

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Трубчевский филиал ФГБОУ ВО Брянский ГАУ

Самкова Е. Л.

ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ
Курс лекций
для специальности 35.02.15 Кинология

Брянская область
2020 год

УДК 636.082 (042)

ББК 28.64

С 17

Самкова, Е. Л. **Основы генетики:** курс лекций для обучающихся по специальности 35.02.15 Кинология / Е. Л. Самкова. - Брянск: Изд-во Брянский ГАУ, 2020. - 110 с.

Составитель:

Самкова Е.Л. – к.с-х.н., преподаватель Трубчевского филиала ФГБОУ ВО Брянский ГАУ, высшая квалификационная категория.

Курс лекций может быть использован при изучении общепрофессиональной дисциплины Основы генетики в соответствии с ФГОС СПО по специальности 35.02.15 Кинология.

В курсе лекций раскрываются теоретические аспекты важнейших свойств живого – наследственности и изменчивости, механизмов изменчивости и роли изменчивости в эволюционном процессе, рассматриваются способы передачи наследственной информации из поколения в поколение.

Для обучающихся учреждений среднего профессионального образования.

Рецензент:

Пиреева С.И. – преподаватель Трубчевского филиала ФГБОУ ВО Брянский ГАУ, высшая квалификационная категория.

Рекомендации одобрены методическим советом филиала, протокол № 2 от 29.11.2019 г.

© Брянский ГАУ, 2020

© Самкова Е.Л., 2020

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
Тема 1. Генетика – наука о наследственности и изменчивости живых существ.....	11
Тема 2. Закономерности наследования признаков при половом размножении	18
Тема 3. Хромосомная теория наследственности и генетика пола	27
Тема 4. Молекулярные основы наследственности... ..	36
Тема 5. Генетические основы индивидуального развития	40
Тема 6. Генетика количественных и качественных признаков и популяций	52
Тема 7. Инбридинг и гетерозис	56
Тема 8. Генетика иммунитета, аномалий и болезней	70
Тема 9. Основы генетики поведения.....	89
Используемая литература.....	109

Введение

Генетика – одна из важнейших наук современной биологии. Она изучает важные свойства живого – наследственность и изменчивость. Генетика сыграла выдающуюся роль в разработке эволюционного учения, она послужила корнем, из которого возникла и развивалась молекулярная биология. Без преувеличения можно сказать, что генетика занимает сейчас в общей биологии центральное место. Очень велико и практическое значение генетики, она служит научной основой селекции полезных микроорганизмов, культурных растений и домашних животных, способствует успехам медицины. Всё это делает знакомство с главными положениями современной генетики необходимым для плодотворной работы в любой области биологии, во многих отраслях сельского хозяйства и медицины, нужно оно и для правильного понимания ряда узловых вопросов философии естествознания.

Проникновение в сущность молекулярных основ процессов жизнедеятельности в наши дни открыло такие перспективы управления наследственностью с целью создания новых форм животных, растений и микроорганизмов, о которых нельзя было и мечтать в недалёком прошлом.

Предмет генетики. Генетика изучает два свойства органических форм – наследственность и изменчивость. Наследственность обеспечивает материальную и функциональную преемственность между поколениями организмов, проявляющуюся в непрерывности живой материи при смене поколений. Обеспечение преемственности свойств является одной из сторон наследственности, другая – обеспечение точной передачи специфичного для каждого организма типа развития, становления в ходе онтогенеза определённых признаков и свойств, определённого типа био-

синтеза и обмена веществ. Материальной основой наследственности являются все элементы клетки, обладающие свойством воспроизводить себя и распределяться по дочерним клеткам в процессе деления. Особенно важную роль играют процессы воспроизведения и распределения специфических структур ядра клетки – хромосом.

Основные задачи генетики:

- изучение способов хранения генетической информации у разных групп организмов;
- изучение материальных носителей генетической информации;
- анализ способов передачи наследственной информации из поколения в поколение;
- изучение закономерностей реализации генетической информации в процессе индивидуального развития и влияния на них условий внешней среды;
- изучение механизмов изменчивости и роли изменчивости в эволюционном процессе;
- изыскание способов исправления повреждённой генетической информации.

Методы генетики:

• *метод гибридологического анализа* был разработан Г. Менделем, он изучает закономерности наследования отдельных признаков при половом размножении, его сущность в том, что:

- а) скрещиваемые организмы принадлежат одному виду;
- б) скрещиваемы организмы отличаются по 1, 2 или нескольким парам альтернативных признаков;
- в) проводится анализ наследования по отдельным альтернативным признакам;
- г) прослеживается передача этих признаков в ряду поколений;
- д) проводится точный количественный учёт насле-

дования каждого альтернативного признака;

е) выявляется характер потомства каждого гибрида в отдельности;

- *цитогенетический метод* состоит в изучении карิโอ типа (набора хромосом) клеток организма и выявлении геномных и хромосомных мутаций;

- *генеалогический метод* состоит в изучении родословных человека и животных, что позволяет установить характер наследования (доминантный, рецессивный) и вероятность проявления признаков в последующих поколениях, он широко используется в селекции и работе медико-генетических консультаций;

- *близнецовый метод* основан на изучении проявления признаков у однояйцевых и двуяйцевых близнецов, он позволяет выявить роль наследственности и внешней среды в формировании данных признаков;

- *биохимические методы* основаны на изучении химического состава клеток и выявлении генных мутаций;

- *популяционно-статистический* позволяет рассчитать частоту встречаемости генов и генотипов в популяциях.

Генетика тесно связана со многими биологическими науками: биохимией, молекулярной биологией, цитологией, эмбриологией, теорией эволюции.

Собака была первым животным, прирученным человеком еще в глубокой древности.

Посредством искусственного отбора и сложной племенной работы, а также в итоге изменения условий существования человек из немногих первоначальных форм вывел большое количество пород собак. В основе племенного дела в служебном собаководстве лежат те же принципы и методы, которые присущи всей нашей мичуринской биологической науке.

Собака, находясь постоянно в непосредственной

близости к человеку, живя с ним под одним кровом, подверглась по сравнению со своими предками, большим изменениям, чем другие животные. У собаки исчезли черты хищника и появились не только черты покорности, которые свойственны всем домашним животным, но и исключительная привязанность и преданность своему хозяину, что выражается в потребности всегда быть возле него и защищать как его, так и его имущество. Под воздействием человека обогащались и усложнялись высшие нервные функции собаки, развивались ее способности к различной, иногда очень сложной дрессировке.

Термин «порода» общеизвестен и понятен. Практически большинство людей умеет различать основные породы животных, в том числе и собак.

Под породой понимают группу собак, имеющих общее происхождение и характерные, сходные, передающиеся по наследству особенности служебных качеств, экстерьера и требований к условиям жизни. Численность животных внутри породы должна быть достаточной, обеспечивающей ее дальнейшее разведение без вынужденного применения родственного спаривания и скрещивания с другими породами.

Все породы собак являются продуктом творческого труда человека. Каждая из пород отвечает определенным запросам и находит применение в конкретной области деятельности. Любая порода собак никогда не остается неизменной в своих формах, постепенно совершенствуется под воздействием человека. Главными причинами изменения пород могут служить изменения условий существования и методов отбора и подбора, а также разные приемы скрещивания одних пород собак с другими.

Если человек прекращал вести отбор, подбор и соответствующее воспитание молодняка, порода прекращала

свое существование. Известен целый ряд пород собак, исчезнувших в настоящее время. Исчезла русская брдастая борзая, не выдержав конкуренции с русской псовой борзой. В настоящее время исчезают разные декоративные породы, не имеющие никакого общественно-полезного значения. В пределах породы, исходя из местных производственных, кормовых и климатических условий, могут создаваться отдельные типы.

Изменению типа и направления многих культурных пород собак в условиях буржуазных стран способствуют часто ничем не оправданные погоня за модой, личные вкусы экспертов и борьба конкурирующих между собой владельцев крупных питомников.

В нашей стране собаководство имело крепкую базу в виде государственных питомников и общественных организаций, занимающихся этой отраслью животноводства.

Главная задача собаководства — развитие и совершенствование имеющихся продуктивных пород собак, а также и выведение новых пород, необходимых народному хозяйству.

В настоящее время насчитывается свыше 300 пород собак, применяемых для различных целей.

Собаки легче, чем другие домашние животные, подвергаются изменению под воздействием отбора, подбора и внешних условий и образуют самые разнообразные, иногда очень отдаленные и малосходные между собой формы. Эта способность к изменчивости и образованию новых форм объясняется следующими причинами:

1. Происхождением собак от разные подвидов волков и шакалов.

2. Широким распространением собак на всех континентах с резко различающимися условиями окружающей среды, кормления и содержания.

3. Разнообразным использованием собак и вследствие этого узкой специализацией пород, что выражается в приспособленности типа высшей нервной деятельности и в специфических формах экстерьера.

На разнообразии форм собак влияет еще и то, что есть значительная группа пород, не имеющих каких-либо полезных качеств. Таких собак разводят с чисто любительскими целями. В данном случае заводское искусство человека направлено не на получение наиболее полезных форм, а на выведение оригинальных по внешности собак, часто с признаками ослабления их конституции, граничащими даже с вырождением или уродством.

У большинства видов живых существ материальным мостиком, связывающим два поколения, служат мужская и женская половые клетки, сливающиеся при оплодотворении. В этих клетках заключены сведения, определяющие сходство потомков с родителями. В то же время наблюдается изменчивость, вследствие чего потомки обычно в той или иной степени отличаются от родителей и друг от друга.

Таким образом, от одного поколения к другому через половые клетки передаётся (хотя и несколько в искаженном виде) информация о всех тех многообразных морфологических, физиологических и биохимических признаках, которые должны реализоваться у потомков. Исходя из такого кибернетического характера генетических процессов, удобно следующим образом сформулировать четыре основные теоретические проблемы, исследуемые генетикой.

1. Проблема хранения генетической информации. Изучается, в каких материальных структурах клетки заключена генетическая информация и каким образом она закодирована.

2. Проблема передачи генетической информации.

Изучаются механизмы и закономерности передачи генетической информации от клетки к клетке и от поколения к поколению.

3. Проблема реализации генетической информации. Изучается, как генетическая информация воплощается в конкретных признаках развивающегося организма, взаимодействуя при этом с влияниями окружающей среды (фенотипика).

4. Проблема изменения генетической информации. Изучаются типы и причины изменений, которым подвергается генетическая информация, и механизмы их возникновения.

Все эти проблемы изучаются генетикой на разных уровнях – молекулярном, клеточном, организменном и популяционном. Заключение, полученные при изучении теоретических проблем наследственности и изменчивости, служат основой для решения стоящих перед генетикой практических задач, главные из которых следующие:

1. Использование достижений генетики для выбора наилучших типов скрещивания.

2. Использование достижений генетики для выбора наиболее эффективных способов отбора.

3. Использование достижений генетики для управления развитием наследственных признаков.

4. Использование достижений генетики в области изучения мутаций.

Тема 1. Генетика – наука о наследственности и изменчивости живых существ

Явление наследственности и изменчивости присуще всему живому на Земле. Генетика служит теоретической научной базой селекции и семеноводства культурных растений, лесной селекции, домашних животных, микроорганизмов. В наши дни генетика, разбившись на множество комплексных направлений, будучи ключевой наукой биологии и при этом, находясь в тесной связи с жизнью и практикой, развивается исключительно глубоко и быстро.

Датой рождения генетики считается 1900 год – год переоткрытия Карлом Корренсом (Германия) и Эрихом Черманом (Австрия) и Гуго Де Фризом (Голландия) законов Менделя. С этого периода выделяют три этапа в развитии генетики. Первый этап охватывает период с 1900 по 1930 годы и называется этап классической генетики. В этот период созданы теория гена и хромосомная теория наследственности, разработано учение о генотипе и фенотипе, о взаимодействии генов, о генетических принципах индивидуального отбора в селекции, учение о мобилизации генетических ресурсов планеты для целей селекции. В 1903 году У. Сэттон указал на локализацию в хромосомах менделевских факторов наследственности. Август Вейсман (1834 – 1914) создал теорию, которая во многом предвосхитила хромосомную теорию наследственности. Он рисует близкую нашему современному пониманию схему строения хромосом, он первым доказал невозможность наследования признаков, приобретенных в онтогенезе и подчеркнул автономию зародышевых клеток, а также показал биологическое значение редукции числа хромосом в мейозе, как механизма поддержания постоянства диплоидного хромосомного набора вида и основы комбинатив-

ной изменчивости.

В 1901 году Гуго Де Фриз сформулировал мутационную теорию. Томас Гент Морган в 1910 году со своими учениками А. Стертевантом, К. Бриджесом и Г. Мёллером сформулировал представление о линейном расположении генов в хромосомах и создал первый вариант теории гена – элементарного носителя наследственной информации.

Проблема гена является центральной и в наше время.

В 1920г. Николай Иванович Вавилов сформулировал *закон гомологических рядов наследственной изменчивости*, который связал воедино систематику и генетику. Н.И. Вавилов создал также *теорию генетических центров культурных растений*, которая облегчила поиск и интродукцию необходимых генотипов растений.

В этот же период выходят в свет работы Г. Нильсона-Эле по изучению закономерностей наследования количественных признаков, по изучению гетерозиса или гибридной мощности Э. Иста и Д. Джонса, по межвидовой гибридизации плодовых растений И.В. Мичурина. Интенсивно развивается частная генетика видов. В эпоху классической генетики происходит становление генетики и в России.

Второй этап развития генетики – этап неоклассицизма, который охватывает период с 1930 по 1953 годы. В эти годы был открыт *экспериментальный мутагенез*, обнаружено, что ген является сложной системой, обоснованы принципы генетики популяций и эволюционной генетики, создана биохимическая генетика, получены доказательства ведущей роли ДНК в наследственности. Так в 1925 году отечественные ученые Г.А. Надсон и Г.С. Филиппов вызвали индуцированный мутагенез, в результате облучения радием, у дрожжей. Позднее было показано мутагенное действие рентгеновских лучей, открыт химический мутагенез.

Используя метод химического мутагенеза советские ученые во главе с А.С. Серебровским показали сложную структуру гена. основополагающие работы по изучению генетических процессов в эволюции принадлежат советскому ученому С.С. Четверикову, английским генетиком Р. Фишеру и Дж. Холдейну и американскому генетику С. Райту. Исследования показали генетическую сущность процессов эволюции популяций и привели к заключению, что именно генетика способна вскрыть внутренние механизмы процессов эволюции. Дж. Бидл и Э. Тейтум заложили основы биохимической генетики. В 1944 году О. Эвери, К. Мак-Леод и М. Мак-Карти доказали роль нуклеиновых кислот в экспериментах по трансформации признаков у пневмококков. В 1865г. Ф. Мишером были открыты нуклеиновые кислоты, а в 1953 году Д.Д. Уотсон и Ф. Крик опубликовали структурную модель ДНК.

С этого момента начинается третий этап развития генетики – эпоха синтетической генетики. В этот период стремительно развиваясь, генетика разбилась на множество комплексных направлений, она развивается исключительно глубоко и быстро. В настоящее время больших успехов достигла биотехнология и генетическая инженерия в получении соматических трансгенных гибридов, в создании первой карты генома человека, в клонировании животных, в создании трансгенных микроорганизмов, растений и животных. Успешно развивается генетика человека. Развитие генетических исследований лесных древесных пород прошли значительно меньший путь, т.к. это сложный объект генетических исследований. Однако общие закономерности наследственности и изменчивости, найденные на других объектах, используются в значительной степени и здесь.

Биосфера Земли в настоящее время переживает се-

рзные изменения. Развитие цивилизации вызывает неконтролируемые изменения в биосфере. Эти изменения значительны, они влияют на наследственность человека и на популяционные системы животных, растений, микроорганизмов и вирусов.

Перед генетикой стоит задача оценить, какие генетические последствия могут наступить от влияния мутагенов среды на человека и другие формы жизни.

Генетика выявляет мутагенные факторы среды, реакцию популяций на давление мутагенных факторов, давление мутаций на генетику популяций человека, разрабатывает тест-системы, изучает динамику генетического груза в населении.

К основным методам генетики относятся гибридологический, математический, цитологический.

Гибридологический метод представляет собой специфический метод генетики, который заключается в гибридизации и последующем учете гибридного потомства по изучаемым признакам. Гибридологический метод был разработан Г. Менделем, сформулировавшим правила этого метода:

1. Скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному виду.

2. Скрещиваемые организмы должны четко различаться по отдельным признакам.

3. Изучаемые признаки должны быть константны, т.е. воспроизводиться из поколения в поколение при скрещивании в пределах линии.

4. Необходимы характеристика и количественный учет всех классов расщепления, если они наблюдаются у гибридов первого и последующих поколений.

Математический метод в биологии также впервые был применен Г. Менделем, который применил математи-

ческие подходы как к изучению результатов скрещиваний, так и к построению гипотез и объяснению полученных результатов. С этого времени сравнение количественных данных эксперимента с теоретически ожидаемыми стало неотъемлемой частью генетического анализа. Математический анализ незаменим при изучении наследуемости количественных признаков, изучении изменчивости (особенно модификационной), при исследовании популяций.

Цитологический метод используется для изучения клетки, как основной единицы живой материи. Изучение строения хромосом вместе с гибридологическим анализом дали начало цитогенетическому методу.

Кроме этих методов широкое применение находят метод получения мутаций, гибридизации соматических клеток, культуры тканей и клеток, методы биотехнологии, биохимический, иммунологический, иммунохимический.

Генетика – наука о закономерностях наследственности и изменчивости организмов.

Наследственность и изменчивость реализуются в процессе наследования, то есть, при передаче генетической информации от родителей потомкам через половые клетки (при половом размножении) или через соматические клетки (при бесполом размножении).

В понятие наследственности входит свойство генов детерминировать построение специфической белковой молекулы и развитие признака. Понятие наследования отражает наличие процесса передачи информации от одного поколения другому. Под наследственностью понимают все механизмы передачи информации в ряду поколений.

Итак, *наследственностью* называют свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также обуславливать специфический характер индивидуального развития в

определённых условиях внешней среды.

Наряду с явлением наследственности в предмет исследования генетики входит изучение процесса изменчивости. Изменчивость является свойством, противоположным наследственности; она заключается в изменении наследственных задатков – генов и в изменении их проявления в процессе развития организмов.

Наследственность всегда сопровождается изменчивостью. Наследственность и изменчивость неразрывно связаны между собой.

Изменчивость – это процесс возникновения различий между особями по ряду признаков (размеры, форма, химический состав и пр.) и функций.

Существуют различные типы изменчивости. Изменение свойств и признаков организма может быть обусловлено изменением одного или нескольких генов под влиянием условий среды. Такие изменения называются мутациями.

Изменчивость делят на *ненаследственную (модификационную, фенотипическую)* и *наследственную (генотипическую)*.

К наследственной изменчивости относятся мутационная изменчивость и комбинативная, возникающая при обмене генетической информацией.

Комбинативная изменчивость возникает при половом размножении от соединения двух наследственно различающихся половых клеток. При этом новых генов не возникает, но перекомбинация хромосом и генов образует новый генотип.

Мутационная изменчивость возникает при структурных изменениях самих генов или хромосом клеток организма под воздействием физических, химических или биологических мутагенных факторов. Наследственная из-

менчивость проявляется в разной степени выраженности признаков в определенных пределах. У бактерий имеются особые механизмы переноса хромосом и генов, которые вызывают генотипическую изменчивость, к ним относятся трансформация и трансдукция.

Трансформация – особый способ гибридизации у бактерий при котором происходит включение ДНК, характерной для одного штамма бактерий (донора) в клетки другого штамма (реципиента).

Трансдукция – генетическая рекомбинация у бактерий на основе переноса генетической информации с помощью фага из бактериальной клетки одного генотипа в клетку с другим генотипом.

Модификационная изменчивость характеризуется фенотипическими различиями, которые возникают под влиянием условий внешней среды.

Предел модификационной изменчивости признака, обусловленной генотипом, называется *норма реакции*.

Вопросы для самопроверки

1. Что изучает генетика и каково ее место среди других биологических наук.

2. Охарактеризуйте основные этапы развития генетики.

3. Какова роль отечественных ученых в развитии генетики.

4. Каково значение генетики в предотвращении мутагенного загрязнения окружающей среды.

5. Основные методы генетики, их значение и область применения.

Тема 2. Закономерности наследования признаков при половом размножении

Основным методом исследования в генетике является гибридологический метод. Г. Мендель использовал этот метод в своих работах на горохе. Суть этого метода состоит в скрещивании (т.е. гибридизации) организмов, отличных по каким-либо признакам и в последующем анализе характера проявления этих признаков у потомства.

Проводя свои классические опыты, Мендель следовал нескольким правилам. Во-первых, он использовал растения, которые отличались друг от друга малым количеством признаков. Во-вторых, ученый работал только с растениями чистых линий. Так, у растений одной линии семена всегда были зелеными, а у другой — желтыми. Чистые линии Мендель вывел предварительно, путем самоопыления растений гороха.

Мендель предложил специальную символику: символ ♀ обозначает женскую особь, символ ♂ — мужскую, X — скрещивание, P — родительское поколение, F1 — первое поколение потомков, F2 — второе поколение потомков, A — ген, отвечающий за доминантный желтый цвет горошин, а — ген, отвечающий за рецессивный зеленый цвет семян гороха.

Исследуя закономерности наследования признаков, Г. Мендель использовал в опытах 22 чистые линии садового гороха. Растения этих линий имели сильно выраженные отличия друг от друга: форма семян (круглые — морщинистые); окраска семян (желтые — зеленые); форма бобов (гладкие — морщинистые); расположение цветков на стебле (пазушные — верхушечные); высота растения (нормальные — карликовые).

Мендель начал свои исследования закономерностей

наследования с моногибридного скрещивания.

Моногибридным называют скрещивание двух организмов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков.

Он выбрал две чистые линии растений гороха, которые отличались только по одному признаку: у одних окраска горошин была всегда желтая, а у других — всегда зеленая (при условии самоопыления). Если пользоваться современной терминологией, то можно сказать, что клетки растений гороха одного сорта содержат по два гена, кодирующих только желтую окраску, а другого сорта — по два гена, кодирующих только зеленую окраску семян. Гены, ответственные за проявление одного признака (например, формы или цвета семян), получили название аллельных генов. Если организм содержит два одинаковых аллельных гена (например, оба гена зеленого цвета семян или, наоборот, оба гена желтого цвета), то такие организмы называют гомозиготными. Если же аллельные гены различны (например, если один из них определяет желтую окраску семян, а другой — зеленую), то такие организмы называют гетерозиготными. Чистые линии образованы только гомозиготными растениями, поэтому при самоопылении они всегда воспроизводят один вариант проявления признака. В опытах Менделя, например, это был один из двух возможных цветов семян гороха — или всегда желтый, или всегда зеленый.

Первый закон Менделя – правило единообразия гибридов первого поколения. Г. Мендель начал свои исследования со скрещивания растений гороха, исходно отличающихся только цветом горошин (желтым или зеленым). В первом поколении семена у всех растений оказались исключительно желтыми. Когда Г. Мендель повторил свои опыты по моногибридному скрещиванию, но использовал

в них растения, отличающиеся друг от друга по другому признаку, по форме семян (гладкие или морщинистые), то все гибридные растения первого поколения имели гладкие семена. Проявляющиеся у гибридов признаки (желтизну или гладкость семян) Мендель назвал доминантными, а подавляемые признаки (зеленый цвет или морщинистую форму семян) — рецессивными. Доминантный признак принято обозначать прописными латинскими буквами (А, В, С), а рецессивные — строчными [а, b, с).

На основе полученных в своих экспериментах данных Г. Мендель сформулировал правило единообразия гибридов первого поколения или закон доминирования: при скрещивании двух гомозиготных организмов, отличающихся друг от друга одним признаком, все гибриды первого поколения будут иметь признак одного из родителей, и поколение по данному признаку будет единообразным.

Второй закон Менделя - правило расщепления. Г. Мендель продолжил свои опыты, вырастив растения гороха из семян, полученных в первом поколении. Затем он скрестил эти растения и обнаружил, что у растений второго поколения большинство горошин, а именно $\frac{3}{4}$, были желтыми, а меньшая часть, а именно $\frac{1}{4}$, — зелеными. Конечно, Г. Мендель подсчитывал число желтых и зеленых горошин в потомстве от многих пар скрещиваемых растений гороха, чтобы добиться статистической надежности полученного результата.

Явление, при котором скрещивание приводит к образованию части потомства с доминантным, а части — с рецессивным признаком, получило название расщепления.

Затем Г. Мендель подтвердил характер расщепления в опытах с другими признаками растений гороха и обосновал правило расщепления: при скрещивании двух потомков (гибридов) первого поколения между собой во втором по-

колении наблюдается расщепление и снова появляются особи с рецессивными признаками; эти особи составляют $\frac{1}{4}$ часть от всего числа потомков второго поколения.

Закон чистоты гамет. Для того чтобы объяснить, какие клеточные механизмы могут лежать в основе правила единообразия гибридов первого поколения и правила расщепления, Г. Мендель предположил, что в каждой клетке организма (в его опытах – растения гороха) находится по два «элемента наследственности», отвечающих за каждый определенный признак. В клетках гибридов первого поколения, хотя они имеют только желтые семена, все равно присутствуют оба «элемента», отвечающие и за желтый, и за зеленый цвета горошин: один — от материнского, а другой — от отцовского растения. Только один из них проявляет свой эффект (доминирует), а второй — нет. Откуда же во втором поколении появляются растения с зелеными горошинами? Связь между поколениями обеспечивается через половые клетки — гаметы. Значит, каждая гамета (в отличие от клеток тела или соматических клеток) содержит только один «элемент наследственности» из двух имеющихся в соматических клетках — желтого или зеленого цвета горошин. Таким образом, Г. Мендель сформулировал закон чистоты гамет: при образовании гамет в каждую из них попадает только один из двух «элементов наследственности», отвечающих за данный признак.

Из опытов Г. Менделя по моногибридному скрещиванию, помимо закона чистоты гамет, следует также, что гены передаются из поколения в поколение не меняясь. Иначе невозможно объяснить тот факт, что в первом поколении после скрещивания гомозигот с желтыми и зелеными горошинами все семена были желтые, а во втором поколении снова появились зеленые горошины. Следовательно, ген «зеленого цвета горошин» не исчез и не пре-

вратился в ген «желтого цвета горошин», а просто не проявился в первом поколении, подавленный доминантным геном желтизны.

До сих пор мы рассматривали случай наследования одного признака, определяемого одним геном. Но любой организм имеет громадное количество признаков, причем это не только внешние, видимые особенности, но и признаки биохимические (строение молекул, активность ферментов, концентрация веществ в тканях, крови и т. д.), анатомические (форма и размер внутренних органов) и т. п. Любой признак, каким бы простым он ни казался, определяется множеством физиологических и биохимических процессов, каждый из которых, в свою очередь, зависит от действия ферментов.

Совокупность всех внешних и внутренних признаков и свойств организма называют *фенотипом*.

Совокупность всех генов организма называют *генотипом*.

Фенотипические признаки, определяемые теми или иными генами, в различных условиях существования проявляются по-разному.

По фенотипу не всегда можно определить, какие гены содержит данная особь. Например, у растения гороха, имеющего желтые семена, генотип может быть как АА, так и Аа. А вот рецессивный признак — зеленый цвет семян — проявляется только у гомозиготных растений с генотипом аа. Иными словами, всегда можно определить генотип особи с рецессивным признаком.

Анализирующее скрещивание. Для установления генотипа особей, которые не различаются по фенотипу, используют так называемое анализирующее скрещивание. При этом особь, генотип которой нужно установить, скрещивают с особью, гомозиготной по рецессивному гену

(aa). Например, для того чтобы выяснить, какие из растений гороха с желтыми семенами имеют генотип АА, а какие — Аа, их следует скрестить с растением с зелеными семенами (aa). Если потомство будет иметь только желтые горошины, значит, исследуемое растение было доминантной гомозиготой (АА). Если же в потомстве наблюдается расщепление на растения с желтыми и зелеными горошинами в соотношении 1 : 1, то изучаемое растение было гетерозиготным (Аа).

Генофонд. Итак, благодаря множественному аллелизму каждый вид имеет целый набор аллельных генов, хотя каждая особь благодаря диплоидности содержит в каждой аллели только два гена. Совокупность всех вариантов всех генов, входящих в состав генотипов особей какого-либо вида, получила название генофонда вида. Можно также говорить о генофонде популяции или иной группы особей вида.

В природе не встречаются две абсолютно одинаковые особи какого-либо вида живых существ — все организмы отличаются друг от друга по многим признакам. Исключение могут представлять растения, развивающиеся в результате самоопыления (например, пшеница, горох, картофель и другие), а также однояйцевые близнецы животных и человека, хотя говорить об абсолютной схожести таких особей также нельзя.

Скрещивание особей, у которых учитывают отличия друг от друга по двум признакам, называется дигибридным, если по трем — то тригибридным и т. д. В общем случае скрещивание особей, отличающихся по многим признакам, называется полигибридным.

Закон независимого наследования признаков. Г. Мендель приступил к изучению результатов дигибридного скрещивания после того, как установил закономерности

моногибридного скрещивания. Для этого он исследовал характер расщепления при скрещивании двух чистых линий гороха, различающихся по двум признакам: цвету семян (желтые или зеленые) и их форме (гладкие или морщинистые). При таком скрещивании признаки определяются различными парами генов: одна пара генов отвечает за цвет семян, другая — за их форму. При этом желтая окраска горошин (A) доминирует над зеленой (a), а их гладкая форма (B) — над морщинистой (b),

По закону единообразия гибридов первого поколения семена гороха в поколении были желтыми и гладкими. Для того чтобы было легче понять, как будет проходить комбинация признаков при скрещивании двух гибридов из первого поколения, американский исследователь Реджинальд Пеннет предложил заносить результаты опыта в таблицу, которую назвали решеткой Пеннета. По вертикали указываются женские гаметы, по горизонтали – мужские. В результате слияния четырех видов гамет, возникающих у растений из F1 (AB, Ab, aB, ab), во втором поколении (F2) возникает 9 различных генотипов. Но эти девять генотипов проявляются в виде четырех фенотипов: желтые — гладкие, желтые — морщинистые, зеленые — гладкие и зеленые — морщинистые, причем соотношение фенотипов будет 9:3:3:1. Если же подсчитать, каким будет соотношение между желтыми и зелеными горошинами, то оно будет равняться 3:1. Такое же соотношение будет и между гладкими и морщинистыми семенами. То есть выполняется правило расщепления. Отсюда следует, закон независимого наследования признаков (третий закон Менделя): при дигибридном скрещивании гены и признаки, за которые эти гены отвечают, наследуются независимо друг от друга в соотношении 3:1 и комбинируются во всех возможных сочетаниях. Закон справедлив в тех случаях, когда гены

рассматриваемых признаков располагаются в разных не-гомологичных хромосомах.

Летальные гены (также летали, более точно — летальные аллели) — гены, как правило, рецессивные, фенотипический эффект которых вызывает гибель организма при определенных условиях, или на определенных этапах развития (чаще всего на эмбриональных стадиях развития, но существуют летали, вызывающие гибель например, при окукливании личинки дрозофилы). Летальные аллели возникают в результате т. н. летальных мутаций — летальность таких мутаций говорит о том, что данный ген ответственен за какую-либо жизненно необходимую функцию.

Летальными называются аллели, носители которых погибают из-за нарушений развития или заболеваний, связанных с работой данного гена. Между летальными аллелями и аллелями, вызывающими наследственные болезни, есть все переходы.

Сублетальными, или полумлетальными называются аллели, эффект гибельности которых част, но не обязателен (то есть переходные между летальными аллелями и аллелями, вызывающими наследственные болезни), условно летальными называют мутации, при которых организм несущий такие мутации может жить в предельно узком диапазоне условий, например мутации ауксотрофности у микроорганизмов (не способность расти на питательных средах без определённых жизненнонеобходимых веществ из-за утраты способности их синтезировать) субстратнозависимые мутации (неспособность использовать некоторые вещества в качестве источника углерода и энергии) и температурозависимые мутации (способность жить только в узком диапазоне температур — например некоторые мутанты дрозофилы не способны жить при температуре выше 25 С°).

Плейотропия (от греч. πλείων — «больше» и греч. τρέλειν — «поворачивать, превращать») — явление множественного действия гена, т.е. влияние одного гена на развитие нескольких фенотипических признаков. Таким образом, новая мутация в гене может оказать влияние на некоторые или все связанные с этим геном признаки.

Продукт фактически каждого гена участвует, как правило, в нескольких, а иногда и в очень многих процессах, образующих метаболическую сеть организма. Особенно характерна плейотропия для генов, кодирующих сигнальные белки.

Чтобы собака соответствовала требованиям международного стандарта, необходимо грамотно подбирать пары для вязки. Внешний вид производителей еще не дает гарантии хорошего потомства, поэтому для успешного разведения породы следует изучить генетические законы наследственности.

У собак насчитывается 78 хромосом, или 39 пар. У сук все хромосомы в парах подобны друг другу, то есть гомологичны. У кобелей подобны только 38 пар, а половые хромосомы разные.

Разведение породы производится из любви к собакам, а не с целью получения выгоды, потому что творческий подход редко совместим с прибылью. Питомцам нужно уделять максимум времени, отслеживая их развитие, подмечая и развивая природные склонности. Для разведения нужно отбирать собак абсолютно здоровых как физически, так и психически. Породистая собака только тогда может считаться таковой, когда научится верному поведению не только в семье и с сородичами, но и в незнакомом окружении.

По внешнему виду собаки нельзя определить ее генотип. Поэтому перед заводчиком стоит сложная задача по

определению наиболее удачного варианта скрещивания, чтобы получить потомство с нужными генами.

Вопросы для самопроверки

1. Сущность метода гибридологического анализа, разработанного Г. Менделем.

2. Закон доминирования и единообразия гибридов первого поколения. I закон Менделя.

3. Расщепление гибридов F₂ и последующих поколений при моногибридном скрещивании. II закон Г. Менделя.

4. Правило чистоты гамет.

5. Расщепление гибридов F₂ при дигибридном скрещивании.

6. Закон независимого комбинирования признаков (неаллельных генов). III закон Менделя.

7. Цитологические основы и вероятностный характер расщепления.

8. Особенности наследования признаков при взаимодействии неаллельных генов.

Тема 3. Хромосомная теория наследственности и генетика пола

Развитие экспериментальной биологии и особенно достижения цитологии во второй половине XIX и первом десятилетии нашего века создали условия для принятия и понимания открытий Г. Менделя. Открытие поведения хромосом при редукционном делении и оплодотворении показали их связи с независимым наследованием признаков, подтвердили убеждение, что самовоспроизводящиеся хромосомы являются основными носителями менделевских наследственных факторов — генов. Однако прямых экспериментальных данных, доказывающих локализацию генов в хромосомах, к этому времени не было. В то же время накапливались данные, которые показывали, что некоторые

признаки при размножении не менделируют, а наследуются сцеплено. Явление сцепленного наследования признаков открыли в 1906 г. - В. Бэтсон и Пеннет, но они не смогли раскрыть существа этого явления. Постепенно таких фактов накапливалось в опытах многих исследователей все больше и больше и до 1910 года их относили к исключениям из менделевского правила независимого наследования признаков (или независимого распределения генов).

Правильное объяснение этому явлению было дано Т. Морганом и его сотрудниками в разработанной ими хромосомной теории наследственности. Они изучили в 1910—1911 гг. сцепленное наследование признаков у дрозофилы и впервые экспериментально доказали, что гены находятся в хромосомах, расположены в них линейно и образуют группы сцепления соответствующее гаплоидному числу хромосом, что независимо могут комбинироваться и наследоваться только несцепленные гены, т.е. гены, локализованные в разных парах хромосом.

Наследственная информация передается от одного поколения другому многими тысячами генов, содержащихся в ядре каждой яйцеклетки и каждого сперматозоида. В каждом гене заключен код для синтеза одного определенного белка. Упорядоченность процесса наследования и возможность предсказывать особенности еще не родившихся потомков обусловлены тем, что единицы наследственности — гены — объединяются в хромосомы, в которых они располагаются в определенном порядке. Каждая клетка содержит по две хромосомы каждого типа, а значит, и каждый ген представлен в ней дважды. Благодаря строгой упорядоченности митотического процесса каждая дочерняя клетка также получает по две хромосомы каждого типа и по два полных набора генов. Исключение составляют только те клеточные деления, в результате которых

образуются гаметы — яйцеклетки и сперматозоиды. При этих делениях члены каждой пары хромосом расходятся и попадают в разные клетки, так что зрелые яйцеклетки и сперматозоиды содержат только по одной хромосоме каждого типа и по одному набору генов. При оплодотворении, когда две половые клетки сливаются, каждая из них вносит по одному набору хромосом, и таким образом парность хромосом восстанавливается; каждый ген теперь снова представлен в клетке дважды. Эти простые факты лежат в основе всех явлений, описываемых классической менделевской генетикой. При образовании гамет два члена каждой пары генов расходятся в разные клетки, а при оплодотворении в результате объединения набора генов яйцеклетки с набором генов сперматозоида возникает новое сочетание генов, определяющее развитие признаков у потомства. У большинства организмов число пар хромосом довольно велико (у человека, например, 23 пары хромосом), и гены, лежащие в данной паре хромосом, при образовании гамет расходятся независимо от генов, находящихся в остальных хромосомах.

Между геном и признаком, который он определяет, может быть простое однозначное соответствие; в других случаях один ген может участвовать в определении нескольких или многих признаков, затрагивающих различные части организма, или, наконец, несколько генов могут совместно регулировать проявление какого-нибудь одного признака. Ген — это молекула ДНК, двойная спираль из нуклеотидов, в последовательности которых записана генетическая информация с помощью триплетного кода. Информация, заключенная в каждом гене, учитывается и используется для синтеза специфического белка. Наличие в организме этого белка, например фермента, создает химическую основу для проявления определенного признака.

Хромосомная теория наследственности [1] — теория, согласно которой хромосомы, заключённые в ядре клетки, являются носителями генов и представляют собой материальную основу наследственности, то есть преемственность свойств организмов в ряду поколений определяется преемственностью их хромосом. Хромосомная теория наследственности возникла в начале 20 в. на основе клеточной теории и использовалась для изучения наследственных свойств организмов гибридологического анализа.

Основные положения хромосомной теории наследственности

Анализ явлений сцепленного наследования, кроссинговера, сравнение генетической и цитологической карт позволяют сформулировать основные положения хромосомной теории наследственности:

- Гены локализованы в хромосомах. При этом различные хромосомы содержат неодинаковое число генов. Кроме того, набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален.

- Аллельные гены занимают одинаковые локусы в гомологичных хромосомах.

- Гены расположены в хромосоме в линейной последовательности.

- Гены одной хромосомы образуют группу сцепления, то есть наследуются преимущественно сцепленно (совместно), благодаря чему происходит сцепленное наследование некоторых признаков. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом данного вида (у гомогаметного пола) или больше на 1 (у гетерогаметного пола).

- Сцепление нарушается в результате кроссинговера, частота которого прямо пропорциональна расстоянию между генами в хромосоме (поэтому сила сцепления находится в обратной зависимости от расстояния между генами).

- Каждый биологический вид характеризуется определенным набором хромосом — кариотипом.

Генетическое определение пола.

Известно несколько способов определения пола у животных. Важнейший из них — определение пола в момент оплодотворения. В этом случае большую роль играет хромосомный аппарат зиготы.

подавляющее большинство видов животных представлено особями двух полов — мужского и женского. Расщепление по половой принадлежности происходит в соотношении 1:1. Иными словами, у всех видов численность самцов и самок приблизительно одинакова. Еще Г. Мендель обратил внимание на то, что такое расщепление в потомстве по какому-либо признаку наблюдается в тех случаях, когда одна из родительских особей была гетерозиготой (Aa) по этому признаку, а вторая — рецессивной гомозиготой (aa). Было сделано предположение, что один из полов (тогда было неясно, какой именно) гетерозиготен, а второй гомозиготен по гену, который определяет пол организма.

Современная теория наследования пола была разработана Т. Морганом и его сотрудниками в начале XX в. Им удалось установить, что самцы и самки различаются по набору хромосом.

У мужских и женских организмов все пары хромосом, кроме одной, одинаковы и называются аутосомами, а одна пара хромосом, называемых половыми, — у самцов и самок различается. Например, и у самцов, и у самок дрозофил в каждой клетке по три пары аутосом, а вот половые хромосомы различаются: у самок — по две X-хромосомы, а у самцов X и Y. Пол будущей особи определяется во время оплодотворения. Если сперматозоид содержит X-хромосому, то из оплодотворенной яйцеклетки разовьется

самка (XX), а если в сперматозоиде содержалась половая Y-хромосома — то самец (XY).

Хромосомы, одинаковые у обоих полов, называются аутосомами. Хромосомы, по которым мужской и женский пол отличаются друг от друга, называются половыми или гетерохромосомами.

Так как у самок дрозофил образуются только яйцеклетки, содержащие половые X-хромосомы, то женский пол у дрозофил называют гомогаметным. У самцов дрозофил образуются в равном соотношении сперматозоиды либо с X-, либо Y-половыми хромосомами. Поэтому мужской пол у дрозофил называется гетерогаметным.

У многих видов живых существ, например у ракообразных, земноводных, рыб, большинства млекопитающих (в том числе и человека), женский пол гомогаметный (XX), а мужской — гетерогаметный (XY).

Наследование пола у человека можно представить в виде схемы (рис. 63). Очевидно, что соотношение полов при таком скрещивании теоретически всегда будет 1:1.

У людей Y-хромосома, определяющая мужской пол, передается от отца к сыну в момент оплодотворения. Таким образом, пол младенца зависит только от того, какая из половых хромосом попала в зиготу от отца. В Y-хромосоме человека находятся гены белков, необходимых для нормального развития мужских половых желез. Эти железы очень быстро начинают выделять мужские половые гормоны, определяющие формирование всей половой системы мужчины. Если же в оплодотворении участвовал сперматозоид с X-хромосомой, то в клетках развивающегося зародыша Y-хромосома отсутствует, значит, нет и кодируемых ей «мужских» белков. Поэтому в зародыше девочки развиваются яичники и женские половые пути.

Итак, у дрозофилы и человека женский пол является

гомогаметным, и общая схема наследования пола у двух этих видов одинакова. У некоторых видов живых существ хромосомное определение пола совсем другое. Например, у птиц и рептилий — гомогаметны самцы (XX), а самки — гетерогаметны (XY). У некоторых насекомых у самцов в хромосомном наборе лишь одна половая хромосома (XO), а самки — гомогаметны (XX).

У пчел и муравьев половых хромосом нет, и самки имеют в клетках тела диплоидный набор хромосом, а самцы, развивающиеся партеногенетически (из неоплодотворенных яйцеклеток), — гаплоидный набор хромосом. Естественно, что в этом случае развитие сперматозоидов у самцов идет без мейоза, так как уменьшить число хромосом менее гаплоидного набора невозможно.

У крокодилов половые хромосомы не обнаружены. Пол зародыша, развивающегося в яйце, зависит от температуры окружающей среды: при высоких температурах развивается больше самок, а в том случае, если прохладно, — больше самцов.

Наследование признаков, сцепленных с полом.

Наследование признаков, гены которых находятся в X- или Y-хромосоме, называют наследованием, сцепленным с полом, а локализацию генов в половой хромосоме — сцеплением генов с полом.

В половых хромосомах расположен целый ряд генов, которые никак не связаны с признаками, имеющими отношение к полу. Признаки, гены которых расположены в половых хромосомах, получили название сцепленных с полом. Характер их наследования зависит от принципа генетического определения пола. Как говорилось в предыдущем параграфе, у человека женский пол является гомогаметным (XX), а мужской — гетерогаметным (XY).

У человека Y-хромосома маленькая, но в ней, кроме

гена, отвечающего за развитие мужских половых желез, присутствует значительное число других генов, например ген, определяющий размер зубов.

А вот X-хромосома содержит не менее 200 генов. В соматических клетках женщины по две X-хромосомы, поэтому за каждый признак отвечает по два гена, а в клетках организма мужчины всего одна X-хромосома, и все полторы сотни генов, расположенных в ней, — и доминантные, и рецессивные, — обязательно проявляются в фенотипе. Предположим, что в организм мальчика попала от матери «бракованная» X-хромосома с каким-нибудь мутантным геном, приводящим к развитию болезни. Так как второй X-хромосомы в его клетках нет (есть только Y-хромосома), то болезнь обязательно проявится. Если же такая X-хромосома с мутантным геном попала в яйцеклетку, из которой разовьется девочка, то она не заболеет, так как получит от отца нормальную X-хромосому с геном, который подавит действие мутантного. По описанной схеме у человека наследуется гемофилия — заболевание, при котором в организме не хватает одного из веществ, необходимого для свертывания крови. При гемофилии человек может истечь кровью даже при небольшом порезе или ушибе.

Эта болезнь может передаваться мальчику от здоровой матери в том случае, если она является носительницей патологического гена в одной из X-хромосом, а парный ему аллельный ген второй X-хромосомы — нормальный. В этом случае вероятность рождения больного мальчика составляет 50%. Девочки болеют гемофилией чрезвычайно редко, так как для этого здоровая женщина — носительница гена гемофилии должна родить девочку от мужчины-гемофилика, и даже в этом случае вероятность того, что дочь будет больна гемофилией, составит 50%.

Точно так же, как гемофилия, наследуется дальто-

низм — врожденное неразличение красного и зеленого цветов, которое, впрочем, не опасно для жизни.

Признаки, зависимые от пола.

Некоторые признаки, называемые зависимыми от пола, определяются генами, находящимися не в X-хромосомах, а в одной из пар аутосом. Однако проявление таких признаков зависит от пола животного, что обычно связано с действием мужских или женских половых гормонов. Например, наличие или отсутствие рогов у овец контролируется одной парой генов, причем ген H, обуславливающий рогатость, доминирует у самцов, но рецессивен у самок, а его аллель h, обуславливающий безрогость, наоборот, рецессивен у самцов и доминантен у самок. Поэтому животное с генотипом HH будет рогатым независимо от его пола; животное с генотипом hh будет независимо от пола безрогим; наконец, при наличии генотипа Hh оно будет рогатым, если это самец, и безрогим, если это самка.

Закон Т. Моргана.

Отклонение от независимого распределения признаков при наследовании означает, что гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно, или сцепленно (закон Т. Моргана). Группы генов, расположенных в одной хромосоме, составляют группу сцепления. Сцепленные гены расположены в хромосомах в линейном порядке. Число групп сцепления соответствует числу пар хромосом, т.е. гаплоидному набору. Так, у человека 46 хромосом - 23 группы сцепления, у дрозофилы 8 хромосом - 4 группы сцепления.

Вопросы для самопроверки

1. Хромосомный механизм определения пола.
2. Наследование признаков, сцепленных с полом.
3. Основные положения хромосомной теории

наследственности.

4. Сцепленное наследование, число групп сцепления.

5. Кроссинговер.

6. Расщепление гибридов в F₂ при независимом комбинировании генов, полном и неполном сцеплении.

Тема 4. Молекулярные основы наследственности

Нуклеиновые кислоты. Нуклеиновые кислоты — самые крупные из молекул, образуемых живыми организмами. Их молекулярная масса может быть от 10 000 до нескольких миллионов углеродных единиц.

Так как наиболее высокое содержание нуклеиновых кислот обнаружено в ядрах клеток, то они и получили свое название от латинского «нуклеус» — ядро. Хотя теперь выяснено, что нуклеиновые кислоты есть и в цитоплазме, и в целом ряде органоидов — митохондриях, пластидах.

Нуклеиновые кислоты являются биополимерами, состоящими из мономеров — нуклеотидов. Каждый нуклеотид состоит из фосфатной группы, пятиуглеродного сахара (пентозы) и азотистого основания.

В зависимости от вида пентозы различают два типа нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновые (сокращенно ДНК) и рибонуклеиновые (РНК). Название кислот обусловлено тем, что молекула ДНК содержит дезоксирибозу, а молекула РНК — рибозу.

ДНК, РНК, их биологическая роль. Хромосомы в основном состоят из нуклеопротеидов, преимущественно из дезоксирибонуклеопротеидов (ДНП). В состав ДНП входят дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК) и белки.

Молекула ДНК, по Уотсону и Крику, полинуклеотид и состоит из двух длинных цепей нуклеотидов, которые образуют структуру, напоминающую винтовую лест-

ницу. Молекула с такой структурой является двойной спиралью. В состав нуклеотида каждой из цепей входит остаток фосфорной кислоты (фосфат), пентозный сахар — дезоксирибоза и азотистые основания, представленные производными пуринов — аденином и гуанином (А и Г) и пиримидинов — тиминном и цитозинном (Т и Ц).

Согласно правилу Чаргаффа содержание пуринов в ДНК всегда равно содержанию пиримидинов. В пределах пуриновой группы содержание аденина и гуанина может быть различно, так же, как в пределах пиримидинов содержание тимина и цитозина.

Пуриновые и пиримидиновые основания одной цепи ДНК образуют водородные связи с пиримидиновыми и пуриновыми основаниями комплементарной цепи.

Комплементарность их заключается в том, что в цепи всегда против тимина расположен аденин, а против гуанина — цитозин.

ДНК является носителем наследственной информации, которая записана в ней генетическим кодом на основе четырех типов мононуклеотидов.

Смысловой единицей кода является триплет, состоящий из трех расположенных последовательно в цепи ДНК нуклеотидов. Генетический код вступает в силу в процессе трансляции — синтеза белка. Триплет кодирует одну аминокислоту и называется кодоном.

Информационное значение имеет порядок чередования нуклеотидов, содержащих разные азотистые основания. Учитывая, что в цепи ДНК в среднем около 10000 нуклеотидных единиц, то число молекул, различающихся по порядку чередования оснований, выразится величиной 4¹⁰⁰⁰⁰. На основе такого большого многообразия может быть записан практически любой объем генетической информации.

Молекула РНК в отличие от молекулы ДНК — полимер, состоящий из одной цепочки значительно меньших размеров.

Мономерами РНК являются нуклеотиды, состоящие из рибозы, остатка фосфорной кислоты и одного из четырех азотистых оснований, Три азотистых основания — аденин, гуанин и цитозин — такие же, как и у ДНК, а четвертым является урацил.

Образование полимера РНК происходит так же, как и у ДНК, через ковалентные связи между рибозой и остатком фосфорной кислоты соседних нуклеотидов. Молекула РНК может содержать от 75 до 10 000 нуклеотидов.

Типы РНК. Выделяют три основных типа РНК, различающихся по структуре, величине молекул, расположению в клетке и выполняемым функциям.

Рибосомные РНК (рРНК) синтезируются в основном в ядрышке и составляют примерно 85% всех РНК клетки. Они входят в состав рибосом и участвуют в формировании активного центра рибосомы, где происходит процесс биосинтеза белка.

Транспортные РНК (тРНК) образуются в ядре на ДНК, затем переходят в цитоплазму. Они составляют около 10% клеточной РНК и являются самыми небольшими по размеру РНК, состоящими из 70-100 нуклеотидов. Каждая тРНК присоединяет определенную аминокислоту и транспортирует ее к месту сборки полипептида в рибосоме.

Все известные тРНК за счет комплементарного взаимодействия образуют вторичную структуру, по форме напоминающую лист клевера. В молекуле тРНК есть два активных участка: триплет-антикодон на одном конце и акцепторный конец на другом. Каждой аминокислоте соответствует комбинация из трех нуклеотидов — триплет. Кодированные аминокислоты триплеты — кодоны ДНК —

передаются в виде информации триплетов (кодонов) иРНК. У верхушки клеверного листа располагается триплет нуклеотидов, который комплементарен соответствующему кодону иРНК. Этот триплет различен для тРНК, переносящих разные аминокислоты, и кодирует именно ту аминокислоту, которая переносится данной тРНК. Он получил название антикодона.

Акцепторный конец является «посадочной площадкой» для аминокислоты.

Информационные, или матричные, РНК (иРНК) составляют около 5% всей клеточной РНК. Они синтезируются на участке одной из цепей молекулы ДНК и передают информацию о структуре белка из ядра клеток к рибосомам, где эта информация реализуется. В зависимости от объема копируемой информации молекула иРНК может иметь различную длину.

Таким образом, различные типы РНК представляют собой единую функциональную систему, направленную на реализацию наследственной информации через синтез белка.

Молекулы РНК находятся в ядре, цитоплазме, рибосомах, митохондриях и пластидах клетки.

Все типы РНК, за исключением генетической РНК вирусов, не способны к самоудвоению и самосборке.

Рассматривая реализацию генетической информации в процессе биосинтеза белков, следует выяснить сущность транскрипции и трансляции. Генетическая информация о белках: сосредоточена в хромосомах ядра клетки, а синтез белков осуществляется в рибосомах цитоплазмы. Поэтому информация с ядра должна поступить в цитоплазму. Для этого ДНК с помощью ферментов строит на участках своей смысловой цепи информационную РНК (процесс транскрипции). Затем молекулы и-РНК переходят в цитоплазму и передают информацию гена о последова-

тельности аминокислот в молекуле белка на рибосому (процесс трансляции). Следует изучить схему белкового синтеза и характер регуляции биосинтеза белков в клетке.

Вопросы для самопроверки

1. ДНК — материальный носитель наследственной информации.

2. Биосинтез белка в клетке.

3. Транскрипция и трансляция.

4. Генетический код и его свойства.

5. Регуляция белкового синтеза.

6. Строение и функции гена.

7. Химический и ферментативный синтез генов.

Выделение генов.

8. Современное представление о гене.

Тема 5. Генетические основы индивидуального развития

Процесс индивидуального развития организма от оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти организма называют *онтогенезом*.

Генетика онтогенеза включает проблемы реализации исследованных возможностей зиготы в процессе формирования и жизнедеятельности организма. При этом из одной клетки-зиготы формируются клетки разных типов, в которых экспрессируются специфические белки.

В жизни любого организма выделяются сходные этапы: эмбриональное развитие, дифференцировка, зрелость, старость, заканчивающаяся смертью.

Жизненный цикл характеризуется процессами формирования и развития органов, т.е. органогенезом, когда последовательно реализуется наследственная информация, запрограммированная в генотипе.

Количественные и качественные изменения, которые называются дифференцировка, происходят на клеточном, тканевом и органном уровнях. Процесс закладки, роста и развития органов называют морфогенезом. Все эти процессы зависят от генетической программы индивидуального развития, под которой понимают совокупность генов, определяющих становление организма от оплодотворенной яйцеклетки до взрослой особи.

Соматические клетки животных, становясь детерминированными и дифференцированными, могут утрачивать способность обеспечивать полное развитие организма.

Ход онтогенеза у эукариот находится под контролем многоступенчатой каскадной регуляции включения-выключения работы отдельных генов. Благодаря разработке биохимических методик проверена и подтверждена гипотеза о дифференциальной экспрессии генов на молекулярном уровне. Установлена идентичность, стабильность и нарушение стабильности геномов, а также изменение генов. Таким образом, геном представляет собой динамическое целое и не является абсолютно стабильной структурой.

Механизмами дифференциальной активности генов являются различия в структуре цитоплазмы, клеточная индукция и гормоны.

У эукариот выявлены гены, проявляющие активность во всех клетках организма. Эти гены ответственны за образование структур, общих для всех клеток. Имеются гены, действие которых проявляется только в специализированных тканях. Есть также гены, ответственные за выполнение физиологических функций.

У эукариот возможно одновременное подавление активности генов во всем ядре, или в целой хромосоме, или в большом ее участке. Предполагается, что такая репрессия генов осуществляется в значительной мере основ-

ными белками — гистонами.

Установлена регуляция развития путем изменения транскрипции, ведущая роль в которой отводится хроматину (эухроматину и гетерохроматину), почти все гетерохроматиновые области не участвуют в синтезе РНК. Примером является половой хроматин (тельце Бара, 1949г., Барр и Бертрам), который приводит к мозаичности тканей самок млекопитающих. В некоторых случаях необходима амплификация генов – приспособление для транскрипции повышенного количества определенной РНК и, наконец, имеет место селективная транскрипция генов, которую можно наблюдать под микроскопом на гигантских хромосомах слюнных желез.

Таким образом, дифференциальная активность генов может регулироваться на уровне транскрипции гетерохроматизаций, селективной транскрипцией и амплификацией генов.

Изучается механизм контроля развития на уровне процессинга РНК. Большой интерес представляет собой трансляционная регуляция развития. Большое значение в проблемах дифференцировки имеют механизмы взаимодействия клеток друг с другом.

Фенотип каждого организма формируется под влиянием генотипа и условий среды. Те различия, которые зависят только от условий среды, называют модификациями.

Роль генотипа и определенных факторов среды в образовании разных признаков организма может быть очень различной. Есть такие признаки, которые в основном обусловлены генотипом (качественные признаки), и есть признаки, на формирование которых большое влияние оказывают условия внешней среды (количественные признаки).

Это явление следует использовать в практике сельского хозяйства и учитывать в генетическом анализе и се-

лекционном процессе.

Генетика собаки наиболее подробно разработана в отношении следующих признаков: наследование пигментации, экстерьерных признаков, шерстного покрова, аномалий и болезней.

Наследование пигментации

Проявление различной пигментации у собак обнаруживается в окрасе шерстного покрова, пигментации мочки носа, губ и рта, радужной оболочки глаз и век. У собак служебных пород изменчивость пигментации наблюдается редко. У охотничьих и декоративных - варьирование окраса шерсти довольно значительно. По сообщению Р. Робинсона (1982), у 118 пород выявлено 29 различных аллелей пигментации. Наибольшая вариабельность окрасов выявлена у коккер-спаниеля - 18 фенотипов, пинчера - 10, пуделя - 14 фенотипов.

Несмотря на такое разнообразие окраса шерсти, выделяются следующие основные ее типы: серый окрас - немецкая овчарка с серией разной интенсивности окраса: от более светлого до чёрного; чёрный - ньюфаундленд; шоколадный (кофейный, коричневый) - доберман; голубой - доберман; соболиный, красный - боксёр; жёлтый, кремовый, светло-палевый - изабелла; чепрачный - колли, немецкая очарка; чёрный с подпалинами - доберман; тигровый - дог, боксёр; альбиносы (лейцисты) - шпицы, лайки, арлекины;

Генетический анализ показывает, что это разнообразие обусловлено действием комбинативной изменчивости и серией множественных аллелей в результате многократной мутации основного гена. Наследование окраса проявляется в виде доминирования, рецессивности, неполного доминирования, межаллельного взаимодействия, плейотропного действия.

В окрасе шерсти собак часто наблюдается распределение пигмента по длине волоса в виде зон (колец), что даёт окрас "агути". Считается, что окрас агути является первичной пигментацией, распространённой у диких животных, таких как серый волк, шакал. В структуру локуса агути входят аллели, обозначенные следующими символами: сплошной чёрный - As, доминантный жёлтый - Ау, агути - А, чепрачный тип - asa, рыжевато-коричневый тип - а t. Сочетание в генотипе собаки генов этого локуса даёт разнообразие в окрасе шерсти. Окрас шерсти по типу агути распространён у немецких овчарок и лаек.

Распределение пигмента по телу также имеет генетическую обусловленность и изменчивость. Так, например, пигментация шерсти может распространяться по всему телу или проявляться в виде отдельных пятен, то есть пегости с большей или меньшей величиной пятен. Часто пигментация оформлена в виде чепрака по всей спине, или пятна разбросаны по бокам, по голове, морде. Наличие гена альбинизма приводит к утрате пигментации шерсти, кожи, радужной оболочки глаз, губ и рта.

Пятнистость может иметь специфический вид, в частности в виде крапчатости и штрихообразных пятен чёрного или коричневого цвета на белом фоне. Особенная пятнистость типична, например, для долматинца и английского сеттера. Имеется "тиковая испещренность", когда белые волосы равномерно перемешаны с пигментированными. Этот тип окраса называется ещё чалостью. Считается, что тиковый окрас имеет доминантное наследование и обусловлен геном Т. Тиковый окрас формируется у щенков к месячному возрасту. Тёмная пятнистость проявляется в различных точках (статях) тела: на голове, шее, хвосте, лапах, крестце, спине. Депигментация реже встречается на ушах и корне хвоста. Считается, что появление белых

пятен на ногах и спине имеет доминантное наследование, а на мочке носа, ушах, бёдрах - рецессивное. При оценке экстерьера пороком считаются розовая мочка носа и губ, розовые (без пигмента) глаза.

Несмотря на большое разнообразие в фенотипах пигментации собак, можно выделить типичные окрасы шерсти для некоторых пород. Так, например, афганские борзые имеют окрас шерсти: чёрный, чёрный с коричневым подпалом, голубоватый, серый; русские борзые - чёрный, рыжий пятнистый; боксёры - рыжий, красный, тигровый; бульдоги - красный, соболиный, тигровый; чау-чау - чёрный, голубоватый, красный, серый; доги - чёрный, коричневый, жёлтый, пестрый; арлекины - разноглазость в окрасе радужной; доберманы - чёрный, коричневый (кофейный, шоколадный) голубоватый, изабелла; японские хины - чёрный с белым, красный с белым; ньюфаундлендцы - чёрный, песочный, голубоватый; чихуа-хуа - 10 разных фенотипов.

Пигментация шерсти, глаз, мочки носа имеет генетическую обусловленность и зависит от различных генов, которые определяют синтез белка на молекулярном уровне, образующего пигмент того или иного цвета. Основной ген, наличие которого обеспечивает синтез пигмента, - ген С.

Присутствие этого гена в доминантном состоянии обеспечивает все последующие процессы синтеза пигмента в пигментных клетках - меланоцитах. Пигментные зерна имеют разный цвет и форму и различаются по белковой основе, которая определена геном. Их образование происходит на рибосомах клетки при участии РНК; в процессе синтеза образуется пигмент меланин в виде меланиновых гранул. Это уже готовые зерна пигмента. Они выходят из протоплазмы меланоцита и по ее отросткам мигрируют в

другие ткани тела. Отсутствие гена С (он мутировал в рецессивную форму с) вызывает альбинизм: животные имеют белую шерсть, белую мочку носа, бесцветную радужную оболочку глаза, сквозь которую просвечивают кровеносные сосуды, придающие глазу красный цвет. Полных альбиносов у собак не зарегистрировано. У некоторых особей наблюдается неполный альбинизм. Это так называемые лейцисты, у которых при бесцветной (белой) шерсти сохраняется темная пигментация мочки носа и радужной глаза. Лейцизм зарегистрирован как породный признак у белых шпицев, белых бультерьеров, у некоторых пород лаек. Таким, образом, основу синтеза пигмента обеспечивает ген С, а его рецессивное состояние с приводит к альбинизму. Все разнообразные окрасы у собак обусловлены другими генами.

К сожалению, до сих пор нет единой номенклатуры генов пигментации у собак. Данный вопрос освещен лишь в работах Даусона (1937), Винге (1950), Литтля (1957), Бурса и Фразера (1966). Робинсона (1982), Н. А. Ильина (1932).

Наиболее детальный генетический анализ приведен Робинсоном (1982) с указанием символов 31 гена и перечнем 30 окрасов шерсти, обусловленных этими генами.

Приведём классификацию генетики пигментации, предложенную Н. А. Ильиным.

Ген С - обеспечивает способность синтезировать пигмент любого цвета; в рецессивном состоянии с приводит к альбинизму, несмотря на наличие других генов, обуславливающих тот или иной цвет.

Ген А - определяет зонарное распределение пигмента в шерстинке и приводит к окрасу типа "агути". Рecessивный его аллель (а) - вызывает отсутствие зонарности.

Ген В - определяет синтез чёрного пигмента, а в рецессивном состоянии (b) дает коричневый (кофейный, шо-

коладный) окрас шерсти.

Ген E - вызывает распространение чёрного или коричневого пигмента по коже, а его рецессивный аллель (e) обеспечивает синтез жёлтого или красного пигмента.

Ген S - вызывает сплошной окрас по всему телу, а рецессивный аллель (s) приводит к пятнистости.

Ген D - усиливает интенсивность пигмента в корковом и мякотном веществе волоса, а рецессивный аллель (d) переводит чёрный цвет в голубой, то есть ослабляет пигментацию.

Ген e p - вызывает тигровый окрас шерсти.

Ген W - определяет белый окрас шерсти.

Ген H - определяет доминантный окрас типа "арлекин".

Ген c d - ослабитель красного цвета до жёлтого.

Ген h - чалый окрас шерстного покрова.

Ген T - тиковая пятнистость.

Н. А. Ильин дал основные генотипы различных окрасов.

ССААВВDDEESS - зонарно-серый (немецкая овчарка);

ССааВВААЕЕСС - чёрный (доги, ньюфаундленды);

ССааbbDDEESS - кофейный (доберманы);

ССааВВddEESS - голубой (доберманы);

ССааВВDDe pe pSS - тигровый (доги, бульдоги, боксеры);

ССааВВDDeeSS - жёлтый (сенбернары);

ССааВВDDEESS - чёрный с подпалами (доберманы);

ССааВВААЕЕСС - чёрный с белыми пятнами;

ссааbbDDEESS - белые (лейцисты).

У лейцистов гены окраса находятся в скрытом состоянии (криптомерном) и проявляются только у потомства, полученного от скрещивания собаки-лейциста с окрашенной собакой, имеющей доминантный ген С. В таком потомстве могут быть щенки чёрного, кофейного окрасов и альбиносы, если окрашенная собака была гетерозиготна (Cc).

Приводим классификацию генов, обуславливающих окраску и тип шерсти, используемые в международных работах по генетике собаки.

Мутантные гены окраса и текстуры шерсти (по Робинсону, 1982)

Символы генов	Название окраса и типа шерсти	Символы генов	Название окраса и типа шерсти
<i>A</i>	Густой чёрный	<i>M</i>	Мерли
<i>A^y</i>	Доминантный жёлтый	<i>Ma</i>	Маска
<i>a^{sa}</i>	Чепрачный рисунок	<i>Sⁱ</i>	Ирландская пятнистость
<i>a^t</i>	Рыжевато-коричневый	<i>S^p</i>	Пегая пятнистость
<i>b</i>	Коричневый	<i>S^w</i>	Крайний белый окрас
<i>c^{ch}</i>	Шиншилловый	<i>S_g</i>	Серо-голубая
<i>c^B</i>	Голубоглазый альбинос	<i>p</i>	Разбавление розовых глаз
<i>c</i>	Альбинос	<i>pp</i>	Пуховое разбавление
<i>cⁿ</i>	Разбавление пигмента	<i>rp</i>	Волнисто-рябой
<i>d</i>	Разбавленный	<i>T</i>	Тиковая точечность
<i>E^{br}</i>	Пёстрый	<i>wa</i>	Волнистая
<i>e</i>	Отсутствие вставки	<i>Wh</i>	Жесткошерстность
<i>G</i>	Прогрессивное серебрение	<i>wo</i>	Завитковая
<i>k</i>	Кудрявая	<i>Hr</i>	Бесшерстная
<i>l</i>	Длинношерстная	<i>L</i>	Короткошерстная

С окрасом шерсти часто находится во взаимозависимости и пигментация радужной оболочки глаза. Различают карие, коричневые, жёлтые, голубые, голубовато-

белесые, резко-рубиновые (из-за отсвечивания кровеносных сосудов), арлекины (разноглазые) Ген Y - обуславливает жёлто-коричневую радужную глаза, а его рецессив (y) даёт голубые глаза.

Ген R в доминантном состоянии даёт нормальные глаза. Его рецессив r вызывает рубиновый окрас, выявляющийся при определенном повороте головы и глаза.

Это зарегистрировано Н. А. Ильиным у собак 12 пород: доги, сеттеры, лайки, курцхаары, боксёры, гончие, эрдельтерьеры, немецкие овчарки, белые шпицы, таксы и др. Рубиноглазие может проявляться в одном глазу, при нормальном окрасе другого глаза. Этот тип окраса не следует смешивать с красноглазием при альбинизме, когда в радужной глаза пигмент отсутствует.

Наследование типа и структуры шерстного покрова

Различают следующие типы шерстного покрова у собак: короткошерстные - ген L (доберманы, боксёры и др.); длинношерстные - ген l (немецкие овчарки, ньюфаундленды, колли, кавказские овчарки, лайки и др.); жесткошерстные - доминантный ген Wh (фокстерьеры, жесткошерстные легавые, эрдельтерьеры, жесткошерстные таксы и др.); шелковистые (болонки); бесшерстные - ген Hr - в гомозиготе Hr Hr (голые мексиканские - выживают только гетерозиготы Hrh^r); полуволнистый и завитковый волос (пудели) - ген wo.

При скрещивании короткошерстной собаки, несущей доминантный ген L, с длинношерстной собакой, имеющей рецессивный ген l, в помёте проявляется промежуточное наследование длины шерсти, и поэтому потомки будут иметь разную длину волоса, отклоняющуюся в той или иной степени от длины волоса одного или другого родителя. Такая особенность в варьировании длины шерсти

обусловлена тем, что этот признак определяется действием многих генов, то есть имеет полигенное наследование.

Наследование экстерьерных признаков

Характерными наследственными признаками, оценивающимися как породный признак, являются длина и форма хвоста, форма и размер ушной раковины, особенности в строении черепа и конечностей.

По длине и форме хвоста собаки различаются на породы: длиннохвостые (доги, борзые), со средней длиной хвоста до скакательного сустава (немецкая овчарка, сенбернары, колли и др.); короткохвостые и бесхвостые (полное отсутствие хвостовых позвонков).

Длина хвоста генетически обусловлена полимерией, влияние генов-модификаторов приводит к фенотипическому варьированию длины хвоста.

Врожденная короткохвостость изредка появляется у отдельных особей, что послужило материалом для выведения короткохвостых пород собак (карликовый шпиц корабельщиков, гладкошерстная легавая бурбон). Короткохвостость обусловлена рецессивным геном *br*, при этом число хвостовых позвонков уменьшено.

Различают форму и постав хвоста, что имеет наследственную обусловленность и закреплено селекцией, как породный признак. Так, у лаек типичен хвост кольцом на спине, у фокстерьеров, эрдельтерьеров, биглей хвост вертикально- и прямостоячий, у легавых хвост имеет горизонтальное расположение в виде "прута", у борзых хвост образует на конце небольшую кольцеобразность.

Породным генетическим признаком является форма и размер ушной раковины. Установлено, что полустоячее ухо определяет ген *Ha*, при этом кончик уха на треть согнут в сторону слухового входа. Такая форма уха типична для колли, фокстерьеров. Генотипы могут быть: *HaHa*,

НаН, Nah.

Стоячее ухо обусловлено рецессивным геном *h* с генотипом *hh*, оно характерно для немецкой овчарки, лаек, шпицев, французских бульдогов, бультерьеров. Многие породы имеют висячее ухо с мягким хрящом от основания ушной раковины. Оно вызвано доминантным геном *H*, с генотипом *HH*. Такая форма уже наблюдается у многих пород. Но ухо варьирует по длине, когда его размеры достигают такой длины, что край уха касается земли. Длинноухость типична для спаниелей, гончих, такс, биглей, пуделей, болонок, бассетов.

Большое разнообразие у собак наблюдается в строении черепа, челюстей. При одомашнении (доместикации) условия содержания и кормления собак оказывали влияние на формирование скелета. Мутационные процессы, вызванные влиянием мутагенов в пище и в окружающей среде, приводили к мутантным признакам, часть из которых человек закрепил селекционным процессом. В результате морфологические особенности скелета черепа, конечностей, характерные для волка и дикой собаки, претерпели изменения. Появилась мопсовидность (укорочение челюстных костей, особенно верхней челюсти), распространилась укороченность и искривленность костей конечностей, особенно передних (таксы). Мопсовидность распространена как породный признак у собак породы мопс, некоторых типов болонок.

Для сторожевых пород типично формирование мощного черепа и челюстного аппарата, с хорошо развитой зубной системой и нормальным прикусом. У некоторых охотничьих собак, формировавшихся для быстрого бега за зверем, селекция закрепила длинноноготь, узкоте- лость, длинные линии головы и шеи (борзые). Большинство элементов скелета обусловлено полигенным типом

наследования, а также воздействием факторов внешней среды.

Таким образом, направление искусственного отбора, который осуществляется человеком для получения и закрепления желательных особенностей экстерьера, сопровождалось увеличением межпородной изменчивости и использованием мутационного процесса

Вопросы для самопроверки

1. Онтогенез и генетическая программа его развития.
2. Дифференциальная активность генов в онтогенезе.
3. Принципы управления онтогенезом.

Тема 6. Генетика количественных и качественных признаков и популяций

Все признаки, которыми обладают живые организмы, принято делить на две категории — качественные и количественные. *Качественные* — признаки, имеющие четко различимые формы, например, окраска или генетические аномалии, передаваемые отдельными генами. На фенотипическое проявление качественных признаков условия среды практически не влияют. Для характеристики популяции по качественным признакам используют понятия частота генов и генотип.

Однако большая часть свойств организма представлена *количественными* признаками. Они проявляют в основном непрерывную изменчивость и могут быть измерены — рост, длина шерсти, вес. Количественные признаки, в большей степени, чем качественные, зависят от условий среды и обусловлены многими генами, так называемыми полигенами, то есть системой неаллельных генов, одинаково влияющих на формирование данного признака. Взаимодействие таких генов в процессе формирования призна-

ка называется полимерным. Эти гены также называются аддитивными, так как их действие суммируется.

Распределение их численных значений в популяции приближается к кривым нормального распределения. Их наследование можно рассматривать по схеме полигибридного скрещивания.

Селекционеру приходится иметь дело в основном с непрерывной изменчивостью. Менделевский подход к изучению количественных признаков затруднен, хотя они и подчиняются тем же законам классической генетики, что и качественные.

Наследование количественных признаков.

Полимерия – это такое взаимодействие генов, при котором несколько генов из разных аллельных пар отвечают за наследование одного и того же признака, то есть, это взаимодействие множественных генов или полигенов. Действие полигенов обычно чаще всего является суммирующим, то есть, степень проявления данного признака зависит от числа доминантных аллелей этих генов, например, признак будет выражен более интенсивно при генотипе $A_1A_1A_2A_2$, чем при $A_1a_1A_2a_2$.

Особенностью количественных признаков является то, что различия по ним между организмами очень небольшими и требуют точных измерений.

Полимерный характер наследования контролирует количественные признаки: рост, массу, яйценоскость, молочность, длину колоса у злаков, содержание сахара в корнеплодах.

Понятие о популяции. В настоящее время генетика популяций — одна из наиболее стремительно развивающихся областей общей генетики.

Популяция в широком смысле слова — это совокупность особей одного биологического вида, характеризую-

щаяся общностью местообитания и определенным уровнем свободного скрещивания особей между собой (панмиксии). Популяции присущ *генофонд* — система ее генов с определенной частотой встречаемости каждого гена.

При определённых условиях популяция находится в состоянии генетического равновесия, т. е. её генофонд не изменяется из поколения в поколение. Это принцип равновесия, или закон Харди — Вайнберга.

В идеальной популяции наблюдается постоянство частот генов, гомозигот и гетерозигот, и оно не изменяется в ряду поколений.

Идеальная популяция характеризуется следующими признаками:

- число особей достаточно большое;
- особи свободно скрещиваются;
- не происходят мутации;
- нет миграции из соседних популяций;
- отсутствует естественный отбор.

Закон Харди — Вайнберга позволяет определять частоты генов и генотипов.

Частоту доминантного гена A обычно обозначают буквой p , а частоту рецессивного гена a — буквой q .

Составим схему скрещивания и установим возможные сочетания аллелей гена и их частоты.

Аллель (частота)	$A (p)$	$a (q)$
$A (p)$	$AA (p^2)$	$Aa (pq)$
$a (q)$	$Aa (pq)$	$aa (q^2)$

Значит, частота доминантных гомозигот AA равна p^2 , частота гетерозигот Aa — $2pq$, а частота рецессивных

гомозигот aa — q^2 .

Если аллельных генов два, то сумма их частот равна единице (или 100 %):

$$p+q=1.$$

Сумма частот генотипов тоже равна единице (или 100%):

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

По формуле Харди — Вайнберга можно определять частоты генов в природных популяциях, например вычислять частоты полезных и вредных мутаций в популяциях растений и животных при восстановлении исчезающих видов или создании новых сортов и пород.

В естественных условиях идеальных популяций не существует. Мутации происходят всегда, имеют место миграции особей и отбор. Но для количественной оценки многих генетических явлений закон Харди — Вайнберга применим.

Закон Харди-Вайнберга или закон генетического равновесия в популяциях справедлив только, когда:

- популяция велика;
- осуществляется панмиксия;
- все особи одинаково жизнеспособны;
- отсутствуют факторы, которые могут изменить структуру популяции.

Несмотря на то, что закономерности, установленные Харди и Вайнбергом, правильны только для идеальной, панмиктической популяции, этот закон очень важен и для анализа динамики генетических преобразований естественных популяций и для изучения эволюционных процессов.

К факторам, обуславливающим динамику – изменение генетической структуры популяций относятся все те факторы, которые могут изменить частоту генов в популяции или нарушить в ней свободное скрещивание:

- мутационный процесс приводит к сдвигу частот аллелей, за счёт постоянно возникающих мутаций по данному гену с частотой 1 мутация на 1 млн. особей на поколение;

- популяционные волны могут привести к случайному изменению соотношения частот аллелей в популяции – дрейфу генов;

- комбинативная изменчивость приводит к новому сочетанию генов в генотипах

- миграция особей из популяции в популяцию приводит к потоку генов – обмену генов между популяциями одного вида.

Вопросы для самопроверки

1. Сформулируйте представление о виде и популяции.
2. Закон Харди-Вайнберга.
3. Динамика популяций. Влияние мутаций, дрейфа генов, миграции, изоляции на изменение генетической структуры популяций.

Тема 7. Инбридинг и гетерозис

Чистопородное разведение собак подразумевает сохранение и улучшение ценных качеств. При этом может применяться родственное и не родственное спаривание.

Скрещивание животных, связанных друг с другом более тесным родством, чем в среднем в породе, называют *инбридингом*

Инбридинг может быть тесным, близким, умеренным и отдаленным. Тесный инбридинг подразумевает вяз-

ки между близкими родственниками: отец-дочь, мать-сын, однопоментники (сиблинги), разнопоментные-родные братья и сестры (сибсы) и полусибсы-братья и сестры по матери или по отцу.

Близким называют инбридинг, когда вязка происходит между дедами и внуками, бабками и внуками, а также между двоюродными братьями и сестрами или вязки дядя-племянница, тетя-племянник.

Умеренный инбридинг осуществляется при вязках родственников в 3-4 или 4-4 коленах. Более дальнее родство (дальше 5 колена) называют отдаленным инбридингом.

В сущности, более или менее дальний инбридинг связывает практически всех собак одной породы, особенно среди малочисленных, поскольку любая порода берет свое начало от нескольких собак-основоположников

Инбридинг - очень сильное оружие в руках профессионалов, но он может оказаться опасным в неумелых руках. Решаясь на инбридинг, необходимо иметь поголовье, обладающее крепким здоровьем, прекрасным происхождением и гармоничным экстерьером, полностью соответствующем стандарту породы. Проводя инбридинг на какого-либо выдающегося предка, необходимо не только знать, что данная собака была чемпионом, но и видеть ее достоинства и недостатки, а также качество ее потомства от других собак. Инбридинг в степени 2-2 или 3-2 можно считать наиболее эффективным для получения резкой консолидации желательных признаков, но при этом первейшее необходимое условие - жесткая выбраковка в потомстве, без которой инбридинг может принести больше вреда, чем пользы. Решаясь на инбридинг, необходимо четко знать, что из полученного потомства, возможно, одна или две собаки будут нести желательные признаки, остальных придется отбраковать. Без четкого проведения такой линии

племенной работы не стоит прибегать к спариванию близкородственных собак. Инбридинг - это тонкий инструмент и его ни в коем случае нельзя использовать бесконтрольно, не выбраковывая все, что того требует.

Подбирая производителя, на которого будет проводиться инбридинг, необходимо учитывать, как его экстерьерные и рабочие качества, так и качество его потомства (что гораздо более важно). Случается, что чемпион, блистающий на рингах и имеющий прекрасный экстерьер, дает потомство хуже себя по качеству, тогда как собака, не имеющая титулов, но получающая твердое «отлично» у разных экспертов (т.е. не имеющая серьезных недостатков по экстерьеру и психике) является стойким улучшателем и от вязки к вязке дает потомство гораздо лучше себя. Именно на таких производителей, стойких улучшателей породы, и имеет смысл проводить инбридинг. Особенно на это следует обращать внимание, работая с малочисленными породами или же породами, не имеющими еще единого внутрипородного типа. Используя инбридинг, необходимо добиваться консолидации полезных, желательных качеств. Кроме того, следует стремиться к получению гармоничного потомства, поскольку гармоничность - это тот идеал, к которому должна восходить любая работа по разведению чистопородных животных. Один из ведущих популяционных генетиков мира Дж. Л. Лаен утверждает, что «из-за отказа от инбридинга, когда его можно было бы использовать, упущено больше возможностей для прогресса пород, чем из-за чрезмерного увлечения им».

Заводчик должен знать, когда проводить инбридинг, а когда нет, а посему чрезвычайно важно, чтобы человек, решивший заняться племенным разведением (а не просто размножением) собак, потрудился приобрести хотя бы минимум знаний по генетике, биологии и физиологии собак.

Необходимо, чтобы заводчик тщательно взвешивал все плюсы и минусы инбридинга для каждой конкретной вязки своих собак и для всего поголовья в целом, что позволит в дальнейшем избежать таких последствий, как инбредная депрессия (проявление в потомстве генетических аномалий, наследственных заболеваний, нарушений психики и снижение жизнедеятельности).

Существует еще один вид инбридинга - лайнбридинг или линейное разведение. Многие заводчики, потерпевшие неудачу с инбридингом, становятся страстными приверженцами вязок менее близкородственных собак по линиям. Здесь уместно заметить, что в принципе инбридинг и лайнбридинг - это одно и то же. Разница заключается только в степени родства. Оба метода разведения связаны с удвоением генов выдающегося предка (или предков при лайнбридинге), а, значит, и с повышением гомозиготности, но лишь в разной степени. Обычно, если инбридинг успешен, то лайнбридинг при том же подборе будет менее эффективным, и наоборот.

Если инбридинг - это скрещивание родственных друг другу животных, то аутбридинг - это неродственное разведение внутри породы. Он подразумевает вязку между собаками, не имеющими общих предков

Аутбридинг может также проводиться в виде вводного кросса между животными разных пород. Такой метод разведения называют кроссным и применяют в собаководстве крайне редко, обычно для получения пользовательных, рабочих собак, которых не используют для дальнейшего разведения

Аутбридинг целесообразно применять для прилития «свежей крови» в уже существующую популяцию для избежания инбредной депрессии. Такое прилитие обычно осуществляется раз в 7-8 поколений (иногда чаще). Однако

исключительно аутбредное разведение - весьма рискованный метод, поскольку подразумевает получение разнородного, разнотипного потомства, несущего скрытные дефекты, которые впоследствии бывает очень трудно выявить и искоренить

Существует еще один метод, называемый ауткроссингом - скрещивание неродственных между собой животных, когда один или оба из них инбредные или лайнбредные. К ауткроссингу целесообразно прибегать, столкнувшись с какими-либо проблемами в ходе инбридинга. Но здесь необходимо помнить, что взятая для кросса собака не должна нести прямо противоположные недостатки тем, для искоренения которых проводится ауткроссинг. Если же в программе разведения, используя инбридинг или лайнбридинг, заводчик получает желаемый тип собак, в ауткроссинге необходимости нет. Он нужен лишь при появлении в линии зафиксированного недостатка, дефекта или аномалии, а также при угрозе инбредной депрессии

Как правило, в линию однократно приливают крови кобеля, который должен быть высококлассным, максимально соответствующим стандарту породы и обязательно превосходить сук по признаку, который необходимо устранить или исправить в поголовье

Телегония - это теория, по которой кобель, развязавший суку, имеет влияние на ее последующие пометы. Эта теория не имеет под собой никаких оснований: если суку повязали неудачным кобелем, или же она повязалась сама (случайно и совсем не с тем кобелем, с которым планировалось), это отразится только на одном помете, который получится от этой вязки. При следующей вязке с другим кобелем ни о каком наследии предыдущего кобеля не может быть и речи.

Иногда, по недосмотру владельца, сука может быть

повязана несколькими кобелями и оцениться щенками от каждого из них. Этого, естественно, нельзя допускать ни в каком случае. Но на дальнейшее племенное использование суки такая вязка никакого влияния не окажет, конечно, при условии ее вязок впоследствии с запланированными кобелями.

Важную роль при подборе и спаривании животных играет наличие или отсутствие между ними родства, а при наличии родственного спаривания (инбридинга) - его степень.

Инбридинг, при его продуманном, правильном применении, приносит большую пользу. Неумелое же его использование может вызвать неблагоприятные последствия: инбредную депрессию или инбредную дегенерацию. Особую опасность в этом отношении представляет тесный инбридинг (кровосмешение) и близкий инбридинг (близкородственное спаривание).

Инбредная депрессия – ослабление жизнеспособности потомства в результате накопления и проявления летальных и полублетальных генов и других отрицательных признаков, имевшихся у родоначальников популяции.

В основе инбредной депрессии лежит нарастание гомозиготности у инбредных животных, что приводит к снижению их жизнестойкости, появлению в потомстве аномалий (уродств) и др. Для предотвращения таких неблагоприятных последствий необходимо строго соблюдать узаконенные в племенном разведении и испытанные практикой правила применения инбридинга, в том числе отбраковку всех потомков с пороками и существенными недостатками. Выбракованных собак можно использовать для работы, но в племенное разведение не допускать.

Для борьбы с инбредной депрессией используется неродственное спаривание животных в целях повышения гетерозиготности, для чего применяют высококачественных производителей той же породы, но не находящихся в

родстве с маточным поголовьем, строгий отбор производителей по качеству потомства, создание для щенков хороших условий содержания и выращивания, выращивание родственных животных в различных зонах.

Гетерозис. Родственное спаривание сопровождается инбредной депрессией, повышением гомозиготности инбредного потомства и увеличением генетического сходства потомка с предком. Противоположными биологическими и генетическими свойствами обладает гетерозис.

Под гетерозисом понимают превосходство потомства первого поколения над родительскими формами по жизнеспособности, выносливости, продуктивности, возникающее при скрещивании разных рас, пород животных, зональных типов.

Явление гетерозиса, или «гибридной силы», было замечено в практике животноводства в давние времена, в частности при получении мулов скрещиванием осла с кобылой. Ч. Дарвин впервые дал научное объяснение «гибридной силы», которая возникает у потомства при скрещивании неродственных организмов. Он объяснял этот эффект биологическим несходством мужских и женских гамет, которое вызывается влиянием различий окружающей среды, в которой обитают родители.

Термин «гетерозис» был введен Г. Шеллом (1914), который объяснял наличие «гибридной силы» состоянием гетерозиготности в генотипе организма, формирующейся в результате скрещивания. Гипотеза гетерозиса, сформулированная Г. Шеллом, Е. Истом и Х. Хейсом, объясняет явление гетерозиса наличием гетерозиготности различных локусов и проявляющимся при этом сверхдоминированием, то есть когда действие гетерозиготы Aa на проявление фенотипа оказывается сильнее, чем гомозиготного доминантного генотипа AA (то есть эффект действия Aa больше

действия AA). Значение гетерозиготности было подтверждено работами Н. П. Дубинина, М. Лернера и других ученых.

Другое объяснение гетерозиса, сформулированное Кийблом и Пеллью (1910), основано на том, что при скрещивании организмов, несущих в генотипе разные гомозиготные гены, например AAbb и aaBB, у помесного потомства рецессивные аллели переходят в гетерозиготную форму генотипа AaBb, при которой устраняется вредное действие рецессивных генов. Влияние доминантных генов на проявление гетерозиса может быть объяснено простым суммарным действием большого количества доминантных генов, то есть имеет место аддитивный эффект.

К. Давенпорт (1908) и Д. Джонс (1917) предложили объяснять гетерозис исходя из гипотезы взаимодействия неаллельных доминантных генов обоих родителей, что дает суммарный эффект, вызывающий гетерозис.

Д. А. Кисловский разработал гипотезу облигатной гетерозиготности. Он считал, что в организме имеются полезные (доминантные) и вредные (рецессивные) гены, Если они находятся в гетерозиготном состоянии, то их действие вызывает гетерозис, Если облигатно-гетерозиготные гены находятся в гомозиготном состоянии, то они действуют неблагоприятно. Гипотеза облигатной гетерозиготности была, затем развита В. А. Альтшулером, В. Я. Борисенко, А. Н. Поляковым, Они исходили из эволюционной роли такой гетерозиготности. В процессе эволюции полезные гены сохраняются в гетерозиготном доминантном состоянии» а вредные гены — в рецессивном

Современные представления о причинах появления гетерозиса основаны на том, что гетерозис является результатом взаимодействия многих генов. Их множественное действие и приводит к гетерозисному эффекту. Такое объясне-

ние получило название балансового гетерозиса (Добжанский, 1952). В дальнейшем Лернер (1954), Н. В. Турбин (1961—1968) продолжили разработку этого положения. Согласно их утверждениям гетерозис обусловлен действием многих генов, взаимно сбалансированных в геноме в процессе эволюции, которая определяет оптимальное развитие и приспособленность организма к условиям среды.

Если при скрещивании происходит объединение оптимальных геномов обоих родителей, то у потомков первого поколения возникает наиболее благоприятная ситуация в комбинации геномов, что и приводит к проявлению гетерозиса. Следовательно, гетерозиготность, сопутствующая скрещиванию, претерпевает давление различных факторов и тем самым создается сбалансированное взаимодействие генов в геноме,

В практике животноводства иногда наблюдается так называемый отрицательный гетерозис, когда у потомства уровень признака ниже среднего показателя родителей, но несколько выше уровня признака того из родителей, у которого он развит слабее. Чем выше различия в уровне признака родительских форм, тем больше приближается средний уровень признака потомков к уровню признака худшего родителя. Эта особенность в наследовании описана Я. Л. Глембоцким в отношении настрига шерсти у помесей, полученных от скрещивания коз ангорской породы с грубошерстными козами, Нстриг шерсти у помесей первого поколения был несколько большим, чем у грубошерстных, но значительно меньше, чем у ангорских коз, у которых он был в 4—5 раз больше по сравнению с грубошерстными и помесными козами.

Для современного животноводства характерно использование скрещивания, сопровождающегося гетерозисным эффектом, особенно для яичного и бройлерного пти-

цеводства. Эта система включает два основных этапа: выведение инбредных линий птицы с применением разных типов инбридинга и скрещивания (кроссирования) линий для получения так называемой гибридной птицы, у которой проявляется гетерозис. Например» в Нидерландах фирма «Еврибрид» работает с двумя кроссами кур яичного направления: «Хайсекс белый» (белая скорлупа, на базе леггорнов) и «Хайсекс коричневый» (при участии род-айланд и нью-гемпшир с коричневой скорлупой). Эти два кросса занимают ведущее положение в мировом яичном птицеводстве.

Работу по созданию гибридной яичной и мясной птицы проводят и в нашей стране. Для осуществления селекции на получение гетерозиса выводят инбредные линии путем спаривания по типу «брат × сестра» в течение 3 — 4 поколений и более, сочетая это с жесткой выбраковкой нежелательных особей. Из большого числа заложенных линий к финалу остается около 10—15% линий при коэффициенте инбридинга в среднем на уровне 37,5% (спаривание полных сибсов в течение трех поколений). Далее скрещивают оставшиеся линии между собой для проверки их на сочетаемость, затем оставляют для производственного кроссирования наиболее удачные сочетания и получают 2-, 3-, 4-линейные гибриды.

Использование эффекта гетерозиса находит применение и в работе с другими видами животных, особенно в мясном скотоводстве, овцеводстве, верблюдоводстве, рыбноводстве. Методы получения эффекта гетерозиса разнообразны. Гетерозис проявляется при межвидовом скрещивании животных: получение мулов от скрещивания осла с кобылой, выведение новых гетерозисных пород путем получения гибридов от скрещивания крупного рогатого скота с зебу (санта-гертруда, бифмастер, чарбрей, бридфорд — в

США; сан-пауло — в Бразилии; хауп-голштин — на Ямайке). В нашей стране отдаленная гибридизация проведена между тонкорунными овцами и архаром и выведена новая порода — архаромеринос. В Киргизии и на Алтае получены гибриды яка с симментальским скотом.

Отдаленная гибридизация сопровождается проявлением гетерозиса по ряду хозяйственно ценных признаков.

Проблема получения и усиления эффекта гетерозиса до конца не решена. Основным непреодоленным препятствием является утрата гетерозисного эффекта во втором поколении, то есть гетерозис, полученный в первом поколении, не закрепляется, а утрачивается в последующих поколениях при разведении помесей «в себе». Некоторые методы позволяют поддерживать гетерозис в нескольких поколениях. Одним из наиболее доступных и результативных методов служит переменное скрещивание, применяемое в пользовательном (товарном) животноводстве. При этом из помесей первого поколения, полученных от скрещивания маток породы А с производителями породы В, выделяют лучшую часть маток и скрещивают их с производителем породы С, получают помесей второго поколения, с проявлением гетерозиса при сочетании трех пород (А, В, С). Далее помесей второго поколения можно скрещивать с производителем породы D и получать более сложных помесей, в которых представлена наследственность исходной материнской породы А и наследственность отцовских пород В, С и D. Иных методов, позволяющих сохранить эффект гетерозиса, в животноводстве не разработано.

В практике современного животноводства доказано, что эффект гетерозиса многообразен и выражается в улучшении ценных хозяйственных признаков. Основными показателями гетерозиса являются повышение эмбрио-

нальной и постэмбриональной жизнеспособности; снижение затрат корма на единицу продукции; повышение скороспелости, плодовитости, продуктивности; проявление более широких возможностей приспособления к смене условий и новым элементам технологии. Широкий диапазон гетерозисного эффекта, проявляющийся в многообразии реагирующих признаков, является отражением физиологических и биохимических процессов, обусловленных особенностями генетического аппарата гетерозисных животных.

Исследования по выяснению биологических основ гетерозиса проводились в Институте экспериментальной биологии АН Казахской ССР с 1962 г. под руководством академика Ф. М. Мухаметгалиева. Результаты исследований обобщены в монографии А. С. Сарсенова (1982), которая может служить дополнительным материалом для понимания гетерозиса и эффекта скрещивания. В процессе работы определено количество ДНК, РНК, белков и активность ряда ферментов в тканях и в субклеточных структурах клеток (ядра, хромосом) чистопородных и помесных овец. Были выявлены особенности обменных процессов и гетерозис у животных, различающихся по происхождению. Оказалось, что гетерозисный эффект не связан с изменением количества наследственного вещества в отдельно взятой клетке, ядре или хромосомах. Скрещивание не вызывает у помесей активацию ранее неактивных генов, полученных через хромосомы родителей, и не приводит к коренной перестройке обменных процессов. Вместо этого наблюдается лишь стимуляция уровня напряженности метаболических процессов. В процессе онтогенеза это напряжение снижается и уменьшается эффект гетерозиса у помесей.

Биохимический эффект гетерозиса у помесей про-

явился в стимуляции активности тканевых ферментов (ДНК-азы, РНК-азы и др.), которые влияют на синтез нуклеиновых кислот. Активность ферментов у помесей протекает в более широком диапазоне рН среды, что повышает экологическую пластичность помесных организмов и приспособленность к условиям среды. Следовательно, скрещивание влияет на механизм регуляции активности ферментов.

Синтез РНК в клеточном ядре и трансляция направляемого РНК синтеза молекул белка в цитоплазме протекают у помесей на более высоком уровне. Этому способствует обогащение ядер клеток негистоновыми белками хроматина, который является специфическим стимулятором активности генома. Следовательно, скрещивание стимулировало синтез рибосомальной РНК, то есть усилило процесс транскрипции. Высказывается гипотеза, что с помощью биологически активных веществ (гормонов, метаболитов), которые могут влиять на активность генетического аппарата, можно продлить действие гетерозиса в течение более продолжительного отрезка онтогенеза.

Существуют и другие биохимические объяснения гетерозиса. Считается, что главной причиной гибридной мощности служит формирование на хромосомах чувствительных копий структурных генов, которые образуют избыток информации в клетках и определяют высокую сочетаемость процессов метаболизма (Северин, 1967).

Объяснения гетерозисному эффекту можно найти в суждениях, что у помесей присутствуют полиморфные типы белков (изоферменты), которые различаются некоторыми свойствами.

У родительских форм отсутствует полиморфизм ферментов, а при их скрещивании у помесей формируется полиморфизм и число полиморфных локусов у них, поэто-

му больше, чем у родителей. Это, по мнению некоторых ученых (Финчем, 1968; Кирпичников, 1974), объясняет эффект сверхдоминирования. Ф. М. Мухаметгалиев (1975) считает, что взаимное стимулирование геномов при оплодотворении равносильно аддитивному эффекту объединенных генетических систем и является основой появления гетерозиса, но не является причиной возникновения новых качеств в генетическом материале, поэтому гетерозис проявляется в количественных изменениях признаков и имеет полигенный тип наследования.

Новый подход в объяснении гетерозисного эффекта предлагает В. Г. Шахбазов (1968). Он считает, что гетерозис имеет биофизическую основу, так как при оплодотворении происходит обмен электрическими зарядами гомологичных хромосом, что повышает активность хромосом в гибридных зиготах. Это приводит к накоплению кислых белков и РНК, повышает ядрышко-ядерное соотношение и увеличивает скорость митотического деления.

Приведенные объяснения причин гетерозисного эффекта указывают на отсутствие единства в научном объяснении явления гетерозиса, и поэтому проблема остается для дальнейшего изучения и рассмотрения. Несмотря на это, в практике животноводства осуществляют приемы селекции животных на закрепление и усиление эффекта гетерозиса. Существует несколько приемов для вычисления величины эффекта гетерозиса. Выделяют так называемый истинный тип гетерозиса, который определяется по величине превосходства признака у помесных животных над обоими родительскими формами. Другой тип гетерозиса — гипотетический, когда признаки помесного потомства превосходят среднеарифметический уровень признака обоих родителей.

Если отсутствуют данные по одной из пород, от ко-

торых получены помеси, то их показатели сравнивают с материнской породой, а улучшенные показатели помесей называют не гетерозисом, а эффектом скрещивания.

Обобщая современное понимание явлений инбредной депрессии и гетерозиса, можно сделать выводы о необходимости использования обоих явлений в практической племенной работе.

Вопросы для самопроверки

1. В чем проявляются биологические и генетические свойства инбридинга?
2. Методы оценки степени инбридинга.
3. Суть теорий, объясняющих явление инбредной депрессии.
4. Типы инбридинга, используемые в животноводстве; их терминологические названия.
5. Теории, объясняющие гетерозис.
6. Как используют явление гетерозиса в практике животноводства?

Тема 8. Генетика иммунитета, аномалий и болезней

Генетические основы иммунитета

Иммунитет (от лат. *immunitas* - свободный от чего-либо) – это невосприимчивость организма к действию патогенных микробов, т.е. его способность противостоять вредоносному влиянию возбудителей инфекционных заболеваний. Иммунитет может передаваться по наследству, а также приобретаться в течение жизни.

Главная функция иммунитета – иммунологический надзор за внутренним состоянием организма. Следствием этой функции является распознавание специфическое блокирование нейтрализация или уничтожение генетически чужеродных веществ и клеток (бактерий, вирусов, раковых клеток и т.д.).

Различают понятия врожденного и приобретенного иммунитета.

Врожденный иммунитет представляет собой специфическое свойство организма, которое передается по наследству. Это также характерно для некоторого вида животных. Например, лошадь обладает иммунитетом к чуме свиней и крупного рогатого скота.

Приобретенный иммунитет появляется при жизни. Это свойство развивает невосприимчивость организма к микробам и токсинам. Этот вид иммунитета может быть как естественным, так и искусственным, в зависимости от условий.

Естественный иммунитет приобретается после того, как организм переболеет какой-либо инфекцией. В возникновении этого вида иммунитета принимает активное участие сам организм, вырабатывая при этом антитела – защитные специфические свойства.

Приобретенный искусственным путем иммунитет является результатом иммунизации сыворотками или вакцинами. Когда в организм вводят ослабленных либо убитых возбудителей инфекционных заболеваний, он приобретает активный иммунитет. Если же была введена иммунная сыворотка, то иммунитет будет пассивным.

Если организм перенес какое-либо заболевание, можно говорить о двух явлениях. При первом из них организм освобождает себя от возбудителя инфекции и выздоравливает полностью. При втором – остается после выздоровления носителем заразного начала довольно долгое время и может заражать других.

В первом случае иммунитет называется стерильным, а во втором – нестерильным. Стерильный иммунитет будет существовать столько времени, сколько в организме будут оставаться антитела. Нестерильный иммунитет оста-

ется до тех пор, пока сохраняется заразное начало.

Ученым И. И. Мечниковым было установлено, что все чужеродные частицы, включая микробы, которые попадают в организм, поглощаются и перевариваются лейкоцитами – белыми кровяными клетками. Такое явление также наблюдается при воспалении. Мечников назвал его фагоцитозом, а клетки организма, которые захватывают и переваривают чужеродные вещества, – фагоцитами. В фагоцитозе участвуют и клетки печени, селезенки, лимфатических узлов.

Чтобы более полно раскрыть понятие об иммунитете, нужно изучить его сущность в инфекционном процессе, во время которого происходят изменения в сыворотке крови. Когда в организм внедряется заразное начало или вакцина (антиген), в сыворотке образуются антитела.

Среди них выделяют антитоксины, которые нейтрализуют токсины микробов; агглютинины, склеивающие микробы; преципитины, осаждающие их; лизины, растворяющие бактерии, и другие. Итак, при создании приобретенного иммунитета во время перенесения инфекции участвуют гуморальные (антитела) и клеточные (фагоцитоз) факторы. Также в этом принимают участие и все остальные защитные механизмы, существующие в здоровом организме.

Чтобы объяснить явление иммунитета, нужно учесть и роль нервной системы, которая регулирует многие процессы в организме. На это обращал внимание еще академик И. П. Павлов. Возбуждение или угнетение центральной нервной системы серьезно влияет на усиление и ослабление иммунитета, а также на характер протекания инфекции.

Кроме того, на сопротивляемость организма влияют такие внутренние факторы, как пол, возраст, функции же-

лез внутренней секреции и др. Немаловажное значение имеют и внешние факторы (состояние окружающей среды, условия жизни, особенности питания и др.).

В процессе взаимоотношения организма с вредными микробами он приобретает иммунобиологические свойства. Они могут проявляться не только в виде иммунитета (невосприимчивости), но и в извращении и повышении чувствительности к различным агентам белкового или небелкового происхождения. К последнему относят аллергию и анафилаксию.

За сохранение генетически обусловленной биологической индивидуальности отвечает иммунная система организма. Она включает совокупность всех лимфоидных органов и скоплений лимфоидных клеток, обеспечивающих реакцию иммунитета. Иммунная система состоит из центральных и периферических органов. Центральные органы иммунной системы включают тимус (у млекопитающих), сумку Фабриция (у птиц), костный мозг, пейеровы бляшки и миндалины. К периферическим органам относят лимфатические узлы, селезенку и кровь. Иммунная система и ее главные исполнители - лимфоциты обеспечивают специфическую реакцию организма на чужеродные антигены.

Кроме этой системы, существуют механизмы, обеспечивающие первичную ступень неспецифической сопротивляемости организма паразитам (бактерия, вирусам, гельминтам и т.д.).

Неспецифические факторы защиты. Сопротивляемость организма инфекциям зависит не только от иммунного ответа, но определяется и неспецифическими факторами. К неспецифическим факторам защиты относят кожные и слизистые покровы, секреты желез пищеварительного тракта, фагоциты, естественные иммуноглобулины, систему комплемента, пропердин, лизоцим, интерферон,

температуру и др.

Простейший путь избежать инфицирования - это предотвратить проникновение возбудителя в организм. Главной линией обороны служит, конечно, кожа, которая, будучи неповрежденной, непроницаема для большинства инфекционных агентов. Когда целостность кожного покрова нарушена, например, при ожогах, инфекция становится главной проблемой. Вдобавок большинство бактерий не способно существовать на поверхности кожи из-за губительного действия молочной кислоты и жирных кислот, содержащихся в поте и секрете сальных желез.

Слизь, выделяемая стенками внутренних органов, действует как защитный барьер, препятствующий прикреплению бактерий к эпителиальным клеткам. Микробы и другие чужеродные частицы, захваченные слизью, удаляются механическим путем - за счет движения ресничек эпителия, с кашлем и чиханием. К другим механическим факторам, способствующим защите поверхности эпителия, можно отнести вымывающее действие слез, слюны и мочи.

Секреты желез пищеварительного тракта (слюна, желудочный сок, желчь) обладают бактерицидным и бактериостатическим действием. Лизоцим слюны действует против кокковой микрофлоры, кислотность желудочного сока задерживает развитие многих видов бактерий, желчь действует против сибиреязвенной палочки, разрушает вирусы чумы и инфекционной анемии.

Фагоциты могут захватывать и переваривать многие чужеродные вещества и клетки. Макро- и микрофаги, по мнению И.И. Мечникова, являются основными исполнителями клеточного иммунитета.

Неспецифические факторы защиты действуют в широком спектре, хотя ряд из них может быть в большей или меньшей степени направлен против некоторых групп

микроорганизмов. Система комплемента включает более 10 белков присутствующих в сыворотке крови. Комплемент действует на мембрану - клетки, которая становится проницаемой выводит аллергены, мобилизует лейкоциты из костного мозга, принимает участие в иммунном ответе.

Система пропердина может нейтрализовать ряд вирусов, действует против грамотрицательных и грамположительных микроорганизмов.

Лизоцим вызывает лизис некоторых микроорганизмов, к нему более чувствительны грамположительные бактерии. Так, при заболевании коров маститом концентрация лизоцима в их молоке возрастает в 3-7 раз. Интерферон задерживает внутриклеточное размножение разных вирусов, он синтезируется макро- и микрофагами.

Уровень содержания комплемента, пропердина, лизоцима, интерферона контролируется генетически и наследуется, по-видимому, по типу полимерии. Так, например, коэффициент наследуемости концентрации лизоцима равен 0,18.

Специфический иммунитет. Главными исполнителями иммунитета являются лимфоциты. Различают две системы иммунитета: клеточную и гуморальную. Основные положения клеточной теории иммунитета были разработаны И. Мечниковым, который открыл явление фагоцитоза - уничтожения чужеродных микробов особыми клетками - фагоцитами. Захват и переваривание микроорганизмов осуществляется двумя типами клеток - макро- и микрофагами. Макрофаги образуются из клеток костного мозга и присутствуют во всех тканях и органах, осуществляя функции фагоцитоза. Следует отметить, что явление фагоцитоза довольно сложное; в нем участвуют механизмы распознавания чужеродного, система комплемента активирует эти процессы, а заключенный в цитоплазматическую

мембрану микроорганизм подвергается действию целого ряда бактерицидных систем.

В 1982 году Р. Гудом и Дж. Миллером была разработана операция по удалению у новорожденных мышей тимуса. В результате этой операции у бестимусных животных резко снижалось число лимфоцитов, а вместе с ними исчезали все формы иммунитета. Эти опыты показали главенствующую роль тимуса в реакциях иммунитета. В дальнейшем было установлено, что стволовые лимфоидные клетки мигрируют в тимус, где превращаются в Т-лимфоциты (тимус-зависимые). Именно Т-лимфоцитам принадлежат все ключевые посты иммунитета от распознавания чужеродного антигена, проникшего в организм, до его полного уничтожения. Кроме Т-лимфоцитов, в иммунных процессах участвуют В-лимфоциты, которые формируются в сумке Фабриция (у птиц) или ее аналоге у млекопитающих. В-лимфоциты ответственны за гуморальную форму иммунитета.

На мембранах Т- и В-лимфоцитов находятся молекулы-рецепторы. Рецепторы - это молекулярные структуры клеточной поверхности, с помощью которых клетки узнают антигены. Антигены - это вещества чаще всего белковой природы или микроорганизмы, которые способны вызвать при проникновении их в организм выработку антител. Т-лимфоциты состоят из трех субпопуляций: Т-хелперов, Т-супрессоров и Т - киллеров. Первые из них способствуют превращению В-лимфоцитов в плазматические клетки, узнают и стимулируют компоненты иммунной системы. Т-киллеры разрушает свои мишени - клетки чужеродных трансплантатов, раковые клетки и т. д. Т-супрессоры выполняют регуляторные функции.

Т-система ответственна за реакции клеточного иммунитета - гиперчувствительность замедленного типа, от-

торжение трансплантата, участвует в противораковой защите и иммунитете против вирусных инфекций.

В-система ответственна за гуморальный иммунный ответ, определяет иммунитет при многих бактериальных инфекциях, анитоксический иммунитет, аллергию немедленного типа, некоторые аутоиммунные заболевания.

Реакция антиген - антитело. Антитела представляют собой белки из класса иммуноглобулинов. Они синтезируются в плазматических клетках, образовавшихся из В-лимфоцитов. У большинства млекопитающих иммуноглобулины разделяют на пять классов: IgG, IgA, IgM, IgD, JgE. У всех видов, животных и человека молекулы Ig построены из двух длинных тяжелых (H) и двух коротких легких (L) полипептидных цепей. N-концевые участки тяжелых и легких цепей состоят из переменных (V) областей, а C-концевые участки тяжелых легких цепей являются константными. Главная биологическая функция антител - это быстрая специфическая реакция их с антигенами. Эти взаимодействия могут проявляться в виде реакций агглютинации (склеивание), преципитации, лизиса и нейтрализации. Антитела могут усиливать фагоцитарную активность макрофагов. Специфичность иммунитета проявляется в том, что антитела действуют только на тот антиген, под влиянием которого они образовались. Организм, имеющий антитела, может оставаться в течение длительного времени иммунным против данного антигена. Следовательно, гуморальный, как и клеточный иммунитет, обладает иммунологической памятью - способностью при повторном контакте с антигеном узнавать и отвечать на него иммунологической реакцией.

Генетика иммуноглобулинов. Гены иммуноглобулинов автосомны, кодоминантны. Иммуноглобулины контролируются тремя семействами генов, расположенных в

разных хромосомах. Одно семейство генов кодирует синтез всех классов, тяжелых цепей (H), другое - синтез лёгких цепей κ -цепей, а третье - синтез легких λ -цепей. Варибельная область тяжелых цепей (V_H) кодируется одной группой локусов, а константная область этих цепей (C_H) - другой. Гены варибельного участка тяжелой цепи могут соединяться с любыми генами константных участков этой цепи. Общее число генов, контролирующих синтез разных цепей иммуноглобулинов, более 200. При сборке молекул иммуноглобулинов эти цепи могут комбинироваться в разных сочетаниях, что и обуславливает разнообразие их молекул.

Разнообразие антител. Организмы в течение жизни могут встречаться с десятками тысяч антигенов и должны отличать "чужие" антигены от "своих". На каждый антиген организм способен вырабатывать антитела. Чем же обеспечивается такое разнообразие антител? Установлено, что разнообразие антител может быть обеспечено:

- наличием большого числа гаметных генов;
- сборкой и экспрессией генов в соматических клетках из ограниченного набора зародышевых сегментов;
- соматическими мутациями генов антител.

Количество вариантов сборки гена иммуноглобулина, например одной из легких цепей, равно произведений чисел V, D и J-сегментов. Соединение этих сегментов может произойти более 10 тыс. способами. Таким образом, число вариантов формирования активного центра Ig участками легкой и тяжелой цепи превышает 10 млн.

Генетический контроль иммунного ответа. Иммунный ответ, или иммунологическая реактивность, - высокоспецифическая форма реакции организма на чужеродные вещества (антигены). При иммунном ответе происходит распознавание чужеродного агента и его элиминация.

При введении антигена возникает первичный иммунный ответ - приблизительно через 2 дня в крови образуются антитела, титр которых возрастает, достигая максимума к 4-6 дню. Вторичный иммунный ответ возникает при повторном введении того же антигена и характеризуется более высоким и быстрым нарастанием титра антител. Подобная реакция более сильного образования антител на повторное введение антигена называется иммунологической памятью, которая обусловлена наличием клеток иммунологической памяти и может сохраняться в течение многих лет. Установлено, что сила иммунного ответа зависит от генотипа организма. Эксперименты по иммунизации инбредных линий мышей синтетическими антигенами выявили линии с сильным и слабым иммунным ответом. Сила иммунного ответа контролируется несколькими парами генов. Во многих случаях иммунный ответ против антигенов наследуется полигенно.

Учеными выполнено много работ на лабораторных животных по изучению межлинейных различий в образовании антител. Так, при иммунизации лептоспирами мышей 12 инбредных линий установлено, что титры антител у одних линий были в 2 раза выше, чем у других. При скрещивании контрастных линий обнаружено доминирование высокого иммунного ответа. Проводя отбор по силе иммунного ответа на эритроциты барана о течение 10 поколений, удалось получить 30 кратные различия по титру антител между высоко- и низкореагирующими группами. Необходимо подчеркнуть, что животные различались по силе иммунного ответа ко многим, но не ко всем антигенам. Иммунологическая реактивность на некоторые антигены у особей этих линий оказалась одинаковой. Отсюда следует важный вывод о том, что общей иммунологической реактивности не существует, а есть конкретный им-

мунный ответ. Поэтому невозможно создать линии или породы животных, которые были бы одновременно резистентны ко всем болезням.

Врожденные иммунодефициты. Нарушения в различных звеньях иммунной системы приводят к многообразным патологическим иммунным реакциям. Причем обычно поражение одного звена не затрагивает функционирование других. Первичные иммунодефициты - это генетически обусловленная неспособность организма реализовать то или иное звено иммунного ответа. Вторичные иммунодефициты являются приобретенными при индивидуальном развитии организма. Они возникают при нарушении в кормлении животных, в результате вирусных заболеваний, при воздействии на организм ионизирующего излучения и в др. случаях.

Понятие иммунитета широко применяют в диагностике инфекционных болезней. При некоторых из них используют реакцию агглютинации, которая происходит в сыворотке крови испытуемого, а также другие виды реакций, в том числе и аллергию.

Генетически обусловленные болезни и аномалии.

Все наследственные дефекты, которые отрицательно влияют на воспроизводительную функцию животных, селекционные признаки и жизнеспособность животного, иными словами — аномалии, принято разделять на три основные группы (по А. Жигачеву, 1996):

1) генетические аномалии, представляющие собой признаки, наследуемые по менделевскому типу распределения и возникающие как морфофункциональные нарушения в организме животных вследствие генных или хромосомных мутаций;

2) наследственно-средовые аномалии, проявление которых примерно в равной степени зависит как от гено-

типа, так и от влияний внешней среды;

3) экзогенные аномалии, которые возникают как результат действия на организм внешней среды и поэтому не могут быть переданы потомству.

Основным методом при определении типа наследственных аномалий является анализ родословных в пределах родственных групп особей, в которых фиксировались случаи изучаемого заболевания. Поэтому крайне важно, чтобы в родословных фиксировались сведения о характере различных аномалий. Генетический анализ должен быть осуществлен по следующему алгоритму:

1) определение происхождения аномальных животных по племенным карточкам;

2) составление родословных на аномальных особей с целью поиска общих предков;

3) анализ типа наследования аномалии;

4) проведение генетико-статистических расчетов на степень случайности появления аномалии и частоты ее встречаемости в популяции;

5) при необходимости проведение анализирующего скрещивания.

У собак описано значительное число генетически обусловленных болезней и аномалий, но тип наследования многих из них либо до сих пор не ясен, либо находится в области предположений.

Наследственные болезни собак. Наиболее важным направлением в селекции собак является работа по профилактике и устранению из породы различных аномалий и болезней, имеющих наследственную природу. Такие явления могут получить быстрое распространение в породе и сопровождаться вырождением, пониженной жизнестойкостью собак и ухудшением воспроизводительной функции.

Зарубежные генетики, селекционеры и ветеринары

осуществляют большую работу по выявлению наследственных болезней и аномалий. К данному времени уже выявлено и описан характер наследования более чем 57 аномалий и болезней собак большинства пород (Робинсон Р., 1982).

Основной фактор, вызывающий наследственные болезни и аномалии, - мутационный процесс, вызывающий генные (точковые), и хромосомные перестройки.

В современных условиях мутагенными факторами могут быть некоторые токсичные агенты воды и пищи. Поэтому необходимо выявление таких мутагенных факторов и исключение их влияния. Далее возникает необходимость в определении типа наследования выявленной аномалии или болезни и определение мер подбора и селекции, не допускающих их распространение в популяции или селекционной группе собак.

Хотя частота появления аномалий и болезней у собак невелика, но всегда надо иметь в виду, что рецессивные гены, обуславливающие такие явления, могут иметься в скрытом состоянии в породе и выявляться в ряде последующих поколений или при размножении гетерозиготных по этому гену особей. Некоторые аномалии достигли довольно большого распространения в породах, например, крипторхизм, дисплазия бедра, пороки зубной системы, дефекты зрения, грыжи, болезни обмена (диабет, ожирение), эпилепсия и др.

В связи с этим должна быть повышена тщательность регистрации аномалий и болезней, выявления животных-носителей таких генов, распространения генов в родственных группах и проведения генетического анализа родословных и генеалогической структуры породы. Необходимо вести разъяснительную работу с владельцами собак и обеспечивать гласность и борьбу с сокрытием имев-

ших место аномалий, повышать роль добровольных обществ и клубов, ветеринарных пунктов, осуществлявших регистрацию появившихся патологий. Следует иметь в виду, что действие аномального гена может не проявляться у животных сразу, а требует определенного периода их развития, то есть можно говорить о "замедленном действии".

Мутантные гены, приводящие к гибели животных, называется генами летальными, а когда их действие сказывается в поздние сроки онтогенеза животного - полулетальными.

Выявление генов, вызывающих аномалии, показывает, что их доля в породе у гетерозиготных особей значительно больше, чем у гомозиготных.

Обнаружение таких генов следует начинать с изучения родословных родственных животных в ряде поколений и у боковых родственников. Если ген аномалии имеет рецессивный тип, то при обследовании нескольких помётов доля аномальных будет составлять около 25 процентов от всех родившихся. Если ген имел доминантное наследование, то аномалия может присутствовать и проявляться уже у одного из родителей.

Распространению аномалий в породе способствует инбридинг, особенно бессистемный и в ряде поколений. Следует учитывать, что доминантный ген аномалии может вызывать гибель животных или приводит к дефекту зрения и слуха, при этом сохраняется в гетерозиготном состоянии. Так, мраморный окрас собак обусловлен геном М, который в гомозиготе (ММ) даёт белых собак с дефектами зрения и глухих, а в гетерозиготе (Мm) получают собаки мраморного окраса и арлекины. Поэтому для получения мраморных собак следует гетерозиготную мраморную особь (М) спаривать с нормальным, не мраморным партнером, чтобы избежать выбраковки потомства с патологией зрения и слуха.

В случае доминантного наследования гена аномалии она проявляется у её носителя. Таких собак следует исключать из племенного использования. Но иногда доминантная мутация может появиться в геноме особи и выявляется и обнаруживается только в её потомстве. Такой носитель аномалии должен исключаться из размножения.

Животных, имеющих рецессивный тип наследования и находящийся скрыто в гетерозиготности генотипа, необходимо также исключать из размножения, как собак - носительниц рецессивной аномалии, и проводить это в ряде поколений. Как показывают расчеты, процент носителей аномалий медленно (с 50 до 20 процентов) снижается к десятому поколению, а процент выщепляющихся аномалий уменьшается быстрее и доходит с 25 до 2 процентов к сотому поколению при условии, если из популяции систематически устраняются из размножения собаки - носители аномалий.

Для выявления носительства аномальных признаков в генотипе кобеля можно применять тест спаривания, для чего исследуемый самец спаривается с несколькими дочерьями от разных матерей.

При наследовании пороговых признаков и полигенном типе наследования аномалий или заболевания (крипторхизм, диабет) более эффективно для устранения дефекта применять семейную селекцию, чем индивидуальную. Это означает, что выбраковке подлежат братья и сестры пораженной особи.

Учитывая большое число аномалий и болезней, уже зарегистрированных у собак и имеющих наследственную обусловленность, большую роль приобретает консультация владельца собаки у ветеринарных врачей и зоотехников-кинологов по вопросам тестирования, выявления и устранения из популяции животных - носителей указанной

патологии.

Рассмотрим некоторые наследственные заболевания у собак, проявляющиеся в разных системах организма.

Кожа. Дисплазия соединительной ткани сопровождается хрупкостью кожи и периферических кровеносных сосудов, легко разрывается, образуются рубцы. Вызвана доминантным геном *Cd*, в гомозиготе дает летальный исход.

Бесшерстность обусловлена доминантным геном *Hr*, гомозиготы *HrHr* - погибают, живут гетерозиготы *Hrhr*.

Болезни глаз. Афакия - отсутствие хрусталика глаза, обусловлена рецессивным геном, зарегистрирована у сенбернаров.

Катаракта развивается медленно, имеет много форм, выявляется от 6-месячного до 4-летнего возраста. Некоторые катаракты имеют доминантное, а другие, чаще, рецессивное наследование; АКГ - аномалия глазной структуры зарегистрирована у 80-90 процентов собак породы колли. Поражена сетчатка, склера, зрительный нерв. Выявляется офтальмоскопом. Обусловлена геном *sea*, имеющим плейотропное действие. Выворот и заворот век связаны с избыточным развитием лицевой кожи.

Вывороченное третье веко обусловлено рецессивным геном, прослеживается в семейной наследственности.

Глаукома распространена у американского коккер-спаниеля. Появляется с возрастом у старых и средневозрастных собак. У биглей развивается с 6-18 месяцев.

Куриная слепота - проявляется с 8-недельного возраста. Обусловлена рецессивным геном *he*.

Другие заболевания глаз: смещение хрусталика (ген *lx*), дисплазия сетчатки (ген *mrd*), атрофия сетчатки (ген *gra*). Эти заболевания легко диагностируются при осмотре и проверке поведения собак.

Аномалии. Серьезный дефект, зарегистрированный

у многих пород, - дисплазия тазобедренного сустава. Проявляется в раннем возрасте в виде хромоты, истощенной бедренной мускулатуры, плохой подвижности тазобедренного сочленения, нежеланием собаки двигаться. Ранняя диагностика осуществляется рентгенографически. Ускоренный рост усиливает проявление дисплазии. Аномалия имеет полигенную обусловленность с пороговым проявлением. Целесообразно исключать из размножения собак с умеренным поражением сустава. Эффективна массовая селекция, которая должна лежать в основе борьбы с этой аномалией. Из размножения исключаются собаки, в потомстве которых наблюдается появление дисплазии.

Другие заболевания конечностей. Дегенерация бедренной кости, встречающаяся в определенных родственных группах, - наследование рецессивное с пороговым характером проявления.

Эпифизарная дисплазия проявляется в затруднении движений, шатающейся походке.

Вывих коленной чашечки, особенно у мелких пород, - наследование пороговое, полигенной обусловленности.

Гипофизарная карликовость, проявляющаяся после 1-2-месячного возраста. Рост прекращается и наступает смерть. Функция гипофиза - недостаточная. Вызывается рецессивным геном *du*. Обнаружена карликовость у немецких овчарок и у карельских лаек.

Фиброзная дисплазия - опухание передних конечностей, хромота с 5-7-месячного возраста. Аномалия имеет наследственный тип рецессивного характера.

Ахондроплазия - укорочение конечностей (бассеты, таксы), вызывается рецессивным геном.

Подвывих локтевого сустава наступает в 3-4-месячном возрасте, проявляется хромота, обусловлен рецессивным геном *es*.

Укорочение позвоночника (павиановая поза) обусловлена рецессивным геном *sp*; выпячивание межпозвоночных дисков; деформация позвоночника; остеохондроз позвоночника.

Нервные заболевания. Атаксия вызывается дегенерацией центральной нервной системы, вызывается рецессивным геном *at*. Полный идиотизм начинается с 6-месячного возраста в повышенной нервозности, судорогах; животные погибают к 2-летнему возрасту. Лейкодистрофия Бьеркаса проявляется в атаксии и параличе, утрате зрения, обусловлена рецессивным геном *Id*. мозжечковая атаксия появляется с 9-16-недельного возраста, проявляется в мелкой дрожи головы, негибкости задних конечностей, обусловлена рецессивным геном *eb*. Эпилепсия - имеет полигенное наследование порогового типа. Миелопатический паралич вызывается геном *mp*. Липофусциноз - одна из форм полного идиотизма, щенки нормальны до 12-месячного возраста, вызывается рецессивным геном *li*.

Заболевания крови. Главными заболеваниями крови являются анемии и гемофилии.

Гемолитическая анемия начинает проявляться около годовалого возраста, щенки гибнут в течение года - эритроцитам недостает фермента пируват-киназы, количество которого регулирует ген *pk*.

Гемофилии имеют несколько степеней проявления, сопровождаются разнообразными гемофилическими дефектами. Наследование может быть рецессивное, неполное доминантное и доминантное. Гемофилия А связана с полом: у гетерозиготных самок сокращен синтез фактора VIII. У гемофилии В - наследование сцеплено с полом; у гетерозиготных самок сокращена активность фактора IX. Гемофилии передаются через хромосому X потомству. Самки являются носителями гемофилии, а самцы болеют

клиническими формами в виде опухолей гематомного типа, кровотечений из носа и анального отверстия.

Аутоиммунные болезни у собак наблюдаются в отношении гормонов щитовидной железы и семенников. Вероятнее всего, их наследственная обусловленность имеет полигенный характер.

Серьёзной аномалией является крипторхизм (односторонний и двусторонний), когда семенники не опускаются в мошонку. Крипторхизм имеет пороговый тип проявления и обусловлен действием нескольких полигенов и рецессивным геном *s* в хромосоме. Двусторонние крипторхи стерильны, а односторонние могут давать потомство. Такие самцы не должны использоваться в разведении, так как они насыщают породу аномальными полигенами. Самки являются носительницами генов крипторхизма, и поэтому желательно исключать из размножения самок, от которых появляются сыновья-крипторхи.

Есть суждение, что крипторхизм вызывается рецессивным геном *s*, который передаётся с половой X-хромосомой. У нормальных самцов и самок хромосомы несут доминантный ген *S*, обеспечивающий отсутствие аномалий, поэтому генотип нормального самца выражается ХСУ, а у самок ХСХС. При наличии крипторхизма генотип самца содержит ХсУ, с полным проявлением аномалии. Самки же, несущие ген крипторхизма, имеют генотип ХсХС, то есть они - носительницы порока. Следовательно, крипторхизм распространяется в породе через самок-носительниц и через самцов с односторонним крипторхизмом.

Краткий перечень наследственных аномалий и болезней у собак, приводящих к гибели или патологическому развитию животных, потребует от ветеринарных врачей и кинологов тщательной регистрации такого рода дефектов,

гласности в оповещении владельцев собак о выявленных дефектах и их носителях и регистрации этих сведений в родословных и племенных книгах.

Необходимо также учитывать, что условия кормления, воспитания и дрессировки служат важными факторами, обеспечивающими реализацию наследственности "спящих генов", которые могут иметь положительное, а часто и отрицательное влияние на формирование пород.

Вопросы для самопроверки

1. Понятие об иммунитете и иммунной системе организма.
2. Виды иммунитета.
3. Клеточная и гуморальная системы иммунитета
4. Понятие о генетических аномалиях.

Тема 9. Основы генетики поведения

Веками шел отбор собак не только по внешним признакам, соответствующим какому-либо использованию, но и по поведенческим реакциям. Человек ценил в своем четвероногом друге охотничьи и сторожевые качества, преданность одному хозяину

Под влиянием новых условий жизни, создаваемых человеком в процессе одомашнивания, происходили глубокие изменения признаков и свойств диких животных. В результате этого одомашнивания животные становятся со временем непохожими на своих диких предков. В силу пластичности ареал домашних животных более широкий. Они имеют большую изменчивость по важнейшим признакам продуктивности, телосложению, масти. Если у диких животных окраска преимущественно одноцветная, покровительственная, то у сельскохозяйственных животных она очень разнообразна: от темной до светлой и пегой у лоша-

дей, от черно-пестрой до рыжей и вишневой у крупного рогатого скота и т.д.

Изменились и тип нервной деятельности, темперамент, поведенческие реакции животных. Изучением поведения животных занимается специальная наука — этология. Знание ее дает возможность управлять поведением животных, регулировать время кормления и отдыха, что имеет большое значение для формирования стад на промышленных комплексах. В этом отношении важное значение имеют исследования Д.К. Беляева. Проводя теоретический анализ механизмов эволюционных изменений домашних животных, он обосновал особую роль поведения как фактора наследственной реорганизации многих функциональных систем диких животных в процессе их одомашнивания. В опытах Д. К. Беляева была показана большая роль селекции по поведению животных на скорость формообразовательных процессов и их характер протекания. Длительный отбор лисиц по свойства поведения способствовал более быстрому их одомашниванию, возникновению у них новых признаков и свойств.

При современной практике разведения вопрос о взаимосвязи экстерьера (определенные размеры, телосложение, окрас) и поведения все еще носит спорный характер.

Умение понимать поведение собаки является для человека, постоянно с ней контактирующего, насущной необходимостью. Но, к сожалению, именно понимания поведения зачастую не хватает собаководам, особенно начинающим.

В собаководстве бытуют взгляды на поведение собак в свете учения Ивана Петровича Павлова о типах высшей нервной деятельности (ВНД).

ВНД собаки складывается из врожденных поведенческих актов и адаптивных форм поведения, возникающих

в процессе жизненного опыта. Собака имеет в своем багаже большой набор врожденных стереотипических реакций. Но адекватные реакции животного на изменение внешней среды складываются из врожденных и приобретенных актов. Для собаки типична высокая скорость выработки новых форм поведения на новые обстоятельства. Благодаря этому она легко приспосабливается к различным условиям жизни, хорошо поддается дрессировке.

Однако, не все собаки одинаково пригодны для дрессировки и выполнения различных полезных для человека работ (охрана, охота, поисковая служба, выступление на сцене). Это было подмечено еще древними. Гиппократ предложил классифицировать ВНД на 4 типа (холерик, сангвиник, флегматик, меланхолик).

Типы высшей нервной деятельности характеризуются силой процессов возбуждения и торможения в центральной нервной системе (ЦНС), их уравновешенностью и подвижностью, т.е. тем, как быстро один процесс сменяет другой.

Выделяют четыре основных типа высшей нервной деятельности животных.

Сильный неуравновешенный (холерик) - характеризуется сильным процессом возбуждения и отстающим по силе тормозным. “Но, - пишет И. П. Павлов, - как сильный, он все же способен дисциплинироваться в очень большой мере, улучшая свое сначала недостаточное торможение”.

Сильный, уравновешенный, подвижный тип (сангвиник) - имеет сильные процессы возбуждения и торможения, с хорошей их подвижностью, т.е. один процесс быстро сменяется другим: “Сангвиник - горячий, очень продуктивный деятель, но лишь когда у него много интересного дела, т.е. есть постоянное возбуждение”.

Сильный, уравновешенный, инертный тип (флегматик) - имеет сильные процессы возбуждения и торможения, но у них плохая подвижность, т.е. один процесс медленно сменяется другим.

Слабый тормозный (меланхолик) – “Слабый тип, - у которого оба процесса слабы, но особенно слаб тормозный процесс, внешнее торможение (отрицательная индукция) наоборот чрезвычайно преобладает и определяет главным образом всё внешнее поведение животного.”. Этот тип возможно культивировать только в “оранжерейных условиях”.

В чистом виде вышеперечисленные четыре типа ВНД не встречаются, а образуют бесконечное разнообразие сочетаний. Определить это индивидуальное сочетание в обычных условиях невозможно, да и не нужно.

Наиболее желательным для рабочей собаки является сильный подвижный уравновешенный тип (сангвиник по Гиппократу). Этот тип ВНД характерен для немецкой овчарки и других служебных хорошо отселекционированных пород. Довольно распространенным типом является и сильный уравновешенный инертный тип (флегматик). Эти собаки при дрессировке требуют больше усилий от хозяина. Но с этим приходится мириться, т.к. зачастую у них обнаруживаются генетически детерминированные уникальные рабочие качества (московская сторожевая, кавказская овчарка, мастифф, ньюфаундленд).

Неуравновешенный и слабый типы для рабочих собак совершенно непригодны. Однако, среди декоративных пород эти типы ВНД встречаются широко. Декоративные собаки ценятся за свой экстерьер, им прощается «скверный характер».

Тип ВНД складывается довольно рано, так как в значительной степени является наследственным призна-

ком. Уже при выборе щенка следует обратить внимание на его поведение, социальное положение в помете, реакции на посторонних. Анализ поведения щенка, его социального положения в группе сверстников, реакций на необычные раздражители позволяет с большой достоверностью предсказать тип ВНД. Следует подчеркнуть, что условия жизни и воспитание щенка вносят свои коррективы в формирование его ВНД. Не редкость, когда щенка с идеальными генетическими задатками хозяева испортили неумелым обращением. Грамотное воспитание, правильный уход, кормление и условия содержания дают возможность коррекции нежелательных наследственно обусловленных проявлений ВНД собаки.

Л.В. Крушинский еще в 40-е годы предложил простой метод оценки генетически закрепленных особенностей поведения собаки - *измерение уровня возбудимости*.

Как известно, именно уровень возбудимости ЦНС определяет особенности поведения животного. Его надежным показателем служит двигательная активность, которую можно измерить, используя обычный спортивный шагомер.

Выделяют три основных уровня возбудимости - высокий, средний и низкий. Чем выше уровень возбудимости, тем ярче проявляются у собаки поведенческие реакции - такие животные имеют более высокую скорость поиска, более резкие движения, у них повышается вероятность проявления активно- и пассивно-оборонительных реакций, хуже послушание.

Уровень возбудимости - это наследуемый признак, и его определение у производителей поможет в ведении племенной работы.

Отбор различных типов поведения привел к созданию разнообразных пород собак. Так, способность псовых длительное время преследовать стада травоядных послу-

жила для создания пород пастушьих собак; охрана территории - служебных; а сложное охотничье поведение - для создания специализированных пород охотничьих собак.

Некоторые поведенческие факторы наследуются независимо друг от друга, например:

- охота с помощью зрения (борзые) или чутья (гончие);
- наличие стойки или ее отсутствие;
- независимый поиск или охота в стае;
- умение сгонять стадо или его отсутствие.

Наследуемые формы поведения имеют норму реакции, т.е. проявляются в определенных границах. И каждая отдельная структура этих форм определяется действием множества генов.

Непосредственно выработанные условные рефлексы не передаются по наследству, хотя предрасположенность к дрессировке имеется, т.е. у родителей, проверенных на рабочие качества и обученных тому или иному виду службы, рождаются дети, легче поддающиеся дрессировке, нежели тех родителей, чья пригодность к практическому использованию сомнительна.

Чтобы управлять собакой, надо быть не только аккуратным дрессировщиком, но и разбираться в естественном поведении собак. Бессмысленно считать собаку неким механизмом, который можно настроить на определенную программу действий, и столь же бессмысленно объяснять ее поступки с позиций чисто человеческого восприятия.

Поведение собаки определяет наследственность, но это не значит, что оно стереотипно, т.к. собака очень быстро обучается. Почти во всех серьезных исследованиях поведения, наследуемый аспект признавался по своей природе полигенным. Существует теория, по которой особь любого вида животных наследует полный поведенческий

репертуар своих предков и наиболее развитых представителей рола. И очень интересно утверждение, что навыки, которые приобрело животное в процессе обучения, могут через несколько поколений стать наследственными — морфогенетический резонанс.

Факт существования наследуемых различий поведения неоспорим, это доказывают категории пород со специфическими системами поведения и различия эти возникли в результате направленного разведения собак для различных нужд.

Человек тысячелетиями разводил и улучшал породы и добился наличия у них замечательных, почти невероятных способностей. Вначале заводчики, вероятно, пользовались вариациями поведения, которые наблюдали у отдельных особей, затем комбинировали при разведении и оставляли животных с наличием тех черт поведения, в которых были заинтересованы. Таким образом, возникли различия пород в способностях и поведении, и некоторые из них проявили большие способности в отдельных областях. Несомненно, по мере того, как собаки все лучше реагировали на сложные команды, совершенствовались и методы обучения.

Одной из основополагающих и значительных работ по генетике поведения собак явилась работа Дж. П. Скотта и Дж. Л. Фуллера, начатая ими в 1945 году и опубликованная в 1965 году. Они сравнивали разные породы собак при выращивании в одинаковых условиях, что исключало влияние внешней среды. Учёные ставили межпородные скрещивания, наблюдали особенности получаемых помесей в течение нескольких поколений, оценивали выраженность поведенческих признаков в строго поставленных лабораторных опытах. Скотт и Фуллер обнаружили поведенческие признаки с высокой наследуемостью, но не нашли

корреляции (взаимосвязи) между физическими и поведенческими признаками у собак. Более того, они подчеркивали, что, как таковой, породный стереотип поведения просто не существует. Всегда имеется некоторое количество особей, чьи поведенческие признаки перекрываются признаками другой породы; сами совокупности поведенческих признаков разных пород как бы накладываются друг на друга, и внутри любой породы существует огромный резерв генетических вариаций. Скотт и Фуллер отмечали эффект гетерозиса (гибридной силы), проявлявшийся в поведенческих признаках, например, помеси первого поколения более успешно решали разные экспериментальные задачи, чем их чистопородные родители. Учёные рекомендовали для работы использовать именно помеси первого поколения, оставляя в чистоте исходные родительские породы для племенного использования.

Скотт и Фуллер дали толчок усиленному изучению генетики введения собак и существеннейшим образом повлияли на ход исследований в этой области во второй половине нашего века.

При изучении поведения можно выделить **три основных элементарных типа поведенческих актов.**

1. Инстинкты — это врожденные, шаблонно выполняющиеся акты поведения, которые проявляются на действие строго специфических раздражителей, как правило при первой же встрече с ними. Так, например, первая реакция новорожденного щенка — это поиск соска матери; самка впервые рожающая детеныша, без всякого обучения начинает его вылизывать, перекусывает пуповину, съедает послед и т.д.

2. Акты поведения, формирующиеся на основе обучения. Эти элементы обучения в отличие от инстинктов быстро возникают в случае повторения конкретных жиз-

ненных ситуаций. К этой категории относятся условные рефлексы. При их образовании нейтральный раздражитель приобретает сигнальное значение для животного в результате сочетания с раздражителем, вызывающим инстинктивную реакцию. Вся дрессировка животных основана именно на таком сочетании.

3. Элементарная рассудочная деятельность. Каждый человек, имеющий дело с животными и, особенно с собаками, рано или поздно сталкивается с такими формами поведения, объяснить которые только сочетанием условных и безусловных рефлексов невозможно. У высших животных на базе их общения, постоянного усложнения поведения возникают элементы рассудочной деятельности, способность к обобщениям, абстрагированию, предугадыванию событий.

В основе привязанности собаки к человеку лежит явление импринтинга и врожденного рефлекса следования.

Импринтинг, или запечатление, проявляется у собак в период социализации т.е. после становления функции зрения и слуха. Врожденная способность к импринтингу характерна для собак с раннего возраста и определяет отношение щенка к его окружению. В этот период жизни щенка - примерно с трехнедельного возраста - легко возникают привязанности и к себе подобным и к человеку. В этом раннем возрасте у щенков очень выражен «рефлекс следования», поэтому они зачастую бегут за совершенно случайными прохожими.

В естественных условиях щенки импринтируются на свою мать. Щенок запечатлевает несколько признаков родителя (хозяина): зрительный образ, его ориентировочные размеры, запах и звук. Поэтому щенок путает своего хозяина с посторонним человеком, если ориентируется только на его зрительный образ и величину. После обню-

хивания человека он быстро обнаруживает ошибку.

Отыскать хозяина щенку помогают и звуковые сигналы (голос хозяина). Известно, что щенок быстро привыкает к своей кличке. Однако кличку щенок долго ассоциирует с образом хозяина. Т.е., свою кличку первое время щенок к себе не относит. Он ее воспринимает как звуковой отличительный признак импринтированного хозяина. Переключение клички на себя происходит в процессе обучения позже.

Поведение собаки меняется под влиянием факторов внешней среды, что известно как научение. Без научения животные не смогли бы своевременно и адекватно реагировать на изменения внешней среды. Различают два типа научения: научение на основе образования условных рефлексов (по И.П. Павлову) и когнитивное (с элементами мышления) научение.

Все три описанные выше параметра поведения — инстинкты, обучение и элементарная рассудочная деятельность тесно взаимодействуют друг с другом.

При изучении поведения важное значение имеет степень врожденности того или другого акта поведения. У собак разных пород имеются характерные формы поведения. Например, американский ученый Уитней исследовал наследование гона у гончих собак, всегда гоняющих зверя с лаем, с породами собак, не лающих на следу зверя. При скрещивании в первом поколении рождались лающие на следу собаки. Во втором поколении наблюдалось расщепление на лающих и не лающих на следу собак. Таким образом, способность подавать голос оказалась доминантной, в то же время интонация голоса, характерная для гончих, помесями не наследовалась. Доминирующим признаком оказалась и манера разыскивать дичь с помощью верхнего чутья, характерного для подружейных собак. Помеси, по-

лученные от скрещивания их с гончими, наследовали эту способность.

Поведение собак, как и всех животных — это способ их адаптации к окружающей среде при помощи активного перемещения и общения между собой, что обеспечивает их выживание и успешное воспроизводство. Щенок налаживает отношения с собаками, общаясь с матерью и однопометниками. Через игры щенки учатся, насколько сильно можно кусаться и как, когда нападаешь или защищаешься, отрабатываются элементы полового поведения и другие.

Щенок должен научиться распознавать эмоции своих собратьев по выражению морды и положению некоторых частей тела. Существует настоящий код, детально изученный швейцарцем Шенкелем (1947). Код основан на мимике и положении ушей и хвоста, и позволяет избежать ненужных споров из-за главенства. Это свойственно собакам при условии, что морфологические характеристики породы не препятствуют этому. Собаки с висячими ушами, загнутым или купированным хвостом обладают измененным, или сокращенным кодом. Однако какой бы породы они ни были, прекрасно узнают и понимают друг друга. Одно отличительное свойство у них остается неизменным — запах.

Выделяют различные формы поведения собак, которые отражают различные аспекты их жизни — общие или частные. Общие формы поведения, например, коммуникационное, которое может выражаться через частные — маркировочное поведение, демонстрационное. Различают также охотничье, половое, пищевое, комфортное и другие стереотипы поведения собак.

Комфортное поведение. Вот некоторые элементы такой формы поведения — собака облизывает волосистой

покров и подушки лап. Когда облизывается от излишков воды, то начинает с лап. Обкусывает когти, покусывает отдельные участки тела и сразу облизывает их, почесывается задними лапами, чистит морду передними лапами, сгоняет ими, например комаров, мух, вытирается мордой после еды, потягивается, зевает. Последнее — это признак хорошего настроения, иногда смещенная реакция, неуверенность, или просьба погулять. Это также один из элементов демонстрационного поведения.

Собаки любят валяться на земле, в снегу, а также частую в отбросах и даже экскрементах — считается, что так они чистят волосяной покров и отбивают запах хищника, возможно, избавляются от паразитов. Интересно мнение некоторых специалистов, считающих, что собаки и волки валяются на отвратительно пахнущем органическом веществе потому, что они любят источать «острые» запахи, как и некоторые люди, т.е. из эстетических соображений.

Довольно распространенный элемент поведения — встряхивание. Это действие легче можно проследить, когда шерсть у собаки намочена, после купания, дождя и т.д. При этом всегда, когда входите в помещение и после дождя и просто прогулки. Это и стряхивание воды и приведение шерсти в порядок. Можно иногда спровоцировать встряхивание, взъерошив шерсть собаки. Собаки встряхиваются вставая ото сна, с лежки. А иногда это смещенное поведение, отражающее приятные моменты. Иногда собака встряхивается перед прогулкой, еще и потягивается, зевает со звуками. Встряхивание начинается с головы и постепенно переходит на туловище и хвост. Последний почти не встряхивается. Но вот если собака сильно намочена, то она стряхивает воду и с хвоста, причем так, что готова как будто его «оторвать».

Мокрая собака обычно после встряхивания пытается-

ся еще лучше отжать свою шерсть, обтираясь о мебель в квартире, о любые сухие и лучше мягкие предметы. Валится на бок и проползает некоторое расстояние, отталкиваясь задними ногами. А также переворачивается на спину и извиваясь трется спиной. Все это может сопровождаться возбужденным рычанием и отрывистым лаем.

Маркировочное поведение. Собакам свойственно мечение территории — это делают и кобели и суки — мочой, как принято у псовых. А так как они защищают территорию от пришельцев вокруг своего жилья, многие сделали вывод, что цель этих отметок — определение границы, которую не должны переступать посторонние. Возможно, это верно для диких представителей псовых, для домашней собаки это спорно. Доказано, что домашние собаки не соблюдают эти пограничные столбы, обычно, они лишь добавляют свой личный вклад и идут дальше. Теперь, как правило, считают, что это визитная карточка, что здесь прошла та или иная собака. Такие пахучие метки дают информацию о поле, возрасте, физическом состоянии и способности к размножению собак.

Но все же собака окропляет все возвышенные места на границах территории, одновременно приносясь к меткам. Правда, возможно, что у собак это просто места информации — кто был и что нового. Собака, которая метит точку, явно экономит запасы мочи, чтобы хватило на максимум меток. Взрослый кобель может за прогулку метить до 40 точек, а порой и больше — до 80 за 4 часа. И важно их правильное размещение, они становятся наиболее заметны на уровне носа, поэтому собака и старается поставить их повыше. А еще метки ставятся на мочевые точки выгуливаемых собак — и здесь желание перебить чужой запах и утвердить свой.

Существует еще акустическая и тактильная сигнала-

лизация. Первая у собак во многом утратила свое значение. Только ворчание и рычание можно рассматривать как коммуникационное проявление, лай и вой уже несут несколько другую нагрузку. Щенята издают ряд скулящих и визгливых звуков. Для подсосных щенков звуковые сигналы особенно важны, так же как и тактильные.

Лай — это способ общения не только с человеком, но и с другими собаками. Это зачастую сигнал сбора стаи. Предрасположенность к лаю у разных пород и собак различна. Меньше лают те, кто меньше боится, и они более опасны. Отучить от лая можно, но нужно это делать сразу — лучше не разрешать лаять понапрасну.

Низкое ворчание — выражение агрессивного состояния, почти отсутствия страха. Но это не значит, что будет нападение. Скорее наоборот, собака как бы говорит «не лезь, а то не посмотрю, что ты слабее», или «хозяин мне запрещает драться». Если затем следует атака, то она сопровождается рычанием. Ворчание и рычание трудно различимы. Но последнее, как правило, более интенсивное и по тону выше.

Визг — это не только выражение страха. Интенсивный визг может следовать, если собака не может что-то сделать, что очень хочется, таким образом, зачастую это тоже смещенная реакция, обычно на любую неприятную ситуацию. Он может чередоваться с поскуливанием и переходить в лай-вой. Последний у собак это, по-видимому, и выражение крайнего горя, в частности при изоляции, как бы исключения из стаи. А также попытка снять психологическую нагрузку. И совсем не типичны для собак звуки, которые можно классифицировать только как хрюканье. Их издают кобели при сексуальном возбуждении, при общении с суками, щенками и даже с человеком.

Все перечисленные акустические сигналы взаимо-

связаны с определенным положением тела, постановом ушей, хвоста, мимикой.

Со многими инстинктами у собак связано «приятное чувство». На них и надо опираться при дрессировке, вырабатывая на их основе условные рефлексы 1, 2 и т.д. порядка, необходимые нам.

Демонстрационное поведение. Когда-то предки собак жили в стаях, в которых соблюдалась строгая иерархия. Собака выражает свое отношение к другой особи определенными сигналами (позами, телодвижениями, звуками и т.п.) — своим собачьим языком.

Собака всегда уважает позицию соперника. Даже в разгар ожесточенной схватки достаточно одной из сцепившихся собак выразить подчиненность, как драка прекращается. Животные редко когда бьются до смерти. Главное, это установить ранги и иногда доказывать свое право на него. Это конечно не касается бойцовых собак, выведенных специально для боев — они будут драться до конца, если их не разнять.

По особому в разных ситуациях собака скалит зубы: высокий оскал, при котором кожа у носа собрана складками, выражает угрозу. Обнаженные зубы, когда нос не сморщен, а уголки рта оттянуты назад, выдает страх или неуверенность в себе, и чем больше они оттянуты вниз — тем больше страх.

Хвост также дает массу информации.

Доминантные собаки, или те, кто на это претендует, как правило при встречах, ходят на прямых, как бы «негнущихся ногах». А подчиненные обычно пригибают голову и немного приседают на передние лапы. Те же, кто обороняется, или пытается это сделать, например, против собаки выше рангом, приседает на задние ноги.

На основании вышесказанного, охарактеризуем та-

кие состояния собак, как агрессия и страх. Важно знать, когда она может напасть, или готова это сделать.

Агрессия — собака оскаливает резцы и клыки. Чем последние сильнее обнажены, тем сильнее агрессия. Она не отводит углы рта назад, так что сбоку разрез рта кажется коротким и прямым. Уши всегда торчат прямо вверх, «настороженно», они сдвинуты друг к другу и чуть вперед. Если уши висят, то их задние края максимально отстоят от головы и сами они поданы вперед. На лбу могут быть продольные складки. При сильной агрессии еще и мочка носа поднята вверх. Шерсть по хребту поднимается дыбом полосой, при этом, как правило, эта полоса окрашена несколько темнее остального фона. У длинношерстных собак этот эффект менее заметен. Взгляд у собаки «жесткий», она его не отводит, а смотрит пристально на предмет агрессии. Тело все напряжено, конечности распрямлены. Хвост неподвижен и поднят. Помимо мимического, звукового и позиционного выражения агрессии, собака старается казаться больше и выше. Все это чтобы запугать противника и может быть избежать «кровопролития».

Сильный страх, или панику очень редко можно видеть у взрослых собак. Это скорее свойственно щенкам. Тем более что паническое бегство не оправдано, так как тут же вызывает энергичное преследование - срабатывает инстинкт. К тому же, любая испуганная собака готова в той или иной мере дать отпор, т.е. защищаться. Поэтому код поведения не всегда четок, так как чаще наблюдается проявление и агрессии и страха одновременно.

Чем больший страх испытывает собака, тем больше углы рта оттянуты назад и вниз, уши прижаты к голове, плотно прижата и шерсть, лоб разглажен. Собака припадает на передних лапах к земле, поднимает голову, при этом спина слегка прогибается, поджимает хвост и немного зад,

отворачивает морду и смотрит в сторону, или искоса. Сильный страх может сопровождаться визгом, сходным с лаем-визжанием. Испуганная собака никогда не посмотрит пристально на соперника. Эта поза может перейти в позу обороны, когда собака все сильнее поджимает зад и почти садится на него, при этом оскаливая зубы.

И конечно проявление таких состояний может различаться не только у разных пород, но и собак.

Общение с другими собаками. Здесь часто можно видеть проявление смещенных и переадресованных реакций. В первом случае, если собака не может произвести какое-то желаемое действие это часто выражается в проявлении других реакций, которые как бы позволяют ей «разрядиться», снять накопившееся напряжение. Ими могут быть звуковые сигналы (визг, вой, лай и др.), или какие-то игровые моменты и даже мочеиспускание и дефекация.

А вот переадресованная реакция свойственна при агрессивном поведении и зачастую служит для дополнительного подтверждения своего положения в стае или когда агрессия направлена на «запретный» объект, но требует выхода. Тогда объектом агрессии становится кто-то другой и необязательно собака или человек, хотя могут быть и они.

Это, кстати, может быть не только в собачей стае, но в стае человек — собака.

Когда встречаются собаки одного пола, то после обнюхивания следует демонстрация их намерений, что можно хорошо видеть по характерным выражениям морды, положению хвоста, ушей и т.д. Знакомые собаки обнюхиваются мимолетно и расходятся или затевают игру, если приятели. В последнем случае игра может начаться, как говорится с налета, без предварительного обнюхивания. Дружеские взаимоотношения у собак скорее опреде-

ляются личными симпатиями и симпатиями хозяев, чем принадлежностью к определенной породе (хотя это тоже играет свою роль), полу, возрасту и др.

Но обычно для отношений взрослых собак одного пола характерно соперничество и как следствие, агрессивность. Особенно это проявляется при встрече незнакомых собак. Во всех их движениях сквозит настороженность и напряженность, что видно по внешним проявлениям. Здесь исход встречи трудно предсказать и зависит он не только от собак, но и от хозяев. Как правило собаки ведут себя более агрессивно вблизи или рядом с хозяином. Если в процессе противостояния попытаться взять собаку на поводок, зачастую просто подойти, это спровоцирует драку, даже если они уже расходятся. Во взаимоотношениях собак между собой имеет значение масса факторов и это строго индивидуально. Здесь очень многое зависит от характера собаки, от ее индивидуальности. Уверенная в себе собака дает себя спокойно обнюхать, а несколько неуверенная — слегка поджимает зад и опускает хвост, как бы уходя от обнюхивания. Такое поведение может быть свойственно и при нахождении на незнакомой территории.

А когда встречаются два уверенных в себе пса, здесь часто можно видеть весь набор демонстраций с целью психологически подавить соперника. Это относится и к знакомым и к незнакомым собакам. Они ходят вокруг друг друга с вздыбленной по хребту шерстью, поднятыми хвостами и настороженными ушами, периодически расходясь и делая метки мочой и поскребами лап. Причем последнее делается по-разному — скребут только задними лапами, или и передними тоже. После следует схождение с вытянутыми мордами в сторону соперника. Сами они напряжены и как бы готовы к бою.

Эти хождения могут сопровождаться негромким

глубоким рычанием, даже с оскаливанием зубов. После таких демонстраций собаки расходятся или происходит драка. Зачастую хозяин сам ее провоцирует. При постоянном общении на прогулках такие демонстрации между собаками не питающими любви друг к другу могут через какое-то время прекратиться и они просто будут игнорировать друг друга.

Драки — это больной вопрос для владельца. Но этого не нужно панически бояться. Ведь драки между собаками редко бывают настоящими. Как правило, это еще один уровень демонстрации и желание утвердить свое превосходство. Обычно такие столкновения происходят с громким звуковым сопровождением, но без сколько-нибудь серьезных покусов. Ведь в данном случае драка затеяна не для того чтобы покусать, а чтобы выявить чье-либо превосходство, если никто не хотел уступить без боя. Таким образом, сука может наказывать кобеля, если он ей просто надоел своими приставаниями. Или взрослая собака — щенка, излишне наглого и непочтительного, или назойливого.

Половое поведение. При встрече кобеля с сукой кобель может предложить поиграть, припадая на передние лапы, затем отпрыгивая в сторону и «улыбаясь» при этом. Он может тыкать ее носом в шею, плечи и призывно поскуливать, или потягивать. При этом подходит он при встрече всегда с поднятым хвостом и весь напряженный. После обнюхивания следует помахивание хвостом и приглашение к игре. Игра сопровождается стремительными погонями, наскакиванием друг на друга и игривыми укусами. Если предложение поиграть не принимается, то «приставания» пресекаются рычанием и визгливым лаем с бросками в сторону кобеля. Обычно после недолгого сопровождения кобель отстает от такой дамы. Реже инициатором знакомства выступает сука.

У многих владельцев кобелей возникают проблемы при выгуле своей собаки, когда в окрестностях появляется течная сука. Бывает, что кобели становятся неуправляемыми, убегают и даже теряются. Можно добиться некоторого изменения полового поведения кобеля, в сторону его управляемости. Мнение, что кобели не соображают, стоит им только почуять течную суку не совсем верно. У некоторых привязанность к хозяину, ранговая подчиненность и степень послушания настолько высоки, что по команде кобель отойдет и от течной суки. Особенно управляемы те кобели, у которых «инструктором» по вязкам выступает сам хозяин. И нужно еще помнить, что в стаях собак и волков право на продолжение рода имеет доминантный кобель в первую очередь и остальные вяжутся от случая к случаю, а то и вовсе не вяжутся. Таким образом, если у вас «нормальная» стая, и вы ее глава, то ваш кобель должен подчиниться.

Вопросы для самопроверки

1. Генетическая обусловленность формы поведения собак и ее значение для селекции.
2. Основные направления изучения наследования закономерностей поведения собак.
3. Роль условных и безусловных рефлексов
4. Влияние искусственного отбора на изменения характера поведения животных (по Д.П. Беляеву).
5. Наследуемость ряда поведенческих признаков в собаководстве.

Используемая литература

1. Кинология: учебник. СПб: Изд-во «Лань», 2013.
2. Максимов Г.В., Ленкова Н.В., Максимов А.Г. Основные наследственные заболевания и аномалии у сельскохозяйственных животных [Электронный ресурс]: учебное пособие. - Электрон. текстовые данные. Саратов: Ай Пи Эр Медиа, 2018. 126 с.
3. Мандель Б.Р. Основы генетики [Электронный ресурс]: учеб. пособие. — Электрон. Дан. М.: ФЛИНТА, 2015. 256 с.
4. Меркурьева Е.К. Генетика: учебник. М.: Агропромиздат, 1991.
5. Паронян И.А. Генофонд домашних животных России: учеб. пособие для вузов. СПб.: Лань, 2016. 352 с.
6. Сотская М.М., Племенное разведение собак: уч. пособие. М.: Аквариум, 2006.
7. Щеглов Е.В. Генетика и разведение собак: учебное пособие. М.: КолосС, 2004.

Интернет-ресурсы

1. Ветеринарная генетика [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://zoovet.info/vet-knigi/105-genetika/3578-veterinarnaya-genetika/>свободный (24.10.2019).
2. Генетика животных [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://dnkworld.ru/генетика-животных/>свободный (22.10.2019).
3. Генетика [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.webvet.ru/information/genetika/>свободный (20.10.2019).

Учебное издание

Самкова Елена Леонидовна

ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ

Курс лекций

Редактор Лебедева Е.М.

Подписано к печати 31.01.2020 г. Формат 60x84¹/₁₆.
Бумага офсетная. Усл. п. л. 6,39. Тираж 25 экз. Изд. № 6604.

Издательство Брянского государственного аграрного университета
243365 Брянская обл., Выгоничский район, с. Кокино, Брянский ГАУ