомий вклад в генетичний прогрес (в середньому 21%) вносять також БК. Це досягається шляхом використання кращих бугаїв, оцінених за якістю нащадків. Можливості відбору матерів майбутніх ремонтних телиць (МК) дуже обмежені. В кожному господарстві для цієї мети використовують 70-75 наявних корів. Тому їх вклад в генетичний прогрес популяції становить лише біля 6%.

Тому основну увагу приділяють селекції трьох перших категорій племінних тварин (ББ, МБ, БК), які забезпечують в середньому 94% загального генетичного прогресу популяції.

Наступним важливим резервом підвищення щорічного генетичного потенціалу популяції є скорочення генераційного інтервалу, під яким розуміють відрізок часу між однаковими стадіями (частіше всього народження) життєвого циклу двох суміжних поколінь. У молочній худоби він складає в середньому біля 5 років, в тому числі мати-нащадок – 4-6, батько-нащадок – 5-7.

Скорочення генераційного інтервалу досягається за рахунок широкого використання молодих бугаїв, одержаних від видатних батьків-поліпшувачів, зменшення терміну випробування плідників за якістю нащадків, підвищення інтенсивності вирощування і використання маточного поголів'я.

Виходячи з цих міркувань, щорічний генетичний прогрес (G_A) за молочною продуктивністю з урахуванням сумарної дії чотирьох категорій племінних тварин та інбредної депресії, обумовленої інтенсивним використанням плідників, обчислюється за формулою, запропонованої норвежськими вченими Скерволдом та Лангхольцем (1964):

$$G_A = \left(\frac{J_{AA} + J_{AE} + J_{IA} + J_{IE}}{L_{AA} + L_{AE} + L_{IA} + L_{IE}} \right) \cdot r_p - F_{zA} = \frac{\sum J}{\sum L} \cdot r_p - F_{zA},$$

де G_A – генетичне зрушення популяції за рік, в кг, %;

$\sum J$ – сумарна величина генетичного покращення;

$\sum L$ – сумарний генераційний інтервал, років;

r_p – коректуючий коефіцієнт для визначення загального генетичного прогресу за всіма лактаціями корів;

F_{zA} – зниження продуктивності (кг) через інбредну депресію.

6.3. МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ СКЛАДАННЯ І ГЕНЕТИКО-ЕКОНОМІЧНА ОПТИМІЗАЦІЯ ПРОГРАМ СЕЛЕКЦІЇ

Методика складання і оптимізації програм селекції включає такі етапи:

1. Визначення мети і напрямку селекції, основних селекційних ознак. Метою, як правило, є задоволення потреб населення продуктами харчування, промисловості – сировиною при одночасно максимальному підвищенні економічної ефективності галузі. Виходячи з мети визначається напрямок селекції тварин та основні селекційні ознаки.

При збільшенні кількості селекційних ознак, між якими нема генетичного зв'язку, ефективність селекції за кожною з них зменшується у

$\frac{1}{\sqrt{n}}$, де n – кількість селекційних ознак. Тому в основу генетичних

моделей сучасних програм селекції молочної худоби покладена, в основному, одна ознака – надій, пряма селекція за якою сприяє максимальному генетичному поліпшенню тварин за виходом молочного жиру.

При розведенні худоби комбінованого напрямку поряд з надоем враховують м'ясні якості, які контролюють за живою масою племінних бугаїв у 12-місячному віці. Кореляція між цим показником та надоем практично відсутня. В деяких країнах бугаїв комбінованих порід оцінюють за молочними та м'ясними якостями нащадків.

Інші селекційні ознаки (відтворні здатності, здоров'я, оплату корму, пристосованість до умов середовища і т.д.) враховуються в програмах селекції через систему відбору і оцінки МБ і ремонтних бугайців у процесі їх вирощування.

2. Визначення організаційних заходів програми селекції. Схема організації програми селекції включає організаційні форми вирощування, випробовування, оцінки, відбору та використання племінних тварин різних категорій, особливо племінних бугаїв; розвиток активної частини популяції (племінних господарств-репродукторів, племпідприємств, випробувальних господарств та контрольно-випробувальних станцій), а також науково-методичної бази (науково-виробничих об'єднань та асоціацій).

3. Вибір ефективних методів оцінки племінних тварин, з використанням сучасних генетико-математичних моделей.

4. Оцінка популяційно-генетичних, селекційних і економічних факторів. До популяційно-генетичних факторів відноситься мінливість, успадкованість і повторюваність ознак. Селекційними параметрами є кількість ремонтних бугаїв, інтенсивність відбору племінних тварин різних категорій, банк довготривалого зберігання сперми, генераційний інтервал і т.д. До економічних факторів відносять витрати на закупівлю ремонтних бугайців, на їх утримання, на одержання, заморожування та зберігання сперми, на проведення імуногенетичної експертизи походження тварин і т.д.

5. Опрацювання математичної моделі програми селекції. Для більшості програм селекції молочної худоби застосовується приведена вище формула генетичного прогресу норвежських вчених.

6. Генетико-економічна оптимізація програми селекції. Це заключний і основний етап опрацювання програми. Оптимізацію проводять шляхом моделювання на ЕОМ або комп'ютерах різних

варіантів програми, змінюючи комбінацію кількісних значень перемінних факторів. До останніх відносять найчастіше кількість ББ, частку популяції, яка осіменяється спермою молодих (поставлених на перевірку) бугаїв, кількість фізичних (або ефективних) дочок, за якими проводиться оцінка бугая; банк довготермінового зберігання сперми від перевіряемого бугая; відсоток вибракування ремонтних бичків за енергією росту і т.д. Ці чинники мають безпосереднє відношення до формування генетичного прогресу популяції, підвищуючи точність оцінки чи інтенсивність селекції племінних тварин, або зменшуючи тривалість генераційного інтервалу.

Вперше генетико-економічна оптимізація програми селекції проведена у 1968 році шведським вченим Лінде. Моделюючи на ЕОМ ряд перемінних факторів, він зробив аналіз 10800 варіантів програми селекції шведської худоби і установив, що максимальний генетичний прогрес далеко не завжди відповідає максимальному економічному ефекту. Тобто, досягнення високої продуктивності будь-якими засобами не завжди є виправданим.

6.4. ОПТИМАЛЬНИЙ ВАРІАНТ ПРОГРАМИ СЕЛЕКЦІЇ МОЛОЧНОЇ ХУДОБИ ЖИТОМИРСЬКОЇ ОБЛАСТІ

Генетико-економічна оптимізація програми селекції молочної худоби в господарствах Житомирської області була здійснена з використанням 5 зазначених вище перемінних факторів. Шляхом моделювання на ЕОМ було одержано 342 варіанти програми, серед яких вибрали оптимальний.

Виділені племінні господарства (5 тис. корів) та 44 випробувальні господарства (30 тис. корів). Організована лабораторія імуногенетики, популяційної генетики і ЕОМ, молочна лабораторія, укомплектована датським обладнанням.

Племінних бугайців завозили на комплекс у 15-20-денному віці та інтенсивно вирощували (950-1000 г добового приросту). Оцінку і відбір ремонтних бугайців здійснювали у 3 етапи: 12 міс. – за енергією росту, 14-15 міс. – за спермопродуктивністю, 18-20 міс. – за запліднюючою здатністю спермій. За власними показниками вибраковували понад 50% ремонтних бугайців.

Потомство для перевіряємих бугайців одержували у випробувальних господарствах.

Заключна оцінка бугаїв проводилась на контрольно-випробувальній станції (КВС) за показниками дочок за 305 днів першої лактації. Кінцевий відбір бугаїв здійснювався за ППЦ.

Таблиця 13

**Оптимальний варіант програми селекції молочної худоби
Житомирської області (М.С. Пелехатий, 1982)**

Показники	Параметри
Кількість батьків ремонтних бугайців, гол.	6
Частка вибраковки РБ за енергією росту, %	30
Частка корів популяції, яка осіменяється спермою перевіряємих бугаїв, %	20
Банк сперми від перевіряє мого бугая, тис. доз	40
Кількість ефективних дочок для оцінки бугая, гол.	30
Щорічна постановка РБ на вирощування, гол.	107
Кількість ПБ за якістю нащадків, гол.	
Процент осіменіння маточного поголів'я спермою бугаїв-поліпшувачів	66
Очікуваний генетичний прогрес за надоем, кг	40,4
Середньорічний темп генетичного поліпшення популяції, %	1,61
Рентабельність програми селекції, %	93,0

Така система племінної роботи діяла в області протягом 16 років (1997–1992). За цей період було поставлено на вирощування 1680 ремонтних бугайців, на випробування за нащадками – 780 бугаїв, оцінено за нащадками 400 плідників, серед яких 38% віднесено до категорії поліпшувачів.

Для реалізації програми селекції при ІСГП був створений селекційний центр (СЦ) в складі:

- комплексу по вирощуванню і оцінці 370 бугаїв;
- нетельної ферми на 3000 головомісць;
- контрольно-випробувальної станції на 1200 корів;
- контрольної станції на 1000 головомісць;
- племінного заводу, укомплектованого імпортною худобою.

7. СТАДО ЯК ПОПУЛЯЦІЯ С.-Г. ТВАРИН

7.1. ПОНЯТТЯ ПРО СТАДО ЯК БІОЛОГІЧНУ ОДИНИЦЮ ВИДУ

Протягом тривалого часу опрацьовано немало концепцій удосконалення порід с.-г тварин та ролі в цьому процесі різних породних структур. Однак до цього часу приділялась недостатня увага первинним ланкам – стадам.

Незважаючи на повсюдне застосування принципів великомасштабної селекції, основною структурною одиницею породи с.-г. тварин було і залишається стадо. Саме тут формується генетичний потенціал, створюються умови для його реалізації, здійснюються різноманітні функції щодо створення та поліпшення порід.

Феномен стада притаманний не лише штучно створеним формуванням. В тій чи іншій формі він має місце практично серед усіх диких форм тварин.

За формою способу життя виділяють декілька категорій групових формувань тварин, організованих і неорганізованих.

Організовані формування:

- сім'я (самка і молодняк) (квочка з курчатами);
- пара (самка і самець), живуть парами – лелеки, лебеді;
- компанія - група особисто знайомих і прив'язаних одна до одної тварин;
- косяк, гарем – група тварин, яку об'єднує домінуючий самець;
- зграя, стадо - досить великі групи тварин (десять голів і більше) із взаємозв'язаною, узгодженою поведінкою. Стада і зграї зустрічаються у багатьох комах, риб, птахів і ссавців.

Неорганізовані формування:

- колонії - групи вільних особин, які мають загальні сховища або поруч розміщені гнізда;
- скупчення - будь-яке зібрання тварин, в якому не проявляється ніякого прагнення особин одна до одної. Такі формування є найбільшими за кількістю тварин.

У організації багатьох спільнот виділяють 2 фактори: домінування і територіальність. Територіальність – характерна риса диких видів тварин. Що стосується домінування, то воно притаманне не лише для природних стад, а й для свійських тварин, в тому числі сільськогосподарських.

Стадо свійських тварин – це створена людиною для отримання продуктів харчування, організована спільнота особин, керована переважно штучним добром та підбором, що характеризується породною

належністю, здійсненням багатоцільових функцій, які обумовлюються системою селекційно-племінної роботи в ньому.

7.2. СТАДО ЯК ЕЛЕМЕНТАРНА ПОПУЛЯЦІЯ С.-Г. ТВАРИН

У сільськогосподарських тварин виділяють 3 рівні популяцій:

Популяцією 1-го порядку є порода взагалі, локальні породи або частина породи широкого ареалу.

Популяційні одиниці 2-го порядку – внутрішньопородні і зональні типи та структурні підрозділи адміністративного ареалу породи (область, район).

Первинною одиницею породи є стадо.

Обґрунтування стада свійських тварин популяцією не «вписується» у формулу визначення природних популяцій, для яких обов'язкова панміксія (вільне схрещування).

Той чи інший рівень панміксії залежить від дії людей (регуляція парування) та наявності або відсутності природного невідповідного парування (перевага одних партнерів над іншими – навіть у дрозофіли).

Для стада сільськогосподарських тварин характерні ті ж ознаки, що й для диких популяцій: належність до одного виду, навіть до однієї породи, територіальна обмеженість (населеним пунктом), дія природного відбору, який виводить популяцію з рівноваги.

Разом з тим визначальним для розвитку стад є цілеспрямований штучний відбір і підбір (відсутність панміксії), котрі не мають місця у диких популяціях.

У природних умовах чисельність стад диких тварин коливається від 10-15 до 200-400 особин (в середньому 30-40 голів), зокрема:

- зебра 15-30
- верблюд дикий 15-30
- північний олень 40-400
- зубр 15-30
- сайгак 30-40
- архар 20-40
- буйволи 50-200

Чисельність стад сільськогосподарських тварин також коливається в широких межах. Але ці коливання зумовлені не природними факторами, а економічною доцільністю, категорією господарств, які розводять тварин.

Таблиця 14

Розміри стад корів

Розташування	Середні	Коливання
Природні умови	30-40	15-400
Фермерські господарства	30-40	15-200
Колективні господарства (КСП)	300-400	100-1000
Державні господарства (радгоспи, СП)	700-900	400-2000
Великі спеціалізовані господарства	1000-2000	500-3000

На чисельність корів у стаді впливає соціальний фактор: кількість корів у фермерських господарствах складає 10-15 голів.

Технологічний фактор – молочні комплекси 2000.

Генетичний фактор – селекційні можливості зростають з підвищенням чисельності стада.

7.3. ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ СТАДА НА ПРИКЛАДІ МОЛОЧНОЇ ХУДОБИ

Основні функції стада (молочного зокрема):

- біологічна одиниця виду;
- найменша одиниця популяції;
- структурна одиниця породи;
- технологічна одиниця виробництва продукції;
- елементарна одиниця планування племінної роботи;
- провідна одиниця селекційного процесу;
- бико-відтворювальна одиниця;
- одиниця селекційного підбору;
- база випробування бугаїв-плідників за якістю нащадків.

Стада складаються із тварин одного виду. В них здійснюється еволюція (мікроеволюція) виду. Кожне стадо, а особливо племінне, впливає на розвиток виду в цілому.

Стадо є найменшою структурною відтворною одиницею породи. Особливо це стосується биковідтворювальних стад. «Бугай – половина стада» - народна мудрість. За умов великомасштабної селекції – майже все стадо, бо селекція бугаїв визначає 95-96% генетичного прогресу породи.

У стадах здійснюється виробництво продуктів тваринництва – молока, м'яса, вовни, яєць і т.д. Тому стадо є центральною біологічною ланкою (одиницею) виробництва продукції.

Генетичний потенціал створюється в окремих стадах шляхом здійснення системи селекційно-племінної роботи. Тому стадо є первинною ланкою планування племінної роботи, а також первинною ланкою селекційного процесу породи.

Стадо виконує функцію відтворення племінних бугаїв. В кращих племінних стадах чисельність биковідтворювальних корів досягає 20-25%, а їх надій складає 6000 кг молока і більше.

У всьому світі оцінка бугаїв здійснюється на стадах корів. Ці стада називають випробувальними або аналітичними. За кордоном – це підконтрольні стада: бонітери, контроль-асистентська служба, комп'ютери, банк даних.

Стадо – база для вирощування ремонтного молодняка, підготовки до отелення і роздою корів-первісток.

У заводських (племінних) стадах здійснюється основна робота з породою: створюються, селекціонуються лінії, формуються зональні, внутрішньопородні типи. Товарні стада забезпечують виробництво продукції.

8. ПОРОДА ЯК ПОПУЛЯЦІЯ С.-Г. ТВАРИН

8.1. ВИЗНАЧЕННЯ ПОНЯТТЯ «ПОРОДА»

Порода є популяційною одиницею другого порядку.

Поняття „породи” в принципових положеннях відноситься до будь-якого виду домашніх тварин і це категорія не зоологічна, а зоотехнічна і не прийнятна до об'єктів, що існують в природних умовах, бо є продуктом діяльності людини.

На земній кулі налічується близько 2000 порід, у тому числі: ВРХ – понад 1000, коней – 250, свиней – 400, птахів – 560, овець 600 кролів – 60, оленів – 12 і т.д. У господарствах України розводять понад 82 породи тварин (34 породи ВРХ, 10 – свиней, 8 – овець, 8 – коней, 12 – птахів, 4 – кролів.

Синтезуючи усе корисне, що накопичене відносно поняття «порода», йому можна дати таке визначення: **порода** – це створена людською працею, досить чисельна група домашніх тварин, які мають загальне походження і схожість ряду господарсько корисних, фізіологічних та морфологічних особливостей, що досить стійко передаються потомству (Кравченко М.А., 1973). При відповідній роботі з породою вона здатна змінюватись в бажаному напрямку. Якісна своєрідність породи

обумовлюється особливостями фенотипів тварин, які в неї входять. Фенотипові особливості породи, в свою чергу, визначаються якісною своєрідністю генотипів цих тварин.

Основні особливості породи: спільність походження, умов існування і способів відтворення; подібність тварин; достатня їх чисельність у породі; широкий ареал; константність і мінливість порід.

8.2. ОСНОВНІ КЛАСИФІКАЦІЇ ПОРІД

Існує декілька класифікацій порід с.-г. тварин. П.М. Кулешов усі породи розподілив на чотири генетично зв'язані між собою групи: стародавні, універсальні, поліпшені та аборигенні. За рівнем продуктивності, кількістю та якістю людської праці, затраченої на формування порід, їх поділяють на три групи: заводські (культурні), перехідні і примітивні. Заводськими (культурними) називають породи, формування яких відбувалося завдяки свідомій творчій діяльності людини. Такі породи відзначаються високим рівнем продуктивності, скоро спілістю, стабільністю, генетичним поліпшенням при схрещуванні з іншими породами. До заводських порід належить більшість сучасних спеціалізованих порід ВРХ, коней, свиней, овець. Перехідні породи займають проміжне місце між заводськими та примітивними (аборигенними). Вони є результатом свідомого штучного добору, але такі породи поки що неоднорідні за структурою. Примітивні (аборигенні) породи сформувалися завдяки природному добору. Їх існування залежало від пристосованості до природних умов. Вони характеризуються пізньоспілістю, витривалістю, міцністю, низькою, але універсальною продуктивністю, стійкістю до певних захворювань. Слід зазначити, що цей поділ умовний, тому що всі породи знаходяться в динамічному розвитку.

8.3. ЕТАПИ ПОРОДОУТВОРЕННЯ

У сільськогосподарських тварин і птиці процес породоутворення ґрунтується на чіткій методиці М.Ф. Іванова:

1 етап – одержання тварин бажаного типу за допомогою схрещування аборигенних самок (самок вихідної породи) з плідниками поліпшуючої породи та повторне схрещування напівкровних самок із плідниками «батьківської» породи;

2 етап – створення великої спадкової надійності-стійкості шляхом розмноження «у собі» помісних тварин бажаного типу другої генерації

при застосуванні спорідненого спарювання на кращих представників із числа одержаних;

3 етап – через збільшення споріднених спарювань протягом зміни генерацій запроваджуються перші два етапи у 5-6 неспоріднених групах (лініях) із наступною методикою ротаційного спарювання їх при одночасній збереженості спадкової стійкості корисних (продуктивних) ознак.

На усіх етапах породоутворення здійснюється жорстка практика вибракування тварин, що не відповідають критеріям нової породи, мають дефекти або характеризуються низькою життєздатністю. У разі отримання чітких одноманітних (без розщеплень) генерацій вважається процес створення породи закінченим і приступають до її розмноження та наступної селекції.

Безумовно, що до початку породотворного процесу селекціонерів слід чітко уявляти мету, методи роботи, знати спадкові характеристики вихідних генотипів (порід), чинники середовищного впливу, а вже в процесі постійно спрямовувати вирощування кожної нової генерації і виявляти тварин з найкращими генотипами.

Якщо порівняти процеси видо- і породоутворення, то виявиться, що вони мають спільні риси і механізми (географічна ізоляція, схрещування і гетерозис, дивергенція чи послідовна еволюція за комплексом генів). Тільки вид створюється досить тривало, з участю природного відбору, «хвилями» життя, як правило, без втручання людини. Порода – це результат людської цивілізації, її інтелекту і конкретних на ту мить потреб (О.Л. Трофименко, М.І. Гиль, 2003).

8.4. АДАПТАЦІЯ І АКЛІМАТИЗАЦІЯ ПОРІД

У породоутворювальному процесі важливу роль відіграють адаптація і акліматизація порід. Під адаптацією (приспособаністю) розуміють процес змін у функціях організму, який забезпечує його здатність до існування в даному середовищі.

Розрізняють два види адаптації: генотипову, успадковану від батьків, і фенотипову, яку організм набуває в процесі онтогенезу. Приспособаність до умов життя визначається в основному оцінкою плодючості, народжуваності, приплоду, смертності, міцності конституції. Приспособаність заводських порід до умов зони – це комплекс таких змін в організмі, які забезпечують його існування, збереження цінних господарсько корисних ознак і здатність до відтворення потомства в нових ґрунтово-кліматичних умовах експлуатації. Адаптаційні зміни

відбуваються в рамках сформованого генотипу за типом модифікаційної мінливості. Пристосованість аборигенних (місцевих, корінних) порід до умов зони створюється штучним і природним відбором протягом тривалого часу.

Й.З. Сірацьким, В.В. Меркушиним, А.І. Костенко та ін. (1994) запропонований індекс адаптації тварин, який дає змогу вести оцінку рівнів розвитку специфічних особливостей однієї особини і популяції в цілому:

$$I = \frac{(365 - \text{МОП})}{\text{МЖ}} \times 27,40$$

де I – індекс адаптації;

МОП – міжотельний період, тобто інтервал між останнім і попереднім отеленнями, у днів;

365 – кількість днів у році,

МЖ – молочна продуктивність корови за закінчену, укорочену лактацію, або за 305 днів лактації, виражена в кг молочного жиру;

27,40 – коефіцієнт.

Максимальне значення індексу становить +37,0, а мінімальне - - 192,0. В ідеалі (при МОП=365 днів) індекс дорівнює нулю. Таким чином, чим більше у стаді тварин з нульовим значенням індексу, тим більше генотипів гармонійно взаємодіє із середовищем. Позитивне значення індексу також відображає відповідність середовища вимогам організму для проявлення всіх спадкових ресурсів. Від'ємний знак індексу адаптації вказує на порушення балансу між середовищем і організмом тварини.

Адаптацію можна розглядати як першу стадію акліматизації. Акліматизація породи необхідна тоді, коли вона розширює свій ареал в нових кліматичних умовах.

Під акліматизацією розуміють процес адаптивних змін під впливом факторів зовнішнього середовища та методів селекції в ряді генетико-екологічних генерацій. Процес пристосування до нових умов триває кілька поколінь і з кожним наступним поколінням, яке формується в даних умовах, акліматизація проходить легше. Вона відбувається внаслідок безпосереднього пристосування кожної тварини до нових умов життя. Породи тварин розрізняються здатністю до акліматизації. Одні з них легко пристосовуються до нових умов життя, у інших цей процес проходить повільніше, а треті взагалі не можуть жити в нових умовах.

Розроблено метод оцінки пристосування завезеної групи (стада, популяції) маток у межах одного покоління (Й.З. Сірацький, Я.Н. Данилків та ін., 1992):

$$ІІЗ = \frac{n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_i}{0,5 \cdot m \cdot N_0},$$

де $ІІЗ$ – індекс пристосування завезених маток у межах одного покоління;

n_1, n_2, n_3, n_i – кількість первісток відповідно до першого, другого, третього і подальших приплодів від завезеного маточного поголів'я (тварини репродуктивного віку, яких використовували у розведенні наступних поколінь);

$0,5$ – вірогідність народження телиць;

m – кількість отелень завезеного поголів'я (кількість ставок приплоду: перший, другий і подальші приплоди);

N_0 – кількість маток, завезених у нові умови розведення.

При доброму рівні пристосування $ІІЗ=0,76-1,00$; задовільному – $0,51-0,75$; низькому – $0,26-0,50$ і при поганому – нижче за $0,25$

Індекс пристосування популяції ($ІІІІ$) чи стада маток у межах кількох поколінь має такий вигляд:

$$ІІІІ = \frac{N_0^1 \cdot N_1}{N_0},$$

де N_0^1 – кількість корів, яка залишилась на дату оцінки з усього завезеного маточного поголів'я у нових умовах використання;

N_1 – кількість маточного поголів'я репродуктивного віку, одержаного від маток і їх потомства;

N_0 – кількість завезеного маточного поголів'я у нових умовах використання.

Розроблена шкала оцінки рівня відтворення корів. Так, при шести роках використання за умов високого рівня $ІІІІ=1,90$ і більше, задовільному – $1,46-1,89$, низькому – $1,01-1,45$ і незадовільному – $1,0$ і менше.

Акліматизація значною мірою залежить від умов годівлі та утримання. Для кращої акліматизації тварин часто застосовують схрещування представників завезених порід з місцевим поголів'ям. Це дає змогу отримувати потомство, яке поєднує добрі продуктивні якості та пристосованість до умов певної зони розведення.

9. ГЕНОФОНД СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТВАРИН В УКРАЇНИ

9.1. ЗМІНА СТАНУ ТВАРИННИЦТВА ЗА ОСТАННІ РОКИ

За останні роки стан тваринництва в Україні непередбачено змінюється: майже у всіх видів розповсюдилося поглинальне схрещування з породами європейського кореня. Неповторні високо консолідовані аборигени (пінцгау, сіра українська та ін..) безповоротно губляться, зникає їх природна резистентність, асимілюються «породами-поліпшувачами» господарсько-корисні ознаки українського симентала, великої білої породи свиней і асканійського мериноса.

У зв'язку з цим протягом останнього часу у сфері збереження генетичних ресурсів науковцями створюється генетичний банк тих сільськогосподарських тварин, що опинилися у загрозовому стані. Збереження генетичних ресурсів тварин у вигляді окремих стад, порід і популяцій розпочато шляхом інвентаризації, генетичної оцінки та визначення реальних регіональних адаптацій у с.-г. тварин.

Сьогодні на території України при її значній різноманітності природно-кліматичних зон, розводять понад 85 порід, популяцій і стад, що належать до 10 видів с.-г. тварин. Наявність такої генетичної бази є значним джерелом для удосконалення існуючих і створення нових породних груп.

Ще до 60-х років минулого сторіччя на території України розводили 10 порід великої рогатої худоби, 12 порід і породних типів свиней, 9 порід овець, 38 порід місцевої птиці, 4 породи норок, 2 породи нутрій і лисиць.

З переведенням тваринництва на ринковий шлях розвитку докорінно змінюється структура господарств і співвідношення порід с.-г. тварин, що, на жаль, веде до збідніння наявних генетичних ресурсів.

Нині практично зникає з обігу с.-г. виробництва сіра українська порода (свого часу найпоширеніша в Україні), яка послужила основою для виведення червоної степової, симентальської і лебединської порід. Ця порода несла в собі гени унікальних ознак легких отелень, висококалорійного жирного молока, неповторні смакові якості м'яса, добротну міцну шкіру і високу резистентність до інфекційних захворювань, зокрема, туберкульозу.

Аналогічній долі зазнала і споріднена з нею сіра угорська худоба, яка ще нещодавно розводилась у низинних районах Закарпаття. У поліських районах України останнім часом можна зустріти лише в селянських господарствах поодинокі екземпляри білоголової української породи

молочного напрямку продуктивності, якій належало третє місце за чисельністю. Ця порода відзначалася високою резистентністю до таких захворювань, як лейкоз і мастит.

Катастрофічно зменшується в гірських районах Карпат пінцгауська порода великої рогатої худоби, яка характеризується надзвичайно міцним кістяком і доброю пристосованістю до гірських пасовищ – полонин.

Втратою високоякісної за смаковими якостями свинини, і, зокрема, оригінального угорського сала (товщиною понад 15 см) супроводжується зникнення кучерявої мангалицької породи свиней.

Під загрозою значного скорочення знаходиться поголів'я гірсько-карпатських грубо вовнових овець. Практично зникли на Полтавщині решетилівські і сокільські грубо вовнові вівці, а з ними і добротні овчини, і сірі смушки з оригінальним синюватим відтінком.

Процеси звуження генофонду порід мають місце і в інших видів тварин: скорочується багато вітчизняних порід (відрідь) коней (терська, ахалтекінська, першеронська), знижується видова різноманітність прохідних риб (сріблястий карась, лин, сазан, окунь), бджіл (кримська, італійська) та тутового шовкопряда.

Повне зникнення або загрозове скорочення поголів'я будь-якої породи – це втрата надовго, а то й назавжди, унікальних генотипів.

9.2. МІНІМАЛЬНА ЧИСЕЛЬНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЙ

Будь-яка порода зникає не відразу, а шляхом скорочення і зникнення окремих її популяцій. Цим процесам передують: зміна структури популяцій с.-г. тварин і чисельності її особин.

Популяція може існувати лише за певного зростання її чисельності й поширення. Існують мінімальні межі чисельності особин популяції.

При збереженні й охороні реліктового генофонду мова йде не про загальне поголів'я, а про ефективну чисельність популяції. Остання складає від 60 до 80% дорослих особин. Коли, наприклад, у популяції 100 особин: 90 – дорослих самок і 10 самців, то ефективна частина її буде складати тільки 36 голів. Раптове скорочення величини популяції змінює водночас N_e – показник репродукції популяції, здатності до відтворення.

Мінімальна чисельність популяції визначається, як правило, наслідками дрейфу генів та інбридингу. У цьому разі ймовірність втрати рідкісного алеля за генерацію буде $1/2 N_e$. Такі поступові втрати сприяють росту гомозиготності, виникає інбредна депресія та випадкові зміни фенотипу, знижується успадковуваність ознак. Доведено, що збільшення коефіцієнта інбридингу на 10% зменшує плодючість на 5-10%. У селекції

приймається, що ступінь інбридингу в одному поколінні не повинен перевищувати 2-3%, інакше відбір не встигатиме вилучати з популяції небажані гени.

За підрахунками О.Л. Трофименка і М.І. Гиля (2003), кількість поколінь до вимирання внаслідок інбредної депресії приблизно в 1,5 рази більше ефективного розміру популяції (тобто популяція з десяти плодючих у кожному поколінні особин згасає внаслідок інбредної депресії через 15 поколінь).

Але десятиріччями в Україні не зупиняється скорочення цінних вітчизняних порід.

Багато з них віднесено до «малопродуктивних», тоді як поступаючись за продуктивністю новим інтенсивним породам (ВРХ - голштинська, чорно-ряба німецька), вони набагато переважають їх за показниками здоров'я, адаптації до місцевих умов, довголіттям. Аборигенні популяції стали не конкурентоздатними в сучасних умовах. Саме з цієї причини чисельність багатьох популяцій аборигенів (у чистоті) скоротилась від 1000 до 200 голів більшості видів.

Засвідчено також, що значно зменшилась генетична мінливість навіть у тих популяціях, чисельність яких поки що не викликає тривоги.

9.3. ЗАХОДИ ПО ЗБЕРЕЖЕННЮ ГЕНЕТИЧНИХ РЕСУРСІВ

На щорічних зборах Європейської тваринницької асоціації була сформована робоча група з питань моніторингу генетичних ресурсів с.-г. тварин у Європі, яка відповідає за збереження й регулювання генетичних ресурсів у тваринництві. Ця асоціація здійснює проект Всесвітнього банку даних із генетичних ресурсів тварин на базі Ганноверського інституту ветеринарної медицини.

Державна програма збереження реліктового генофонду популяцій у зв'язку з цим передбачає обмеження середнього коефіцієнта спорідненості в них. Ураховують п'ять основних статусів популяції:

1. Популяція може довільно відроджуватися без генетичних втрат – нормальний статус;
2. Популяція має деякі небажані впливи, що загрожують її існуванню – тривожний статус;
3. У популяції чисельність тварин стабільно зменшується – ненадійний статус;
4. Ефективна чисельність популяції недостатня для гальмування генетичних втрат у майбутніх поколіннях – загрозовий статус;

5. Популяція знаходиться на межі вимирання – критичний статус.

Маркерами сьогоdnішнього загрозового стану популяції визначено:

- зниження різноманітності кольорової гами забарвлення (масті);
- наявність дефектів (відсутність волосся і хвоста, морфологічна атрезія, укорочені кінцівки, серологічні хвороби і т.д.;
- низька плодючість, загрозова смертність молодняку (дегенерації росту, потвори, асфіксії, аборти і т.д.

У зв'язку з цим програма вимірює втрати генетичної мінливості за коефіцієнтом спорідненості: $F = \Delta \left(\frac{1}{2} \right)^{n+n1-1}$ та використанням динамічних і просторових параметрів мало чисельних популяцій.

ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Кому належить пріоритет у вченні про популяції: а) Йогансену; б) Харді та Вайнбергу; в) Моргану; г) Гальтону; д) Пірсону.

2. Хто є автором хромосомної теорії спадковості: а) Йогансен; б) Харді та Вайнберг; в) Морган; г) Гальтон; д) Пірсон.

3. Хто є основоположником статистичних методів у вивченні явищ спадковості: а) Йогансен; б) Харді та Вайнберг; в) Морган; г) Гальтон; д) Пірсон.

4. Хто ввів кількісний показник спадковості – коефіцієнт успадковуваності: а) Йогансен; б) Харді та Вайнберг; в) Морган; г) Гальтон; д) Пірсон.

5. Хто встановив математичну залежність частоти генотипів і алелів груп крові системи АВО людини: а) Йогансен; б) Харді та Вайнберг; в) Морган; г) Гальтон; д) Пірсон.

6. Хто довів гетерогенність усіх природних популяцій та розробив методи їх дослідження: а) Четвериков; б) Серебровський; в) Фішер, Холдейн і Райт; г) Лаш; д) Дарвін.

7. Хто сформулював поняття “популяційний генофонд” і “геногеографія”: а) Четвериков; б) Серебровський; в) Фішер, Холдейн і Райт; г) Лаш; д) Дарвін.

8. Хто ввів для вивчення структури популяцій методи математичного моделювання: а) Четвериков; б) Серебровський; в) Фішер, Холдейн і Райт; г) Лаш; д) Дарвін.

9. Хто, використовуючи положення популяційної генетики, розвинув генетичні основи селекції с.-г. тварин: а) Четвериков; б) Серебровський; в) Фішер, Холдейн і Райт; г) Лаш; д) Дарвін.

10. Хто є автором еволюційного вчення: а) Четвериков; б) Серебровський; в) Фішер, Холдейн і Райт; г) Лаш; д) Дарвін.

11. Коли була опублікована робота Йогансена “Про успадкування в популяціях і чистих лініях”: а) 1903 р.; б) 1908 р.; в) 1917; г) 1926; д) 1930.

12. Коли був сформульований закон Харді-Вайнберга: а) 1903 р.; б) 1908 р.; в) 1917; г) 1926; д) 1930.

13. Коли Морганом була сформульована хромосомна теорія спадковості: а) 1903 р.; б) 1908 р.; в) 1917; г) 1926; д) 1930.

14. Коли була опублікована робота Четверикова “Про деякі моменти еволюційного процесу з точки зору сучасної генетики”: а) 1903 р.; б) 1908 р.; в) 1917; г) 1926; д) 1930.

15. В якому році генетика популяцій була сформована як наука: а) 1903 р.; б) 1908 р.; в) 1917; г) 1926; д) 1930.

16. Потенційна популяція – це: а) віртуальна, теоретично можлива менделівська група особин одного виду; б) група особин одного виду, котрі існують в одній географічній зоні.; в) група особин одної породи, сорту, типу, котрі мають генетичну спільність за певними ознаками; г) група особин, котрі займають довгостроково певне місце; д) сукупність одного виду особин, котрі існують на цій планеті.

17. Сімпатрична популяція – це: а) віртуальна, теоретично можлива менделівська група особин одного виду; б) група особин одного виду, котрі існують в одній географічній зоні.; в) група особин одної породи, сорту, типу, котрі мають генетичну спільність за певними ознаками; г) група особин, котрі займають довгостроково певне місце; д) сукупність одного виду особин, котрі існують на цій планеті.

18. Гомогенна популяція – це: а) віртуальна, теоретично можлива менделівська група особин одного виду; б) група особин одного виду, котрі існують в одній географічній зоні.; в) група особин одної породи, сорту, типу, котрі мають генетичну спільність за певними ознаками; г) група особин, котрі займають довгостроково певне місце; д) сукупність одного виду особин, котрі існують на цій планеті.

19. Локальна популяція – це: а) віртуальна, теоретично можлива менделівська група особин одного виду; б) група особин одного виду, котрі існують в одній географічній зоні.; в) група особин одної породи, сорту, типу, котрі мають генетичну спільність за певними ознаками; г) група особин, котрі займають довгостроково певне місце; д) сукупність одного виду особин, котрі існують на цій планеті.

20. Генеральна популяція – це: а) віртуальна, теоретично можлива менделівська група особин одного виду; б) група особин одного виду, котрі існують в одній географічній зоні.; в) група особин одної породи, сорту, типу, котрі мають генетичну спільність за певними ознаками; г) група особин, котрі займають довгостроково певне місце; д) сукупність одного виду особин, котрі існують на цій планеті.

21. Дані родоводу для встановлення закономірностей успадкування ознак використовує метод: а) генеалогічний; б) феногенетичний; в) популяційний; г) імуногенетичний; д) метод моделювання.

22. Визначення факторіальної залежності фенотипу від складових генотипу та паратипових чинників використовує метод: а) генеалогічний; б) феногенетичний; в) популяційний; г) імуногенетичний; д) метод моделювання.

23. Визначення основних характеристик структурних одиниць породи, побудову і оптимізацію селекційних програм, оцінку генетичного потенціалу продуктивності та очікуваного селекційного ефекту використовує метод: а) генеалогічний; б) феногенетичний; в) популяційний; г) імуногенетичний; д) метод моделювання.

24. Виявлення антигенних структур еритроцитів і поліморфізму білків з метою ідентифікації окремих складових генофонду тварин і птиці використовує метод: а) генеалогічний; б) феногенетичний; в) популяційний; г) імуногенетичний; д) метод моделювання.

25. Прогнозування максимально точної комплексної оцінки реалізації ознаки в онтогенезі, життєздатності і продуктивності відповідних генетичних систем, селекційні індекси використовує метод: а) генеалогічний; б) феногенетичний; в) популяційний; г) імуногенетичний; д) метод моделювання.

26. Зазначити неправильну відповідь щодо методів вивчення популяції: а) генеалогічний; б) феногенетичний; в) популяційний; г) біохімічний; д) метод моделювання.

27. Основними методами популяційної генетики є (зазначити невірну відповідь): а) генеалогічний; б) онтогенетичний; в) популяційний; г) імуногенетичний; д) метод моделювання.

28. Генофонд популяції визначається: а) ареалом; б) певною концентрацією алелів і генів в популяції; в) співвідношенням між генотипами; г) співвідношенням між фенотипами; г) сукупністю всіх генів і алелів в популяції.

29. Поняття „панміксія” означає: а) вільне схрещування; б) лідерство окремих тварин; в) надмірна чисельність популяції; г) перевага над гібридами першого покоління; д) схрещування споріднених тварин.

30. Панміксія це: а) генетична рівновага популяції; б) тип домінування алельних генів; в) лідерство в популяції диких тварин; г) вільне схрещування; д) правильна відповідь відсутня.

31. Генетична структура популяції визначається: а) ареалом; б) певною концентрацією алелів і генів в популяції; в) співвідношенням між генотипами; г) співвідношенням між фенотипами; г) сукупністю всіх генів і алелів в популяції.

32. Популяція с.-г. тварин – це група тварин, яка характеризується (зазначити невірну відповідь): а) відсутністю впливу природного відбору; б) генетичною спільністю; в) досить великою чисельністю; г) одною програмою розведення; д) подібністю умов розведення.

33. До популяції с.-г. тварин відноситься група особин, яка належить до (зазначити невірну відповідь): а) одного внутрішньопородного типу; б) однієї породи; в) одного стада; г) однієї лінії; д) певної групи стад.

34. Зазначити неправильну відповідь, що характеризує ідеальну природну популяцію: а) група особин одного виду; б) займає певний ареал; в) відносно ізольована від інших груп; г) знаходиться в стані постійної динаміки; д) перебуває в стані панміксії.

35. Популяція дикого виду тварин відрізняється від популяції с.-г. тварин за: а) ареалом; б) відсутністю природного відбору; в) дрейфом генів; г) кількістю особин популяції; д) принципами відтворення поголів'я.

36. Покоління (генерація) – це: а) безпосередні нащадки, що народилися протягом усього репродуктивного періоду; б) одночасно народжені особини від певних батьків; в) група індивідумів тотожного астрономічного або фізіологічного віку; г) потомство одного бугая-плідника; д) потомство однієї корови.

37. Приплід – це а) безпосередні нащадки, що народилися протягом усього репродуктивного періоду; б) одночасно народжені особини від певних батьків; в) група індивідумів тотожного астрономічного або фізіологічного віку; г) потомство одного бугая-плідника; д) потомство однієї корови.

38. Вікова група – це а) безпосередні нащадки, що народилися протягом усього репродуктивного періоду; б) одночасно народжені особини від певних батьків; в) група індивідумів тотожного астрономічного або фізіологічного віку; г) потомство одного бугая-плідника; д) потомство однієї корови.

39. Лінія – це а) безпосередні нащадки, що народилися протягом усього репродуктивного періоду; б) одночасно народжені особини від певних батьків; в) група індивідумів тотожного астрономічного або фізіологічного віку; г) потомство одного бугая-плідника; д) потомство однієї корови.

40. Родина – це а) безпосередні нащадки, що народилися протягом усього репродуктивного періоду; б) одночасно народжені особини від певних батьків; в) група індивідумів тотожного астрономічного або фізіологічного віку; г) потомство одного бугая-плідника; д) потомство однієї корови.

41. Якщо частота домінантного гена A $p=0,6$, частота рецесивного a $q=0,4$, то частота домінантних гомозигот дорівнює: а) 0,36; б) 0,49; в) 0,16; г) 0,09; д) 0,48.

42. Якщо частота домінантного гена A $p=0,6$, частота рецесивного a $q=0,4$, то частота рецесивних гомозигот дорівнює: а) 0,36; б) 0,49; в) 0,16; г) 0,09; д) 0,48.

43. Якщо частота домінантного гена A $p=0,6$, частота рецесивного a $q=0,4$, то частота гетерозигот дорівнює: а) 0,36; б) 0,49; в) 0,16; г) 0,09; д) 0,48.

Якщо частота домінантного гена A $p=0,7$, частота рецесивного a $q=0,3$, то частота домінантних гомозигот дорівнює: а) 0,49; б) 0,36; в) 0,09; г) 0,16; д) 0,42.

44. Якщо частота домінантного гена A $p=0,7$, частота рецесивного a $q=0,3$, то частота рецесивних гомозигот дорівнює: а) 0,49; б) 0,36; в) 0,09; г) 0,16; д) 0,42.

45. Якщо частота домінантного гена A $p=0,7$, частота рецесивного a $q=0,3$, то частота гетерозигот дорівнює: а) 0,49; б) 0,36; в) 0,09; г) 0,16; д) 0,42.

46. Яка умова порушує рівновагу популяції: а) велика чисельність; б) наявність природного відбору; в) панміксія; г) повна ізоляція; д) нові мутації не виникають.

47. Фактори, які виводять популяцію з рівноваги (назвати невірну відповідь): а) відбір; б) ізоляція; в) міграція; г) мутації; д) не випадкове схрещування.

48. Яка з перерахованих формул визначає стан рівноваги популяції: а) $p^2 + q^2 = 2pq$; б) $p^2 \times q^2 = 2pq$; в) $2pq - p^2 = q^2$; г) $p^2 + q^2 = (2pq)^2$; д) $p^2 \times q^2 = (2pq : 2)^2$.

49. Який фактор з перелічених не змінює структуру популяції: а) відбір; б) мутація; в) дрейф; г) міграція; д) панміксія.

50. Генетичний вантаж це: а) схильність тварин до спадкових аномалій; б) наявність несприятливих алелів в складі гетерозигот; в) наявність в популяції летальних рецесивних гомозигот; г) наявність в популяції субвітальних рецесивних гомозигот; д) летальна дія домінантних алелів.

51. Генетичний вантаж – це: а) домінантні алелі в складі гомозигот; б) несприятливі рецесивні алелі в складі гетерозигот; в) сукупність алелів в популяції; г) сукупність генотипів в популяції; д) хромосомні аберації, що спричиняють аномалії і загибель особин.

52. Дрейф генів – це зміна частоти генів в популяції, яка виникає під дією: а) випадкового переміщення генів; б) ізоляції; в) міграції; г) природного відбору; д) штучного відбору.

53. Міграція генів відбувається шляхом (вказати неправильну відповідь): а) вибравки гірших тварин; б) ізольованого розведення популяції; в) імпорту племінного молодняка; г) пересадки ембріонів поліпшувачої породи; д) „перетасовки„ генів в популяції.

54. Успадковуваність ознаки це: а) властивість організмів зберігати свої особливості в наступних поколіннях; б) властивість організмів забезпечувати матеріальну та функціональну наступність між поколіннями; в) процес передачі спадкової інформації від одного покоління другому; г) частка спадкової мінливості в загальній фенотиповій мінливості популяції; д) кожна з наведених відповідей є неправильною.

55. Найкраще успадковуються: а) морфологічні ознаки організму; б) фізіологічні ознаки організму; в) біохімічні ознаки організму; г) ознаки продуктивності; д) ознаки відтворення.

56. Яка з названих характеристик не властива коефіцієнту повторюваності (r_w): а) характеризує генетичну обумовленість ознаки; б) є міркою верхньої межі коефіцієнта успадковуваності; в) характеризує паратипову обумовленість ознаки; г) визначає надійність поправок до ознаки; д) знаходиться в межах від 0 до +1.

57. В якому випадку у формулі для обчислення коефіцієнта успадковуваності допущена помилка: а) $h^2 = 2r_{m/o}$; б) $h^2 = r_{m/o}$; в) $h^2 = R_{m/o}$; г) $h^2 = 2r_c$; д) $h^2 = 4r_{nc}$.

58. Генераційний інтервал зменшується у с.-г. тварин і птиці в такій послідовності їх розміщення: а) врх, свині, вівці, коні, птиця; б) врх, вівці, коні, свині, птиця; в) коні, врх, свині, вівці, птиця; г) коні, врх, вівці, свині, птиця; д) коні, вівці, врх, свині, птиця.

59. Інбридинг – це парування тварин, які (назвати неправильну відповідь): а) відносяться до однієї породи; б) вирощені в однакових екологічних умовах; в) мають декількох спільних предків; г) мають спільного предка; д) належать до різних ліній.

60. Вказати неправильну відповідь: інбридинг приводить до: а) підвищення мінливості селекційної ознаки; б) зниження життєздатності нащадків; в) погіршення плодючості потомків; г) консолідації спадкових якостей потомка, на якого проведено інбридинг; д) ослаблення конституції тварин.

61. Наслідки інбридингу (назвати неправильну відповідь): а) збільшення частоти аномальних тварин; б) зниження життєздатності; в) зниження частоти гетерозигот; г) підвищення частоти гомозигот; д) покращення плодючості потомків.

62. Інбредна депресія супроводжується (вказати неправильну відповідь): а) переходом летальних генів в гомозиготний стан; б) переходом напівлетальних генів в гомозиготний стан; в) переходом рецесивних генів в гомозиготний стан; г) переходом субвітальних генів в гомозиготний стан; д) неправильна відповідь відсутня.

63. Найпростішу схему обміну інбридингу за кількістю поколінь від пробанда до загального предка запропонував: а) Шапоруж; б) Вітт; в) Заттегаст; г) Кисловський; д) Іванов.

64. Вказати правильну формулу визначення коефіцієнта гомозиготності, запропоновану Райтом у модифікації академіка Кисловського: а) $F = (0,5)^{n_1}$; б) $F = (0,5)^{n_1-1}$; в) $F = (0,5)^{n_1 + n_2}$; г) $F = (0,5)^{n_1 + n_2 - 1}$; д) $F = (0,5)^{n_1 + n_2 + 1}$.

65. Протилежним явищем відносно інбредної депресії є: а) гетерозиготність; б) домінантність; в) епістаз; г) аутбридинг; д) гетерозис.

66. Наслідки гетерозису (назвати невірну відповідь): а) зниження мінливості ознак; б) зниження витрат корму на одиницю продукції; в) підвищення ембріональної смертності; г) підвищення постембріональної життєздатності; д) підвищення продуктивності.

67. Вказати неправильну дію гетерозису: а) консолідація; б) підвищення життєздатності; в) підвищення продуктивності; г) зниження витрат корму на одиницю продукції; д) покращення лабільності.

68. Явище гетерозису не спостерігається при: а) схрещуванні близьких родичів; б) над домінуванні; в) адитивній дії генів; г) комплементарній дії генів; д) схрещуванні тварин інбредних ліній.

69. Яка дія відповідає спрямованій формі відбору: а) формує популяцію з новими параметрами; б) усуває фенотипові варіанти, які відхиляються від норми; в) спричиняє формування нових утворень; г) приводить до розчленування попередньої популяції на цілий ряд дрібних; д) об'єднує дві і більше популяцій в одну.

70. Яка дія відповідає стабілізуючій формі відбору: а) формує популяцію з новими параметрами; б) усуває фенотипові варіанти, які відхиляються від норми; в) спричиняє формування нових утворень; г) приводить до розчленування попередньої популяції на цілий ряд дрібних; д) об'єднує дві і більше популяцій в одну.

71. Яка дія відповідає дизруптивній формі відбору: а) формує популяцію з новими параметрами; б) усуває фенотипові варіанти, які відхиляються від норми; в) спричиняє формування нових утворень;

г) приводить до розчленування попередньої популяції на цілий ряд дрібних; д) об'єднує дві і більше популяцій в одну.

72. Непряма селекція це селекція: а) яка проводиться за другорядними ознаками; б) яка здійснюється за ознаками, що визначають рівень життєздатності організму; в) одночасна селекція за двома і більше селекційними ознаками; г) селекція, яка не торкається життєво важливих функцій організмів; д) яка змінює одну ознаку при здійсненні відбору за іншими ознаками.

73. Рівень індекса племінної цінності тварин тварин (ІПЦ) залежить від (зазначити невірну відповідь): а) коефіцієнта успадкованості; б) фенотипового значення ознаки пробанда; в) модифікаційної мінливості; г) рівня продуктивності ровесниць; д) коефіцієнта повторюваності ознаки.

74. Індекс племінної цінності визначається за: а) фенотипом пробанда за декількома ознаками; б) фенотипом пробанда за однією ознакою; в) фенотипом пробанда та його батьків за декількома ознаками; г) фенотипом пробанда та його батьків за однією ознакою; д) кожна відповідь невірна.

75. Селекційний індекс визначається за: а) фенотипом пробанда за декількома ознаками; б) фенотипом пробанда за однією ознакою; в) фенотипом пробанда та його батьків за декількома ознаками; г) фенотипом пробанда та його батьків за однією ознакою; д) кожна відповідь невірна.

76. ТанDEMний відбір це відбір: а) за ознаками, між якими спостерігається пряма додатня залежність; б) за ознаками, які не пов'язані зі статтю; в) це послідовний відбір за кожною ознакою; г) за комплексом ознак з урахуванням вагових коефіцієнтів пробанда та його предків; д) за комплексом ознак з урахуванням мінімальної межі відбору.

77. Відбір за незалежними рівнями, це відбір: а) за ознаками, між якими спостерігається пряма додатня залежність; б) за ознаками, які не пов'язані зі статтю; в) це послідовний відбір за кожною ознакою; г) за комплексом ознак з урахуванням вагових коефіцієнтів пробанда та його предків; д) за комплексом ознак з урахуванням мінімальної межі відбору.

78. Відбір за селекційними індексами, це відбір: а) за ознаками, між якими спостерігається пряма додатня залежність; б) за ознаками, які не пов'язані зі статтю; в) це послідовний відбір за кожною ознакою; г) за комплексом ознак з урахуванням вагових коефіцієнтів пробанда та його предків; д) за комплексом ознак з урахуванням мінімальної межі відбору.

79. При відборі за n – ю кількістю незалежних ознак ефект селекції за кожною з них буде нижчий у порівнянні з відбором за однією ознакою :

а) n разів; б) n^2 разів; в) $\sqrt{n}$ разів; г) $\frac{1}{\sqrt{n}}$ разів; д) $2n$ разів.

80. Види штучного відбору (назвати неправильну відповідь): а) дизруптивний; б) корегуючий; в) спрямований; г) стабілізуючий; д) цілеспрямований.

81. Середній розмір стад корів у природних умовах: а) 10-20; б) 30-40; в) 300-400; г) 700-900; д) 1000-2000.

82. Середній розмір стад корів у фермерських господарствах: а) 10-20; б) 30-40; в) 300-400; г) 700-900; д) 1000-2000.

83. Середній розмір стад корів у колективних господарствах (КСП): а) 10-20; б) 30-40; в) 300-400; г) 700-900; д) 1000-2000.

84. Середній розмір стад корів у державних господарствах (радгоспи, СП): а) 10-20; б) 30-40; в) 300-400; г) 700-900; д) 1000-2000.

85. Середній розмір стад корів у великих спеціалізованих господарствах: а) 10-20; б) 30-40; в) 300-400; г) 700-900; д) 1000-2000.

86. На земній кулі налічується порід ВРХ: а) 1000; б) 250; в) 400; г) 560; д) 600.

87. На земній кулі налічується порід коней: а) 1000; б) 250; в) 400; г) 560; д) 600.

88. На земній кулі налічується порід свиней: а) 1000; б) 250; в) 400; г) 560; д) 600.

89. На земній кулі налічується порід птахів: а) 1000; б) 250; в) 400; г) 560; д) 600.

90. На земній кулі налічується порід овець: а) 1000; б) 250; в) 400; г) 560; д) 600.

91. В господарствах України розводять порід ВРХ: а) 34; б) 8; в) 10; г) 12; д) 4.

92. В господарствах України розводять порід свиней: а) 34; б) 8; в) 10; г) 12; д) 4.

93. В господарствах України розводять порід коней: а) 34; б) 8; в) 10; г) 12; д) 4.

94. В господарствах України розводять порід птахів: а) 34; б) 8; в) 10; г) 12; д) 4.

95. В господарствах України розводять порід кролів: а) 34; б) 8; в) 10; г) 12; д) 4.

ДОДАТКОВІ ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ

1. У якому стадії корів можна проводити добір за фенотипом, якщо коефіцієнти успадковуваності за надоєм складають: а) $h^2=0,01$; б) $h^2=0,08$; в) $h^2=0,26$; г) $h^2=0,80$; д) $h^2=0,60$.
2. При якій ступені комплексного інбридингу в родоводі про банди батьки будуть внучкою і батьком? а) II, IV - III, III; б) III - IV; в) III - I; г) I - III; д) IV - I.
3. При якому значенні коефіцієнта гомозиготності буде більш тісний інбридинг: а) 0,125 %; б) 12,5 %; в) 6,2 %; г) 25 %; д) 0,16 %.
4. В якому випадку буде помірний інбридинг: а) II - II; б) I - III; в) III - III; г) V - VI; д) IV - IV.
5. Як називається напрямок на одержання високопродуктивних гібридів першого покоління: а) кросбридинг; б) інбридинг; в) аутбридинг; г) віддалена гібридизація; д) промислове схрещування.
6. Як називається зворотний прояв кровозмішування: а) інbredна депресія; б) генетичний вантаж; в) гетерозис; г) гібридизація; д) добір.
7. Як називається значний гетерозис першого покоління тварин, одержаний штучно: а) репродуктивний; б) соматичний; в) пристосувальний (адаптивний); г) істинний; д) надмірний.
8. Яка із гіпотез повністю пояснює природу гетерозису: а) домінування; б) над домінування; в) летальних генів; г) генетичного балансу; д) такої гіпотези та теорії поки що немає.
9. Яким типом мінливості можна керувати, створюючи необхідні умови середовища, з метою підвищення продуктивності тварин: а) модифікаційна; б) мутаційна; в) комбінаційна; г) корелятивна; д) невизначена.

ОБОВ'ЯЗКОВІ ТА ДОДАТКОВІ ЗАДАЧІ

САМОСТІЙНА РОБОТА 1. ВИЗНАЧЕННЯ ЧАСТОТИ ФЕНОТИПІВ, ГЕНОТИПІВ ТА АЛЕЛІВ ПОПУЛЯЦІЇ

1. В панміктичній популяції доля особин АА дорівнює 0,81. Яка частина повинна бути гетерозиготною Аа? Обчислити це, використовуючи формулу Харді-Вайнберга. Якщо популяція налічує 800 особин, то скільки буде тварин з різними генотипами: АА, Аа і аа?

2. Вивчаючи поширення безвухості в популяції каракульських овець, дослідник встановив наступне співвідношення генотипів: 729АА+111Аа+4аа. Чи відповідає це співвідношення теоретично очікуваному, розрахованому за формулою Харді-Вайнберга?

3. У ВРХ гідроцефалія (водянка головного мозку) призводить до смерті телят на 2-3 день життя. Хвороба обумовлена дією аутосомного рецесивного гену. На одній із ферм із 600 народжених телят 3 загинули від гідроцефалії. Визначити кількість телят-носіїв гену даної хвороби.

4. У ВРХ суцільне забарвлення (ген С) домінує над рябим (ген с). В популяції нараховується 940 голів, 705 рябих і 235 з суцільним забарвленням. Визначити частоти генотипів і частоти генів С і с.

5. У ВРХ чорна масть (ген В) домінує над червоною (ген в). В популяції 850 тварин, 799 чорних і 51 червона особина. Визначити частоти фенотипів, генів А і а і структуру популяції за генотипами.

6. У ВРХ шортгорнської породи був встановлений наступний розподіл за мастю: 4169 червоних (RR), 3780 чалих (Rr) і 756 білих (rr) особин. Визначити частоти генів R і r і теоретично очікуване, згідно формулі Харді-Вайнберга, співвідношення генотипів.

7. Ангідрія (відсутність райдужної оболонки) успадковується як домінантна ознака й трапляється з частотою 1/10000. Визначити частоту гомозигот за рецесивним геном. Яка ймовірність дії гену ангідрії в наступному поколінні?

8. У популяції собак виявлено 245 тварин коротконогих і 24 з нормальними ногами. Короткі ноги у собак - домінантна ознака (А),

нормальна довжина ніг – рецесивна (а). Визначте частоту алелів А і а та генотипів АА, Аа, аа в цій популяції.

9. Контрактура м'язів у ВРХ обумовлена аутосомним рецесивним геном с. У народжених телят ноги зігнуті в суглобах і нерухомі. В стаді з народжених 376 телят за рік у 9 була контрактура м'язів. Визначити частоту захворювання в стаді. Визначити частоти генів С і с.

10. Обчислити частоти генотипів АА, Аа і аа (у %), якщо особини з рецесивним гомозиготним генотипом складають у популяції 1 %.

11. У ВРХ карликовість (ахондроплазія) обумовлена рецесивним аутосомним геном а, його алель А контролює нормальний розвиток організму. В стаді чорно-рябої худоби із 820 телят 2 були карликовими. Які частоти генів А і а? Скільки гетерозиготних особин? Яка частота карликових телят очікується в наступному поколінні при умові вільного схрещування?

12. У ВРХ захворювання порфірією обумовлене рецесивним геном р. В стаді з поголів'ям 1120 тварин шортгорнської породи виявлено 40 тварин з порфірією. Яка частота генів Р і р? Яка частота гетерозигот? Яка вірогідність появи хворих тварин в наступному поколінні при умові вільного парування?

13. Рецесивний аутосомний летальний ген викликає параліч задніх ніг. У червоної датської породи при обстеженні виявлено 234 теляти з паралічем задніх ніг і 1634 нормальних. Яка частота нормальних, хворих і носіїв хвороби очікується при спарюванні гетерозиготних тварин?

14. Альбінізм успадковується як аутосомна рецесивна ознака. У кролів хвороба зустрічається з частотою 1 : 20 000. Визначити частоту гену альбінізму та частоту гетерозигот в популяції.

15. У популяції є три генотипи за аутосомним геном у співвідношенні 9 АА : 6 Аа : 1 аа. Яка частота домінантного та рецесивного алелів? Чи знаходиться ця популяція у стані генетичної рівноваги? Відповідь підтвердити розрахунками.

16. У популяції частота ознаки, обумовленої аутосомно-рецесивним геном, дорівнює 0,25. Яка частота домінантного і рецесивного генів? Яка частота гомозиготних носіїв домінантного алеля?

17. Частота тварин у популяції, що мають аутосомну рецесивну ознаку, дорівнює 0,04. Визначити частоти домінантного і рецесивного генів. Яка частота гетерозигот у даній популяції?

18. Популяція нараховує 400 особин, розподіл за генотипами наступний: AA – 20, Aa – 120, aa – 260. Визначити частоти генів та генотипів.

19. Група особин складається із 30 гетерозигот. Обчислити частоти домінантного і рецесивного алелів.

20. У стаді великої рогатої худоби 49% тварин червоної масті (рецесивні гомозиготи) і 51% чорної масті. Скільки відсотків гомо- і гетерозиготних тварин у цьому стаді?

САМОСТІЙНА РОБОТА 2. ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНОЇ РІВНОВАГИ ДЛЯ ОДНІЄЇ ПАРИ ГЕНІВ

Скласти схему схрещування, визначити співвідношення фенотипів і провести статистичну оцінку різниці між фактичним розподілом особин різних фенотипів і теоретично очікуваним, застосувавши критерій χ^2

1. Від схрещування гетерозиготних сірих баранів з гетерозиготними сірими матками одержано 158 сірих та 48 чорних ягнят.

2. Схрещували F₁, які походили від свиноматок миргородської та кнурів великої білої породи. Одержано 680 білих поросят і 204 чорно-рябих.

3. Від схрещування чистопородного рогатого бугая герефордської породи з помісними шутими гетерозиготними коровами, які походять від шutih абердин-ангуських і рогатих швіцьких корів, одержано 24 рогатих і 32 шutih телят.

4. Схрещували між собою F1 від довгошерстих ангорських кролематок і самців породи шиншила. Одержано 86 короткошерстих і 34 довгошерстих кроленят.

5. Від схрещування гетерозиготних курок, які мали трояндоподібний гребінь, з такими ж півнями, одержано 215 курчат з трояндоподібним і 64 курчати простим гребенем.

6. Від схрещування гетерозиготних сірих кролів з білими одержано 130 сірих і 148 білих кроленят.

7. Схрещували свиноматок великої білої породи (стоячі вуха) з помісними хряками (ландрас х велика біла), які мали звислі вуха. Одержано 85 поросят із стоячими та 270 поросят зі звислими вухами.

8. Від схрещування між собою корів і бугаїв червоної масті з білими плямами, які походять від симентальських маток і бугаїв червоної степової породи, одержано 27 червоно-рябих телят, 43 червоних з білими плямами і 20 червоних телят.

9. Схрещували корів червоної масті з білими плямами (помісі: симентал х червона степова) з бугаями симентальської породи червоно-рябої масті. Одержали 24 червоно-рябих і 17 червоних з білими плямами телят.

10. При схрещуванні довговухих овець з безвухими баранами всі потомки в F1 мають короткі вуха. Від схрещування F1 між собою одержано 37 безвухих, 50 довговухих та 95 коротковухих ягнят.

11. Від схрещування курок з нормальним оперенням з кучерявими півнями одержано курча: 179 – кучерявих, 398 – слабо кучерявих, 187 – з нормальним оперенням.

12. Від схрещування безрогого гетерозиготного козла з рогатими козами одержано 18 рогатих і 13 безрогих козенят.

13. При схрещуванні норок з темним забарвленням хутра з білими норками одержують норок кохінурового забарвлення (світлі з темним хрестом на спині). Від схрещування кохінурових норок F1 з білими норками одержано 52 білих і 68 кохінурових потомків.

14. Від схрещування гетерозиготних сірих овець між собою одержано 48 сірих і 53 чорних ягнят.

15. Від схрещування гетерозиготних сірих кролів між собою одержано 240 сірих і 78 білих кроленят.

16. Від схрещування гетерозиготних помісних свиней (велика біла х ландрас) зі звислими вухами між собою одержано 102 поросяти із стоячими і 121 зі звислими вухами.

17. Від схрещування гетерозиготних чорно-рябих корів і бугаїв голштинської породи між собою одержали 73 чорно-рябих і 22 червоно-рябих телят.

18. Від схрещування гетерозиготних коротковухих баранів з гомозиготними безвухими вівцями одержано 76 коротковухих і 106 безвухих ягнят.

19. Від схрещування гетерозиготних слабо кучерявих курок з кучерявими півнями одержано 217 слабо кучерявих курчат і 258 кучерявих.

20. Від схрещування безрогих гетерозиготних кіз F1 з такими ж козами було одержано 78 безрогих і 28 рогатих козлят.

САМОСТІЙНА РОБОТА 3. ОБЧИСЛЕННЯ ЕФЕКТУ СЕЛЕКЦІЇ В ПОПУЛЯЦІЯХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТВАРИН

Провести прогнозування ефекту селекції в молочному стаді по одній із трьох ознак за покоління та за один рік. Матеріалом для виконання роботи є інформація на 25 корів-первісток чорно-рябої породи та їх матерів приватної агрофірми “Єрчики” Житомирської області.

Результати представити у вигляді наведених таблиць.

Якщо h^2 відхиляється від біологічно можливої межі більше, ніж на 0,1, або має від’ємне значення, то для визначення ефекту селекції слід користуватися його середніми показниками:

надій – 0,3	(0,2 – 0,4)
вміст жиру – 0,5	(0,4 – 0,6)
молочний жир – 0,4	(0,3 – 0,5)

1. Результати порівняння Д-М.

Показники, одиниці виміру	Дочки (M ₁)	Матері (M ₂)
Середня арифметична (M)		
Стандартне відхилення (σ)		
Помилка середньої арифметичної (m)		
Різниця Д – М (d)		
Помилка різниці (m _d)		
Критерій Стюдента (t _d)		
Ймовірність (P)		
Коефіцієнт кореляції, г д/м		
Коефіцієнт успадкованості (h ² = 2г д/м)		

2. Результати селекції дочок при різній інтенсивності відбору

Показники, одиниці виміру	Частка відбору (p)				
	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5
Інтенсивність відбору (i)	0,195	0,350	0,498	0,645	0,798
Селекційний диференціал (SD = σ · i)					
Селекційний ефект за покоління: (R = SD · h ²)					
Селекційний ефект за 1 рік $R_{\ell} = \frac{R}{\ell}$, (ℓ = 5)					
Віддаль до ординати (u)	- 1,28	- 0,84	-0,52	-0,25	0,00
Мінімальні вимоги до відбору тварин (V min = M + u · σ)					
Очікувана продуктивність дочок M _д = M + R					

Зробити висновки:

1. Різноманітність ознак у дочок і матерів.
2. Як передається ознака дочкам? Який метод селекції потрібно застосовувати, щоб підвищити її ефективність.
3. Дати аналіз таблиці 2. Як змінюється ефект селекції, мінімальні вимоги та очікувана продуктивність дочок із збільшенням тиску відбору ?

Основні біометричні формули:

- середня арифметична: $M = \frac{\sum v}{n}$

- помилка середньої арифметичної: $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$

- середнє квадратичне відхилення: $\sigma = \sqrt{\frac{c}{n-1}}$

- дисперсія: $C = \sum v^2 - \frac{(\sum v)^2}{n}$

- різниця середніх арифметичних: $d = M_1 - M_2$

- помилка різниці: $md = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$

- достовірність різниці: $td = \frac{d}{md}$

- коефіцієнт кореляції: $r = \frac{\sum xy - \frac{\sum x \sum y}{n}}{\sqrt{C_x C_y}}$

- коефіцієнт успадкованості: $h^2 = 2 \times r$

Варіанти

В. №	Номери корів	Ознака	В. №	Номери корів	Ознака	В. №	Номери корів	Ознака
1	1-25	Надій	11	1-25	% жиру	21	1-25	Мол.жир
2	26-50	Надій	12	26-50	% жиру	22	26-50	Мол.жир
3	51-75	Надій	13	51-75	% жиру	23	51-75	Мол.жир
4	76-100	Надій	14	76-100	% жиру	24	76-100	Мол.жир
5	101-125	Надій	15	101-125	% жиру	25	101-125	Мол.жир
6	126-150	Надій	16	126-150	% жиру	26	126-150	Мол.жир
7	151-175	Надій	17	151-175	% жиру	27	151-175	Мол.жир
8	176-200	Надій	18	176-200	% жиру	28	176-200	Мол.жир
9	201-225	Надій	19	201-225	% жиру	29	201-225	Мол.жир
10	226-250	Надій	20	226-250	% жиру	30	226-250	Мол.жир

Вихідні дані

№ п/п	О з н а к а					
	Надій, кг (<i>H</i>)		Жирномолочність, % (% <i>Ж</i>)		Молочний жир, кг (<i>МЖ</i>)	
	Дочки	Матері	Дочки	Матері	Дочки	Матері
1	2	3	4	5	6	7
1	3271	3938	3,7	3,6	121	142
2	6677	3346	3,64	4,53	243	152
3	5081	2906	3,66	3,86	186	112
4	2842	3783	3,7	3,6	105	136
5	6354	3588	3,6	3,93	229	141
6	5228	3080	3,58	4,65	187	143
7	5575	3037	3,52	3,59	196	109
8	4732	3171	3,66	3,82	173	121
9	5949	4115	3,56	3,85	212	158
10	5219	3490	3,68	3,59	192	125
11	3558	3355	3,79	4,04	135	136
12	5887	2690	3,6	4,74	212	128
13	4221	4023	3,79	3,88	160	156
14	6529	2752	3,49	3,95	228	109
15	4615	3267	3,66	3,89	169	127
16	5742	3297	3,66	3,79	210	125
17	4014	3611	3,65	3,85	147	139
18	3274	4900	3,97	3,68	130	180
19	4828	3671	3,57	3,78	172	139
20	4372	3837	3,64	3,69	159	142
21	2833	3624	3,97	3,67	112	133
22	4754	3665	4,18	3,76	199	138
23	4422	4914	3,75	3,87	166	190
24	4442	4062	3,68	3,83	163	156
25	3354	3628	4,9	3,66	164	133
26	4219	3254	3,9	3,76	165	122
27	5548	3679	4,23	3,76	235	138
28	4924	3379	3,7	3,7	182	125
29	5907	3573	3,39	3,8	200	136
30	5682	3690	4,16	4	236	148
31	4589	3714	4,41	3,98	202	148
32	7269	2687	3,75	4,96	273	133
33	7385	3116	3,91	3,93	289	122

N_0 n/n	2 (H-Д)	3 (H-M)	4 (%Ж-Д)	5 (%Ж-M)	6 (МЖ-Д)	7 (МЖ-M)
34	6561	3078	3,73	4,27	245	131
35	3696	3912	4,31	3,92	159	153
36	4498	3199	3,78	3,9	170	125
37	3696	3199	4,31	3,9	159	125
38	6412	4882	4,08	3,73	262	182
39	5936	3806	4,04	3,92	240	149
40	5781	3402	3,9	3,82	225	130
41	5444	3155	3,73	3,58	203	113
42	5378	2900	3,9	3,92	210	114
43	5781	2655	3,96	4,26	229	113
44	5027	3245	4,45	3,97	224	129
45	5948	3017	3,84	3,86	228	116
46	6354	3077	3,98	3,8	253	117
47	4622	3281	3,6	3,96	166	130
48	6076	2714	4,22	3,63	256	99
49	5930	2922	4,08	3,75	242	110
50	6429	3908	3,25	3,92	209	153
51	4845	3840	4,08	3,83	198	147
52	4256	3878	3,96	3,85	169	149
53	4680	3316	3,96	3,7	185	123
54	2816	3316	3,3	3,7	93	123
55	6735	3181	3,65	3,88	246	123
56	3727	2997	3,96	3,6	148	108
57	3845	2522	4,12	3,8	158	96
58	3600	2522	4,09	3,8	147	96
59	4641	2997	3,73	3,6	173	108
60	3648	2997	4,99	3,6	182	108
61	4818	4028	4,52	3,6	218	145
62	3391	2885	4,03	3,81	137	110
63	3700	3690	4,32	4	160	148
64	5450	2949	3,38	3,88	184	114
65	4589	4316	3,82	3,6	175	155
66	3721	3878	4,24	3,85	158	149
67	4405	3706	4,16	3,7	183	137
68	4271	3706	4,17	3,7	178	137
69	3956	3706	3,87	3,7	153	137

<i>№ n/n</i>	<i>2 (H-Д)</i>	<i>3 (H-M)</i>	<i>4 (%Ж-Д)</i>	<i>5 (%Ж-M)</i>	<i>6 (МЖ-Д)</i>	<i>7 (МЖ-M)</i>
70	4161	4455	4,67	3,4	194	151
71	5087	4455	4,41	3,4	224	151
72	4097	3332	4,1	3,7	168	123
73	4428	3402	3,87	3,9	171	133
74	4654	3900	4,3	3,7	200	144
75	4426	3678	4,08	4,2	181	154
76	3531	3731	3,82	3,6	135	134
77	5931	4448	3,44	4,2	204	187
78	4544	2880	3,91	4,6	178	132
79	3647	4846	3,36	3,5	123	170
80	5383	4346	3,18	3,6	171	156
81	5651	3365	4,3	4,9	243	165
82	6069	2125	3,7	4	225	85
83	4783	2267	3,63	3,7	174	84
84	6810	2267	4,28	3,7	291	84
85	5426	4228	3,49	3,4	189	144
86	4846	3402	3,87	3,9	188	133
87	3309	3402	3,84	3,9	127	133
88	5575	2997	3,57	3,6	199	108
89	5128	5041	3,62	4,6	186	232
90	4121	3245	3,39	3,97	140	129
91	5507	3453	4,61	4,7	254	162
92	4363	3690	3,69	4	161	148
93	3553	3077	3,37	3,8	120	117
94	5785	4400	3,69	4,4	213	194
95	3977	4004	4,36	4,4	173	176
96	5689	3783	3,95	3,6	225	136
97	6926	3783	4,04	3,6	280	136
98	4014	4023	3,96	3,88	159	156
99	5649	3164	4,16	3,9	235	123
100	4759	3164	4,6	3,9	219	123
101	3882	3317	4,08	3,8	158	126
102	4199	4448	4,24	4,2	178	187
103	4289	4316	3,87	3,6	166	155
104	6783	7214	4,08	3,8	277	274
105	6107	4229	3,82	4,2	233	178

N_0 n/n	2 (H-D)	3 (H-M)	4 (%Ж-Д)	5 (%Ж-М)	6 (МЖ-Д)	7 (МЖ-М)
106	5646	2976	3,57	4,2	202	125
107	4290	5067	4,13	3,9	177	198
108	3900	2532	4,59	3,9	179	99
109	3030	3397	3,43	3,3	104	112
110	8818	4074	3,71	3,8	327	155
111	7333	3953	4,88	3,8	358	150
112	7315	4597	3,48	3,9	255	179
113	6899	3611	4,34	4,5	299	163
114	3319	3527	5,04	3,5	167	123
115	5257	3527	3,9	3,5	205	123
116	7393	4244	3,69	3,8	273	161
117	4143	3718	4,22	3,7	175	138
118	4737	3144	4,07	4	193	126
119	5918	4309	4,23	3,9	250	168
120	3372	6148	4,46	3,8	150	234
121	7353	3144	3,28	4	241	126
122	6880	4607	3,42	3,60	235	166
123	7662	7388	3,93	4,5	301	332
124	4887	4633	3,73	3,7	182	171
125	5058	2853	3,7	3,9	187	111
126	7973	7264	3,63	3,9	289	283
127	7353	4707	3,24	3,84	238	181
128	4844	4482	4,24	3,76	205	169
129	6740	4589	4,06	4,6	274	211
130	6361	5280	3,91	3,9	249	206
131	6256	5902	3,48	3,9	218	230
132	7995	7085	3,36	3,8	269	269
133	8143	4707	3,43	3,72	279	175
134	8056	6980	3,57	3,8	288	265
135	5425	5339	3,78	4	205	214
136	7301	3998	3,77	4,3	275	172
137	4951	3408	3,54	3,6	175	123
138	5390	4599	3,85	4	208	184
139	6237	5078	4,04	3,8	252	193
140	5097	5426	3,98	3,2	203	174
141	4814	4680	3,67	3,9	177	183

<i>№ n/n</i>	<i>2 (H-Д)</i>	<i>3 (H-M)</i>	<i>4 (%Ж-Д)</i>	<i>5 (%Ж-M)</i>	<i>6 (МЖ-Д)</i>	<i>7 (МЖ-M)</i>
142	6583	5765	4,19	4,1	276	236
143	6045	4772	4,07	3,9	246	186
144	6933	5255	3,46	3,9	240	205
145	6034	7646	3,74	3,8	226	291
146	4518	4988	3,75	4,7	169	234
147	5226	5373	3,33	3,6	174	193
148	6485	5419	3,81	4	247	217
149	7412	5366	3,68	3,7	273	199
150	5796	5276	4,19	4,3	243	227
151	7194	5327	3,75	3,8	270	202
152	5867	4146	4,01	3,7	235	153
153	6726	4918	3,62	4	243	197
154	6190	4829	3,55	4,3	220	208
155	6103	3841	3,72	3,7	227	142
156	5245	6406	3,89	3,8	204	243
157	5340	5051	3,75	3,6	200	182
158	7703	6306	3,38	4,2	260	265
159	6169	6839	4,48	3,9	276	267
160	5902	5079	4,54	4	268	203
161	5991	5663	3,82	3,8	229	215
162	5090	4277	4,74	4,4	241	188
163	4069	2707	4,12	3,7	168	100
164	7752	4355	3,71	4	288	174
165	4232	3365	4,21	4,9	178	165
166	5761	2916	3,82	3,6	220	105
167	6087	5195	4,61	4,9	281	255
168	5674	3803	3,93	4	223	152
169	6046	4810	3,61	4,1	218	197
170	7256	4782	3,57	3,9	259	186
171	6767	3771	3,86	3,9	261	147
172	5527	4464	3,99	5,1	221	228
173	7695	4952	3,97	3,7	305	183
174	6929	5144	3,84	4,3	266	221
175	3947	4188	3,89	4,4	154	184
176	7146	5554	4,09	3,9	292	217
177	6175	5121	3,5	3,8	216	195

N_0 n/n	2 (H-Д)	3 (H-M)	4 (%Ж-Д)	5 (%Ж-M)	6 (МЖ-Д)	7 (МЖ-M)
178	5712	5346	3,63	4,4	207	235
179	4756	3455	3,78	3,7	180	128
180	4222	5396	3,85	4,2	163	227
181	4544	4823	4,43	4,2	201	203
182	4343	4846	4	3,5	174	170
183	4968	3862	3,38	3,8	168	147
184	8261	4367	4,24	3,85	350	168
185	6279	3839	4,32	3,7	271	142
186	7112	4630	4,04	4,3	287	199
187	3593	4508	3,51	3,76	126	169
188	7392	4762	3,98	4	294	190
189	5201	4263	4,29	3,77	223	161
190	7411	4182	4,12	3,76	305	157
191	6844	4592	3,97	3,78	272	174
192	5844	4619	3,88	3,8	227	176
193	7165	3757	3,44	3,6	246	135
194	4935	3011	4,24	3,7	209	111
195	6792	4406	3,5	4	238	176
196	5369	4800	4,04	3,8	217	182
197	5195	3783	3,99	3,6	207	136
198	6310	4318	3,99	3,6	252	155
199	6703	3870	3,63	3,8	243	147
200	4631	2700	3,21	4,1	149	111
201	5506	4445	3,66	4,4	202	196
202	4512	4448	3,85	4,2	174	187
203	4857	4538	4,44	3,9	216	177
204	8519	4214	3,74	3,7	319	156
205	4787	5678	3,54	3,8	169	216
206	6576	4142	4,48	3,7	295	153
207	6114	2795	4,37	4	267	112
208	4290	3643	3,79	4,4	163	160
209	6278	3974	3,62	4,1	227	163
210	6288	5831	3,77	3,8	237	222
211	5802	4104	3,37	3,8	196	156
212	6276	4511	3,99	3,8	250	171
213	4204	4010	4,52	4,8	190	192

№ n/n	2 (H-Д)	3 (H-M)	4 (%Ж-Д)	5 (%Ж-М)	6 (МЖ-Д)	7 (МЖ-М)
214	4972	2976	4,47	4,2	222	125
215	4732	3164	3,69	3,9	175	123
216	5460	4345	4	3,6	218	156
217	6323	2985	4,51	3,8	285	113
218	7212	4400	3,34	4,4	241	194
219	4728	1582	3,15	4,1	149	65
220	5737	4066	3,75	3,9	215	159
221	6060	4584	4,77	3,7	289	170
222	5718	4430	3,68	3,4	210	151
223	5056	4461	3,55	3,6	179	161
224	7726	3897	3,35	3,6	259	140
225	5191	4455	3,59	3,4	186	151
226	5410	4716	4,21	4,2	228	198
227	5623	2522	3,63	3,8	204	96
228	5664	3541	3,3	3,4	187	120
229	5822	3408	3,99	3,6	232	123
230	5095	3824	4,3	3,7	219	141
231	4246	4427	4,57	3,6	194	159
232	4574	5672	3,91	3,7	179	210
233	5784	2702	4,44	4,4	257	119
234	5562	3014	3,89	4,2	216	127
235	5020	4568	4,23	4	212	183
236	6232	4083	3,81	3,7	237	151
237	7185	4445	4,69	4,4	337	196
238	5280	2306	3,54	4	187	92
239	6373	4070	3,63	3,5	231	142
240	6034	5051	3,84	3,6	232	182
241	6106	4339	3,86	3,7	236	161
242	5878	4610	4,19	4,8	246	221
243	5369	3317	4,18	3,8	224	126
244	6325	4814	3,69	3,8	233	183
245	5924	2776	3,01	4,8	178	133
246	6167	3408	4,3	3,9	265	133
247	5899	4461	3,7	3,6	218	161
248	5637	3663	4,05	4,1	228	150
249	5185	4691	3,52	3,9	183	183
250	4423	6196	4,4	4,2	195	260

САМОСТІЙНА РОБОТА 4. ДИСПЕРСІЙНИЙ АНАЛІЗ

Ознайомитись з умовою задачі, визначити тип дисперсійного комплексу і розрахувати показник сили впливу фактора (η_x^2), критерій вірогідності (F) та рівень імовірності (P).

1. На чотирьох групах свиноматок, по 5 голів у кожній, вивчали вплив вмісту перетравленого протеїну в раціоні на їх багатоплідність:

1 гр.	норма	8,9,10,9,8 поросят
2 гр.	норма + 5%	7, 11, 11, 9, 10 поросят
3 гр.	норма + 10%	9, 10, 11, 10, 12 поросят
4 гр.	норма +15%	9,9,12,12,13

Визначити долю впливу білкової добавки на багатоплідність свиноматок.

2. Вивчали вплив віку корів на живу масу телят при народженні (кг):

Вік матерів	25-30 міс.	37, 30, 32, 35, 31, 32
Вік матерів	31-36 міс.	34, 40, 38, 31, 32, 35
Повновікові матері		38, 40, 35, 42, 36, 43

Чи впливає вік матерів на живу масу телят при народженні?

3. Від трьох бугаїв герефордської породи одержали по 10 телиць, жива маса яких у віці 6 місяців становила (кг):

Клевер 874	178	186	174	162	216	230	165	187	164	162
Жемчуг 191	146	185	192	166	176	179	177	178	186	168
Гром 325	199	210	187	199	175	200	205	207	198	176

Визначити долю впливу бугаїв на живу масу їх дочок у віці 6 місяців.

4. Визначити долю впливу добавки вітаміну Е в раціоні бугаїв на об'єм еякуляту (мл):

Контрольна група	3,5	3,0	3,9	3,6	2,9
Дослідна група	3,7	4,8	5,3	4,7	5,0

5. Вміст гемоглобіну в крові корів різних порід (г/100 мл):

Чорно-ряба	8,5	9,4	9,0	9,3	9,1	9,6
Червона степова	8,9	9,1	9,4	9,2	8,0	9,9
Симентальська	9,2	9,9	10,1	10,4	9,2	10,6
Бура карпатська	11,6	10,9	12,1	11,4	12,5	12,9

Чи впливають породні особливості на вміст гемоглобіну в крові корів?

6. Кількість еритроцитів у крові корів різних порід (млн./мл):

Чорно-ряба	5,4	5,2	5,9	5,0	5,6	5,1
Червона степова	5,8	5,0	5,9	6,1	5,8	5,4
Симентальська	6,4	5,9	6,7	7,0	6,9	7,1
Бура карпатська	7,2	7,4	7,1	6,9	7,5	7,2

Чи впливають породні особливості на кількість еритроцитів у крові корів?

7. Вивчали великоплідність свиноматок різного віку (кг):

1 опорос	0,9	1,1	1,0	1,0	1,0
2 опорос	1,1	1,1	1,3	1,2	1,1
3 опорос	1,0	1,3	1,4	1,2	1,3

Визначити долю впливу віку свиноматок на їх великоплідність.

8. Маса плодів на 60-й день ембріонального періоду у чистопородних свиней породи ландрас та їх помісей з великою білою породою становила, г:

Ландрас	124,0	117,9	138,5	127,5	135, 0	122,2
Помісі	146,0	142, 5	135,2	150,0	155,0	137,2

Чи впливає порода на масу плодів?

9.Визначити долю впливу породи свиней на живу масу поросят при відлученні (кг):

Велика біла	16,7	17,5	18,3	17,4	18,6
Ландрас	17,8	19,5	21,0	18,4	20,9
Уельська	18,3	18,7	19,3	20,6	21,2
Дюрок	14,5	15,0	16,2	15,1	14,9

10. Кількість лейкоцитів у крові телят різного віку, (тис./мкл):

1 день	10,5	10,8	10,4	9,7	11,6	11,0
2 тижні	9,4	8,7	9,5	9,8	8,9	9,1
1 місяць	9,1	9,0	8,6	8,2	9,4	9,0

Визначити долю впливу віку телят на кількість лейкоцитів у крові.

11. Річні надої корів різних отелів, кг:

1 отел	2920	3065	3146	2740	3095	2970
2 отел	3250	3150	3215	2901	3605	2801
3 отел	3400	3400	3965	3605	3904	3211
4 отел	3805	3720	4209	4215	4209	3916
5 отел	4280	3960	4640	4235	4742	4113

Чи впливає кількість отелів на річні надої корів?

12. При опроміненні мишей рентгенівськими променями одержали такі дані про їх плодючість(гол.):

Контроль	10	11	12	10	12
Доза 100 р	7	9	10	8	9
Доза 200 р	6	7	4	9	5

Чи впливає опромінення на плодючість мишей?

13. Вивчали великоплідність свиноматок різного віку (кг):

1 опорос	0,9	1,1	1,0	1,0	1,0
2 опорос	1,1	1,1	1,3	1,2	1,1
3 опорос	1,0	1,3	1,4	1,2	1,3

Визначити долю впливу віку свиноматок на їх великоплідність.

14. Кількість еритроцитів у крові телят різного віку (млн./мл):

1 день	9,94	9,98	10,16	11,42	10,86	9,80
2 тижні	8,31	8,41	7,96	8,94	9,01	7,65
1 місяць	8,32	7,86	7,92	8,09	8,56	7,82

Визначити долю впливу віку телят на кількість еритроцитів у крові.

15. Від трьох бугаїв герефордської породи одержали по 10 телиць, жива маса яких у віці 6 місяців становила (кг):

Клевер 874	394	398	397	410	408	380	357	373	352	356
Жемчуг 191	350	368	372	363	356	345	356	367	344	367
Гром 325	399	420	397	399	400	415	415	418	403	413

Визначити долю впливу бугаїв на живу масу їх дочок у віці 6 місяців.

16. Потомство гібридних щурів вирощувалось під самками різних генотипів (лінії А, В, С, D) і у віці 28 днів мало такі показники живої маси (г):

Лінія А	62	68	64	65	60	60	52	49	48	37	36	68	59	58	54
Лінія В	55	42	60	51	65	62	64	62	56	70	67	60	53	56	62
Лінія С	53	62	50	53	57	59	47	53	40	46	61	55	56	45	57
Лінія D	42	54	61	48	40	51	41	50	44	55	45	52	53	42	54

Який вплив генотипових особливостей самок-годувальниць на ріст щуренят?

17. Маса плодів на 60-й день ембріонального періоду у чистопородних свиней породи ландрас та їх помісєй з великою білою породою становила, г:

Ландрас	2,91	2,05	2,52	2,72	2,27	3,21
Помісі	1,70	1,70	2,33	2,12	2,28	1,90

Чи впливає порода на розвиток нирок у плодів?

18. Вивчити вплив добавки у раціон трав'яного борошна на багатоплідність свиноматок великої білої породи (гол.):

1 гр.	раціон без трав'яного борошна	9, 12, 10 поросят
2 гр.	15% у структурі раціону трав'яного борошна	10,13, 11поросят
3 гр.	25% у структурі раціону трав'яного борошна	12, 11, 13поросят

19. Визначити силу та вірогідність рівня протейну в раціонах підсисних свиноматок породи ландрас на їх молочність (визначається за живою масою приплоду в 21-денному віці (кг)):

1 гр.	норма	70	72	74	80	64	71	65	82	74	68
2 гр.	нижче норми на 15%	70	64	60	76	58	54	65	62	70	67
3 гр.	вище норми на 15%	81	70	72	74	71	80	68	65	86	74

20. Вивчали вміст загального білірубіну в сироватці крові корів при різних захворюваннях (кмоль/л):

Інфекційна анемія	17,4	11,6	18,3	16,1	19,2
Контагіозна плевропневмонія	14,2	15,6	16,4	21,2	17,0
Лептоспіроз	18,2	14,6	11,2	18,9	17,4
Хронічний гепатит	21,9	27,3	19,8	25,6	30,2
Здорові	2,4	3,9	2,1	4,6	6,2

Чи впливає стан здоро'я на вміст загального білірубіну в сироватці крові корів?

МЕТОДИКА ТА ПРИКЛАДИ РОЗВ'ЯЗАННЯ ТИПОВИХ ЗАДАЧ

ВИЗНАЧЕННЯ ЧАСТОТИ ФЕНОТИПІВ, ГЕНОТИПІВ ТА АЛЕЛІВ ПОПУЛЯЦІЇ

При розв'язуванні задач даного типу необхідно визначити частоти гомозиготних (AA , aa) або гетерозиготних (Aa) генотипів у першому поколінні, або, навпаки, за ймовірністю (або абсолютною кількістю) особин з даними генотипами (або генотипом) визначити у долях одиниці (або у відсотках) їхні частоти після встановлення рівноваги у популяції. При рішенні задач цього типу використовують два рівняння:

1. Обчислення частот фенотипів в популяції:

$$f = \frac{n}{N}, \text{ де}$$

n – число особин з даним фенотипом,

N – загальне число особин,

f – частота

2. Обчислення частоти генів і генотипів двохалельної системи (кодомінантне успадкування):

$$P^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1 \quad (\text{формула Харді-Вайнберга})$$

$$P_A = \frac{2n_1 + n_3}{2(n_1 + n_2 + n_3)}; \quad q_a = \frac{2n_2 + n_3}{2(n_1 + n_2 + n_3)}, \text{ де}$$

n_1 – число особин з генотипом AA

n_2 – число особин з генотипом Aa

n_3 – число особин з генотипом aa

p – частота гена A

q – частота гена a

$$p + q = 1$$

3. Обчислення частоти генів і генотипів трьохалельної системи (кодомінантне успадкування):

$$P^2A_1A_1 + 2pqA_1A_2 + 2pzA_1A_3 + q^2A_2A_2 + 2qzA_2A_3 + z^2A_3A_3 \quad (\text{формула Бернштейна})$$

$$PA_1 = \frac{2n_1 + n_4 + n_5}{2N}; \quad qA_2 = \frac{2n_2 + n_4 + n_6}{2N}; \quad ZA_3 = \frac{2n_3 + n_5 + n_6}{2N}$$

$$N = n_1 + n_2 + n_3 + n_4 + n_5 + n_6, \text{ де}$$

n_1 – число особин з генотипом A_1A_1

n_2 – число особин з генотипом A_2A_2

n_3 – число особин з генотипом A_3A_3

p – частота гена A_1

q – частота гена A_2

z – частота гена A_3

n_4 – число особин з генотипом A_1A_2

n_5 – число особин з генотипом A_1A_3

n_6 – число особин з генотипом A_2A_3

4. Обчислення генів і генотипів для ознак, зчеплених зі статтю:

- для гомогаметної статі $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$

- для гетеропогаметної статі $pA + qa$

5. Обчислення частоти гетерозиготних особин Aa з рецесивним геном a , що не проявляється, за формулою Харді-Вайнберга:

- визначити частоту гену a (q) $q_a = \sqrt{q^2}$;

- визначити частоту гену A (p) $p_A = 1 - q$;

- визначити частоту гетерозигот Aa (f_{Aa}) $f_{Aa} = 2pq$;

- визначити частоту гомозигот AA (f_{AA}) $f_{AA} = p^2$.

Рекомендації з розв'язування задач:

- складіть таблицю "ознака-ген"

- визначте чисельне значення символу який повідомляється в умові завдання з формул закону Харді-Вайнберга;

- інформацію необхідно висвітлити в частках одиниці, використовуючи десяткові числа (0,1; 0,9 і т.д.);

- визначте чисельне значення якого символу з формул закону Харді-Вайнберга необхідно знайти;

- складіть наочний план дій, використовуючи для цього формули закону Харді-Вайнберга

- виконайте заплановані дії у встановленій вами послідовності;

- напишіть відповідь і переконайтеся в тому, що ви знайшли правильне рішення, яке потрібно знайти за умовою задачі.

Задача 1

Розрахувати частоту (p) алеля A і частоту (q) алеля a у даній популяції: $AA = 36\%$, $Aa = 48\%$, $aa = 16\%$

Дано:	Розв'язання
$p^2 AA = 36\%$	1) Визначаємо частоту (p) алелю A :
$2pqAa = 48\%$	$pA = \sqrt{p^2 AA}$
$q^2 aa = 16\%$	$pA = \sqrt{36 / 100} = 0,6 (60\%)$
$pA - ?$	2) Визначаємо частоту (q) алелю a :
$qa - ?$	$qa = 1 - 0,6 = 0,4 (40\%)$

Відповідь: $pA=0,6$, $qa=0,4$.

Задача 2

Альбінізм у кукурудзи успадковується, як аутосомна рецесивна ознака. У деяких сортів кукурудзи рослини-альбіноси зустрічаються з частотою $25/10000$. Визначте частоту гена альбінізму у цих сортів, а також частоту генотипів (RR і Rr) з нормальним забарвленням.

Дано:	Розв'язання
R – ген нормального забарвлення кукурудзи	1) Визначаємо частоту (q) алеля r :
r – альбінізму кукурудзи	$qr = \sqrt{q^2 rr}$
$q^2 rr = 25 / 10000$	$qr = \sqrt{25 / 10000} = 5 / 100$
$qr - ?$	2) Визначаємо частоту (p) алелю R :
$p^2 RR - ?$	$pR = 1 - qr$
$2pqRR - ?$	$pR = 1 - 0,05 = 0,95$
	3) Визначаємо частоту генотипів з нормальним забарвленням
	$p^2 RR = 0,95^2 = 0,9025 (90,25\%)$
	$2pqRr = 2 \times 0,95 \times 0,05 = 0,0950 (9,5\%)$

Відповідь: частота гену альбінізму 5% , частота гомозигот за домінантною ознакою (RR) $90,25\%$ і гетерозигот $9,5\%$.

Задача 3

Як зміниться кожний розподіл генотипів у популяції ($p^2AA=0,49$)+ $2pqAa=0,42$)+($q^2aa=0,9$) при встановленні нової концентрації алелів: $pA=0,6$, $qa=0,4$.

Дано:

Початкове співвідношення частот генотипів:

$$0,49AA + 0,42Aa + 0,09aa = 1$$

Остаточна концентрація алелів:

$$pA = 0,6$$

$$qa = 0,4$$

Остаточне співвідношення частот генотипів – ?

Розв'язання

1) Визначаємо частоту генотипу AA :

$$p^2AA = (pA)^2$$

$$p^2AA = 0,6^2 = 0,36$$

2) Визначаємо частоту генотипу aa :

$$q^2aa = (qa)^2$$

$$q^2aa = 0,4^2 = 0,16$$

3) Визначаємо частоту генотипу Aa :

$$2pqAa = 2 \times 0,6 \times 0,4 = 0,48$$

4) Визначаю остаточне співвідношення частот генотипів:

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

$$0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa = 1$$

Відповідь: остаточне співвідношення частот генотипів виражається рівнянням: $0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa = 1$. Звідси бачимо, що частота гомозиготних рецесивів збільшилася, а гомозиготних домінант зменшилася в порівнянні з вихідними даними.

Задача 4

У великої рогатої худоби породи шортгорн червона масть неповністю домінує над білою. Гібриди від схрещування червоних з білими мають чалу масть. У районі, який спеціалізувався на розведенні шортгорнів, зареєстровано 4169 червоних тварин: 3780 чалих і 756 білих. Визначте частоту генів червоного і білого забарвлення худоби у даному регіоні.

Дано:
 A – ген червоного забарвлення
 a – ген білого забарвлення
 Aa – чала масть
 AA – червона масть
 aa – біла масть
 $n(Aa) = 3780$
 $n(aa) = 756$

$pA = ?$

$qa = ?$

Розв'язання.

1) Визначаємо загальну кількість худоби різного фенотипу:

$$n(заг.) = n(AA) + n(Aa) + n(aa)$$

$$n(заг.) = 4169 + 3780 + 756 = 8705$$

2) Визначаємо частоту генотипу AA :

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

$$p^2 AA = \frac{n(AA)}{n(заг.)}$$

$$p^2 AA = \frac{4169}{8705} = 0,5$$

3) Визначаємо частоту генотипу Aa :

$$2pqAa = \frac{n(Aa)}{n(заг.)}$$

$$2pqAa = \frac{3780}{8705} = 0,4$$

4) Визначаю частоту генотипу aa :

$$q^2 aa = \frac{n(aa)}{n(заг.)}$$

$$q^2 aa = \frac{756}{8705} = 0,09$$

5) Визначаємо частоту гена a :

$$qa = \sqrt{q^2 aa}$$

$$qa = \sqrt{0,09} = 0,3(30\%)$$

6) Визначаємо частоту гена A :

$$pA = 1 - qa$$

$$pA = 1 - 0,3 = 0,7(70\%)$$

Відповідь: частота гена $A=0,7$, частота гена $a=0,3$.

Задача 5

Розрахувати частоти генотипів AA , Aa у % , коли гомозиготні особини aa складають у популяції 1%.

Дано:	Розв'язання.
$q^2 aa = 1\% = 0,01$	1) Визначаємо частоту гена a :
$p^2 AA - ?$	$q^2 aa = 0,01$
$2pqAa - ?$	$qa = \sqrt{q^2 aa}$
	$qa = \sqrt{1/100} = 1/10$
	2) Визначаємо частоту гена A :
	$pA + qa = 1$
	$pA = 1 - qa$
	$pA = 1 - 0,1 = 0,9$
	3) Визначаємо частоту генотипу AA :
	$p^2 AA = 0,9^2 = 0,81 (81\%)$
	4) Визначаю частоту генотипу Aa :
	$2pqAa = 2 \times 0,9 \times 0,1 = 0,18 (18\%)$

Відповідь: частини генотипів AA і Aa відповідно 81% і 18%.

Задача 6

В популяції, яка розмножується шляхом вільного схрещування, існує така частота генотипів: $0,2 AA$ і $0,8 Aa$. Визначити, які частоти генотипів AA , Aa і aa встановляться у першому поколінні після схрещування в даній популяції.

Дано:	Розв'язання.
$p^2 AA = 0,2 (20\%)$	В даній популяції за кожним генотипом утворюється однакова чисельність яйцеклітин і сперматозоїдів.
$2pqAa = 0,8 (80\%)$	Оскільки відбувається вільне схрещування, чисельність ймовірних співвідношень знаходимо алгебраїчним шляхом:
В F_1 :	Утворення яйцеклітин:
$p^2 AA - ?$	$p^2 AA = 0,2$
$2pqAa - ?$	$2pqAa = 0,8$
$q^2 aa - ?$	$\begin{cases} \text{гамет}(A) = 0,4 \\ \text{гамет}(a) = 0,4 \end{cases}$
	Стільки ж утворюється і сперматозоїдів.
	Звідси співвідношення особин, які утворилися з різними генотипами:
	$(0,2A + 0,4Aa + 0,4Aa) \times (0,2A + 0,4Aa + 0,4Aa) =$
	$= 0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa = 1$

Відповідь: $p^2 AA = 0,36$, $2pqAa = 0,48$, $q^2 aa = 0,16$.

Задача 7

На одному з островів було обстежено 10000 лисиць, з них виявилося 9991 рудих і 9 білих особин. Рудий колір домінує над білим. Визначте відсоткове співвідношення рудих гомозиготних, рудих гетерозиготних і білих лисиць.

Дано:

A – ген рудого

забарвлення

a – ген білого

забарвлення

$n(\text{лисиць}) = 10000$

$n(AA + Aa) = 9991$

$n(aa) = 9$

Розв'язання.

1) Визначаємо частоту гена a :

$$q^2 aa = \frac{9}{10000}$$

$$qa = \sqrt{q^2 aa}$$

$$qa = \sqrt{9 / 10000} = \frac{3}{100} (3\%)$$

2) Визначаємо частоту гена A :

$$pA + qa = 1$$

$$pA = 1 - qa$$

$$pA = 1 - 0,03 = 0,97 (97\%)$$

3) Визначаємо частоту генотипу Aa :

$$2pqAa = 2 \times 0,97 \times 0,03 = 0,0582 (5,82\%)$$

4) Відсоткове співвідношення гомозиготних і гетерозиготних лисиць:

$$p^2 AA : 2pqAa : q^2 aa = 0,97^2 : 0,0582 : 0,03^2$$

$$p^2 AA : pqAa : q^2 aa = 94,09\% (AA) : 5,82\% (Aa) : 0,09\% (aa)$$

Відповідь: Відсоткове співвідношення рудих гомозиготних, рудих гетерозиготних і білих лисиць складає відповідно 94,09%(AA), 5,82%(Aa), 0,09%(aa).

Задача 8

Популяція складається з 60% особин з генотипом NN і 40% з генотипом nn . Визначити у долях одиниці частоти генотипів NN , Nn і nn після встановлення у популяції рівноваги згідно з законом Харді-Вайнберга.

Дано:	Розв'язання.
Вихідна популяція	1) Визначаємо частоту гена N :
$\%NN = 60$	$pN = 0,6$ (вихідн.)
$\%nn = 40$	2) Визначаємо частоту гена n :
Остаточна популяція:	$qn = 0,4$ (вихідн.)
$p^2NN - ?$	3) Згідно з законом Харді-Вайнберга у популяції після першого схрещування встановлюється така рівновага генотипів.
$2pqNn - ?$	$p^2NN + 2pqNn + q^2nn = 1$
$q^2nn - ?$	$0,36NN + 0,48Nn + 0,16nn = 1$
Відповідь: частоти генотипів NN , Nn і nn в даній популяції після встановлення рівноваги становлять відповідно 0,36, 0,48, 0,16.	

Задача 9

Альбінізм загальний успадковується у людини як рецесивна аутосомна ознака. Захворювання зустрічається з частотою 1 : 20000. Розрахувати кількість гетерозигот у популяції.

Дано:	Розв'язання.
A – ген нормальної пігментації	1) Визначаємо частоту гена a :
a – ген альбінізму	$qa = \sqrt{q^2aa}$
$q^2aa = \frac{1}{20000}$	$qa = \sqrt{1 / 20000} = 1 / 141$
$2pqAa - ?$	2) Визначаємо частоту гена A :
	$pA + qa = 1$
	$pA = 1 - qa$
	$pA = 1 - \frac{1}{141} = \frac{140}{141}$
	3) Визначаємо число гетерозигот у популяції:
	$2pqAa = 2 \times \frac{140}{141} \times \frac{1}{141} = \frac{1}{70} (1,4\%)$

Відповідь: кількість гетерозигот у даній популяції 1/70 (1,4%).

Задача 10

Розрахувати частоту (p) домінантного алеля і частоту (q) рецесивного алеля у даних виборках з популяцій: 1) 400 особин CC і 100 особин cc ; 2) 700 особин AA і 300 особин aa .

Дано:	Розв'язання.
Популяція 1:	1) Визначаємо загальну кількість особин в популяції 1:
$n(CC) = 400$	$n(CC + cc) = 400 + 100 = 500$
$n(cc) = 100$	2) Визначаємо частоту генотипу cc і CC (співпадає з частотою гена)
Популяція 2:	$q^2_{cc} = \frac{100}{500} = 0,2$
$n(AA) = 700$	$p^2_{CC} = \frac{400}{500} = 0,8$
$n(aa) = 300$	3) Визначаємо загальну кількість особин в популяції 2:
$p(A) - ?$	$n(AA + aa) = 700 + 300 = 1000$
$q(a) - ?$	4) Визначаємо частоту генотипу aa і AA (співпадає з частотою гена)
$p(C) - ?$	$q^2_{aa} = \frac{300}{1000} = 0,3$
$q(c) - ?$	$p^2_{AA} = \frac{700}{1000} = 0,7$
Відповідь: $p_A = 0,7$; $q_a = 0,3$; $p_C = 0,8$; $q_c = 0,2$.	

Задача 11

Популяція складається з 80% особин з генотипом AA і 20% з генотипом aa . Визначити у долях одиниці частоти генотипів AA , Aa і aa після встановлення рівноваги у популяції.

Дано:	Розв'язання.
Вихідна популяція:	1) Визначаємо частоту генів A і a :
$\%AA = 80$	$p_A = 0,8$ (вихідн.)
$\%aa = 20$	$q_a = 0,2$ (вихідн.)
Кінцева популяція:	2) Після встановлення рівноваги у даній популяції згідно з законом Харді-Вайнберга після першого схрещування встановиться така рівновага генотипів:
$p^2 AA - ?$	$p^2 AA + 2pqAa + q^2 aa = 1$
$2pqAa - ?$	$0,64AA + 0,32Aa + 0,04aa = 1$
$q^2 aa - ?$	

Відповідь: частоти генотипів AA , Aa і aa у даній популяції після встановлення рівноваги відповідно будуть 0,64, 0,32, 0,04.

Задача 12

Уроджений вивих стегна успадковується домінантно, середня пенетрантність (проява ознаки) 25%. Захворювання зустрічається з частотою 6/10000. Визначити число гомозиготних особин за рецесивним геном.

Дано:

A – ген уродженого вивиху стегна

пенетрантність $A = 25\%$

$xворих = 6 / 10000\%$

$q^2 aa - ?$

Розв'язання.

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

1) Визначаємо частоту генотипу aa :

$$q^2 aa = 1 - (p^2 AA + 2pqAa)$$

2) Визначаємо частоту генотипів з геном A :

$$p^2 AA + 2pqAa = 25\%(1/4)$$

3) Визначаємо число гомозиготних особин за рецесивним геном:

$$\frac{p^2 AA + 2pqAa}{4} = \frac{6}{10000}$$

$$p^2 AA + 2pqAa = 4 \times \frac{6}{10000}$$

$$q^2 aa = 1 - \frac{24}{10000} = \frac{9976}{10000} = 99,76\%$$

Відповідь: число гомозиготних особин за рецесивним геном складає $q^2 aa = 99,76\%$

Задача 13

Розрахувати склад ідеальної популяції, якщо в ній 1 тварина з рецесивним генотипом aa з 400.

Дано:

$$\frac{q^2 aa = 1 : 400 = 0,0025}{(p + g)^2 = p^2 + 2pg + g^2}$$

Розв'язання.

1) Визначаємо частоту гена a :

$$q^2 aa = 1/400$$

$$qa = \sqrt{q^2 aa}$$

$$qa = \sqrt{1/400} = 1/20$$

тобто 1 частина (один аллель) з 20

2) Визначаємо частоту гена A :

$$pA = 20 - 1 = 19$$

3) Склад популяції: $(p + g)^2 = p^2 + 2pg + g^2$.

$$(19 + 1)^2 = 192 AA + 2 \times 19 Aa + 12 aa = 361 AA + 38 Aa + 1 aa.$$

Відповідь: 361 AA + 38 Aa + 1 aa.

Задача 14

У деякій державі кожний десятий чоловік – дальтонік. Скільки у цій державі людей, хворих дальтонізмом, коли населення держави 1млн., а кількість жінок і чоловіків однакове?

Дано:

A – ген нормального

зору

a – ген дальтонізму

X^A, X^a

$n(\text{заг.}) = 1\text{млн}$

$$X^aY = \frac{1}{10}$$

$n(\text{чол.}) = n(\text{жінок})$

$n(\text{хворих}) - ?$

Розв’язання.

1) Визначаємо частоту зустрічальності дальтонізму у чоловіків: так як альбінізм успадковується зчеплено із статтю, частота зустрічальності дальтонізму у чоловіків дорівнює частоті (q) алелю, який визначає цю ознаку, тобто $qa = 0,1 \times 500\text{тис.} = 50\text{тис.}$

2) Визначаємо частоту зустрічальності дальтонізму у жінок: у жінок частота зустрічальності дальтонізму буде складати q^2 , так як хворі жінки мають 2 алеля гену “ a ”, що контролює дальтонізм.

$$q^2aa = 0,1^2 = 0,01$$

$$3) n = \frac{50000 \times 0,01}{0,1} = 5(\text{тис.}) - \text{хворих жінок}$$

4) Визначаємо загальну кількість хворих людей: $50\text{тис.}(\text{хв.чолов.}) + 5\text{тис.}(\text{хв.жін.}) = 55\text{тис.}$

Відповідь: в даній державі буде 55тис. хворих людей на дальтонізм.

ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНОЇ РІВНОВАГИ ПОПУЛЯЦІЇ ДЛЯ ОДНІЄЇ ПАРИ ГЕНІВ

Генетична рівновага популяції виражається формулою Харді-Вайнберга: $p^2q^2 = \left(\frac{2pq}{2}\right)^2$

Тобто, якщо добуток частоти домінантних (p^2) і рецесивних (q^2) гомозигот дорівнює квадрату половини гетерозигот ($2pq$), то популяція знаходиться в стані генетичної рівноваги. Вона також може бути обчислена з допомогою критерію хі-квадрат (χ^2), який передбачає порівняння фактичного розподілу частот з теоретичним. Приймається нульова гіпотеза, згідно якій між порівнюваними фенотиповими класами (або вибірками) нема достовірних відмінностей. Потім вона відкидається або залишається в силі. Критерій χ^2 розраховується за формулою:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O - E)^2}{E},$$

де O – фактична кількість особин; E – теоретично очікувана кількість особин; Σ – сума.

Для обчислення χ^2 зручно скористатися таблицею 1:

Таблиця 1

Клас	Фактичні дані (O)	Очікувані дані (E)	$(O-E)$	$(O-E)^2$	$\frac{(O-E)^2}{E}$
Домінантний					
Рецесивний					
	Σ	Σ			Σ

При оцінці відповідності прийнято користуватися трьома рівнями вірогідності: $P=0,05$; $P=0,01$ і $P=0,001$ (таблиця 2).

Таблиця 2

Число ступенів свободи (ν)	Рівень вірогідності		
	0,05	0,01	0,001
1	3,8	6,6	10,8
2	6,0	9,2	13,8
3	7,8	11,3	16,3
100 і більше	124,3	135,8	149,4

Якщо обчислене значення χ^2 більше стандартного, що знаходиться в графі $P=0,01$, і тим більше в графі $P=0,001$, то слід вважати, що гіпотеза не відповідає одержаним в досліді даним.

Якщо обчислене значення χ^2 менше стандартного, що знаходиться в графі $P=0,01$, але більше того, що знаходиться в графі $P=0,05$, відповідність даних з очікуваними є сумнівною.

Якщо обчислене значення χ^2 менше стандартного, що знаходиться в графі $P=0,05$, то відповідність фактичних даних з очікуваними вважається встановленою.

Величина хі-квадрат залежить від числа ступенів свободи, тому для кожного значення вірогідності (P) дано декілька значень χ^2 , розміщених під певним рівнем вірогідності. Число ступенів свободи ν на одиницю менше числа класів.

Задача 1

Скласти схему схрещування, визначити співвідношення фенотипів і провести статистичну оцінку різниці між фактичним розподілом особин різних фенотипів і теоретично очікуваним, застосувавши критерій χ^2

Від схрещування гетерозиготних сірих баранів з гетерозиготними сірими матками одержано 166 сірих та 58 чорних ягнят.

За умовою задачі в цьому схрещуванні отримано 166 баранів з сірою шерстю та 58 з чорною. Висунемо нульову гіпотезу H_0 , яка полягає в тому, що 166 сірих баранів і 58 чорних знаходяться у співвідношенні 3:1, а відхилення, що мають тут місце, викликані випадковими причинами.

Перевіримо H_0 , тобто відповідність фактичного розщеплення 166:58 теоретично очікуваному розщепленню 3:1 за допомогою тесту χ^2 .

Клас	Співвіднош. генотипів	Фактичні дані (O)	Очікувані дані (E)	$(O-E)$	$(O-E)^2$	$\frac{(O-E)^2}{E}$
Домінантний AA, Aa	3 або 0,75	166	168	-2	4	0,02
Рецесивний aa	1 або 0,25	58	56	2	4	0,07
Σ		224	224			0,10

Таким чином, $\chi^2 = 0,10$.

Число ступенів свободи у даному експерименті складає $k-1$, де k - загальне число класів розщеплення. У нашому випадку $k = 2$ (з сірим та чорним забарвленням), отже, число ступенів свободи склало $2-1=1$.

Рівень значущості, прийнятий у біологічних дослідженнях, складає 0,05.

Обчислене значення χ^2 менше стандартного, що знаходиться в графі $P=0,05$, то відповідність фактичних даних з очікуваними вважається встановленою.

У нашому випадку обчислене значення $\chi^2 = 0,10$, а табличне значення $\chi^2 = 3,8$. Отже, співвідношення 166 : 58 відповідає розщепленню 3 : 1, а відхилення викликані випадковими причинами.

Задача 2

У великої рогатої худоби шортгорської породи червона масть домінує над білою. Гетерозиготи мають чалу масть. В стаді цієї породи нараховується 500 червоних тварин (RR); 460 чалих (Rr) і 159 білих (rr). Яка частота тварин різних генотипів і фенотипів; чи знаходиться популяція в стані генетичної рівноваги; визначити частоту домінантного і рецесивного алеля. Чи буде відновлена генетична рівновага в наступному поколінні ?

Дано: <i>RR – 500 червоних</i> <i>Rr 460 чалих</i> <i>rr – 159 білих</i>	Розв'язання. 1) Визначаємо загальну кількість особин в популяції: $N = 500 + 460 + 159 = 1119$ 2) Визначаємо фактичні частоти генотипів популяції <i>RR, Rr, rr</i> :
$pA - ?$	$p^2RR + 2pqRr + q^2rr = 1$ $p^2RR = \frac{n(RR)}{n(заг.)}$ $p^2RR = \frac{500}{1119} = 0,447$
$qa - ?$	$2pqRr = \frac{n(Rr)}{n(заг.)}$ $2pqRr = \frac{460}{1119} = 0,411$ $q^2rr = \frac{n(rr)}{n(заг.)}$ $q^2rr = \frac{159}{1119} = 0,142$
	3) Визначаємо частоту домінантного та рецесивного алеля: $p_R = (2 \times 500 + 460) / 2 \times 1119 = 0,65$; $q_r = (2 \times 159 + 460) / 2 \times 1119 = 0,35$; 4) Визначаємо очікувані частоти генотипів популяції <i>RR, Rr, rr</i> : $p^2RR = 0,65^2 = 0,4227$ $2Rr = 2 \times 0,65 \times 0,35 = 0,455$ $q^2rr = 0,35^2 = 0,1224$
	5) Визначаємо очікувану кількість особин різних генотипів популяції <i>RR, Rr, rr</i> : $RR = 0,4227 \times 1119 = 473$ $Rr = 0,455 \times 1119 = 509$ $rr = 0,1224 \times 1119 = 137$

Клас	Фактичні дані (O)	Очікувані дані (E)	(O-E)	(O-E) ²	$\frac{(O-E)^2}{E}$
RR червоні	500	473	+27	729	1,54
Rr чалі	460	509	-49	2401	4,72
rr білі	159	137	+22	484	3,53
Σ	1119	1119			9,79

Таким чином, $\chi^2 = 9,79$. Число ступенів свободи у даному експерименті складає $k-1$, де k - загальне число класів розщеплення. У

нашому випадку $k = 2$ (з сірим та чорним забарвленням), отже, число ступенів свободи склало $3-1=2$.

Рівень значущості, прийнятий у біологічних дослідженнях, складає 0,05.

Обчислене значення χ^2 менше стандартного, що знаходиться в графі $P=0,01$, але більше того, що знаходиться в графі $P=0,05$, тому відповідність даних з очікуваними є сумнівною.

Задача 3

Скласти схему схрещування, визначити співвідношення фенотипів і провести статистичну оцінку різниці між фактичним розподілом особин різних фенотипів і теоретично очікуваним, застосувавши критерій χ^2

У F1 від схрещування червоних комолих корів з сірими рогатими бугаями всі тварини виявилися червоними комолими, а в F2 відбулося розщеплення: 368 червоних комолих, 123 червоних рогатих, 113 сірих комолих, 36 сірих рогатих.

Висунемо нульову гіпотезу H_0 , яка полягає в тому, що 368 червоних комолих, 123 червоних рогатих, 113 сірих комолих, 36 сірих рогатих тварин знаходяться у співвідношенні 9:3:3:1, а відхилення, що мають тут місце, викликані випадковими причинами.

Перевіримо H_0 , тобто відповідність фактичного розщеплення 368:123:113:36 теоретично очікуваному розщепленню 9:3:3:1 за допомогою тесту χ^2 .

Клас	Співвіднош. генотипів	Фактичні дані (O)	Очікувані дані (E)	$(O-E)$	$(O-E)^2$	$\frac{(O-E)^2}{E}$
Червоні комолі	9:16 або 0,56	368	360	8	64	0,18
Червоні рогаті	3:16 або 0,19	123	120	3	9	0,08
Сірі комолі	3:16 або 0,19	113	120	-7	49	0,41
Сірі рогаті	1:16 або 0,06	36	40	-4	16	0,40
Σ		640	640			1,06

Таким чином, $\chi^2 = 1,06$.

Число ступенів свободи у даному експерименті складає $k-1$, де k - загальне число класів розщеплення. У нашому випадку $k = 4$, отже, число ступенів свободи склало $4-1=3$.

Рівень значущості, прийнятий у біологічних дослідженнях, складає 0,05.

Обчислене значення χ^2 менше стандартного, що знаходиться в графі $P=0,05$, то відповідність фактичних даних з очікуваними вважається встановленою.

У нашому випадку обчислене значення $\chi^2 = 1,06$, а табличне значення $\chi^2 = 7,8$. Отже, співвідношення 368:123:113:36 відповідає розщепленню 9:3:3:1, а відхилення викликані випадковими причинами.

ОБЧИСЛЕННЯ ЕФЕКТУ СЕЛЕКЦІЇ В ПОПУЛЯЦІЯХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТВАРИН

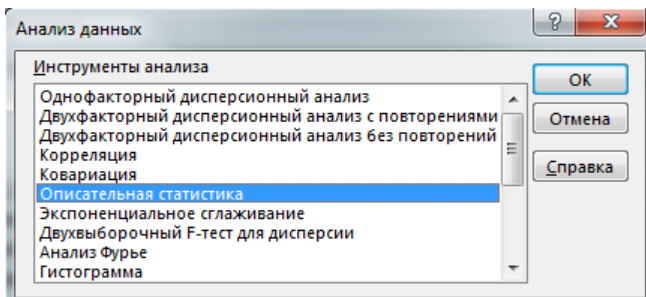
Вихідні дані для обрахунку ефекту селекції у популяції

№ п/п	Ознака	
	Надій, кг (H)	
	Дочки	Матері
1	5191	4455
2	5410	4716
3	5623	2522
4	5664	3541
5	5822	3408
6	5095	3824
7	4246	4427
8	4574	5672
9	5784	2702
10	5562	3014
11	5020	4568
12	6232	4083
13	7185	4445
14	5280	2306
15	6373	4070
16	6034	5051
17	6106	4339
18	5878	4610
19	5369	3317
20	6325	4814
21	5924	2776
22	6167	3408
23	5899	4461
24	5637	3663
25	5185	4691

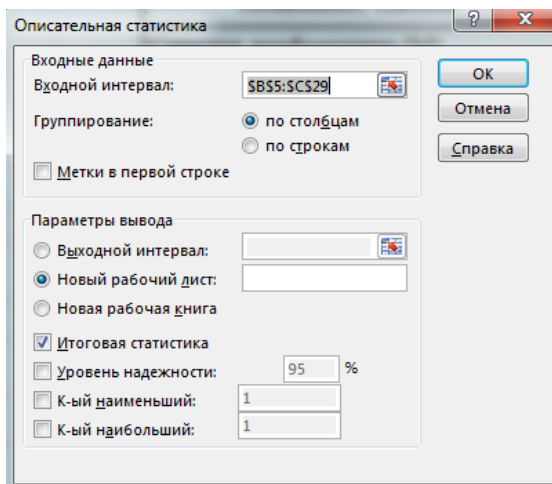
Провести прогнозування ефекту селекції в молочному стаді по одній із трьох ознак за покоління та за один рік.

За допомогою табличного редактора MS Excel визначаємо середні арифметичні (M_d та M_M), їх помилки (m_d та m_M) та середнє квадратичне відхилення по кожній групі (σ_d та σ_M).

Обираємо підменю «Данные», далі «Анализ данных», обираємо «Описательная статистика».



У даному вікні ставим галочку навпроти «Итоговая статистика» та вносимо вхідний інтервал для обрахунку, яким є вихідні дані надою за 305 днів лактації 25 дочок та 25 матерів української чорно-рябої молочної породи.



Як результат ми отримаємо наступну таблицю на окремому листі:

Столбец1		Столбец2	
Среднее	5663,4	Среднее	3955,32
Стандартная ошибка	122,9581	Стандартная ошибка	172,5122384
Медиана	5664	Медиана	4083
Мода	#Н/Д	Мода	3408
Стандартное отклонение	614,7905	Стандартное отклонение	862,561192
Дисперсия выборки	377967,4	Дисперсия выборки	744011,81
Эксцесс	1,042842	Эксцесс	-0,604302819
Асимметричность	-0,04664	Асимметричность	-0,258829585
Интервал	2939	Интервал	3366
Минимум	4246	Минимум	2306
Максимум	7185	Максимум	5672
Сумма	141585	Сумма	98883
Счет	25	Счет	25

У першому стовпчику наведені результати статистичного аналізу за наоєм дочок, у другому стовпчику – матерів.

Отримані середні арифметичні (M_d та M_m), їх помилки (m_d та m_m) та середнє квадратичне відхилення по кожній групі (σ_d та σ_m) заносимо у наступну таблицю.

Показники, одиниці виміру	Дочки	Матері
Середня арифметична (M)	5663,40	3955,32
Стандартне відхилення (σ)	614,79	862,56
Помилка середньої арифметичної (m)	122,96	172,51
Різниця $D - M$ (d)	1708,1	
Помилка різниці (m_d)	211,8	
Критерій Стюдента (t_d)	8,06	
Ймовірність (P)	0,001 або ***	
Коефіцієнт кореляції, r д/м	-0,09	
Коефіцієнт успадкованості ($h^2 = 2r$ д/м)	-0,18	
Коефіцієнт успадкованості сер. значення	0,30	

Фінальний вигляд таблиці буде наступний:

F	G	H
Показники, одиниці виміру	Дочки (M ₁)	Матері (M ₂)
Середня арифметична (M)	5663,40	3955,32
Стандартне відхилення (σ)	614,79	862,56
Помилка середньої арифметичної (m)	122,96	172,51
Різниця Д – М (d)	1708,1	
Помилка різниці (m _d)	211,8	
Критерій Стюдента (t _d)	8,06	
Ймовірність (P)		
Коефіцієнт кореляції, r д/м	-0,09	
Коефіцієнт успадкованості (h ² =2r д/м)	-0,18	
Коефіцієнт успадкованості Сер значення	0,3	

Для розрахунку різниці між групами вносимо формулу $d = M_1 - M_2$:

Показники, одиниці виміру	Дочки (M ₁)	Матері (M ₂)
Середня арифметична (M)	5663,40	3955,32
Стандартне відхилення (σ)	614,79	862,56
Помилка середньої арифметичної (m)	122,96	172,51
Різниця Д – М (d)	=G6-H6	

Для розрахунку помилки різниці помилка різниці вносимо формулу $md = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$:

Показники, одиниці виміру	Дочки (M ₁)	Матері (M ₂)
Середня арифметична (M)	5663,40	3955,32
Стандартне відхилення (σ)	614,79	862,56
Помилка середньої арифметичної (m)	122,96	172,51
Різниця Д – М (d)	1708,1	
Помилка різниці (m _d)	=КОРЕНЬ((G8*G8)+(H8*H8))	

Достовірність різниці: $td = \frac{d}{md}$:

Показники, одиниці виміру	Дочки (M ₁)	Матері (M ₂)
Середня арифметична (M)	5663,40	3955,32
Стандартне відхилення (σ)	614,79	862,56
Помилка середньої арифметичної (m)	122,96	172,51
Різниця Д – М (d)	1708,1	
Помилка різниці (m _d)	211,8	
Критерій Стюдента (t _d)	=G9/G10	

Розраховуємо коефіцієнт кореляції за допомогою функції «КОРРЕЛ»:

A	B	C	D	E	F	G	H
	Дочки	Матері			Показники, одиниці виміру	Дочки (M ₁)	Матері (M ₂)
1	5191	4455			Середня арифметична (M)	5663,40	3955,32
2	5410	4716			Стандартне відхилення (σ)	614,79	862,56
3	5623	5222			Помилка середньої арифметичної (m)	122,96	172,51
4	5664	3541			Різниця Д – М (d)	1708,1	
5	5822	3408			Помилка різниці (m _d)	211,8	
6	5095	3824			Критерій Стюдента (t _d)	8,06	
7	4246	4427			Ймовірність (P)		
8	4574	5672			Коефіцієнт кореляції, r д/м	=КОРРЕЛ(B5:B29;C5:C29)	
9	5784	2702			Коефіцієнт успадкованості (h ² =2r д/м)	=КОРРЕЛ(массив1; массив2) r<0,1 & 0	
10	5562	3014			Коефіцієнт успадкованості Сер значення	0,3	
11	5020	4568					
12	6232	4083					
13	7185	4445					

Далі розраховуємо коефіцієнт успадкованості h²:

Показники, одиниці виміру	Дочки (M ₁)	Матері (M ₂)
Середня арифметична (M)	5663,40	3955,32
Стандартне відхилення (σ)	614,79	862,56
Помилка середньої арифметичної (m)	122,96	172,51
Різниця Д – М (d)	1708,1	
Помилка різниці (m _d)	211,8	
Критерій Стюдента (t _d)	8,06	
Ймовірність (P)		
Коефіцієнт кореляції, r д/м	-0,09	
Коефіцієнт успадкованості (h ² =2r д/м)	=2*G13	
Коефіцієнт успадкованості Сер значення	0,3	

Якщо h^2 відхиляється від біологічно можливої межі більше, ніж на 0,1, або має від'ємне значення, то для визначення ефекту селекції слід користуватися його середніми показниками:

надій – 0,3	(0,2 – 0,4)
вміст жиру – 0,5	(0,4 – 0,6)
молочний жир – 0,4	(0,3 – 0,5)

Так як значення коефіцієнта успадкованості h^2 було від'ємним, нами було використане середнє його значення для надою – 0,3.

Середнє значення надою матерів (M_M) та середнє квадратичне відхилення (σ_M) було використано для подальших обрахунків у наведеній нижче таблиці.

Показники, одиниці виміру	Частка відбору (p)				
	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5
Інтенсивність відбору (i)	0,195	0,35	0,498	0,645	0,798
Селекційний диференціал ($SD = \sigma \cdot i$)	168,20	301,90	429,56	556,35	688,32
Селекційний ефект за покоління: ($R = SD \cdot h^2$)	50,46	90,57	128,87	166,91	206,50
Селекційний ефект за 1 рік $R_\ell = \frac{R}{\ell}$, ($\ell=5$)	10,09	18,11	25,77	33,38	41,30
Віддаль до ординати (u)	-1,28	-0,84	-0,52	-0,25	0
Мінімальні вимоги до відбору тварин ($V_{\min} = M + u \cdot \sigma$)	2851,24	3230,77	3506,79	3739,68	3955,32
Очікувана продуктивність дочок $MD = M + R$ за сер значенням	4005,78	4045,89	4084,19	4122,23	4161,82

Із підвищенням інтенсивності відбору на кожні 10 % продуктивність первісток зростає на 3–5 %.

ДИСПЕРСІЙНИЙ АНАЛІЗ

У будь-якому експерименті середні значення досліджуваних величин змінюються у зв'язку зі зміною основних факторів (кількісних та якісних), що визначають умови дослідів, а також випадкових факторів. Дослідження впливу тих чи інших факторів на мінливість середніх є задачею дисперсійного аналізу.

На формування ознак у тварин впливають генетичні фактори (спадковість), зовнішнє середовище (годовля, утримання, погода та ін.), внутрішні фактори організму (вік, стан статевого циклу), штучний відбір і добір.

Ступінь і спрямованість дії різних факторів неоднакові, тому важливо визначити частку впливу окремих факторів на мінливість ознаки. Це питання можна вирішити математично, застосовуючи метод дисперсійного аналізу, розробленого Фішером (1925).

Основне завдання дисперсійного аналізу – визначити частку впливу на варіюючу ознаку кожного врахованого і неврахованого (або випадкового) фактору, а також встановити ступінь вірогідності цього впливу.

Дисперсійний аналіз широко застосовується для вирішення селекційно-генетичних задач в тваринництві: при визначенні коефіцієнту успадковуваності (h^2), для оцінки плідників за якістю нащадків та інших цілей.

Основні терміни і величини:

При проведенні дисперсійного аналізу користуються такими поняттями та їх символами:

- результативна ознака (y), тобто та варіююча ознака, для якої проводиться дисперсійний аналіз мінливості;

- враховані (або організовані) фактори (x), тобто фактори, які вивчаються і контролюються в досліді;

- невраховані (або випадкові) фактори (z), які не враховуються і не контролюються схемою дослідів, але мають певний вплив на ознаку;

- градації або класи (l) організованого фактора;

- варіанти результативної ознаки (v);

- статистичний комплекс – вибіркова сукупність, яка побудована (організована) по градаціях організованого (врахованого) фактора;

- дисперсії: загальна (c_y), окрема або факторіальна (c_x), залишкова (c_z), $c_y = c_x + c_z$;

- ступені свободи : для загальної (v_y), для факторіальної (v_x) і для залишкової (v_z), $v_x = l_x - 1$, $v_z = n - l_x$.

- варіанси : загальна $(\sigma_y)^2$, факторіальна $(\sigma_x)^2$ і залишкова $(\sigma_z)^2$:

$$\sigma_x^2 = \frac{C_x}{\nu_x}; \quad \sigma_z^2 = \frac{C_z}{\nu_z};$$

- частка мінливості, обумовлена впливом врахованих $(\eta_x)^2$ та випадкових $(\eta_z)^2$ факторів, або інакше факторіальна і залишкова частка мінливості:

$$\eta_x^2 = \frac{C_x}{C_y} \cdot 100 \% \quad \eta_z^2 = \frac{C_z}{C_y} \cdot 100 \% ;$$

- критерій достовірності Фішера (F):

$$F = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_z^2}$$

Типи статистичних комплексів

Вибіркові дані для дисперсійного аналізу зводять в таблицю статистичного комплексу.

А) залежно від числа факторів, включених в комплекс:

1) однофакторні

	А			$l_A = 3$
	A_1	A_2	A_3	
V_i				$\sum V_i$
$\sum V_i$				$\sum \sum V_i$
n_i				$\sum n_i = n$

2) двохфакторні

	A_1			A_2			$l_A = 2$ $l_B = 3$
	B_1	B_2	B_3	B_1	B_2	B_3	
V_i							$\sum V_i$
$\sum V_i$							$\sum \sum V_i$
n_i							$\sum n_i = n$

3) багатфакторні

Б) Залежно від співвідношення між кількістю спостережень по градаціях комплексу:

1) рівномірні (ортогональні). Для них характерна однакова кількість спостережень в усіх градаціях;

2) пропорційні, в яких співвідношення між кількістю спостережень по градаціях одного фактора таке ж, як і співвідношення між кількістю спостережень по градаціях іншого фактора;

З) нерівномірні комплекси, в яких кількість спостережень в усіх градаціях різна і непропорційна.

В) Залежно від особливостей градацій:

1) з фіксованими градаціями (фактор А – статъ);

2) з варіюючими градаціями (фактор А – надій);

3) ієрархічний комплекс. В таких комплексах поєднання факторів та градацій підпорядковане і утворює так зване ієрархічне дерево.

Ознайомитись з умовою задачі, визначити тип дисперсійного комплексу і розрахувати показник сили впливу фактора (η^2), критерій вірогідності (F) та рівень імовірності (P).

З а д а ч а

Визначити частку впливу мінеральної підкормки для підсвинків на їх прирости (в кг) за певний період.

1 гр.	Без добавок	2,3,1
2 гр.	Доза 1	4,3,6,3
3 гр.	Доза 2	5,6,4,6,9
4 гр.	Доза 3	9,7,6,6
5 гр.	Доза 4	3,6,5,6

Розв'язання:

V- приріст в кг	Фактор А – мінеральна підкормка					$I_a=5$	5
	A1	A2	A3	A4	A5		
	2	4	5	9	3		
	3	3	6	7	6		
	1	6	4	6	5		
		3	6	6	6		
			9				
n	3	4	5	4	4	20	$\Sigma n=N$
ΣV	6	16	30	28	20	100	$\Sigma \Sigma V$
$(\Sigma V)^2$	36	256	900	784	400		-
$hx = (\Sigma V)^2 : n$	12	64	180	196	100	552	Σhx
ΣV^2	14	70	194	202	106	586	$\Sigma \Sigma V^2$

1. $H = (\Sigma \Sigma V)^2 : N$

2. Загальна дисперсія $S_y = \Sigma \Sigma V^2 - N$

3. Факторіальна дисперсія $C_x = \sum h_x - N$
4. Випадкова дисперсія $C_z = \sum \sum V^2 - \sum h_x$
5. Ступінь впливу досліджуваного фактору $\eta_x^2 = C_x : C_y * 100\%$

Ступінь впливу випадкових факторів $\eta_y^2 = C_z : C_y * 100\%$

6. Число ступенів свободи:

$$v_x = l_x - 1$$

$$v_z = N - l_x$$

7. Варіанси:

$$\sigma_x^2 = C_x : v_x$$

$$\sigma_z^2 = C_z : v_z$$

8. Критерій достовірності Фішера $F = \sigma_x^2 : \sigma_z^2$

$$N = (\sum \sum V)^2 : N = 500,00$$

$$C_y = \sum \sum V^2 - N = 86,00$$

$$C_x = \sum h_x - N = 52,00$$

$$C_z = \sum \sum V^2 - \sum h_x = 34,00$$

$$\eta_x^2 = C_x : C_y * 100\% = 60,47$$

$$\eta_y^2 = C_z : C_y * 100\% = 39,53$$

$$v_x = l_x - 1 = 4,00$$

$$v_z = N - l_x = 15,00$$

$$\sigma_x^2 = C_x : v_x = 13,00$$

$$\sigma_z^2 = C_z : v_z = 2,27$$

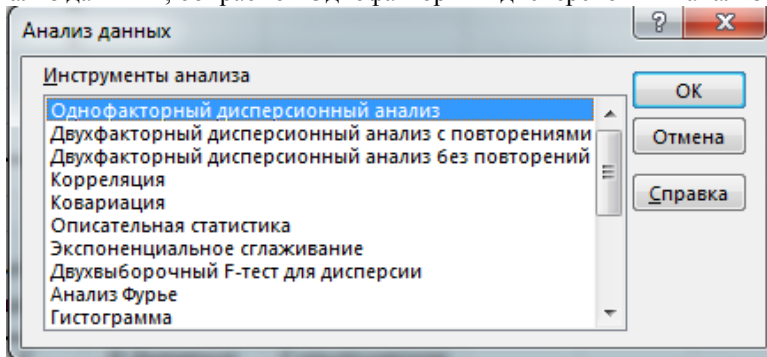
$$F = \sigma_x^2 : \sigma_z^2 = 5,74$$

Складові дисперсії	Суми квадратів C	Сила впливу η^2	Число ступенів свободи v	Варіанси	Критерій Фішера F
Факторіальна C_x	52,00	60,47	4,00	13,00	5,74
Випадкова C_z	34,00		15,00	2,27	
Загальна C_y	86,00				

	A	B
13		
14		
15	$H = (\sum \sum V)^2 : N =$	$=G9*G9/G8$
16	$Cy = \sum \sum V^2 - N =$	$=G12-B15$
17	$Cx = \sum h_x - H =$	$=G11-B15$
18	$Cz = \sum \sum V^2 - \sum h_x =$	$=G12-G11$
19	$\eta_x^2 = Cx : Cy * 100\%$	$=B17/B16*100$
20	$\eta_y^2 = Cz : Cy * 100\%$	$=B18/B16*100$
21	$v_x = lx - 1 =$	$=H4-1$
22	$v_z = N - lx =$	$=G8-H4$
23	$\sigma_x^2 = Cx : v_x =$	$=B17/B21$
24	$\sigma_z^2 = Cz : v_z =$	$=B18/B22$
25	$F = \sigma_x^2 : \sigma_z^2 =$	$=B23/B24$

	A	B	C	D	E	F
26						
27	Складові дисперсії	Суми квадратів C	Сила впливу η^2	Число ступенів свободи v	Варіанси	Критерій Фішера F
28	Факторіальна S_x	$=B17$	$=B19$	$=B21$	$=B23$	$=B25$
29	Випадкова C_z	$=B18$		$=B22$	$=B24$	
30	Загальна S_y	$=B16$				
31						
32						

Інший варіант розрахунку: обираємо підменю «Данные», далі «Анализ данных», обираємо «Однофакторный дисперсионный анализ».



The screenshot displays an Excel spreadsheet with a one-factor ANOVA table and the corresponding dialog box.

Spreadsheet Data:

	A	B	C	D	E	F	G
1		Фактор A					
2		A1	A2	A3	A4	A5	
3		2	4	5	9	3	
4	V	3	3	6	7	6	$I_a=5$
5		1	6	4	6	5	
6			3	6	6	6	
7				9			

Однофакторный дисперсионный анализ (One-Factor ANOVA) Dialog Box:

- Входные данные (Input Data):** \$B\$3:\$F\$7
- Группирование (Grouping):**
 - ☒ по столбцам (by columns)
 - ☐ по строкам (by rows)
- ☐ Метки в первой строке (Labels in the first row)
- Дельта (Delta):** 0,05
- Параметры вывода (Output Options):**
 - ☐ Выходной интервал: (Output Range)
 - ☒ Новый рабочий лист: (New Worksheet)
 - ☐ Новая рабочая книга (New Workbook)

Buttons: OK, Отмена (Cancel), Справка (Help).

A	B	C	D	E	F	G	H
	Однофакторный дисперсионный анализ						
	ИТОГИ						
	Группы	Счет	Сумма	Среднее	Дисперсия		
	Столбец 1	3	6	2	1		
	Столбец 2	4	16	4	2		
	Столбец 3	5	30	6	3,5		
	Столбец 4	4	28	7	2		
	Столбец 5	4	20	5	2		
	Дисперсионный анализ	Суми квадратів С	Число ступенів свободи	Варіанси	Критерій Фішера	Імовірність	
Дисперсії	Источники вариации	SS	df	MS	F	P-Значение	F критическое
Факторіальна Сх	Между группами	52	4	13	5,735294	0,00525366	3,055568276
Випадкова Сз	Внутри групп	34	15	2,266667			
Загальна Су	Итого	86	19				
		$\eta^2 = Cx : Cy * 100\%$		60,47			

ОБРАХУНОК КОЕФІЦІЄНТІВ ІНБРИДИНГУ ТА ГЕНЕТИЧНОЇ ПОДІБНОСТІ

Для чисельної оцінки ступеня інбридингу користуються формулою С.Райта-Д.А.Кисловського:

$$F_x = \sum \left[\left(1/2 \right)^{n_1+n_2-1} \times (1+F_a) \right] \cdot 100,$$

де F_x – коефіцієнт інбридингу (ступінь гомозиготності); $1/2$ – доля спадковості одного предка, що передається нащадкові; n_1 – ряд родоводу, де зустрічається загальний предок по материнській лінії; n_2 – по батьківській лінії; Σ – знак суми, вказує на те, що при комплексному інбридингу всі дані по кожному предку додаються, F_a – коефіцієнт інбридингу загального предка.

Задача

Бугай Тарзан 8602 інбредований на корову Нова 2555 у ступені III-III, на бугая Гепарда 927 III, IV-IV, на бугая Дога 41204 IV-IV. Визначити коефіцієнт інбридингу.

Розв’язання:

$$F_{x1} = \sum \left[\left(1/2 \right)^{3+3-1} \times (1+0) \right] \cdot 100 = 3,125 \ %;$$

$$F_{x2} = \sum \left[\left(1/2 \right)^{3+4-1} \times (1+0) \right] \cdot 100 = 1,56 \ %;$$

$$F_{x3} = \sum \left[\left(1/2 \right)^{3+4-1} \times (1+0) \right] \cdot 100 = 1,56 \ %;$$

$$F_{x4} = \sum \left[\left(1/2 \right)^{4+4-1} \times (1+0) \right] \cdot 100 = 0,78 \ %;$$

$$F_x = 3,125 + 1,56 + 1,56 + 0,78 = 7,025 \ %$$

Поряд з коефіцієнтом інбридингу важливе значення має обчислення коефіцієнта генетичної спорідненості. Цей коефіцієнт свідчить про генетичну схожість тварин в межах стада, лінії, або родини. Розрахунок коефіцієнта генетичної спорідненості проводиться за формулою С.Райта:

$$R_{xy} = \frac{\sum \left(1/2 \right)^{n+n_1} \times (1+f_a)}{\sqrt{(1+f_x) \times (1+f_y)}},$$

де: R_{xy} – коефіцієнт генетичної спорідненості між особинами (x) і (y) (виражається в частках одиниці або у відсотках); n – ряд у родоводі тварини (x), де зустрічається спільний предок для обох тварин; n_1 – ряд у родоводі тварини (y), де зустрічається спільний предок; f_a – коефіцієнт інбридингу спільного предка, якщо він в свою чергу отриманий при спорідненому паруванні; f_x – коефіцієнт інбридингу тварини (x); f_y – коефіцієнт інбридингу тварини (y).

Задача

- Визначити коефіцієнт генетичної подібності між бугаями-плідниками Баранчик 1973 і Слоник 11363

Баранчик 1973

Біржа 5544				Кобчик 9873			
Байка		Канцлер 1511		Комашка		Кріт 2783	
Барвінка	Новатор	Балетристика	Сокіл 1089	Коса	Канцлер 1511	Крилата	Канцлер 1511

Слоник 11363

Матеріальна 9368				Кріт 2783			
Хвилінка		Вим 2827		Крилата 1226		Канцлер 1511	
Манка	Мікрон	Ватманка	Канцлер 1511	Кудрявка	Орел	Балет-ристика	Сокіл 1089

Розв'язання:

$$F_x = \sum \left[\left(\left(\frac{1}{2} \right)^{2+3-1} + \left(\frac{1}{2} \right)^{2+3-1} \right) \times (1+0) \right] \cdot 100 = 12,5 \%;$$

$$F_y = \sum \left[\left(\frac{1}{2} \right)^{2+3-1} \times (1+0) \right] \cdot 100 = 6,25 \%;$$

$$R_{xy} = \frac{\left(\frac{1}{2} \right)^{2+3} \times (1+0)}{\sqrt{(1+0,125) \times (1+0,0625)}} = 0,0286 \text{ або } 2,86\% \text{ (Канцлер 1511)}.$$

$$R_{xy} = \frac{\left(\frac{1}{2} \right)^{2+1} \times (1+0)}{\sqrt{(1+0,125) \times (1+0,0625)}} = 0,1143 \text{ або } 11,43\% \text{ (Кріт 2783)}.$$

ОБРАХУНОК ЕФЕКТУ ГЕТЕРОЗИСУ

Методика визначення ефекту гетерозису. Залежно від форми прояву гетерозисного ефекту для його визначення застосовують наступні формули:

а) зоотехнічний гетерозис, при якому продуктивність помісей перевищує середньоарифметичну продуктивність вихідних порід або ліній. Визначається за формулою:

$$EG = \frac{(w_t - w_0) \cdot \Pi_{\Pi}}{\left[(w_t - w_0) \cdot \Pi_B + (w_t - w_0) \cdot \Pi_M \right] \div 2} \times 100,$$

де w – значення ознаки; t – кінець періоду обліку; 0 – початок періоду обліку; Π_{Π} – продуктивність помісей (гібридів), Π_B –

продуктивність батьківської породи (виду, лінії), P_M - продуктивність материнської породи (виду, лінії).

Ефект гетерозису вважається позитивним, якщо помісі перевищують чистопородних ровесників не менше, ніж на 10-15% (за М.П. Дубініним, 1986).

б) якщо порівняння проводиться з однією вихідною породою, то застосовують формулу:

$$EG = \frac{(w_t - w_0) \cdot P_{II}}{(w_t - w_0) \cdot P_{B(M)}} \times 100 ;$$

в) у свинарстві і птиківництві від схрещування помісних тварин отримують т.з. гібридів. Ефект гетерозису у гібридів визначають за формулою:

$$EG = \frac{[(w_t - w_0) \cdot P_{Г1} + (w_t - w_0) \cdot P_{Г2}] \div 2}{(w_t - w_0) \cdot P_{M,B}} \times 100 ,$$

де – $P_{Г1}$, $P_{Г2}$ – продуктивність помісей від схрещування вихідних порід.

Задача

Розрахувати ефект гетерозису за комплексною ознакою:

Генотипи	Кількість поросят до відлучення, гол.	Маса 1-го поросяти, кг	Маса гнізда при відлученні, кг
Дюрок	8	20	160
Велика біла	12	14	168
Дюрок х велика біла	10	17	170

Розв'язання:

$$EG = \frac{170}{[160 + 168] \div 2} \times 100 = \frac{170}{164} \times 100 = 103,6 \%$$

ОСНОВНІ ТЕРМІНИ ТА ПОНЯТТЯ

Алопатричні популяції – групи особин одного виду, котрі існують в різних географічних зонах.

Аутосомний ген – ген, розміщений не в статевій хромосомі.

Відбір – будь-яка діяльність людини або випадкове поєднання умов середовища, в результаті яких одні тварини одержують перевагу в розмноженні і залишанні після себе нащадків при одночасному усуненні або елімінації інших.

Вікова група – група індивідуумів тотожного астрономічного або фізіологічного віку.

Генеральна популяція – сукупність одного виду особин, котрі існують на цій планеті.

Генетична детермінація – це люба особливість тварини або людини, яка залежить тільки від генів.

Генетична структура – це частота алелів і генів у популяції.

Генетичний вантаж – це наявність в популяції несприятливих алелів в складі гетерозиготних генотипів.

Генофонд – це сукупність усіх генів і алелів, які мають члени даної популяції.

Гетерозис – це перевага нащадків першого покоління над батьківськими формами за життєздатністю, витривалістю, продуктивністю, яка виникає при схрещуванні різних видів, порід тварин і зональних типів.

Гомогенні популяції – групи особин одної породи, сорту, типу, котрі мають генетичну спільність за певними ознаками.

Дрейф генів – непередбачувані порушення генетичної рівноваги популяцій в результаті серйозних випадкових відхилень в частотах генів і генотипів.

Зчеплення – рівень зв'язку алелів різних генів в мейозі чи генетичному схрещенні.

Ізоляція – відособленість особин популяції від інших подібних сукупностей особин.

Імміграція – включення нових особин в дану популяцію (закупка).

Каріотип – хромосомний набір клітин чи організму, що характеризується числом, розміром та конфігурацією хромосом.

Кодомінантні алелі – алелі, кожний з яких проявляється в гетерозиготі (група крові АВ).

Кодон – одиниця генетичної інформації, що визначає, яка з амінокислот буде вбудовуватися в молекулу білка, що синтезується.

Коефіцієнт інбридингу – вірогідність того, що у однієї особи два алеля в даному локусі є від одного предка.

Локальні популяції – групи особин, котрі займають довгостроково певне місце. В дикій природі це ендеміки, а в сільськогосподарській практиці – окремі стада.

Маркер – алель (ознака) успадкування якої наявне в нащадків.

Міграція – переведення частини особин однієї популяції в іншу (продаж).

Мікропопуляція – найменша група особин, котра здатна до самовідтворення та самоіснування.

Панміксія – вільне схрещування особин всередині популяції

Покоління (генерація) – безпосередні нащадки, що народилися протягом усього репродуктивного періоду (періоду життя).

Популяційна генетика – це наука, що вивчає генетичні явища, що відбуваються в популяціях. Особи кожної популяції відрізняються один від одного, і кожна з них в чомусь унікальна. Багато з цих відмінностей спадкові, чи генетичні, вони визначаються генами і передаються від батьків до дітей.

Популяція – це сукупність особин даного виду, що займають певну територію, вільно схрещуються між собою і більш-менш ізольовані від інших сукупностей.

Потенційна популяція – віртуальна, теоретично можлива менделєвська група особин одного виду, в якій реалізуються всі можливі комбінації варіантів наборів хромосом в гаметах та варіантів їх сполучення при заплідненні.

Приплід – одночасно народжені особини від певних батьків.

Селекційний індекс – це показник племінної цінності тварини, побудований з урахуванням декількох показників господарських і біологічних ознак.

Сімпатрична популяція – група особин одного виду, котрі існують в одній географічній зоні.

Тотальні лінії – це група особин, котрі мають весь однаковий набір генів, котрий знаходяться в гомозиготному стані. В таких лініях добір неможливий.

Цикл розмноження – період розмноження і формування нащадків.

Часткові лінії – це група особин, які мають лише частину однакових генів, що знаходяться в гомозиготному стані. До них відносяться породи, типи, лінії, тощо. Добір можливий лише за ознаками, котрі мають різні варіанти, тобто визначаються різними алелями одного гена.

Частота алеля – частка конкретного алеля серед усіх наявних в популяції алелей досліджуваного гена.

Частота генотипу – частка особин, що мають певний генотип, серед усіх особин популяції.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Басовский Н. З. Популяционная генетика в селекции молочного скота. М.: Колос.1983. 256 с.
2. Басовский Н. З., Власов В. И. Информационные системы в селекции животных. К.Урожай.1989.С.173–181
3. Буркат В. П. Теорія, методологія і практика селекції. К. : «БМТ», 1999. 376 с.
4. Генетико-популяційні процеси при розведенні тварин / Петренко І. П. та ін. К., Аграрна наука. 1997. С.313–398
5. Генетические основы селекции животных / Петухов В. Л. и др. М., Агропромиздат. 1989. С.147–148.
6. Иогансен И., Рендель Я., Граверт О. Генетика и разведение домашних животных. М.:Колос. 1970. 344 с.
7. Ларцева С. Х., Муксинов М. К. Практикум по генетике. М.: Агропромиздат. 1985. С. 247–265.
8. Мацеевский Я., Земба Ю. Генетика и методы разведения животных. М.:Вища школа. 1988. 441 с.
9. Меркурьева Е. К. и др. Генетика с основами биометрии. М.: Колос. 1983.С.243–270
10. Никитченко П. Н. Гетерозис в свиноводстве. Л., Агропромиздат. 1987. 215 с.
11. Основи варіаційної статистики / Патров В.С. та ін. Біометрія. “Січ”. 2000 С.152–172.
12. Пабат В. О., Вінничук Д.Т. Основи генетики і тваринництва. К., Аграрна наука. 1997. С.43–57
13. Племенное дело в животноводстве / Эрнст Л. К. и др. М., Агропромиздат. 1987. С.132–185.
14. Популяционная генетика для селекционеров-животноводов / В. Шталь, Д. Раш, Р. Шилер, Я. Вахал; пер. с нем. И. А. Гинзбург. М. : Колос, 1973. 439 с.
15. Теоретические основы селекции животных / Никоро З. С. и др. М.: Колос.1968. С.97–124, 135–144.
16. Трофименко О. Л., М. І. Гиль. Генетика популяцій : навч. посіб. Миколаїв : МДАУ, 2003. 225 с.
17. Трофименко О. Л., Гиль М. І., Сметана О. Ю. Генетика популяцій: підручник; за ред. професора М. І. Гиль; МНАУ. Миколаїв : Видавничий дім «Гельветика», 2018. 254 с.
18. Хомут И.С. Стадо сельскохозяйственных животных. Одеса. 1996. 60 с.

19. Grant V. The Evolutionary Process. A critical review of Evolutionary Theory. Published by Columbia Univ. Press, 1985. P. 490.
20. Ishida Y. Sewall Wright and Gustave Malécot on Isolation by Distance. *Philosophy of Science*, 2009. Vol. 76. № 5. P. 784–796.
21. The State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture / edited by B. Rischkowsky & D. Pilling. Rome, 2007. 511 p.
22. Wright S. Isolation by distance. *Genetics*, 1943. V. 28. №. 2. P. 114–138.

Навчальне видання

Пелехатий Микола Сергійович
Піддубна Людмила Михайлівна
Кучер Дмитро Миколайович
Кочук-Ященко Олександр Анатолійович

**ГЕНЕТИКО-ПОПУЛЯЦІЙНІ ПРИЙОМИ
РОЗВЕДЕННЯ ТВАРИН**

Підручник

Українською мовою

В авторській редакції
Коректор Д. М. Кучер
Комп'ютерна верстка Д. М. Кучер
Обкладинка Д. М. Кучер