

Велло КАСК, Рейн ТЕЙНБЕРГ

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ И АСИММЕТРИЧНЫЕ ОТВЕТЫ

Повышение эффективности отбора по количественным признакам имеет важное значение для практики животноводства, так как это создает возможность подбирать особей с наивысшей желательной генетической ценностью для размножения. Теоретические основы генетики количественных признаков (признаков продуктивности) разработаны Р. А. Фишером (Fisher, 1918) и С. Райтом (Wright, 1921), кроме того, следует отметить также некоторые работы Дж. Л. Лаша (Lush, 1937, 1949, 1964). Математическая и статистическая стороны количественной генетики послужили основой ряда великолепных монографий многих ученых (Kempthorne, 1957; Dickerson, 1959; Falconer, 1960; Crow, Kimura, 1970), которые с помощью биометрических методов разделили фенотипическую дисперсию на разные компоненты, определив тем самым генетическую ценность животных исследуемой популяции.

Если в прошлом селекцию животных проводили по одному или двум хозяйственно ценным признакам в отдельности (например, по удою, проценту жира в молоке, скорости роста и т. д.), то начиная с 1940-х гг. используется комплексная оценка животного. Для оценки наследственных качеств животного по нескольким признакам используется селекционный индекс. Различные проблемы, возникающие с применением селекционных индексов, включая и методы их вычисления, рассматриваются в работах Л. Н. Хейзела и Дж. Л. Лаша (Hazel, Lush, 1942; Hazel, 1943), Дж. М. Лернера (Lerner, 1950), Дж. Е. Дикерсона (Dickerson, 1959), О. Кемпторна (Kempthorne, 1957), Ч. Р. Хендерсона (Henderson, 1963), Р. Р. Тейнберга (1971) и других исследователей. Начиная с перечисленных работ, при создании программ селекции животных исследователи стали придерживаться двух направлений: генетического улучшения селектируемого материала и комплексной экономической оценки достигнутых результатов. В настоящее время при создании селекционных программ разведения сельскохозяйственных животных особое значение имеют работы Дж. Иоганссона (Johansson, 1959) по разведению молочного скота и Е. Дж. Варвика (Warwick, 1969) по разведению мясного скота, труды Х. Н. Турнера (Turner, 1969) по разведению овец и некоторые труды, посвященные разведению свиней (Fredeen, 1969; King, 1970; Jonsson, Staun, 1974).

Однако следует отметить, что комплексное определение хозяйственной ценности животных не позволяет полностью использовать генетический потенциал исследуемой популяции по одному количественному признаку. Теоретические вопросы генетики количественных признаков решаются только в лабораторных условиях в строгих экспериментах,

где контролируется основная часть факторов, влияющих на исследуемый признак. Такие эксперименты проводятся на классических лабораторных объектах — дрозофиле, мышах и крысах. Так, в литературе имеется много интересных данных по изучению дрозофилы (Mather, Harrison, 1949; Robertson, 1956; Каск, 1971; Palenzona и др., 1976; Baptist, Robertson, 1976), мышей (Roberts, 1965; Sutherland и др., 1974; McPhee, Neill, 1976). На основе этих исследований можно сделать вывод, что в формировании количественного признака участвует много локусов, большинство из которых имеют малое индивидуальное влияние, но при направленном отборе при их аддитивном действии получается суммарный результат. Так как отбор изменяет частоту аллелей, а тем самым и генотипов в популяции, частота желательных аллелей в популяции потомков будет выше, чем в родительском поколении (Wright, 1956, 1968, 1969; Kempthorne, 1960; Pollak, 1966; Robertson, 1964, 1966, 1970; Burrows, 1972). В то же время изменение частоты определенного гена (Δq) зависит от интенсивности отбора, выраженного коэффициентом селекции (s), и от исходной частоты данного гена (q). Д. С. Фолкнер (Falconer, 1960) выражает это изменение формулой

$$\Delta q = \frac{\frac{1}{2} sq(1-q)}{1-sq}$$

Так как s и q имеют при количественных признаках малые значения, то $1-sq \approx 1$, а при отсутствии доминирования

$$\Delta q = \pm \frac{1}{2} sq(1-q).$$

Теоретические и экспериментальные вопросы изменения генных частот детально рассматривались многими исследователями (Дубинин, 1970; Меттлер, Грегг, 1972; Wright, 1968; Ewens, 1969; James, 1970). К сожалению, при изменении количественных признаков в ходе опытов нет возможности проследить за изменением отдельных генов, так как один признак формируется многими генами. Результаты отбора в данном случае оцениваются по сдвигу среднего фенотипа популяции. При отсутствии корреляции и интеракции между генотипом и средой средний фенотип популяции равен среднему генотипу ($\bar{P} = \bar{G}$), так как изменение количественных признаков зависит главным образом от действия аддитивных генов. Эффективность отбора или генетический сдвиг по наблюдаемому количественному признаку (ΔG) измеряется сдвигом среднего фенотипа популяции в течение определенного отрезка времени, обычно в течение одного поколения

$$\Delta G = \bar{P}_1 - \bar{P}$$

или

$$\Delta G = \bar{P}_o - \bar{P}_p,$$

где \bar{P} — средний фенотип популяции до отбора,
 \bar{P}_1 — средний фенотип популяции после отбора,
 \bar{P}_p — средний фенотип родителей,
 \bar{P}_o — средний фенотип потомков.

Для характеристики интенсивности отбора вводят селекционный дифференциал (SD), представляющий собой разницу между феноти-

пической средней отобранной группы особей — родителей (\bar{P}_p) и средней всего родительского поколения до отбора (\bar{P}):

$$SD = \bar{P}_p - \bar{P}.$$

Величина SD зависит от двух следующих факторов:

- 1) от доли отбираемых родителей (v) и
- 2) от фенотипического стандартного отклонения признака (σ_p).

По Е. Веберу (Weber, 1967) средняя арифметическая отсеченной части нормального распределения равна:

$$\bar{P}_p = \frac{\sigma_p z}{v} = \bar{P} + SD,$$

где z — функция стандартизованной кривой в пункте u_i ,
 v — площадь отсеченной части нормальной кривой.

Обычно SD выражается в единицах стандартного отклонения соответствующего признака и называется интенсивностью селекции (i) или стандартизованным SD :

$$i = \frac{\bar{P}_p - \bar{P}}{\sigma_p} = \frac{SD}{\sigma_p} = \frac{z}{v}.$$

Исходя из этого,

$$SD = i \cdot \sigma_p.$$

Интенсивность отбора зависит от доли животных, отбираемых в качестве родителей следующего поколения. Соответствующие таблицы определения интенсивности отбора приводятся Дж. Л. Лашем и другими учеными (Lush, 1937; Le Roy, 1960; Becker, 1964). Зная SD , можно прогнозировать эффективность отбора по данному признаку (Cunningham, 1969)

$$\Delta G = r_{A \cdot P} \cdot i \cdot \sigma_A,$$

где $r_{A \cdot P}$ — корреляция между фенотипом и аддитивным генотипом;
 σ_A — стандартное отклонение аддитивных генотипов (генетическое стандартное отклонение — σ_G).

Можно доказать, что $r_{A \cdot P}$ равняется h

$$r_{A \cdot P} = \frac{\text{cov}(A \cdot P)}{\sigma_A \cdot \sigma_P} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A \cdot \sigma_P} = h.$$

Следовательно, это уравнение можно представить в виде

$$\Delta G = \frac{\sigma_A}{\sigma_P} \cdot \frac{SD}{\sigma_P} \cdot \sigma_A = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} \cdot SD = h^2 \cdot SD,$$

так как

$$SD = i \cdot \sigma_p \quad \text{и} \quad \Delta G = i \cdot \sigma_p \cdot h^2.$$

Из приведенного видно, что эффективность отбора по данному признаку зависит от интенсивности селекции (i), от величины фенотипических различий в популяции (σ_p) и от точности определения генотипа по фенотипу (h^2). Если отбор проводится у особей только одного пола, то эффективность его за поколение выражается формулой (Le Roy, 1966)

$$\Delta G = \frac{1}{2} h^2 \cdot \sigma_p$$

(если $SD = \sigma_p$, эффективность селекции (ΔG) равняется $h^2 \sigma_p$).

При отборе обычно наиболее значительные результаты наблюдаются в сторону уменьшения признака от популяционного среднего. Например, при селекции карпов на низкую и высокую скорость прироста Р. Моав и Г. Волфарт (Moav, Wohlfarth, 1966, 1973, 1976) получили асимметричные результаты. Селекционный эффект был почти равен нулю при селекции на высокую скорость прироста, но значительным при селекции на низкую скорость его. На основе своих, а также других работ, эти авторы делают вывод, что линии Европейского карпа уже достигли селекционного плато, несмотря на достаточно большую вариабельность. Аналогичные результаты получены и нами на лабораторных животных, а также другими исследователями (Roberts, 1966; Каск, 1970; Falconer, 1971; Eisen, 1972; Latter, 1973; Frankham, Barker, 1978). Мы проводили отбор на увеличение и уменьшение длины крыла *Drosophila melanogaster* дикой линии Кантон-С в течение 60 поколений. Полученные данные позволяют утверждать, что результаты селекции зависят от изменчивости селектируемого материала. Изменчивость же его, выраженная в виде коэффициентов варьирования, в начале эксперимента, уменьшается, в дальнейшем в какой-то мере стабилизируется, а затем даже медленно увеличивается. Варьирование признака при минус-направленном отборе в некоторых сублиниях было явно значительнее, чем в линиях, в которых отбор проводили на увеличение длины крыла. Этим и можно объяснить большую эффективность отбора в минус-направленных линиях. Цикличность изменчивости, в свою очередь, можно объяснить изменениями генотипа в ходе отбора, в результате чего появляется возможность использования тех генотипических ресурсов, которые в старой системе не могли быть использованы. Причинами асимметричности отбора могут служить и другие факторы, например, направленное доминирование, замедление в результате естественного отбора ответов на отбор в одном направлении и ускорение их в другом, инбредная депрессия и разная интенсивность отбора.

У сельскохозяйственных животных скромные ответы на селекцию представляют собой сложную проблему в основном при отборе по репродуктивным свойствам, таким как, яйценоскость и величина помета (Lerner, 1958; Dickerson, 1965; Festing, Nordskog, 1967; Clayton, 1972). Репродуктивные свойства в связи с низкой их наследуемостью дают меньший эффект при отборе, чем, скажем, размеры животных. Асимметричные ответы на отбор можно объяснить и следующим образом. В ходе эволюции каждый вид достигает оптимального видового гомеостаза. Можно полагать, что при отборе на уменьшение признака от организма требуется меньший размах функциональных перестроек, чем при отборе на увеличение его, тем более что отбор по увеличению одного количественного признака обычно сопровождается изменениями и в других признаках. Эффективность отбора, проводимого по одному признаку, можно увеличить тремя путями: повышением наследуемости, уменьшением доли отбираемых особей и увеличением фенотипической и генотипической изменчивости признака. Наследуемость, в свою очередь, можно увеличить путем повышения точности определения генетической ценности особей, что достигается учетом данных родственности, вычислением продуктивности в течение нескольких периодов и уменьшением паратипической дисперсии с помощью более строгого контроля среды. Уменьшение доли отбираемых особей является наиболее радикальным способом увеличения эффективности отбора, однако и здесь имеются пределы (Hill, Robertson, 1966). Повышение интенсивности селекции за счет ликвидации болезней, улучшения условий кормления и содержания животных весьма ограничено (Robertson,

1960, 1966; Legates, 1967). Кроме того, следует отметить, что при увеличении количества селекционных признаков интенсивность селекции уменьшается.

Генетическая дисперсия, а следовательно, и генетическое и фенотипическое стандартное отклонение (σ_G , σ_P) изменяются при селекции, так как изменяется частота генов. При полигенных признаках, однако, σ_G и σ_P изменяются крайне медленно и обратно пропорционально количеству локусов, определяющих данный признак. Так, кроме интродукции генов из других популяций возможности существенного изменения генетической дисперсии крайне ограничены (Mather, 1966; Vulmer, 1971). В данном случае для этого можно использовать индуцированный мутационный процесс. Восстановление генетической изменчивости при помощи искусственного мутагенеза теоретически возможно, но пока что не имеется доказательств практического использования его у сельскохозяйственных животных. Более того, до тех пор пока не станет возможным направленный мутагенез, нежелательные мутации, получаемые одновременно с желательными, могут настолько удорожить получение последних, что применение искусственного мутагенеза окажется нецелесообразным. По-видимому, единственным примером успешного применения искусственного мутагенеза для повышения эффективности отбора является работа с тутовым шелкопрядом. Вопросы использования искусственного мутагенеза при отборе по количественным признакам будут изложены в нашем следующем сообщении.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубинин Н. П. Общая генетика. М., 1970.
- Каск В. О. Изучение процесса искусственного отбора при естественной и экспериментально вызванной γ -облучением изменчивости. — Изв. АН ЭССР, Биол., 1970, 19, 78—83.
- Каск В. О. Отбор на длину крыла *Drosophila melanogaster* при разных температурных условиях развития на фоне естественной и γ -облучением индуцированной изменчивости. — Изв. АН ЭССР, Биол., 1971, 20, 53—61.
- Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., 1972.
- Тейнберг Р. Р. О возможности применения селекционных индексов при селекции молочного скота. — Генетика, 1971, 7, 61—68.
- Baptist, R., Robertson, A. Asymmetrical responses to automatic selection for body size in *Drosophila melanogaster*. — Theor. Appl. Gen., 1976, 47, 209—213.
- Becker, W. A. Manual at procedures in quantitative genetics. Washington State Univ., 1964.
- Bulmer, M. G. The effect of selection on genetic variability. — Amer. Nat., 1971, 105, 201—211.
- Burrows, P. M. Expected selection differentials for directional selection. — Biometrics, 1972, 28, 1091—1100.
- Clayton, G. A. Selection plateau in poultry. — Ann. Genet. Sel. Anim., 1972, 4, 561—568.
- Crow, J. F., Kimura, M. An introduction to population genetic theory. New York, 1970.
- Cunningham, E. P. Animal breeding theory. Vollebekk, Oslo, 1969.
- Dickerson, G. E. Techniques for research in quantitative animal genetics. — In: Techniques and procedures in animal production research. Amer. Soc. Anim. Prod., 1959, 56—104.
- Dickerson, G. E. Experimental evaluation of selection theory in poultry. — Proc. 11th Intern. Congr. Genet., 1965, 3, 747—759.
- Eisen, E. J. Long-term selection response for 12-day litter weight in mice. — Genetics, 1972, 72, 121—142.
- Ewens, W. J. Population genetics. London, 1969.
- Falconer, D. S. Introduction to quantitative genetics. New York, 1960.
- Falconer, D. S. Improvement of litter size in a strain of mice at a selection limit. — Genet. Res., 1971, 17, 215—235.

- Fredeen, H. T. Effective performance recording in swine. — Proc. 2nd World Conf. Anim. Prod. Amer. Dairy Sci. Assoc., Urbana, Ill., U.S.A., 1969, 175—180.
- Festing, M. F., Nordskog, A. W. Response to selection for body weight and egg weight in chicken. — Genetics, 1967, 55, 219—231.
- Fisher, R. A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. — Trans. Roy. Soc., Edinburgh, 1918, 52, 399—433.
- Hazel, L. N., Lush, J. L. The efficiency of three methods of selection. — J. Heredity, 1942, 33, 393—399.
- Hazel, L. N. The genetic basis for constructing selection indexes. — Genetics, 1943, 28, 476—490.
- Henderson, C. R. Selection index and expected genetic advance. — U. S. Natl. Res. Counc. Publ., 1963, N 982.
- Hill, W. G., Robertson, A. The effects of linkage on limits to artificial selection. — Genet. Res., 1966, 8, 269—294.
- James, J. W. The founder effect and response to artificial selection. — Genet. Res., 1970, 16, 241—250.
- Johansson, J. Progeny testing methods in Europe. — J. Dairy Sci., 1959, 42, 706—713.
- Jones, L. P., Frankham, R., Barker, J. S. The effects of population size and selection intensity in selection for a quantitative character in *Drosophila*. II Longterm response to selection. — Genet. Res., 1968, 12, 249—266.
- Jonsson, P., Staun, H. The application of genetic principles in pig breeding. — World. Rev. Anim. Prod., 1974, 10, 86—109.
- Kempthorne, O. An introduction to genetic statistics. New York, 1957.
- Kempthorne, O. Biometrical relations between relatives and selection theory. Biometrical Genetics, Pergamon Press Ltd., 1960, 12—23.
- King, J. W. B. Organization and practice of pig improvement in European countries. — Anim. Breed. Abstr., 1970, 38, 523—536.
- Latter, B. D. H. Selection for a threshold character in *Drosophila*. IV. Chromosomal analysis of plateaued populations. — Genetics, 73, 1973, 497—512.
- Legates, J. E. Are there limits to genetic improvement in dairy cattle? — J. Dairy Sci., 1967, 50, 260—267.
- Lerner, J. M. Population genetics and animal improvement. Cambridge, 1950.
- Lerner, J. M. The Genetic Basis of Selection. New York, 1958.
- Le Roy, H. L. Statistische Methoden der Populationsgenetik. Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart, 1960.
- Lush, J. L. Animal breeding plans. Collegiate Press, Iowa, 1937.
- Lush, J. L. Heritability of quantitative characters in farm animals. Proc. 8th Intern. Congr. Genet., Stockholm. — Hereditas, 1949, 356—375.
- Lush, J. L. The importance of quantitative genetics for animal breeding. — Tijdschrift Diergeneesk., 1964, 89, 1592—1596.
- Mather, K., Harrison, B. J. The manifold effect of selection. — Heredity, 1949, 3, 1—52; 131—162.
- Mather, K. Variability and selection. — Proc. Roy. Soc. Ser. B, 1966, 164, 328—337.
- McPhee, C. P., Neill, A. R. Changes in the body composition of mice selected for high and low eight week weight. — Theor. Appl. Gen., 1976, 47, 21—26.
- Moav, R., Wohlfarth, G. Genetic improvement of yield in carp. — FAO Fish. Rept., 1966, 44, 12—29.
- Moav, R., Wohlfarth, G. Carp breeding in Israel. — In: Agricultural genetics — selected topics. New York, 1973.
- Moav, R., Wohlfarth, G. Two-way selection for growth rate in the common carp (*Cyprinus carpio* L.). — Genetics, 1976, 82, 83—101.
- Pollak, E. Some consequences of selection by culling when there is superiority of heterozygotes. — Genetics, 1966, 53, 977—988.
- Palenzona, D. L., Vanelli, M. L., Rocchetta, G. Quantitative inheritance and divergence in *Drosophila* populations. — Theor. Appl. Gen., 1974, 44, 120—123.
- Roberts, R. C. Some contribution of the laboratory mouse to animal breeding research. — Anim. Breed. Abstr., 1965, 33, 3—30.
- Roberts, R. C. The limits to artificial selection for body weight in the mouse. II. The genetic nature of the limits. — Genet. Res., 8, 1966, 361—375.
- Robertson, F. W. The use *Drosophila* in the experimental study of animal breeding problems. — Anim. Breed. Abstr., 1956, 24, 218—224.
- Robertson, A. Computer simulation of genetic selection experiments. — Biometrics, 1964, 20, 393.
- Robertson, A. Artificial selection in plants and animals. — Proc. Roy. Soc. Ser. B, 1966, 164, 341—349.
- Robertson, A. Some optimum problems in individual selection. — Theor. Popul. Biol., 1970, 1, 120—127.

- Rocchetta, G., Alicchio, R., Savorani, S., Palenzona, D. L. Multivariate response to disruptive selection. — *Monitore Zool. Ital. (N.S.)*, 1976, **10**, 253—264.
- Sutherland, T. M., Bionini, P. E., Ward, G. M. Selection for growth rate, feed efficiency and body composition in mice. — *Genetics*, 1974, **78**, 525—540.
- Turner, H. N. Effective performance recording in sheep. — *Proc. 2nd World Conf. Anim. Prod. Amer. Dairy Sci. Assoc.*, Urbana, Ill., U.S.A., 1969, 159—174.
- Warwick, E. J. Effective performance recording in beef cattle. — *Proc. 2nd World Conf. Anim. Prod. Amer. Dairy Sci. Assoc.*, Urbana, Ill., U.S.A., 1969, 149—154.
- Weber, E. *Mathematische Grundlagen der Genetik*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1967.
- Wright, S. Systems of mating. I, II, III, IV, V. — *Genetics*, 1921, **6**, 111—178.
- Wright, S. Modes of selection. — *Amer. Nat.*, 1956, **40**, 5—24.
- Wright, S. *Evolution and the genetics of populations*. Vol. I. Genetic and biometric foundations. The Univ. Chicago Press, Chicago and London, 1968.
- Wright, S. The theoretical course of directional selection. — *Amer. Nat.*, 1969, **103**, 561—574.

*Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР*

Поступила в редакцию
28/XII 1979

Vello KASK, Rein TEINBERG

KVANTITATIIVSETE TUNNUSTE JÄRGI TEHTAVA SELEKTSIOONI EFEKTIIVSUS JA ASÜMMEETRIILISED RESULTAADID

Artiklis on käsitletud valiku mõningaid teoreetilisi aluseid ning toodud andmeid selektsiooni eksperimentidest põllumajandusloomade ja laboratoorsete mudelobjektidega.

Vello KASK, Rein TEINBERG

THE EFFECT OF SELECTION ON QUANTITATIVE CHARACTERS AND THE ASYMMETRY OF RESPONSE

The review about the effectiveness of selection on quantitative characters is given. Some theoretical viewpoints are compared and results of selection experiments with laboratory and domestic animals are reported. The question of asymmetrical response to directional selection is discussed.