

УДК 575.1

БЛИЗНЮЧЕНКО А.Г., кандидат биологических наук
Полтавский сельскохозяйственный институт

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ ИНБРИДИНГА

Инбридинг слово английского происхождения и обозначает “разведение внутри” или, что часто встречается, “в себе”. Имеется в виду разведение животных внутри генеалогически родственной группы. Термин появился в Англии в период интенсивного развития животноводства, когда велась большая работа по выведению высокопродуктивных пород разных видов животных. Применялись разные методы скрещиваний, в том числе, и скрещивание генеалогически родственных животных, имевших одного или несколько общих высокопродуктивных предков, с целью получить такое же высокопродуктивное потомство. Поэтому понятие инбридинг используется в животноводстве как прием в разведении, а не как биологическое явление с генетической сущностью.

Однако инбредное скрещивание показало противоречивые результаты. В одних случаях надежды оправдывались и образовывались группы высокопродуктивных животных, которые впоследствии становились новой породой, в других, что было значительно чаще, рождалось низко продуктивное потомство и иногда с патологическими отклонениями. Причины этой разности не раскрыты до сих пор.

В связи с этим появилась настоятельная необходимость в разработке теории инбридинга как биологического явления, базирующегося на законах наследственности, и соответствующих методов его измерения. А главное решения проблемы инбридинга как биологического явления, которое можно было бы моделировать и использовать в практической деятельности.

Впервые метод измерения инбридинга предложил в 1909 году А.Шапоруж (2). Мерой инбридинга он предложил использовать учет рядов общих предков в родословной, которые отделяют их от пробанда. При этом он ввел и соответствующие обозначения. Родительское поколение обозначалось римской цифрой I, дедовское – II, прадедовское – III и т.д.

Позже Г.Пуш, используя эту систему обозначений, предложил классификацию разных вариантов родственного скрещивания, которые и определяют разную степень инбридинга. В соответствии с этой классификацией скрещивание типа I – II (мать x сын), II – I (дочь x отец), II – II (брат x сестра), I – III (бабка x внук), III – I (внучка x дед) называется кровосмешением. Оно определяет первую и вторую степень инбридинга.

Скрещивание особей типа II – III, III – II, III – III, I – IV, IV – I определяет третью и четвертую степень инбридинга и называется близкородственным.

Скрещивание организмов типа IV – III, III – IV, IV – IV, I – V, V – I определяет пятую и шестую степень инбридинга и носит название умеренного инбридинга. Скрещивание более отдаленных родственников носит название слабого или отдаленного инбридинга.

Как видим, в основу измерения степени инбридинга кладется степень генеалогической связи особей.

Однако по этой системе нельзя определить ни количества инбредных организмов в популяции, т.е. коэффициента инбредности популяции, ни степени инбридинга отдельной особи.

Поэтому в 1915 г Пирль предложил определять коэффициент инбридинга по количеству утерянных предков в родословной с использованием следующей формулы:

$$Z_n = \frac{P_n - Q_n}{P_n} \quad (1)$$

где Z_n – коэффициент инбридинга, P_n – количество теоретически возможных предков, Q_n – фактическое количество предков в конкретной родословной. Формула страдает большим недостатком, поскольку не учитывает предков с материнской и отцовской сторон. А это очень важно, ибо каждая сторона указывает на возможную степень гомозиготизации своей наследственности.

Поэтому в 1921 г была предложена С. Райтом (5) новая формула измерения инбридинга. Сущность ее заключалась в определении вероятности степени гомозиготизации потомка по генам общих предков при скрещивании особей разных вариантов генеалогического родства. Исходя из этого автор, предложил соответствующую формулу, которая несколько позже была усовершенствована Д.А. Кисловским. В настоящее время используется следующая формула определения коэффициента инбридинга:

$$F_x = \sum \left(\frac{1}{2} \right)^{n_s + n_d - 1} \cdot (1 + F_a) \quad (2)$$

где F_x коэффициент инбридинга исследуемой особи, n_s – число поколений по отцовской линии от общего предка, включая и его самого, n_d – число поколений по материнской линии от общего предка, включая и общего предка, F_a – коэффициент инбридинга повторяющегося предка, если он известен, в противном случае эту часть формулы не используют. Если общих предков несколько, то вычисляют коэффициент инбридинга по каждому из них в отдельности, а затем суммируют. При этом, как заявил сам автор (5), формула дает процентное увеличение гомозиготности при определенной системе скрещивания, когда отсутствует отбор по отдельным признакам индивидуума, т.е. при чисто случайном спаривании.

Однако цифры, полученные при этом, не дают основания считать их степенью гомозиготности конкретного индивидуума, а лишь указывают на то, что в среднем по всем потомкам будет наблюдаться увеличение процента гомозиготности по сравнению с исходным материалом, по тем наследственным признакам, которые не подлежат отбору. Поэтому формула может использоваться не для оценки отдельных особей, а лишь их совокупностей, т.е. популяций, имеющих общих предков. Практически исчисляется вероятность возможной гомозиготности потомков за генами предка в зависимости от

частоты его встречаемости в родословной и расстояния между предком и пробандом, которое вычисляется в рядах поколений родословной.

Таким образом, и данный метод определения инбридинга не решает его главной проблемы, т.е. не создает возможности его измерить отдельно у каждой особи и применить моделирование для практических целей.

Все предложенные ранее методы объяснения и измерения инбридинга, с точки зрения современных достижений генетики имеют много недостатков.

1. Прежде всего, потому что считают наследственность целостной неразрывной структурой, которая может делиться лишь на половинки, в то время, как она дискретна и разделена у каждого вида организмов на определенное количество частей – хромосом, которые не делятся, на половинки, но при образовании гамет создают великое множество комбинаций.

2. Наследственность считается бесконечной и бесконечно может делиться на половинки в зависимости от числа поколений взятых в учет, в то время как она ограничена определенным количеством наследственных молекул в каждой клетке и делится только один раз при образовании гамет независимо от поколений.

3. Коэффициент инбридинга не зависит от видовой принадлежности организмов, т.е. для всех видов он одинаков, чего не может быть.

4. Ставит степень гомозиготности в зависимость от числа поколений между общими предками и пробандами, а не от законов сочетания хромосом при оплодотворении.

5. Не дает возможности получить полноинбредную особь, т.е. с коэффициентом инбридинга, равняющимся единице или сто процентов. В то время когда практически существуют полноинбредные организмы, которые определяют чистые линии.

6. Базируются на скрещивании генеалогически родственных особей, но не учитывают результаты расщепления.

7. Термины коэффициент и степень инбридинга используются как синонимы, в то время как:

а) слово коэффициент (латинское происхождение) переводится как содействующий, постоянная определенная величина, являющаяся множителем для других переменных величин. В отношении инбридинга он определяет долю инбредных организмов по отношению ко всем в популяции, т.е. это показатель популяционный и не может характеризовать отдельно взятого организма;

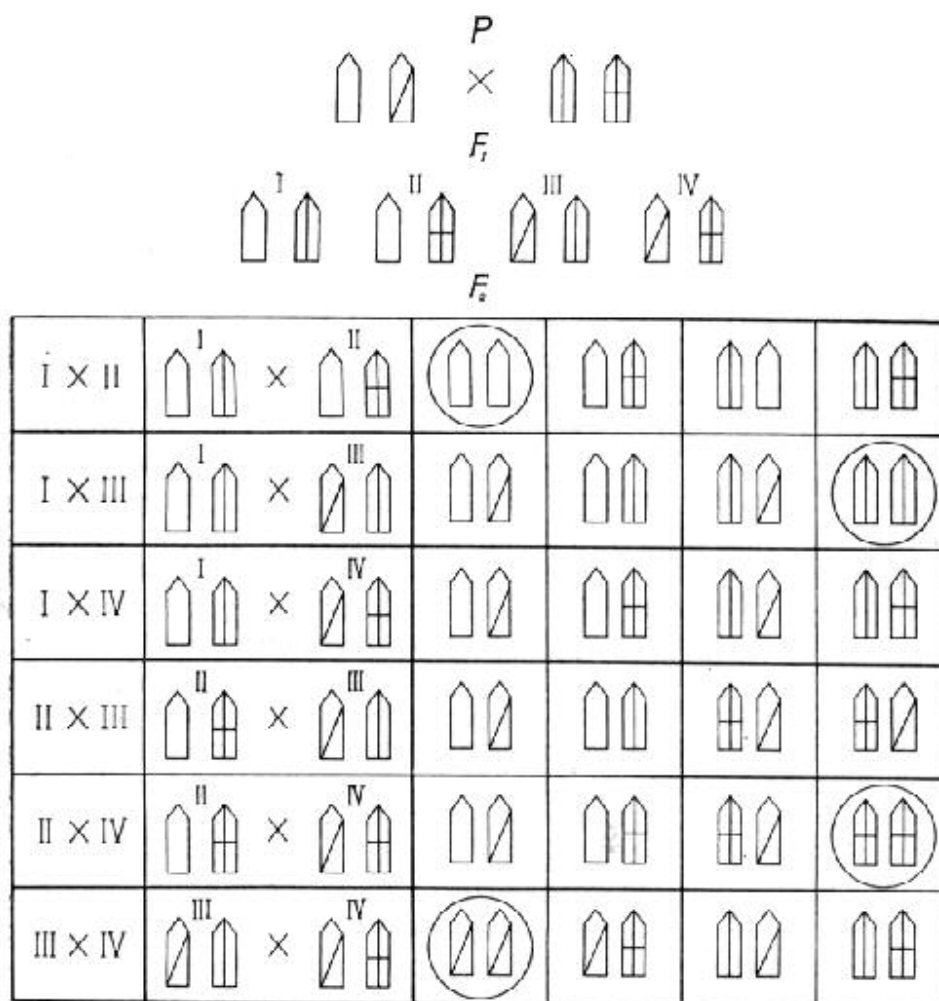
б) слово степень используется для определения меры глубины, величины, сложности и множества подобного, что характеризует один конкретный индивидум.

Именно так они и будут использоваться в этой статье.

Мерой инбридинга отдельного организма является гомозиготность. При этом применяется термин степень, который отображает величину гомозиготности конкретной особи. Определить какое количество генов имеет организм в гомозиготном состоянии пока что ни теоретически, ни практически невозможно. Но в большом приближении все же возможно найти правильный подход к решению указанной проблемы, если в учет взять целые хромосомы.

При этом ибредным считается организм, который имеет идентичные пары гомологов одной или нескольких пар негомологичных хромосом. Идентичные пары гомологичных хромосом - это хромосомы одного происхождения. Такие хромосомы носят название *таутогенных*, а организм содержащий их – *таутозиготным*. Если пара гомологов не идентична, т.е. ее хромосомы разного происхождения, то они называются *аллогенными*, а организм – *аллозиготным*.

Рис.1. Генетическая сущность инбридинга.



Таутозиготным организм может быть по всем хромосомам кариотипа и тогда он называется полноинбредным или по одной, двум и более негомологичным хромосомам из всего кариотипа и тогда он называется неполноинбредным. В таких случаях можно вычислить степень инбридинга за счет отношения числа пар хромосом в таутозиготном состоянии ко всем, что имеются в геноме.

Таб.1. Показатели инбридинга.

Число таутозиготных хромосом	Степень геномн. инбридинга в %	Число классов инбредных генотипов	Частота появл. конкр. инбред. организмов	Общее число инбредных организмов	Коэффициент инбридинга		Вероят. Появлен. конкрет. инбред. генотипа
					Степеной	Аллельный	
Дрозофила							
0	0	0(1)	0(1)	0(16)	0(0,625)	0(0,625)	0(0,625)
1	25,0	8	8	64	0,25	0,3125	0,312
2	50,0	24	4	96	0,375	0,1562	0,156
3	75,0	32	2	64	0,25	0,0781	0,078
4	100,0	16	1	16	0,625	0,0390	0,0390
Итого	-	81		240	-	-	-
Горох							
0	0	0(1)	0(1)	0(128)	0(0,0078)	0(0,0078)	0(1:128)
1	14,28	14	64	896	0,054687	0,0039	1:256
2	28,57	84	32	2688	0,164062	0,00195	1:512
3	42,85	280	16	4480	0,273437	0,00097	1:1024
4	57,14	560	8	4480	0,273437	0,00048	1:2048
5	71,42	672	4	2688	0,164062	0,00024	1:4096
6	85,71	448	2	896	0,054687	0,00012	1:8192
7	100,0	128	128	1	0,000061	0,00006	1:16384
Итого	-	2187		16256	-	-	-

Например. У дрозофилы имеется четыре пары хромосом. Если одна из них будет находиться в таутозиготном состоянии, то степень инбридинга составит 1/4 или 25%, если две хромосомы – 50%, три – 75%. У гороха семь пар хромосом, т.е. семь в геноме. Отсюда при одной паре хромосом, в таутозиготном состоянии степень инбридинга будет составлять 14,28%, при двух – 28,57% и т.д., что видно из данных таб. 1.

Как видим, степень инбридинга зависит от общего числа хромосом в геноме, а не от поколений, что вполне объективно и точнее. Поскольку указанная степень инбридинга зависит от числа хромосом в таутозиготном состоянии, то ее целесообразно назвать *геномной*.

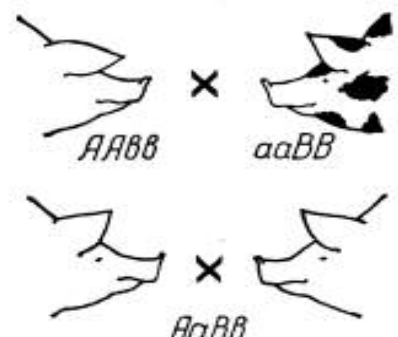
Общая формула вычисления геномной степени инбридинга будет следующей:

$$I_g = \frac{X_t}{n} 100 \% \quad (3)$$

где I_g – геномная степень инбридинга, X_t – число пар хромосом в таутозиготном состоянии, n – общее число хромосом в геноме.

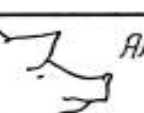
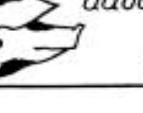
При полигибридном скрещивании в учет можно взять столько независимых признаков, сколько имеется хромосом в геноме. В этом случае формируется, так называемая, потенциальная популяция.

Рис.2. Потенциальная популяция при дигибридном скрещивании.



$AABB \times aaBB$

$AaBb$

♀ \ ♂	AB	Ab	aB	ab
AB	 $AABB$ 1	 $AABb$ 2	 $AaBB$ 3	 $AaBb$ 4
Ab	 $AABb$ 5	 $AABb$ 6	 $AaBb$ 7	 $Aabb$ 8
aB	 $AaBb$ 9	 $AaBb$ 10	 $aaBB$ 11	 $aaBb$ 12
ab	 $AaBb$ 13	 $Aabb$ 14	 $aaBb$ 15	 $aabb$ 16

Потенциальная популяция это теоретическая, менделевская популяция, при которой реализуются все возможные комбинации вариантов хромосом в гаметах и варианты их сочетаний при оплодотворении.

Реальная популяция или генеральная совокупность количественно меньше потенциальной, но она полностью отображает ее генетическую сущность, т.е. частоты генотипов реальной популяции, будут соответствовать частотам – потенциальной. Поэтому именно она и должна служить моделью для изучения законов наследования признаков, детерминации инбридинга и гетерозиса (1). При этом число комбинаций хромосом в геноме определяется формулой 2^n , а число потенциально возможных организмов при оплодотворении – 4^n .

Для примера приводится дигибридное скрещивание у свиней. В учет взято два признака: масть и форма ушей. Белая масть и стоячие уши доминантные признаки, рябая масть и свислые уши рецессивные признаки (рис.2).

Как видим, при скрещивании сибсов появляются особи разной степени инбридинга. Из 16 возможных животных четыре будут полнобредными –

ААВВ, Аавв, ааВВ, аавв, или $\frac{1}{4}$ от общего числа особей, что не соответствует формуле С.Райта. Однако имеются и другие инбредные генотипы, как ААВв, ааВв, АаВВ, Аавв. Они находятся в пределах формулы С.Райта, но без учета генотипов. Однако, их можно и необходимо учесть если подойти с генетической сущности инбридинга и рассматривать его не как метод скрещивания, а как биологическое явление, которое имеет свои генетические законы проявления.

Отсюда необходимо констатировать, что существует два типа инбридинга: полный, когда алели всех генов, находятся в гомозиготном состоянии (ААВВ) и неполный, когда в гомозиготном состоянии находится лишь часть генов, а аллели остальных генов находятся в гетерозиготном состоянии (ААВв).

Однако, указанная методика определения степени инбридинга выражает общий принцип детерминации этого явления, но не вскрывает всей генетической сущности инбридинга, поскольку процент инбридинга говорит лишь о числе хромосом в таутозиготном состоянии по отношению ко всему геному, но ничего не говорит о таутозиготности отдельных гомологов, содержащих разные аллели и создающих разные инбредные генотипы, т. е. разное число классов инбредных генотипов. Поэтому при одинаковой степени инбридинга особи будут разными за аллельным содержанием, т.е. будут иметь разные генотипы в таутозиготном состоянии.

Число классов разных инбредных генотипов зависит от числа хромосом, которые вступают в таутозиготное состояние (с учетом аллелей) и от общего числа хромосом в геноме.

Число классов инбредных генотипов вычисляется за следующей формулой:

$$I_k = 2C_n^x + C_n^x \left(C_x^{x-1} + C_x^{x-2} + C_x^{x-3} + \dots + C_x^{x-x} \right) \quad (4)$$

где I_k – количество инбредных генотипов (классов), n – общее число хромосом в геноме, x – число хромосом в таутозиготном состоянии. Например, у дрозофилы при геномной степени инбридинга в 50% в таутозиготном состоянии может быть две пары негомологичных хромосом в различной комбинации: 1-2, 1-3, 1-4, 2-3, 2-4, 3-4 и т.п., что создает в общей сложности с учетом комбинации гомологов, ибо они исходно принимаются алогенными, 24 класса инбредных генотипов. При трех парах хромосом в таутозиготном состоянии у дрозофилы, т.е. при 75% геномной степени инбредности число классов инбредных генотипов будет следующим:

$$I_k = 2C_4^3 + C_4^3 (C_3^2 + C_3^1) = 8 + 4(3 + 3) = 32$$

Это говорит о том, что одинаковую степень инбридинга имеют генетически разные особи – ААВВ или аавв и т.п. Поэтому возникает необходимость ввести дополнительное понятие инбридинга, которое бы отображало и конкретный генотип особи. Наиболее приемлемым является термин *аллельная* степень инбридинга, которая имеет тот же процент генов в гомозиготном состоянии или хромосом в таутозиготном, но с иной аллельной структурой, что так же возможно определять гибридологическим анализом,

анализирующим скрещиванием и молекулярными методами. Аналогично и по гороху, что видно из данных таблицы 1, колонка 3.

Аллельную степень инбридинга можно вычислить по формуле:

$$I_A = \frac{I_g}{I_k} \quad (5)$$

В этом случае она будет указывать на долю таутозиготных животных за определенными аллелями по отношению к геномной степени инбридинга. К примеру, для дрозофилы с 25% геномной степенью инбридинга, аллельная степень инбридинга будет составлять – 3,125%, с 75% - 2,34375% и т. п.

Данная система обсчета позволяет не только определять степень инбридинга и число возможных классов инбредных генотипов, а также частоту и вероятность появления конкретного генотипа в потенциальной популяции. Для этого используется следующая формула:

$$t_{ig} = 2^{n-x} \quad (6)$$

где t_{ig} – частота появления конкретного (аллельного) инбредного генотипа в потенциальной популяции, n - число хромосом в геноме, x – число хромосом в таутозиготном состоянии.

Вероятность появления особи с конкретным генотипом вычисляется путем отношения его частоты ко всем особям в потенциальной популяции.

Указанная вероятность может быть использована в практических условиях, когда известно общее число организмов в конкретной генеральной совокупности. Скажем, если вероятность появления конкретного генотипа в потенциальной популяции 1/16, а имеется 100 особей, то можно с высокой гарантией утверждать, что в этой выборке имеется 5-6 индивидуумов с подобным инбредным генотипом, который к тому же можно выявить при помощи гибридологического или анализирующего скрещивания.

Таким образом, генетическая теория инбридинга, как биологического явления, дает возможность объективно определять степень таутозиготности особи

Все это касается отдельно взятого организма, но существуют и популяционные показатели инбридинга. В этом случае необходимо пользоваться термином коэффициент инбридинга.

Результат анализа полигибридного скрещивания показывает, что число полноинбредных особей соответствует формуле 2^n , где n – количество признаков или генов взятых во внимание. Потенциальное число таких признаков соответствует числу хромосом в геноме или гаплоидному числу хромосом.

Количество полигетерозигот ($AaBb$), тоже соответствует формуле 2^n . В таком случае общее количество всех инбредных особей соответствует формуле $4^n - 2^n$, а число неполных инбредов составляет $4^n - (2^n + 2^n) = 4^n - 2^{n+1}$. Отношение числа полигетерозиготных особей ко всем возможным в потенциальной популяции выражается как $2^n : 4^n$ или $(1/2)^n$. Отсюда можно вычислить общее количество инбредных особей в потенциальной популяции. Оно будет

соответствовать формуле $1 - (1/2)^n$. И эта величина будет зависеть не от поколений, а от числа хромосом в геноме ибо гомозиготизация всецело зависит от сочетания генов и их аллелей в период оплодотворения.

Таким образом, чем больше хромосом в геноме, тем меньше доля полногетерозиготных (полигетерозиготных) особей, тем больше доля инбредных. Например, в потенциальной популяции дрозофилы (4 пары хромосом), полигетерозиготных особей будет $(1/2)^4$ или 1/16, что составляет 6,25%.. У свиньи (19 пар хромосом) полногетерозиготных поросят будет - $(1/2)^{19}$ или 0,0000019073486, т.е. практически, ноль ибо в реальной популяции, и тем более в генеральной совокупности, вероятность появления полигетерозиготных особей практически нулевая. И это при отсутствии искусственного отбора, чего не бывает в сельскохозяйственных животных, а следовательно в хозяйственных стадах находятся только инбредные животные с разной геномной и аллельной степенью инбридинга.

Однако, говоря о популяции, необходимо ввести понятие, коэффициент инбридинга, который может быть общим, степенным и аллельным. Формула вычисления, общего коэффициента инбридинга основывается на отношении числа всех инбредных организмов в популяции ко всем потенциально возможным и имеет следующий вид:

$$F_g = \frac{T}{N} = \frac{N - 2^n}{N} \quad (8)$$

где F_g – общий коэффициент инбридинга, T – общее число инбредных (таутозиготных) организмов, независимо от степени, N – общее число организмов в потенциальной популяции, n – число хромосом в геноме или число пар хромосом в кариотипе. Для приведенных данных в таблице в случае с дрозофилой общий коэффициент инбридинга будет составлять $(256-16):256 = 240:256 = 0,9375$, в случае с горохом - $(16384-128):16384 = 0,9921875$. Если определить этот показатель для свиньи, то он будет составлять огромную величину – 0,9999980926514 и это в потенциальной популяции, а в реальной, очевидно, он будет равняться 1,00 или ста процентам.

Кроме общего коэффициента инбридинга можно выделить степенной, который показывает насыщенность популяции особями одинаковой степени инбридинга. Его можно рассчитать по формуле:

$$F_{ig} = \frac{N_{ig}}{N} \quad (9)$$

где F_{ig} – степенной коэффициент инбридинга, N_{ig} - число особей с определенной геномной степенью инбридинга, N - общее число особей. Конкретные данные приведены в таблице.

Однако для успешной селекции необходимо знать насыщенность популяции не только организмами одинаковой геномной степени инбридинга, но и особями одинакового инбредного генотипа. Такие организмы называются *гомоаллельными*, поскольку имеют в таутозиготном состоянии все одинаковые аллели хромосом. Именно они при скрещивании между собой дают стандартное и стабильное потомство, т.е. потомство с одинаковыми

селекционируемыми признаками в каждом поколении. Это наиболее важный для селекции коэффициент инбридинга и формула его расчета следующая:

$$F_A = \frac{t_{ig}}{N} \quad (10)$$

где F_A - аллельный коэффициент инбридинга, t_{ig} - частота встречаемости особей с конкретной аллельной степенью инбридинга, N - общее число организмов в популяции.

В потенциальной популяции этот коэффициент уменьшается вдвое по мере увеличения степени инбридинга, т.е. чем больше негомологичных хромосом переходит в таутозиготное состояние, тем меньше вероятность встречаемости, появления, повторяемости особей с одинаковым генотипом.

В искусственных популяциях, где используется целенаправленный отбор общий коэффициент инбридинга стопроцентный, степенной и аллельный коэффициенты зависят от правильности отбора. Если отбираются организмы гетероаллельные, т. е. инбредные по разным аллелям, то все потомство будет гетерозиготным. В случае отбора гомоаллельных особей, все потомство за селекционируемыми признаками будет инбредным и, кроме того, появятся потомки с разной геномной и аллельной степенями инбридинга, но выше той, что была в родительской паре. К примеру, если в скрещивание взято дрозофил с аллельным коэффициентом 3,125 (25% геномная степень инбридинга), то все потомство будет иметь аллельную степень инбридинга выше этой вплоть до стопроцентной у отдельных особей. Это значит что все особи будут иметь одну и ту же хромосому в таутозиготном состоянии, поскольку она была в таком же состоянии и у родителей, а следовательно не создавала дополнительных комбинаций в мейозе и при оплодотворении уменьшает количество инбредных генотипов вдвое. (11)

Так, если у гомоаллельных инбредных родителей дрозофил, одна хромосома находится в таутозиготном состоянии (AA), число инбредных генотипов (классов) у потомства будет составлять 27 вместо 81. При этом число генотипов полноинбредных особей уменьшится в два раза, а их частота увеличится тоже в два раза. Эта закономерность будет соблюдаться по всем генотипам.

На этот счет также существуют соответствующие формулы, которые не приводятся из-за ограниченности размеров статьи.

Приведенная теория инбридинга позволяет моделировать любые ситуации при скрещивании, что видно из рис. 2. В модель взято две пары хромосом нагруженных разным количеством полимеров сопряженных полигенов, которые определяют соответствующую продуктивность (2).

Гены, которые определяют количественные признаки, называются сопряженными, поскольку определяют одну цепь биохимических реакций, конечным результатом которой является количественный признак. Каждый из этих генов может иметь любое количество полимеров размещенных в гомологичных и негомологичных хромосомах в различном соотношении (1,2).

Полимеры могут быть разной генопродуктивности. Их взаимоотношение проявляется на уровне продуктов и называется *соразмерностью*, т.е. биохимическим соотношением генопродуктов. При полной соразмерности один ген нарабатывает столько генопродукта, сколько его может переработать за одно и тоже время последующий и так по всей цепи биохимических реакций. При неполной соразмерности наблюдается диспропорция в генопродуктах, когда количество одного генопродукта не перерабатывается полностью в другой или наоборот, недостаток одного генопродукта снижает количество конечного генопродукта, т.е. количественного признака.

На рис 2. условно взята сопряженность $1A1B = 30$ г. Это значит, что один полимер гена А и один полимер гена В производят 30 г среднесуточного прироста свиней. Поскольку указанные полимеры находятся в разном количестве, как в негомологичных, так и гомологичных хромосомах то экспрессивность признака зависит от вероятности сочетания этих хромосом в одном организме.

Приведено две группы животных: неполноинбредные, в которых 50% хромосом находится в таутозиготном состоянии и полноинбредные – все хромосомы в таутозиготном состоянии.

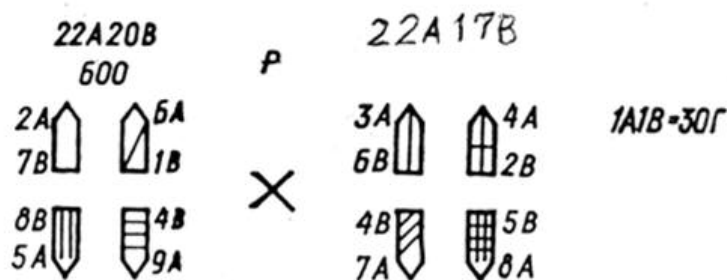
В обоих случаях наблюдается разная выраженность признака, поскольку образуются разные генотипы. Так генотипы 27A11B и 25A16B имеют низкую продуктивность, которую можно назвать инбредной депрессией, что вызвано нарушением соразмерности между полимерами сопряженных полигенов А и В. Полимеров гена В значительно меньше, а потому они не могут переработать большое количество генопродукта гена А в конечный продукт, чем и снижают экспрессивность признака. Но в этом семействе существуют и высокопродуктивные животные с генотипом 21A21B – 630 г.

Отсюда генетический вывод - скрещивание генеалогически родственных особей приводит к образованию инбредных особей разного генотипа и разной продуктивности.

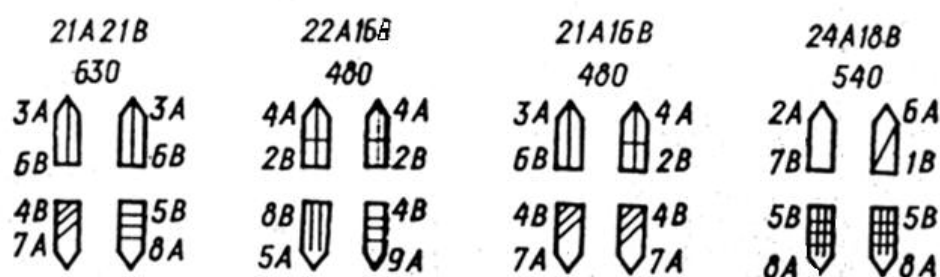
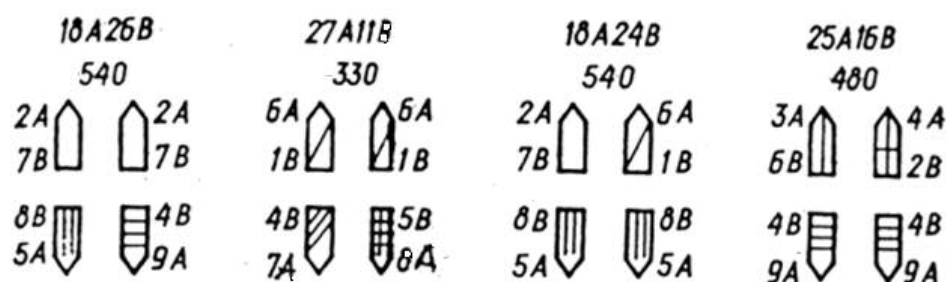
Таким образом, в основе инбридинга лежит не зоотехнический прием скрещивание генеалогически родственных особей, а генетическое явление, сущность которого заключается в таутозиготизации дискретных единиц наследственности (хромосом), независимо от родства особей. Генеалогическое родство может лишь увеличить вероятность проявления негативных качеств и то далеко не во всех случаях. Но с таким же успехом оно может привести и к увеличению вероятности появления высокопродуктивных особей, что и лежит в основе породовыведения.

Итак, изложенная генетическая теория инбридинга, как биологического явления, дает возможность объяснить все его характерные особенности и свойства, а также моделировать любые ситуации при его использовании в селекции.

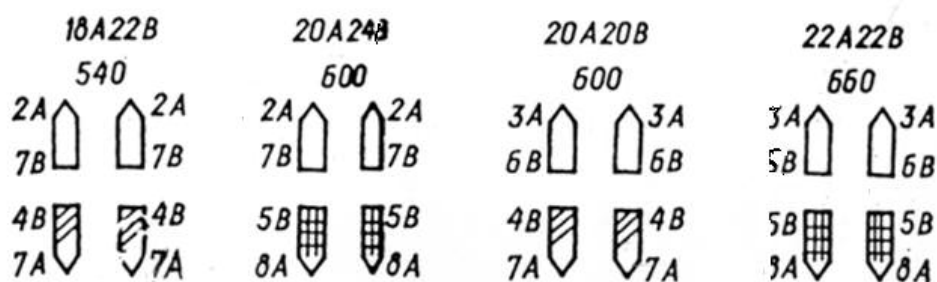
Рис. 3. Генетическая модель инбридинга.



F_2
неполноинтервальные



полноинтервальные



Бібліографія.

1. Близнюченко О.Г. Генетичні основи розведення свиней. – К.: Урожай, 1989. – 159 с.
2. Близнюченко О.Г. Законы наследования количественных признаков // Вісник Полтавського державного сільськогосподарського інституту. –1999. - №1. – с. 24-26
3. Кудрявцев С.А. Практические занятия по разведению сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз, 1937. – 213 с.
4. Кисловский Д.А. Избранные сочинения. – М.: Колос, 1965. – 535 с.
5. Pusch G. Beurteilung des Rindes. Berlin, 1910. – 47 с.
6. Wrigt S. Systems of metinq. II. The effect of inbreeding on the genetic composition of a population // Genetics 1921. 6. – p. 124-143.

Анотація.

Близнюченко А.Г. Генетическая детерминация инбридинга // Вісник Полтавського державного сільськогосподарського інституту.

Излагается новая теория детерминации инбридинга. Раскрывается многообразие свойств инбридинга – наличие степени инбридинга и трех его коэффициентов: общего, степенного и алельного. Излагаются законы экспрессии количественных признаков у инбредных организмов и методы их моделирования. Вводятся новые термины: таутозиготность, аллозиготность, гомоаллельность.

Близнюченко О.Г. Генетична детермінація інбридингу.

Викладається новітня теорія детермінації інбридингу. Розкривається різноманітність властивостей інбридингу: наявність ступеню інбридингу та трьох його коефіцієнтів – загального, ступеневого, алельного. Викладаються закони експресії кількісних ознак в інбредних організмів та методи їх моделювання. Вводяться нові терміни: таутозиготність, алозиготність, гомоалельність.

Bliznyucnenko A. G. Genetic determination of the ibreeding.

Here we give the new inbreeding theori. The multiformity of the inbreeding attributes is being opened – the presence of the inbreeding degree and its three coefficients: general, degreeal, allelal. The laws of the exspression of guantitative sings in inbreded organisms and the metods of Their modelingare told. The nev terms are given: tautozygotability, allozygotability, homoalleliti.