

Бесплатно

**ВСЕСОЮЗНАЯ
ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
ИМЕНИ В. И. ЛЕНИНА**

**ВСЕСОЮЗНЫЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РАЗВЕДЕНИЯ
И ГЕНЕТИКИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ**

На правах рукописи

**ЗАВЕРТЬЯЕВ
Борис Петрович**

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СЕЛЕКЦИИ
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА**

06.02.01 — Разведение и селекция сельскохозяйственных животных

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
доктора сельскохозяйственных наук**

**ЛЕНИНГРАД — ПУШКИН
1976**

Работа выполнена:

- 1) в Северо-Западном научно-исследовательском институте сельского хозяйства (1962—1964 гг.; 1968—1970 гг.);
- 2) в научно-исследовательском институте животноводства АН МНР (1965—1966 гг.);
- 3) в научном центре орошаемого земледелия Сирии (1966—1967 гг.);
- 4) во Всесоюзном научно-исследовательском институте разведения и генетики сельскохозяйственных животных (1971—1975 гг.).

Научный консультант — доктор сельскохозяйственных наук Н. З. Басовский.

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ:

член-корреспондент ВАСХНИЛ, доктор сельскохозяйственных наук Ф. Ф. Эйснер;

доктор сельскохозяйственных наук,
профессор Ф. Л. Гарьковый;
доктор биологических наук,
профессор Л. С. Жебровский.

Ведущее предприятие — Всесоюзный ордена Трудового Красного Знамени научно-исследовательский институт животноводства.

Защита диссертации состоится 22 декабря 1976 г.
13.30 час. на заседании специализированного Совета Д-1134 при Всесоюзном научно-исследовательском институте разведения и генетики сельскохозяйственных животных.

Адрес института: 188620, Ленинград—Пушкин, Московское шоссе, 55а.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

Автореферат разослан « » 197 г.

Ученый секретарь
специализированного Совета
кандидат с.-х. наук

В. М. ПОГОРЕЛОВА

Глубокоуважаемому
Николаю Захаровичу
от автора
Б. Заведин

Актуальность темы. Скотоводство является ведущей отраслью животноводства нашей страны и многих стран мира. В современной селекции крупного рогатого скота происходят коренные изменения, связанные с широким внедрением искусственного осеменения коров глубокозамороженной спермой ограниченного числа отобранных быков, специализацией и концентрацией животных, интенсификацией скотоводства и его переводом на промышленную основу.

В отличие от фундаментальных наук селекция животных характеризуется высокой степенью комплексности. Основная цель практической селекции состоит в отборе лучших по наследственным задаткам животных. Поэтому именно генетика, вскрывающая закономерности наследственности и изменчивости и является теоретической основой селекции.

В этой связи велико значение современных методов повышения продуктивности крупного рогатого скота и улучшения его племенной ценности, разработанных популяционной генетикой.

Фундаментальный вклад в анализ наследования количественных признаков, внесенный R. Fisher (1918) и S. Wright (1921, 1923, 1931, 1934) позволил по-новому подойти к решению проблем, связанных с селекцией этих признаков, на которые и опирается современная селекция крупного рогатого скота.

Существенную роль в приложении популяционной генетики к практическим задачам селекции сельскохозяйственных животных сыграл известный американский ученый J. Lush (1939), предложивший селекционно-генетические параметры — коэффициенты наследуемости и повторяемости.

В нашей стране на развитие генетико-математических методов анализа популяций сельскохозяйственных животных оказал влияние ряд отечественных ученых.

Несмотря на большое число проведенных генетических работ, закономерности изменчивости и наследуемости количественных признаков в селекции скота еще недостаточно изучены, что связано со слабой разработкой теории и методов генетического анализа признаков. Этим и определяется актуальность изучения данного вопроса.

В совершенствовании хозяйствственно-полезных признаков видное место отводится селекционной оценке животных. В условиях массового использования искусственного осеменения животных оценка производителей по генотипу особенно эффективна в молочном скотоводстве, где селекционные признаки ограничены полом, а генеалогическая оценка вследствие низкой наследуемости большинства признаков оказывается ненадежной.

Эффективность селекционной работы определяется регулярным воспроизводством племенных животных. В скотоводстве вопрос повышения интенсивности воспроизводительной функции становится особенно актуальным в связи с наметившейся в последние годы опасной тенденцией уменьшения выхода телят. В целях повышения плодовитости животных необходимо использовать закономерности наследственной изменчивости.

При интенсивном использовании в селекции ограниченно го числа производителей возникает опасность повышения в популяции концентрации вредных генов, обуславливающих болезни и нарушения плодовитости. Разработка генетических методов анализа таких признаков, характеризующихся альтернативной изменчивостью, представляет важную задачу в разведении животных.

Направление и эффективность отбора определяются взаимодействием организма со средой. Знание закономерностей взаимодействия генотип \times среда особенно актуально в настоящее время в связи с интенсивным завозом племенных животных из районов и стран с высокоразвитым племенным животноводством. Поэтому наряду с экологическими методами изучения большую роль в селекционной оценке и отборе завезенных в новые условия животных играют генетические исследования. Эта проблема актуальна и она требует широкого развития генетических исследований.

Местные породы сыграли большую роль в эволюции заводских пород и в наше время не потеряли своего значения как основные производители продуктов животноводства в экстремальных (неблагоприятных) экологических условиях и как ценный исходный материал в селекции. Поэтому разработка методов селекции местных пород представляет большой научный и практический интерес.

Однако эта проблема, несмотря на ее актуальность, не получила достаточного освещения в научных исследованиях и практических работах. Между тем ее решение как в нашей стране, так и особенно в развивающихся странах с большим числом местных пород не терпит дальнейшего отлагательства.

В свете сказанного становится понятной актуальность всестороннего изучения закономерностей изменчивости и насле-

даемости признаков и их использования в селекции крупного рогатого скота.

Цель и задачи исследований. В связи с недостаточной разработкой теоретических и методических основ селекции крупного рогатого скота нами были поставлены следующие задачи:

1. Сравнение методов определения генетических параметров количественных признаков с непрерывной изменчивостью.
2. Оценка генетической структуры популяций по признакам с альтернативной изменчивостью.
3. Совершенствование селекционной оценки животных.
4. Выявление роли наследственных факторов в формировании плодовитости и возможность преобразования функции воспроизведения под действием отбора.
5. Разработка основных принципов селекции крупного рогатого скота в экологических условиях Монголии и Сирии с учетом взаимодействия генотип \times среда.
6. Разработка рекомендаций по совершенствованию селекции крупного рогатого скота на основе использования селекционно-генетических параметров.

Научная новизна. Диссертация представляет собой фундаментальную монографию, в которой автор разработал широкий круг вопросов частной генетики и сформулировал основные генетические принципы селекции скота. Впервые на основе разработанного генетического анализа признаков с альтернативной изменчивостью вскрыты закономерности ряда этих признаков в ведущих племенных хозяйствах черно-пестрой породы. Модифицирован метод определения наследуемости количественных признаков, ограниченных полом, включающий наследственную информацию обоих родителей. Разработан метод ранней генотипической оценки производителей по молочной продуктивности. Установлен достоверный вклад наследственной компоненты в формировании воспроизводительной функции на ранних этапах онтогенеза и выделены ее отдельные признаки, имеющие селекционное значение. Изучена изменчивость основных морфо-физиологических функций заводских и местных пород скота в неблагоприятных экологических условиях Монголии и Сирии.

Практическая значимость результатов исследований. Итоги исследований имеют важное значение для разработки многих теоретических, а также практических вопросов селекции скота и вносят существенный вклад в развитие частной генетики. Разработанные в 1963—1964 гг. методы ускоренной оценки генотипа быков и контроля молочной продуктивности коров нашли широкое применение в научных исследованиях и селекционной практике. Часть новых положений, в част-

ности разработанный автором генетический анализ альтернативных признаков, используется научными работниками и преподавателями вузов. Разработанные автором основные принципы селекции скота в неблагоприятных экологических условиях среды внедряются в практику Монголии и Сирии. Установленные закономерности наследственной изменчивости признаков, имеющих разную генетическую природу, дают возможность использовать их в дальнейшей теоретической и практической работе, направленной на совершенствование методов селекции скота.

Структура диссертационной работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и предложений. Рукопись диссертации изложена на 286 страницах машинописного текста и включает 90 таблиц и 12 рисунков. Библиография содержит 449 наименований, в том числе 256 иностранных источников.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПО ПРИЗНАКАМ С НЕПРЕРЫВНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ

Методы определения наследуемости признаков с непрерывной изменчивостью

Материалом для проведения исследований явились селекционные записи в карточках племенных коров, принадлежащих племенным заводам «Лесное» и «Петровский», племенному совхозу «Торосово» и ордена Ленина совхозу «Гомонтово» Ленинградской области.

В первых трех хозяйствах разводится скот черно-пестрой породы, в последнем — бурой латвийской. Отобранные хозяйства характеризуются высоким уровнем зоотехнической и селекционной работы, четко поставленным племенным учетом и оптимальными условиями выращивания животных.

Молочная продуктивность в этих хозяйствах составляет свыше 44 ц молока на фуражную корову в год, а в племзаводе «Лесное» — более 6000 кг с жирностью молока выше 4%. Кормление животных производилось по рационам, принятым в хозяйствах. Животные получали удовлетворительные рационы по набору кормов и их питательности.

Благоприятные условия среды в отобранных хозяйствах способствовали проявлению наследственных задатков животных по исследуемым признакам.

В генетико-математический анализ включали показатели 9 признаков с непрерывной изменчивостью — удоя, содержания жира в молоке, количества молочного жира, индекса осеменения,

стельности, массы телят при рождении, возраста коров при первом отеле, межотельного периода. Всего было проанализировано свыше 9000 телок и коров по первому отелу.

Основной предпосылкой эффективной селекционной работы в популяции является наличие биологической изменчивости. Так, величина селекционного дифференциала зависит от двух факторов — среднего показателя отселектированной части популяции и фенотипического стандартного отклонения.

В табл. 1 приводятся средний уровень (\bar{x}) развития признаков и их изменчивость, выраженная стандартным отклонением (σ) и коэффициентом вариации (C_V) у дочерей и матерей по первому отелу.

Полученные данные указывают на тенденцию улучшения развития признаков молочной продуктивности у дочерей по сравнению с матерями. Однако степень улучшения этих признаков по разным стадам неодинакова.

По показателям развития селекционных признаков выделяется стадо племзавода «Лесное». Остальные хозяйства отстают от племзавода как по уровню удоя и жирномолочности, так и по интенсивности воспроизводительной способности коров.

В целом материалы свидетельствуют о том, что с повышением уровня основных селекционируемых признаков — удоя и жирности молока — не наблюдается ухудшения плодовитости, а по некоторым признакам даже происходит некоторое ее улучшение, что вызвано селекцией и главным образом улучшением среды, в частности прогрессивной технологией кормления и содержания, а также совершенствованием техники искусственного осеменения.

Это говорит о том, что в селекционных стадах наряду с улучшением основных селекционируемых признаков можно одновременно поддерживать признаки воспроизводительной функции на оптимальном уровне. По степени изменчивости исследуемые признаки можно распределить на следующие категории: 1) слабоизменчивые; 2) среднеизменчивые; 3) сильноизменчивые. К первой категории относятся продолжительность стельности и содержание жира в молоке. В последнюю категорию можно включить сервис-период и индекс осеменения. Остальные 5 признаков занимают промежуточное положение.

В процессе смены смежных генераций не происходит заметного снижения изменчивости. Объясняется это тем, что по количественным признакам с невысокой наследуемостью, кроме высокой доли вариации, вызванной средой, происходит расщепление, вследствие чего возникает новое соотношение генотипов.

Таблица Г

Средний уровень развития признаков и их изменчивость в двух генерациях коров в различных хозяйствах

Признак	Родственная группа	"Лесное"			"Петровский"			"Горосово"			"Гомонгово"		
		\bar{x}	s	e_v	\bar{x}	s	e_v	\bar{x}	s	e_v	\bar{x}	s	e_v
Удой, кг	М	4169	645	15	3886	693	17	3558	630	17	3922	687	17
	Д	4274	780	18	4166	695	16	3771	826	21	3947	718	18
Жир, %	М	3,81	0,26	6,8	3,73	0,26	7	3,64	0,26	7	3,63	0,18	5
	Д	3,89	0,24	6,2	3,82	0,28	7	3,71	0,28	7	3,65	0,18	5
КГ	М	158	35	16	144	26	18	129	32	17	142	26	18
	Д	166	36	21	159	29	18	139	31	22	144	29	20
Межотельный период, дни	М	359	44	12	370	47	12	374	58	15	372	52	14
	Д	350	42	12	372	48	13	374	57	15	371	52	14
Сервис-период, дни	М	82	43	52	95	47	49	97	58	60	93	71	76
	Д	81	56	70	96	49	51	96	56	58	92	67	73
Продолжительность стельности, дни	М	276	10,9	4	275	5,7	2	277	8,9	3	279	11,6	4
	Д	276	9,8	4	276	6,5	2	276	6,3	2	279	8,3	3
Масса при рождении, кг	М	37	3,9	11	30	2,9	9	30	3,0	10	34	3,8	11
	Д	36	4,3	12	31	3,5	11	30	3,3	11	34	3,7	11
Индекс осеменения	М	1,83	1,1	60	1,69	1,1	63	1,96	1,3	66	1,90	1,3	70
	Д	1,73	1,2	66	1,69	1,0	58	1,97	1,3	65	1,86	1,2	66
Возраст при первом отеле, мес	М	30	2,5	9	31	4,9	8	30	4,0	13	32	3,8	12
	Д	29	1,9	7	28	2,4	15	28	3,4	12	31	3,4	11

Причесание. М — матери; Д — дочери.

Основным параметром, оценивающим генетическую структуру популяции по количественным признакам, является коэффициент наследуемости. На основании изучения современных работ по генетике количественных признаков с непрерывной изменчивостью, можно прийти к выводу, что принципиально имеются два способа оценки наследуемости в молочном скотоводстве: 1) на основе сходства между матерями и дочерьми и 2) на основе сходства полусестер по отцу.

Изучение и обобщение современных работ в области генетики молочного скота позволяет сделать вывод, что наилучшими оценками наследуемости являются удвоенная внутриотцовская регрессия дочерей на матерей (h_D^2) и учетверенная корреляция полусестер по отцу (h_S^2). Эти методы определения коэффициента наследуемости можно объединить в одну схему ковариационного анализа (табл. 2).

Таблица 2

Схема ковариационного анализа

Источник изменчивости	df	Структура варианс		Структура коварианс
		дочерей	матерей	
Между отцами	$S - 1$	$B + \bar{n}A$	$B' + \bar{n}A'$	$cov(b) + \bar{n} cov(a)$
Между дочерьми в группах отцов	$N - S$	B	B'	$cov(b)$

Примечание: df — степень свободы, S — число отцов, N — число потомков, n — среднее число животных на отца, $A = 0,25\sigma_E^2$, $B = 0,75\sigma_G^2 + \sigma_E^2$, $B' = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$, $cov(b) = 0,5\sigma_G^2$.

Стандартные отклонения коэффициентов наследуемости вычислялись по формулам (R. Fisher, 1954; H. Le Roy, 1966).

Результаты оценки коэффициентов наследуемости двумя способами представлены в табл. 3.

Сравнение разных оценок наследуемости показывает, что в большинстве случаев между ними не выявлено достоверной разницы (за исключением признаков содержания жира в молоке и количества молочного жира в племзаводе «Лесное»).

Полученная достоверная разница между разными оценками наследуемости по двум признакам объясняется завышенным коэффициентом внутриклассовой корреляции. Сильное завышение может привести к тому, что коэффициент наследуемости будет выше 1, как это имеет место по проценту жира в племзаводе «Лесное». Подобные коэффициенты наследуемости получали и другие авторы (Н. З. Басовский, 1971; Р. Р. Тейнберг, 1974; Х. Ф. Кушнер, В. П. Назаренко, 1974

Таблица 3

Оценка коэффициентов наследуемости различными методами

Признак	"Лесное"		"Петровский"		"Городово"		"Гомонтоно"	
	$h_S^2 \pm \sigma$	$h_D^2 \pm \sigma$						
Удой, кг	0,56 0,17 1,14 0,25 0,71	0,22 0,09 0,42 0,06 0,18	0,16 0,12 0,16 0,24 0,31	0,37 0,11 0,18 0,09 0,26	0,28 0,12 0,18 0,10 0,33	0,36 0,13 0,23 0,09 0,34	0,19 0,11 0,15 0,15 0,24	0,17 0,11 0,24 0,09 0,22
Жир, %	0,08 0,10 0,09 0,10 0,10	0,02 0,08 0,08 0,12 0,00	0,00 0,10 0,08 0,10 0,10	0,08 0,09 0,08 0,06 0,06	0,09 0,11 0,08 0,06 0,06	0,09 0,12 0,11 0,09 0,11	0,04 0,04 0,08 0,08 0,08	0,01 0,01 0,04 0,08 0,01
Кг	—	—	—	—	—	—	—	—
Межотельный период, дни	0,19 0,08 0,10 0,10 0,08	0,06 0,02 0,09 0,12 0,09	0,16 0,00 0,08 0,12 0,08	0,11 0,12 0,10 0,10 0,12	0,12 0,09 0,06 0,06 0,07	0,11 0,15 0,09 0,15 0,24	0,15 0,15 0,08 0,15 0,22	0,14 0,14 0,01 0,14 0,22
Сервис-период, дни	—	—	—	—	—	—	—	—
Продолжительность стельности, дни	0,04 0,05 0,04 0,06 0,16	0,08 0,08 0,10 0,09 0,00	0,19 0,12 0,36 0,16 0,05	0,08 0,11 0,30 0,10 0,12	0,08 0,04 0,07 0,07 0,09	0,00 0,04 0,16 0,11 0,09	0,06 0,06 0,08 0,11 0,09	0,05 0,11 0,11 0,12 0,11
Масса при рождении, кг	—	—	—	—	—	—	—	—
Индекс осеменения телок	0,09 0,23 0,09	0,08 0,08 0,06	0,04 0,12 0,12	0,11 0,11 0,08	0,10 0,11 0,07	0,09 0,10 0,07	0,01 0,01 0,01	0,06 0,10 0,09
Возраст при отеле, мес.	—	—	—	—	—	—	—	—

и др.). В этой связи следует отметить, что h_D^2 не дает подобных искажений.

Причинами завышенной внутриклассовой корреляции могут быть: 1) наличие средовой коварианс между полусестрами; 2) гомогенный улучшающий подбор; 3) разная интенсивность селекции в группах полусестер; 4) размер выборки.

В комбинированном ковариационном анализе изменчивость матерей должна быть больше вариансы дочерей, имеющих идентичные гены отцов. Однако, как показывает ковариационный анализ, в случае завышения внутриклассовой корреляции варианса дочерей между отцами становится всегда выше соответствующей вариансы матерей.

Следовательно, контроль варианс дочерей и матерей дает ценную информацию селекционеру для правильного использования коэффициента наследуемости.

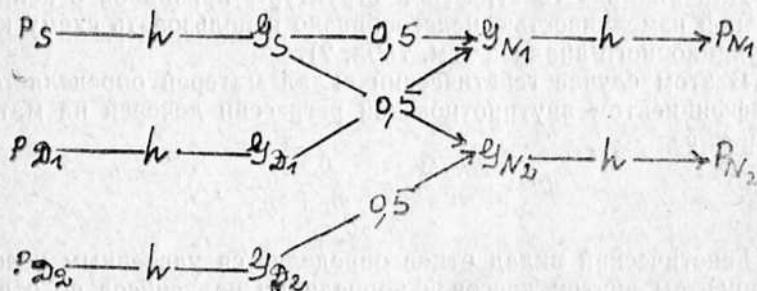


Рис. 1. Схема связи между фенотипами потомков, имеющих одного отца (S) и разных матерей (D_1, D_2):

G_S, G_D, G_N — генотипы отца, матери, потомков;
 P_S, P_D, P_N — фенотип отца, матери, потомка.

Оценка фенотипического сходства между родственниками, на основе которого определяется наследуемость, связана с ошибками, возникающими за счет большого влияния негенетических факторов на фенотип. Надо думать, что ошибку оценки наследуемости можно существенно уменьшить, если в какой-то мере освободиться от постоянных множителей (2 и 4) и привлечь генетическую информацию обоих родителей. В связи с этим мы поставили задачу модифицировать метод определения наследуемости.

В целях использования генетической информации матери и отца была разработана схема связей между фенотипами потомков, полученных от одного отца и разных матерей (рис. 1).

В схеме I-й путь генетической информации проходит через отца, т. е. $r_{P_{N_1}P_{N_2}} = h \cdot 0,5 \cdot h = 0,25h^2$; 2-й путь — от разных матерей, т. е. $r_{P_{D_1}P_{N_1}} = h \cdot 0,5 \cdot h = 0,5h^2$ или $r_{P_{D_2}P_{N_2}} = h \cdot 0,5 \cdot h = 0,5h^2$. Сумма обоих путей составит $r_{P_{D_1}P_{N_1}} + 2r_{P_{N_1}P_{N_2}} = 0,5h^2 + 0,5h^2 = h^2$, или $r_{P_{D_2}P_{N_2}} + 2r_{P_{N_1}P_{N_2}} = 0,5h^2 + 0,5h^2 = h^2$:

Изложенная схема путей генов соответствует структуре популяций крупного рогатого скота, когда от одного отца и разных матерей получают большое число потомков.

Из схемы вытекает, что коэффициент детерминации признака наследственностью, т. е. квадрат корреляции между генотипом и фенотипом, равен коэффициенту корреляции между фенотипами дочерей и матерей плюс удвоенный коэффициент корреляции между фенотипами полусибсов по отцу.

Для анализа генетической структуры признаков с непрерывной изменчивостью целесообразно использовать схему ковариационного анализа (см. табл. 2).

В этом случае генетический вклад матерей определяется коэффициентом внутриотцовской регрессии дочерей на матерей, т. е.

$$b = \frac{\text{cov}(b)}{B'} = \frac{0,5 \sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}.$$

Генетический вклад отцов определяется удвоенным коэффициентом внутриклассовой корреляции полусибсов по отцу, т. е.

$$2r_i = 2 \frac{A}{A+B} = \frac{0,5 \sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}.$$

Тогда суммарный коэффициент наследуемости h_{S+D}^2 составит:

$$h_{S+D}^2 = b + 2r_i = \frac{0,5 \sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2} + \frac{0,5 \sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2} = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2} = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}.$$

Для расчета суммарного коэффициента наследуемости целесообразно использовать следующую формулу:

$$h_{S+D}^2 = \frac{2 [ms_s - ms_e]}{ms_s + (n-1)ms_e} + \frac{SP_e}{SS_e},$$

где: ms_s — средний квадрат между группами полусестер; ms_e — средний квадрат внутри групп полусестер; SP_e — сумма произведений внутри групп матерей; SS_e — сумма квадратов внутри групп матерей.

Нетрудно видеть, что при этом способе расчета наследуемости: 1) увеличивается его точность; 2) уменьшается материнский эффект; 3) ослабляется влияние компонентов среды в* внутриотцовских группах дочерей и матерей; 4) уменьшается эпистаз генов; 5) сокращается объем выборки для достоверной оценки.

Суммарный коэффициент наследуемости (h_{S+D}^2) приведен в табл. 4.

Таблица 4

Оценка суммарного коэффициента наследуемости

Признак	h_{S+D}^2 по хозяйствам			
	„Лесное“	„Петровский“	„Торосово“	„Гомонтово“
Удой, кг	0,37 ± 0,09	0,27 ± 0,08	0,32 ± 0,07	0,18 ± 0,08
Жир: %	0,78 ± 0,12	0,37 ± 0,13	0,27 ± 0,06	0,24 ± 0,08
кг	0,44 ± 0,09	0,28 ± 0,09	0,33 ± 0,07	0,23 ± 0,09
Межотельный период, дни	0,05 ± 0,06	0,4 ± 0,07	0,05 ± 0,05	0,03 ± 0,06
Сервис-период, дни	0,11 ± 0,06	0,05 ± 0,07	0,04 ± 0,05	0,05 ± 0,06
Продолжительность				
стельности, дни	0,06 ± 0,04	0,13 ± 0,08	0,03 ± 0,03	0,04 ± 0,06
Масса при рождении, кг	0,07 ± 0,05	0,33 ± 0,09	0,12 ± 0,06	0,10 ± 0,07
Индекс осеменения телок	0,08 ± 0,06	0,10 ± 0,05	0,05 ± 0,05	0,04 ± 0,06
Возраст при 1-м отеле, мес.	0,13 ± 0,05	0,11 ± 0,08	0,04 ± 0,04	0,05 ± 0,07

Из данных табл. 4 видно, что суммарная оценка коэффициента наследуемости дает более надежную генетическую характеристику признакам. В этом случае признаки более четко распределяются по степени наследуемости. Так, признак жирномолочности отличается самой высокой наследуемостью (до 0,78). Признаки удоя и количества молочного жира характеризуются меньшей наследуемостью (до 0,44). Крайне низкая наследуемость (около 0,1) наблюдается у признаков, связанных с воспроизводительной функцией.

Отсюда можно полагать, что признаки, связанные с размножением, отстают в скорости эволюционных преобразований от других свойств организма, в частности от лактационной функции.

Крайне низкая наследуемость воспроизводительной функции свидетельствует о внутрипородной стабилизации наследственных систем, на основе которых реализуется плодовитость и ее вариабельность, вызванная главным образом влиянием условий среды и физиологическим состоянием животных. Именно на основе крайне низкой генетической изменчивости и проявляется внутривидовой гомеостаз, направленный на со-

хранение процесса воспроизведения в пределах биологически оптимальных границ. В проявлении гомеостаза, надо думать, большую роль играет стабилизирующий отбор, который направлен на сохранение вида. Эволюционное значение стабилизирующего отбора особенно проявляется в жизненно важной функции животных — воспроизведении.

В связи с разработкой методических основ крупномасштабной селекции в диссертации рассматривается вопрос по оптимизации расчета наследуемости при объединении племенных стад.

В заключение можно сказать, что теоретически невозможно отдать предпочтение ни одному из методов определения наследуемости. Однако в практической селекции, в конкретной ситуации оценка коэффициента наследуемости может быть разной. В селекционных стадах, на наш взгляд, наиболее эффективным методом определения наследуемости является ковариационный анализ, позволяющий контролировать вариансы дочерей, полусибсов и матерей.

Методы определения повторяемости признаков

Исследуемые признаки, как и любое морфо-физиологическое свойство организма, подвержены возрастной изменчивости, и поэтому весьма важен вопрос о взаимоотношении возрастной изменчивости и отбора.

Анализ возрастной изменчивости показал, что признаки молочной продуктивности, особенно удой и количество молочного жира, с возрастом увеличиваются. При этом поведение двух отмеченных признаков в процессе роста и развития организма коровы весьма сходно как по динамике уровня формирования, так и по степени изменчивости. Более стабильным, особенно по показателю изменчивости, оказался признак содержания жира в молоке.

Отчетливо вырисовывается тенденция снижения интенсивности воспроизводительной способности в процессе индивидуальной жизни животных, что вызвано главным образом физиологическим состоянием, в частности влиянием послеродового периода и уровня продуктивности коров. Во всех хозяйствах в связи с возрастом удлиняются межотельный и сервис-периоды, а также повышается число осеменений на оплодотворяемость. При этом статистическая разница в исследуемых признаках между возрастными группами достоверна ($P < 0,05$). С изменением уровня развития этих признаков меняется и показатель вариации, который не остается стабильным.

Исключением является признак продолжительности стельности, проявляющий весьма высокую стабильность на протяжении всей жизни животного как по своему уровню, так и по

изменчивости ($C_v = 5 - 7$). В этом мы наглядно видим одно из проявлений действия популяционного гомеостаза, направленного на стабилизацию жизненно важных функций организма, в частности длительности плодоношения.

И хотя процесс индивидуального развития запрограммирован в генетической структуре оплодотворенной яйцеклетки, т. е. зиготы, генетическая информация реализуется во времени. Процесс индивидуального развития регулируется как действием генов, так и условиями среды.

Для оценки относительного вклада генотипа и среды в формирование признака в течение индивидуальной жизни животного используется генетический параметр — повторяемость признака, оценивающий верхнюю границу наследуемости. В современной популяционной генетике повторяемость, как правило, определяется на основе внутриклассовой корреляции.

В наших исследованиях в генетико-математический анализ включались данные по 100 коровам племзавода «Лесное», 110 коровам племзавода «Петровский» и 120 коровам племсвхоза «Торосово» с шестью отелами каждая. В этом случае фенотипическая изменчивость определяется тремя источниками вариации (возрастная вариабельность, изменчивость между коровами и случайная вариация).

Полученные таким способом коэффициенты повторяемости (r_w) приведены в табл. 5.

Таблица 5
Оценка коэффициентов повторяемости признаков

Признак	r_w по хозяйствам		
	«Лесное»	«Петровский»	«Торосово»
Удой, кг	0,49 ± 0,05	0,44 ± 0,04	0,30 ± 0,04
Жир: %	0,55 ± 0,05	0,46 ± 0,04	0,46 ± 0,04
кг	0,41 ± 0,05	0,45 ± 0,04	0,27 ± 0,04
Межотельный период, дни	0,03 ± 0,03	0,09 ± 0,03	0,06 ± 0,03
Сервис-период, дни	0,04 ± 0,03	0,07 ± 0,03	0,09 ± 0,03
Продолжительность стельности, дни	0,14 ± 0,04	0,03 ± 0,03	0,09 ± 0,03
Масса при рождении, кг	0,13 ± 0,05	0,03 ± 0,03	0,23 ± 0,05
Индекс осеменения	0,04 ± 0,03	0,08 ± 0,03	0,09 ± 0,03

Несмотря на некоторые колебания коэффициентов повторяемости по хозяйствам, можно выявить общие закономерности. Так, высокими значениями повторяемости характеризуется признак содержания жира в молоке. На втором месте по величине повторяемости стоят признаки удоя и количества молочного жира. Признак воспроизводительной способности коров отличается крайне чрезвычайно низкими показателями повторяемости,

По величине повторяемости можно судить, что селекция коров по признакам молочной продуктивности за первую лактацию будет эффективной.

Крайне низкие показатели повторяемости признаков воспроизводительной функции ставят под сомнение возможность их улучшения на основе данных 1-го отела.

Коэффициенты повторяемости и наследуемости взаимосвязаны между собой, так как они выявляют относительный вклад генотипа и среды в изменчивость признака. И действительно, сравнивая табл. 4 и 5, мы видим, что оба метода дают одинаковую генетическую характеристику признакам.

Коэффициент повторяемости можно оценить и по схеме иерархического дисперсионного анализа, в котором выступают отцы и дочери с n лактациями. В этом для случаев вычисления коэффициента повторяемости следует исключить влияние возраста путем корректировки на одну лактацию и кормовой год. Сравнительная оценка двух методов определения повторяемости показала, что между ними не выявлено достоверной разницы.

Для проведения эффективной селекции необходимо учитывать генетическую характеристику важных в условиях промышленной технологии признаков, к которым относятся и билатеральные признаки молочной железы. При генетическом анализе билатеральных признаков в принципе речь идет о повторяемости двустороннего признака в пространстве (J. Lush, 1948). Повторяемость билатерального признака, отражая относительный вклад генотипа в его формирование, представляет не что иное, как внутриклассовую корреляцию.

Исследования по повторяемости билатеральных признаков вымени коров проводились в опытном хозяйстве «Белогорка» Северо-Западного НИИСХ и в молочном комплексе «Ленсоветовский». Средние показатели и повторяемость билатеральных признаков представлены в табл. 6.

Из данных табл. 6 видно, что между левосторонними и правосторонними морфологическими признаками большой разницы не наблюдается. Высокие показатели повторяемости билатеральных признаков свидетельствуют о том, что массовый отбор, основанный на прямой оценке этих признаков, будет эффективным. Полученные данные позволяют говорить о высокой генетической корреляции, основной причиной возникновения которой является плейотропное действие генов.

Определение корреляций признаков в ковариационном анализе

При проведении селекции по физиологическим признакам необходимо определить корреляцию между ними. При этом

учет генетических корреляций дает возможность оценить прогноз селекции по комплексу признаков животных популяций, которые подвергаются селекции. В селекционно-генетической литературе имеется немало данных, указывающих на отрицательную взаимосвязь между удоем и жирномолочностью. Что касается корреляций между молочной продуктивностью и плодовитостью, то они исследованы совершенно недостаточно.

Таблица 6
Уровень развития и повторяемость билатеральных признаков вымени коров

Признак	«Белогорка» ($n = 100$)			«Ленсоветовский» ($n = 103$)		
	M_x	M_y	r_w	M_x	M_y	r_w
Боковое расстояние между сосками, см . . .	9,5	10,2	0,83	9,7	9,9	0,78
Глубина передних четвертей, см . . .	28,5	28,2	0,95	22,7	23,1	0,80
Глубина задних четвертей, см . . .	29,5	30,1	0,91	28,3	28,5	0,70
Длина передних сосков, см . . .	7,0	7,0	0,87	6,7	6,5	0,58
Длина задних сосков, см . . .	5,7	5,7	0,71	5,6	5,3	0,57
Диаметр передних сосков, мм . . .	21,0	21,9	0,79	22,6	22,9	0,71
Диаметр задних сосков, мм . . .	20,3	20,0	0,82	21,3	21,0	0,77

Примечание. Индекс x — левосторонний признак, индекс y — правосторонний признак.

В исследуемых хозяйствах были определены 20 фенотипических, средовых и генетических корреляций. Для сравнения вычислялись аналогичные корреляции между признаками у матерей.

Выявлено, что направление фенотипических, средовых и генетических корреляций совпадает в разных стадах. Кроме того, полученные коэффициенты корреляций по своим величинам весьма близки, за некоторым исключением, в разных хозяйствах. Величина генетической корреляции между признаками, как правило, выше значений соответствующих коэффициентов фенотипической и средовой корреляции, что вытекает из схемы связей, разработанной J. Lerner (1950).

Полученные в наших исследованиях коэффициенты корреляции между признаками молочной продуктивности (удой и количество жира), с одной стороны, и признаками воспроиз-

изводительной функции (сервис-период, период между отелами, индекс осеменения), с другой стороны, указывают на неблагоприятное влияние уровня продуктивности на плодовитость коров. Причем эта связь генетически детерминирована.

Большой интерес представляет сопоставление связи признаков у матерей и дочерей. Снижение показателя отрицательной корреляции признаков удоя с содержанием жира в молоке дочерей свидетельствует об эффективности отбора по сопряженным признакам. В то же время отрицательная связь между признаками молочной продуктивности и воспроизводительной функцией увеличивается или остается стабильной. Следовательно, при интенсивном отборе животных только по молочной продуктивности наступает селекционная депрессия признаков плодовитости. Иными словами, при достижении высоких показателей удоя одновременно наблюдаются и неблагоприятные результаты — высокопродуктивные коровы хуже оплодотворяются, т. е. происходит нарушение генетического гомеостаза.

Нами были составлены уравнения регрессии признаков воспроизводительной функции на удой (табл. 7).

Таблица 7

Уравнения регрессии для оценки связи воспроизводительной функции с удоем коров

Хозяйство	Число отелов	Уравнения регрессий	Коэффициенты корреляции		
			r_p	r_e	r_g
«Лесное»	2322	$y_1 = 283 + 0,016x$	0,240	0,211	0,538
		$y_2 = 136 + 0,014x$	0,322	0,329	0,274
		$y_3 = 95 - 0,008x$	—	—	—
«Петровский»	3551	$y_1 = 288 + 0,020x$	0,314	0,312	0,397
		$y_2 = 7 + 0,022x$	0,321	0,318	0,412
		$y_3 = 99 - 0,013x$	—	—	—
«Торсово»	4570	$y_1 = 339 + 0,010x$	0,249	0,224	0,492
		$y_2 = 71 + 0,008x$	0,225	0,192	0,298
		$y_3 = 58 - 0,006x$	—	—	—

Примечание: x — удой, y_1 — межотельный период, y_2 — сервис-период, y_3 — оплодотворяемость, r_p — коэффициент фенотипической корреляции, r_e — коэффициент средовой корреляции, r_g — коэффициент генетической корреляции.

Как видно из уравнений, коэффициенты регрессии межотельного и сервис-периодов на удой варьируют от 0,008 до 0,022. Другими словами, повышение удоя на каждые 1000 кг молока, приводит к удлинению указанных периодов до 22 дней или на 1 половой цикл. И, наконец, уравнения ре-

грессии показывают, что оплодотворение коров снижается до 13% на каждые 1000 кг молока.

Использование комбинированного ковариационного анализа для оценки генотипа быков

Важным вопросом селекционной работы с молочным скотом является отбор быков-улучшателей, аддитивный генотип которых превышает средний аддитивный генотип популяции.

В этих целях в дисперсионном анализе мы определяли достоверность влияния генотипа отцов на изменчивость признаков у дочерей (F_s -критерий).

Результаты анализа показывают, что в исследуемых стадах выявлено достоверное влияние генотипа быков на признаки молочной продуктивности, что указывает на большие возможности селекции.

Вместе с тем получены недостоверные или несущественные значения критерия достоверности на признаки, связанные с размножением. Следовательно, изменчивость этих признаков обусловлена преобладающим влиянием среды. Выявленные закономерности хорошо согласуются с оценками генетических параметров. Чем больше удельный вес вариации признака, обусловленной генетическими факторами, тем выше достоверность влияния генотипа и наоборот.

Схема дисперсионного анализа позволяет выявить также критерий достоверности разности между дочерьми быка и их сверстницами. В племенных хозяйствах при целенаправленном подборе целесообразно для определения племенной ценности быков привлекать и другой метод — сравнение дочерей с матерями. При этом особое значение приобретает уравнение линейной регрессии, при использовании которого оценка генотипа свободна от ошибок, связанных с подбором маточного поголовья. Пары мать—дочь составляются независимо от того, к какому быку они относятся. В этом случае уравнение регрессии показывает среднюю связь между продуктивностью дочерей и матерей при усредненном аддитивном генотипе популяции. Ранжировка быков производится таким образом, что для каждого из них определяется разница ($d_i = y_i - \hat{y}_i$) между фактическим развитием признака и теоретически ожидаемой продуктивностью дочерей усредненного быка.

В комбинированном ковариационном анализе было оценено 69 быков черно-пестрой породы. При этом результаты оценки производителей, приведенные в диссертации, совпадают с данными, полученными другими авторами (Н. З. Басовский, 1969; А. И. Бич, 1969; А. И. Бич и др. 1973, 1974, 1975; М. М. Лебедев и др., 1967, 1968, 1970, 1971).

Учитывая отсутствие единого взгляда на оценку генотипа быков, мы попытались сравнить эффективность изложенных методов определения племенной ценности. При сравнении методов оценки генотипа получены достоверно высокие значения коэффициентов ранговых корреляций ($r_s = 0,871 - 0,992$ при $P < 0,01$). Нам представляется, что в селекционной работе оценку генотипа быков следует проводить параллельно методом «дочери—матери», т. е. установления разницы между фактической и ожидаемой продуктивностью дочерей и методом «дочери-сверстницы». Первый метод позволяет получить генетическую характеристику быка, т. е. определить его фактический генотип. Второй метод дает относительную оценку быка.

Влияние интенсивности отбора на эффект селекции

Изучение эффекта разной интенсивности отбора на изменение генетической структуры популяции вызывается необходимостью углубленного познания процессов эволюции домашних животных.

Одним из подходов к решению этого вопроса может служить моделирование отбора, что позволяет не только проследить изменения генетической структуры популяции, но и прогнозировать генетическое совершенствование стада.

Как известно, развитие селекционируемого признака следующего поколения прогнозируется на основе коэффициента наследуемости и селекционного дифференциала, т. е. $R = h^2 \cdot S$.

Для каждого хозяйства и для разной интенсивности отбора (от 10 до 90%) нами были рассчитаны селекционные границы и селекционные дифференциалы по признакам молочной продуктивности. При этом выявляется закономерность, когда с повышением коэффициента отбора увеличивается селекционная граница и селекционный дифференциал.

Для сопоставления теоретически ожидаемого с действительно полученным ответом на селекцию определены фактические ответы с учетом разных коэффициентов отбора. Анализ влияния интенсивности отбора на эффект селекции показал, что с повышением коэффициентов отбора коров происходит улучшение признака. Так, в племзаводе «Лесное» удой дочерей, полученных от матерей с коэффициентом отбора 90%, по сравнению с исходной популяцией увеличился на 384 кг, в племзаводе «Петровский» — на 336 кг, в племхозе «Торосово» — на 460 кг и в совхозе «Гомоново» — на 378 кг. Отмечается улучшение и другого признака — жирномолочности. Таким образом, интенсивность отбора повышает эффект селекции. Вместе с тем наблюдаются случаи несовпадения фактического и теоретического эффекта селекции.

В диссертации подробно рассматриваются причины такого расхождения. Одной из причин несовпадения фактического и расчетного эффекта селекции является то, что при высокой интенсивности отбора гарантированные минимумы индексов быков оказались значительно ниже селекционной границы коров, на которых они использовались.

Большой теоретический и практический интерес представляет изучение влияния интенсивности отбора на изменчивость признака. Теоретические расчеты, основанные на математических моделях, а также результаты моделирования селекции при разном коэффициенте отбора по фактическим данным показывают, что массовая селекция не приводит к снижению вариабельности признаков в дочерней генерации. Следовательно, не вызывает опасения, что с ростом продуктивности молочного скота и проведением отбора наступит предел изменчивости селекционируемых признаков.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ С АЛЬТЕРНАТИВНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ

Генетическая характеристика признаков с альтернативной изменчивостью

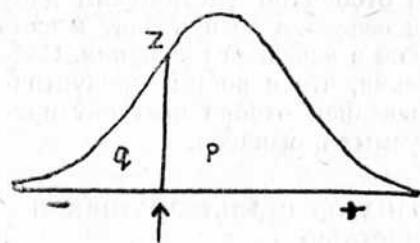
В селекционной работе с животными селекционер часто имеет дело с признаками, характеризующимися альтернативной, т. е. прерывистой, изменчивостью. Однако генетическая природа таких признаков может быть разной. Они могут иметь четко выраженные морфо-анатомические различия, определяемые одним геном и наследуемые в строгом соответствии с правилами Менделя. Это так называемые качественные признаки.

В диссертации приводится генетический анализ признака красной масти телят фризской породы и методы элиминации нежелательных генов, обуславливающих этот признак.

Кроме качественных, выделяют количественные признаки с альтернативной изменчивостью. Распределение таких признаков при расщеплении генов происходит прерывисто. Иными словами, эти признаки, как и качественные, характеризуются биномиальным распределением, но наследование их полифакториально. Признаки этой категории обусловлены влиянием большого числа генов (полигены) и средовыми факторами.

Однако они в фенотипе, в противоположность количественным признакам, не проявляют непрерывной вариации, а находятся в альтернативной форме: здоровое животное или больное, живое или мертвое, плодовитое или бесплодное. Чтобы животное было здоровым или плодовитым, необходим

определенный порог действия генов, или, другими словами, в конкретных условиях среды генетическая предрасположенность должна достигнуть определенного уровня (порогового значения). Поэтому полигенные признаки, которые проявляются лишь тогда, когда влияние наследственности и среды достигает определенного порога, называют пороговыми (E. Demster, J. Lerner, 1950). При проведении анализа признаков полагают, что степень генетической их устойчивости или предрасположенности — если даже в фенотипе она и не ясно выражена — распределяется на разные классы т. е. генотипы варьируют непрерывно. Это положение иллюстрируется рис. 2.



Пороговое значение

Рис. 2. Генетическая изменчивость устойчивости к болезням и нарушениям воспроизводительной функции

степень устойчивости, наличие которой позволяет особям оставаться здоровыми или плодовитыми при данных условиях среды (пороговое значение). Следует особо подчеркнуть, что порог в значительной степени определяется средой и физиологическим состоянием животных, как это отчетливо проявляется в инфекционных заболеваниях и нарушениях воспроизводительной способности.

Так, если стадо свободно от инфекций, то все животные, независимо от их генетической резистентности, остаются здоровыми, т. е. пороговое значение в вариационной кривой отодвигается влево. Ухудшение среды, например недостаток кормов или их биологическая неполнота, а также ослабление физиологического состояния вызывают снижение доли животных, которая противостоит инфекции или бесплодию.

Основные различия между признаками с альтернативной изменчивостью даны в табл. 8.

При интерпретации таблицы следует иметь в виду, что между двумя категориями признаков с альтернативной изменчивостью могут быть переходные формы. Так, например, в последнее время обнаружено, что на проявление некоторых наследственных заболеваний влияют условия среды, как недостаток витаминов и микроэлементов в период беременности (E. Wiesner, 1972; H. Meyer, W. Wegner, 1973).

В таких случаях следует применять современный генетико-математический анализ.

Следует остановиться на так называемой скрытой непрерывной вариации. Мы исходим из того, что в основе фенотипической вариации, ограниченной двумя классами, лежит непрерывная изменчивость. Так, если анализировать больных животных в популяции, то независимо от стадии болезни можно встретить много переходов: от легких нарушений нормального состояния, которые трудно заметить, до предletalного исхода. Переходные вариации предрасположенности к болезням внешне не выявляются, но они, вероятно, могут быть обнаружены тонкими методами исследований, в частности из области эндокринологии и цитологии. Восприимчивость к болезни может быть усиlena дозированием возбудителя. В этом случае из всех здоровых животных заболевает лишь часть. Эти животные перешли известный порог, который, характеризуя степень предрасположенности, прежде был достаточно высоким, чтобы препятствовать влиянию возбудителя.

Таблица 8

Генетическая характеристика признаков с альтернативной изменчивостью

Параметр признака	Качественные признаки	Количественные признаки
Причина изменчивости	Генетическая	Генетическая и средовая
Категория изменчивости	Прерывистая	Скрытая непрерывная
Тип наследования	Олигогенный	Полигенный
Генетический анализ	По правилам Менделя	Генетико-математический

Примером сказанного является инфекционный характер лейкоза, который до настоящего времени не установлен, а в его этиологии много неясного. Поэтому надежным приемом, дающим представление об устойчивости к этому заболеванию, может быть регистрация коров, заболевших лейкозом. Другим примером может служить бесплодие коров. В этиологии бесплодия принимают участие многие факторы, в том числе и наследственные. Провести четкую границу между наследственными и ненаследственными нарушениями невозможно. Однако для популяции в целом важно выявить наследственное предрасположение к бесплодию, что можно сделать с помощью методов генетико-математического анализа.

Учитывая, что в отечественной литературе вопрос об использовании дисперсионного анализа признаков с альтернативной изменчивостью освещен крайне недостаточно, в дис-

сертации подробно изложены алгоритмы, позволяющие определить селекционно-генетические параметры.

Генетико-математический анализ полигенных признаков с альтернативной изменчивостью

В этом разделе приводятся результаты генетико-математического анализа 5 признаков — бесплодия, мертворождаемости, абортов, двойневости и лейкоза. По каждому признаку было проанализировано свыше 10 тыс. отелов.

Данные по частоте признаков, их изменчивости и наследуемости представлены в табл. 9.

Таблица 9

Признак	„Лесное“				„Петровский“				„Торосово“			
	<i>n</i>	\bar{x} , %	C_v	h^2	<i>n</i>	\bar{x} , %	C_v	h^2	<i>n</i>	\bar{x} , %	C_v	h^2
Бесплодие (телки)	750	4,26	20	0,016	1105	1,90	14	0,00	1645	7,23	25	0,104
Мертворождаемость	2613	2,07	14	0,023	3427	1,55	19	0,074	5300	3,70	20	0,052
АбORTы	2631	2,88	17	0,002	3404	0,91	12	0,005	5290	1,68	14	0,00
Двойневость	2633	1,97	14	0,013	3408	1,00	10	0,002	5201	1,84	14	0,004

Частота бесплодия телок по хозяйствам колебалась от 4,26 до 7,23%. Коэффициенты изменчивости этого признака по стадам отличались незначительно (в пределах 20—25%). Генетический анализ осложняется тем, что на частоту бесплодия коров большое влияние оказывают среда и физиологическое состояние животных, в частности послеродовой период, возраст и уровень продуктивности коров, что может максимизировать генетическую вариацию в общей изменчивости исследуемого признака.

В целях исключения влияния этих факторов и селекции на бесплодие в качестве материала использовали телок. Наследуемость бесплодия телок оказалась крайне низкой (0,0—0,1), что подтверждают и литературные данные (K. Lotthammer, 1967; W. Pilcher, 1971 и др.).

Так же как по частоте бесплодия, выявлены различия в частоте абортов и мертворождаемости между животными исследуемых стад, что связано с хозяйственными условиями. Изменчивость, оцениваемая коэффициентом вариации, колебалась от 9 до 20%, а наследуемость не превышала сотой доли, что хорошо согласуется с результатами исследований других авторов.

Анализируя возрастную и сезонную изменчивость этих признаков, мы выявили, что наивысшая частота абортов наблюдалась у телок.

Из исследуемых признаков наиболее стабильным как по частоте, так и по степени изменчивости оказался признак двойневости. Так, в изученных стадах частота двойневости находилась на уровне 0,01—0,02, при стандартном отклонении 0,10—0,14.

Наследуемость предрасположенности к двойневости крайне незначительна ($h^2 = 0,002 - 0,013$), о чем сообщает также ряд авторов (E. Inskeep et al., 1961; C. Hendy, J. Bowman, 1970; R. Vag-Anap et al., 1974; O. Systard, 1974).

Изучая возрастную изменчивость коров, мы установили, что пик рождаемости близнецовых наблюдается у матерей в возрасте 2—5 отелов. Анализ сезонной изменчивости показал, что максимальная частота двоен приходится на март и апрель, а наименьшая — на январь. Такое неравномерное распределение близнецовых вызвано условиями среды, в которых происходило оплодотворение их матерей, и, в частности, влиянием фотопериодизма.

Рассчитанные в двухфакторном иерархическом дисперсионном анализе критерий достоверности влияния разного происхождения коров на частоту исследуемых признаков, а также критерий разнородности не выявили этой достоверной связи (за исключением признаков двойневости в племзаводе «Петровский»). Надо полагать, что популяционная изменчивость исследуемых признаков вызвана почти исключительно влиянием среды и физиологическим состоянием животных.

В настоящее время одной из опасных и наносящих большой экономический ущерб молочному скотоводству болезнью является лейкоз. В последние годы пристальное внимание ученых приковано к генетическим аспектам этого заболевания.

В генетико-математический анализ включались данные по лейкозу 12 641 коровы, происходящей от 132 быков красной датской, черно-пестрой эстонской, остфризской, голландской и черно-пестрой шведской пород (по материалам лаборатории селекции на устойчивость к лейкозу ВИРГЖ). В целях выявления участия генетических факторов в формировании фенотипической изменчивости устойчивости к лейкозу был использован двухфакторный иерархический дисперсионный анализ (табл. 10).

Иерархический дисперсионный анализ лейкоза показывает, что в фенотипической варианссе ($\sigma_p^2 = 0,0819$) изменчивость, вызванная влиянием генетиков, составила 0,0007, а эффектом среды и физиологическим состоянием — 0,0753. Таким образом, основное влияние на возникновение лейкоза

оказывают среда и физиологическое состояние животных. Надо полагать, что эти факторы являются сильнодействующими в создании повышенного иммунитета животных. Относительный вклад генотипов отцов в общую изменчивость признака составил 0,29. Сходные данные о наследуемости заболевания лейкозом, полученные в однофакторном дисперсионном и корреляционном анализах, приведены и в других работах (B. Henricson, H. Olson, 1961; A. Борн, 1970; Т. Виль, Т. Сторожилова, 1974; В. Петухов, 1974 и др.).

Таблица 10

Иерархический дисперсионный анализ лейкоза

Источники вариации	Степень свободы	Варианса	Структура варианса	Компоненты вариансы
Между породами	4	2,385804	$\sigma_e^2 + 95,8 \sigma_S^2 + 2528 \sigma_R^2$	0,0059
Между быками внутри пород	127	0,642434	$\sigma_e^2 + 95,8 \sigma_S^2$	0,0007
Остаток	12509	0,075279	σ_e^2	0,0753

Эффективность отбора животных по полигенным признакам с альтернативной изменчивостью

Если исходить из положения, что методы отбора животных по полигенным признакам с альтернативной изменчивостью те же, что и для количественных физиологических признаков, то эффективность селекции зависит от ряда факторов (наследуемости, точности диагностики признака, интенсивности селекции, числа признаков и интервала между генерациями).

Исследуемые признаки с альтернативной изменчивостью отличаются крайне низкой наследуемостью (за исключением устойчивости к лейкозу). Такие показатели генетического параметра в популяции, надо полагать, объясняются длительным действием естественного отбора, что привело к стабилизации наследственной основы, обеспечивающей формирование плодовитости в биологически оптимальных границах. В связи с этим вырисовывается представление, что нарушение воспроизводительной функции можно рассматривать как одно из проявлений стабилизации оптимальной плодовитости, обеспечивающей нормальный рост и развитие потомства в процессе онтогенеза и способствующей поддержанию гомеостаза по воспроизводительной способности.

Следующей характерной особенностью исследуемых признаков является отсутствие точного и четкого диагноза по степени их устойчивости к заболеваниям или нарушениям

воспроизводительной функции. Поэтому распределить животных по рангам, как это производится по мерным признакам, не представляется возможным. Так, например, если в популяции от 97% коров получают живых телят, то их невозможно селекционировать по резистентности к мертворождаемости или абортам, так как разная степень резистентности находится в скрытом состоянии. При низкой частоте признака селекционный дифференциал (S) будет крайне незначительным. В соответствии с рис. 2 $S = (z : p)\sigma$. Если 3% коров в популяции зарегистрированы с нарушениями воспроизводительной функции, то интенсивность селекции ($i = z : p$) будет 0,07. При $\sigma = 0,20$ селекционный дифференциал равен 0,01. Если исходить, что эффект селекции является функцией селекционного дифференциала и наследуемости, то влияние массового отбора весьма ограничено и может не проявиться.

Следовательно, если осуществлять в практике массовую селекцию при тех генетических и селекционных параметрах, которыми характеризуются изученные нами стада, то заметного эффекта ожидать невозможно. В такой сложной ситуации единственным эффективным методом селекции является отбор производителей по качеству потомства, так как различия в частоте признака в группах полусибсов, имеющих идентичные гены, указывают на роль генетических факторов.

Изучение групп полусибсов по частоте исследуемых признаков позволило выявить существенные различия, вызванные влиянием генотипов быков. Так, средняя частота признаков в разных родственных группах колебалась: по мертворождаемости — 0—0,23, по абортам — 0—0,12, по бесплодию — 0,0—0,20, по двойневости — 0—0,1 и по лейкозу — 0—0,46. Следовательно, эффективность селекции по полигенным признакам с альтернативной изменчивостью во многом определяется генотипами быков. Поэтому при проведении мероприятий по повышению устойчивости к болезням и нарушениям плодовитости необходимо обращать внимание на генотип быков по нежелательным генам.

Выявленные нами закономерности изменчивости и наследуемости позволяют рассчитать минимальное число потомков, необходимое для достоверной оценки генотипа быка по устойчивости к нарушениям воспроизводительной способности. Оно находится в пределах 50—250 потомков. В условиях массового применения искусственного осеменения с использованием глубокохладженной спермы получение такого количества потомков не представляет трудности. В то же время следует иметь в виду, что исследуемые признаки, характеризующиеся незначительной генетической вариацией и низким порогом устойчивости, весьма подвержены влиянию среды. Следовательно, генетическое разнообразие, необходи-

мое для проведения успешной селекции на устойчивость, может существовать в популяции в латентной форме и не выявляться до тех пор, пока не наступят условия для его проявления.

СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ СЕЛЕКЦИОННОЙ ОЦЕНКИ ЖИВОТНЫХ

Ускоренная генотипическая оценка производителей по признакам молочной продуктивности

Существующая генотипическая оценка производителей в молочном скотоводстве, когда их наследственные качества изучаются в зрелом возрасте, приводит к увеличению интервала между генерациями, вследствие чего темпы селекции замедляются. Кроме того, за этот период проходит выбраковка дочерей, что снижает точность и достоверность генотипической оценки производителя. Поэтому внимание многих исследователей приковано к проведению работ, на основе которых можно было бы разработать метод ускоренной оценки животных. Одним из таких ускоренных методов селекционной оценки, позволяющих в короткие сроки определить генотип, является ранняя диагностика селекционируемого признака. Надо думать, что ранняя генотипическая оценка производителей в современных условиях использования метода искусственного осеменения позволит в более короткие сроки изменить генетическую структуру популяции в нужном направлении.

Анализ проведенных по этому вопросу работ свидетельствует, что авторы рекомендуют для ускоренной оценки генотипа быка разные отрезки лактации дочерей, начиная от 70 и кончая 200 днями. Отсюда возникает необходимость определения конкретного отрезка лактации, пригодного для селекции.

Наши данные показывают, что наиболее приемлемым отрезком лактации для предварительной оценки признака молочной продуктивности следует считать первые 100 дней. Этот отрезок лактации имеет следующие преимущества:

- 1) влияние стельности коровы не оказывается на уровне развития и изменчивости признаков;
- 2) молочная продуктивность за 100 первых дней лежит в основе показателя постоянства лактации, характеризующего ее интенсивность;
- 3) в этот период, как правило, браковка коров не проводится.

Характеристика признаков молочной продуктивности за начальный и полный отрезок лактации приведена в табл. 11.

Таблица 11

Характеристика признаков молочной продуктивности за 100 и 300 дней 1-й лактации

Хозяйство	Удой, кг				Молочный жир, кг			
	100 дней		300 дней		100 дней		300 дней	
	$M \pm m$	C_v	$M + m$	C_v	$M + m$	C_v	$M + m$	C_v
«Лесное» .	1826 ± 13	17	4299 ± 34	19	68 ± 0,5	18	167 ± 1,4	19
«Петровский» .	1760 ± 12	16	4175 ± 30	16	62 ± 0,5	17	158 ± 1,2	17
«Торосово» .	1550 ± 9	18	3704 ± 24	21	55 ± 0,3	20	135 ± 0,9	22
«Гомоново» .	1606 ± 10	18	4158 ± 28	20	55 ± 0,4	18	153 ± 1,1	19
«Белогорка» .	1255 ± 14	18	3033 ± 17	18	41 ± 0,5	17	109 ± 0,7	18

Обращает на себя внимание, что изменчивость признаков за исследуемый отрезок и за всю лактацию остается стабильной. Эта закономерность имеет большое значение для разработки ускоренной генотипической оценки. Однако, кроме закономерностей возрастной изменчивости, для обоснования ускоренного метода необходимо выявить связи признака между отрезком и полной лактацией. Полученные высокие значения коэффициентов фенотипической корреляции ($r_p = 0,76—0,89$), свидетельствуют о большой повторяемости селекционируемых признаков. Для генетического обоснования метода ускоренной оценки решающее значение имеет генетическая корреляция, основанная на плейотропном действии генов. Высокие показатели генетических корреляций ($r_g = 0,87—0,98$) указывают, что гены, обуславливающие формирование признака за начальный отрезок лактации, определяют и уровень его развития за всю лактацию. На корреляцию, кроме генотипа, сильное влияние оказывает и среда. При этом средовая корреляция возникает в результате влияния одних и тех же условий среды на начальный отрезок и на всю лактацию, что и обеспечивает высокую фенотипическую связь. При неравномерном кормлении на протяжении всей лактации фенотипическая связь ослабляется и в генотипической оценке производителей могут быть допущены методические ошибки.

Вычисленные коэффициенты наследуемости исследуемых признаков за 100 и 300 дней лактации существенно не различались, что подтверждает вывод об одинаковой доле наследственной изменчивости в развитии признака.

При сравнении методов оценки получены величины ранговых корреляций, которые свидетельствуют о высокой связи оценки быков этими методами. По удою они находятся в пределах 0,813—0,996 и по количеству молочного жира от 0,852 до 0,996 при $P < 0,01$.

Генотипическая оценка быков по воспроизводительной способности

Исходя из того, что возможности массовой селекции по плодовитости ограничены в силу низких генетических параметров, а задача дальнейшего повышения уровня воспроизводительной функции животных в скотоводстве актуальна, представляет большой научный и практический интерес разработка новых методов, основанных на оценке генотипа животных.

Изучение генетики плодовитости затрудняется тем, что этот показатель является сложным признаком, который можно разложить на множество отдельных признаков. В связи с этим представляется вполне актуальной задача выделения отдельных признаков воспроизводительной способности, пригодных для селекции.

Современные достижения научно-технического прогресса в селекции крупного рогатого скота, в частности разработка и внедрение биотехнических методов, одним из которых является искусственное осеменение коров глубокозамороженной спермой быков, позволяют наиболее точно и достоверно оценить генотип даже при крайне низкой наследуемости признака. Так, при $h^2 = 0,03$ можно достигнуть точности оценки генотипа $R = 0,6$, если бык оценивается в среднем по 70 дочерям (R. Baptist, H. Grawert, 1973). При современной технике замораживания, неограниченно долгого хранения спермы быка и организации крупномасштабной селекции получение указанного количества потомков не является проблемой.

В практической селекции важно выявить связи между фенотипическими показателями плодовитости быков и дочерей. Полученные нами в исследуемых стадах ранговые коэффициенты корреляции между критерием плодовитости быков — оплодотворяющей способностью спермы и оплодотворяемостью их дочерей находились в пределах от +0,06 до +0,18. Низкие недостоверные значения коэффициентов ранговой корреляции свидетельствуют о том, что повышение плодовитости скота косвенным путем, т. е. на основании лишь фенотипических показателей спермы быков не дает большого эффекта.

Для надежной оценки генотипа по плодовитости необходимо выбирать такой возраст дочерей, при котором можно наиболее точно выявить наследственные задатки отца. При этом признак не должен зависеть от таких физиологических факторов, какими являются высокий уровень продуктивности и послеродовые осложнения у коров, а предварительная селекция исключается. Генетический анализ плодовитости коров, кроме того, осложняется тем, что время их осеменения

после отела регулируется зоотехническим персоналом. Исходя из этих соображений, мы выбрали в качестве критерия плодовитости оплодотворяемость телок после первого осеменения и индекс осеменения. Проведенный анализ возрастной динамики наследуемости признаков показал, что с возрастом животных этот генетический параметр популяции снижается и после второго отела коров фактически генотипического разнообразия в общей изменчивости признаков не наблюдается. Наиболее полно генетические возможности воспроизводительной функции реализуются у телок, что согласуется с последними генетическими исследованиями по данному вопросу (S. Bach, 1971; S. Schmidt, 1971; F. Pirchner, 1972 и др.). При этом, если ограничиться точностью оценки генотипа при $R = 0,6$, то для достоверной оценки быка нужно иметь около 25—50 дочерей — телок случного возраста.

Разработанный нами метод генотипической оценки быков открывает широкие перспективы более полного использования генетического потенциала популяции в селекционной работе по повышению плодовитости. Так, в исследуемых стадах выявлено достоверное влияние генотипа быков на оплодотворяемость и индекс осеменения дочерей-телок. При этом выделены производители, дочери которых наряду с высокой молочной продуктивностью отличаются хорошей плодовитостью. Отбор таких производителей открывает новые пути селекции по продуктивным и репродуктивным признакам в условиях интенсивного молочного скотоводства. С генетической точки зрения использование подобных производителей позволит поддерживать в высокоселекционном стаде генетико-популяционный гомеостаз, что будет препятствовать наступлению селекционной депрессии по репродуктивным признакам.

Совершенствование контроля молочной продуктивности

Надежность использования параметров, характеризующих генетическую структуру популяции, зависит от точности измерения признака. О точности, с которой может быть оценена молочная продуктивность на основании разной частоты контроля, в зарубежной литературе имеется немало сведений. При этом большинство авторов приходит к выводу, что для надежной оценки лактации четырехнедельный контроль вполне приемлем для проведения селекции молочного скота. В настоящее время в европейских странах с развитым молочным скотоводством контрольный учет молочной продуктивности проводится один раз в месяц. При этом следует иметь в виду, что подконтрольные стада являются племенными и высокопродуктивными. В этих популяциях отчетливо наблюдается генетическое совершенствование признака молочной продуктивности.

Для изучения этого вопроса нами была проведена оценка коров по их молочной продуктивности за 300 дней лактации в совхозах «Заводской», «Гомоново» и в опытном хозяйстве «Белогорка» Северо-Западного НИИСХ. За основу контроля удоя был принят ежедекадный, т. е. общепринятый и ежемесячный учет. Из сравнения средних величин продуктивности выясниено, что ошибки ежемесячного контроля составляет лишь 0,30—1,22 %. Используя таблицу нормального интеграла вероятности, мы определили, что во всех случаях вероятность достоверности разницы между разными оценками признака крайне низкая и составляет 0,3. Доверительные границы выборочных средних ($P < 0,01$) при разных методах контроля незначительно различаются между собой (не более 5%). Коэффициенты корреляции между разными оценками признака оказались высокими и составили 0,98—0,99, что хорошо согласуется с результатами проведенных исследований.

Использование дисперсионного анализа показало, что если молочную продуктивность каждой коровы при ежедекадном контроле принять за стандарт, то случайная изменчивость, вызванная влиянием ежемесячного контроля, составляет лишь 0,2 %. Если освободиться от этой изменчивости, то можно определить коэффициент повторяемости, который составил по изученным стадам 0,97—0,99 %.

Высокая повторяемость молочной продуктивности при разном методе контроля является показателем большой точности и надежности оценки коров при ежемесячном учете продуктивности.

Применяя предлагаемый контроль продуктивности, селекционер при проведении бонитировки в значительной степени освобождается от трудоемких и громоздких подсчетов удоя за лактацию. Снижение частоты контроля имеет особенно большие преимущества в условиях ведения скотоводства на промышленной основе, так как частые измерения индивидуального удоя отрицательно сказываются не только на ритме работы, но и на физиологическом состоянии животных.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СЕЛЕКЦИИ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Взаимодействие генотип \times среда

Исследования по этому разделу выполнены на основе проведенного генетико-математического анализа селекционных записей по молочной продуктивности коров фризской породы, завезенных из Голландии в Сирию. Сирия в отличие от Голландии, где выведена фризская порода, характеризуется в основном континентальным, засушливым и жарким

климатом. В период исследований погодные условия характеризовались следующими среднегодовыми параметрами: температура воздуха 20,1°C, относительная влажность воздуха 48 %, количество осадков 113 мм. В летний засушливый период максимальная температура воздуха достигает 44°C, относительная влажность падает до 0 %.

Молочная продуктивность коров по первой лактации изучалась на протяжении трех генераций. Коровы первых двух генераций находились в Голландии, а третья — разводится в Сирии. Животные последней генерации были завезены в Сирию телками.

Данные по средней молочной продуктивности и ее изменчивости в разных генетико-экологических генерациях приведены в табл. 12.

Таблица 12

Изменчивость молочной продуктивности коров разных генераций

Генера-ция	Страна	<i>n</i>	$M \pm m$	σ	Ипп
I	Голландия . .	87	4316 ± 80	806	2709—7128
II	То же . .	98	4259 ± 71	700	4035—7035
III	Сирия . .	108	3326 ± 38	380	2111—4305

Примечание. Во всех генерациях критерий достоверности высокий при $P < 0,001$.

Небольшие различия между удоями коров первых двух генераций, находившихся в Голландии, оказались в пределах случайной ошибки ($t = 0,1$). В то же время выявленная разница в уровне продуктивности фризских коров разных генетико-экологических генераций (933 кг) была статистически достоверной ($t = 15$).

Обращает на себя внимание, что изменчивость продуктивности значительно ниже у коров III генерации. Причем сдвиг признака происходит в сторону минус-вариантов. Расхождение вариантов столь значительно, что вычисленный коэффициент трансгрессии (T) оказался равным лишь 18 %. Такой показатель трансгрессии свидетельствует о том, что коровы разных генетико-экологических генераций весьма существенно различаются по развитию исследуемого признака.

Таким образом, в условиях жаркого климата Сирии наблюдается достоверное снижение продуктивности и ее изменчивости.

Характерно, что если корреляция молочной продуктивности между двумя генерациями коров, находившихся в одинаковых экологических условиях положительна ($r = 0,4 \pm$

$\pm 0,08$), то в новой среде направление и величина связи изменяются. Так, взаимосвязь между удоями матерей и дочерей, выращенных в разных экологических зонах, оказалась отрицательной ($r = -0,2 \pm 0,09$) при достоверности первого порога.

Аналогичную картину показывает и ранговая корреляция. Наши данные свидетельствуют о том, что изменение рангов коров приводит к нарушению корреляции признака между разными генетико-экологическими генерациями коров.

Из анализа корреляционных и регрессионных закономерностей можно прийти к выводу, что наиболее существенно выявляется взаимодействие генетики \times среды у животных с высокими задатками продуктивности, у которых в новых экологических условиях резко уменьшается удой. Такое неодинаковое проявление физиологического признака можно объяснить изменением типа реакции животных на условия среды, который определяется условиями экогенеза популяции и отбором.

Была проанализирована динамика наследуемости признака. Коэффициент наследуемости удоя в новой генетико-экологической генерации снизился более чем в шесть раз по сравнению с исходной популяцией и составил лишь 0,03.

Используя селекционно-генетические параметры, мы определили ожидаемый ответ на отбор. Расчеты показали, что селекционный дифференциал в генетико-экологической генерации снизился на 112 кг молока (или в 1,8 раза), а селекционный эффект меньше в 12 раз по сравнению с исходной генерацией.

Таким образом, в условиях жаркого климата отбор физических коров, основанный на происхождении и оценке признака у исходных коров, является малоэффективным средством повышения молочной продуктивности. Напрашивается вывод, что в такой среде целесообразно разводить наиболее приспособленных животных, обладающих высокоадаптивными и высокопродуктивными качествами.

В то же время низкая наследуемость исследуемого признака при высокой средовой вариансне свидетельствует о больших резервах увеличения удоя путем улучшения условий среды.

Надо полагать, что эффективность отбора значительно повышается, если его направление совпадает с фенотипическими реакциями организма на аналогичные изменения среды. Этим самым мы подчеркиваем роль отбора, направление которого определяется средой, осуществляющей под контролем генов формирование признаков, на изменение генетической структуры популяции.

Биологическое, хозяйственное и селекционное значение местных и заводных пород скота в Монголии

Скотоводство Монголии представлено в основном малопродуктивной местной породой, которая при примитивных методах разведения не может удовлетворить возрастающие потребности страны и населения в продуктах питания. Так, молочная продуктивность коров за лактацию составляет 600—800 кг. Средняя масса взрослых коров разных районов варьирует в пределах 279—303 кг, а быков-производителей—360—450 кг.

Однако местная порода обладает специфическими биологическими свойствами и значительным резервом генов, что открывает большие возможности для селекции в неблагоприятных условиях среды.

Формирование монгольской породы происходило в условиях резко континентального климата с характерными для него высокими температурами в летний период, низкими—зимой, при круглогодовом пастбищном содержании. Монгольский скот имеет древнее происхождение—от 5 до 10 тыс. лет до н. э. (Е. Богданов, 1913; Н. Колесник, 1936; И. Дюрст, 1936), что свидетельствует о ранних исторических этапах его доместикации. Таким образом, монгольский скот представляет собой одну из древнейших пород Азии, породообразование которой протекало очень медленно, вследствие чего она характеризуется ярко выраженным адаптивными свойствами. Многовековой жесткий естественный отбор в экстремальных условиях, стабилизирующий генетическую структуру популяции, привел к тому, что исключительная приспособленность организма и неприхотливость стали наследственными, т. е. присущими этой породе, и они являются одним из ценных биологических качеств монгольского скота.

В отличие от заводских пород скота, у которых отсутствует строгая сезонность физиологических функций, в неблагоприятных условиях проявление многих жизненно важных свойств животных местной породы носит ярко выраженный сезонный характер. Так, в зимне-весенний период воспроизводительная способность затухает, прекращается лактационная функция и у животных замедляется развитие, они резко снижают массу. Приспособительный смысл такого биологического свойства местных животных вполне понятен, так как оно обеспечивает сохранение популяции в экстремальных условиях. Выход за пределы биологической приспособленности был бы губителен для популяции. В летне-осенний период такие физиологические функции, как воспроизводительная и лактационная, восстанавливаются, а животные интенсивно развиваются.

Таким образом, в организме местных животных наблюдаются как периоды максимальной реализации морфофункциональной системы, так и периоды понижения ее деятельности, связанные с неблагоприятными экологическими условиями. Такие особенности монгольского скота, следовательно, носят циклический характер и могут быть названы биоритмикой сезонных периодических явлений и изменений животных. Причем биоритмика, надо полагать, сохраняется в неблагоприятных условиях среды при круглогодичном пастбищном содержании животных.

Одной из характерных форм приспособления монгольского скота к сезонным условиям среды является отложение жира в организме, что следует считать адаптивной функцией, так как этот признак в экстремальных условиях среды имеет жизненно важное значение. Биологическая способность монгольского скота накапливать жир привела к качественному улучшению мяса. Монгольский скот отличается хорошими мясогубыми качествами, т. е. признаком, присущим мясным породам. В связи с этим следует отметить, что араты, проводя массовый отбор, большое значение придавали мясной продуктивности и это в сочетании с естественным отбором способствовало формированию скота мясного направления. На наш взгляд, направление естественного и искусственного отбора монгольского скота тесно связано с формированием его биологических и хозяйственных признаков.

На основании литературных данных, экспедиционных обследований, проведения измерений изучено телосложение животных и составлено полное представление об экстерьере и мясных формах монгольского скота.

Акклиматизация завезенных пород. Биологической основой акклиматизации является свойство организмов изменяться (адаптироваться) под воздействием среды приспособительно к новым условиям жизни. Разные породы отличаются неодинаковой акклиматационной способностью, которая, как любое биологическое свойство животных, определяется наследственностью (генотипом) и условиями, в которых формировалась порода (экогенезом).

Специальных работ по акклиматизации импортных пород в условиях МНР не имеется. Поэтому собранные нами материалы могут сыграть известную роль в разработке методов селекции. С этой целью проанализирован имеющийся и полученный автором материал и определены перспективы селекционной работы с основными импортными породами. В диссертации представлены материалы по акклиматизации казахской белоголовой, симментальской, алатауской и болгарской бурой пород.

В отобранных хозяйствах МНР выявлена удовлетворительная способность акклиматизации этих пород. Вместе с тем мы пришли к выводу, что успех акклиматизации завезенных пород обусловлен условиями экогенеза и экотипами той или иной популяции, а также условиями среды, в которых должны реализоваться генотипы. Наилучшей акклиматационной способностью обладает казахская белоголовая порода, что объясняется сходными условиями ее экогенеза.

Так, в госхозе «Онон» при экспедиционном обследовании средняя масса коров составила 501 ± 5 кг при $\sigma = 68$ кг. Анализ распределения коров по развитию этого главного признака мясного скота показал, что свыше 83% коров соответствует стандарту племенного класса, утвержденного в СССР для мясных пород. Уместно заметить, что средняя масса коров, записанных в I том ГПК казахской белоголовой породы, равна 517 кг. По показателям промеров коровы, выращенные в условиях круглогодового пастбищного содержания, не отличаются от коров племенных совхозов Казахстана, записанных в I и II том ГПК.

Как известно, мясная продуктивность оценивается также способностью животных давать высокую среднесуточную массу при наименьших затратах корма. В целях изучения роста молодняка научным сотрудником Ж. Гомбодорж при нашей консультации был поставлен эксперимент, в котором телята выращивались на полном подсосе без подкормки. За период опыта среднесуточная масса у телок составила 690 г. и у бычков 765 г (табл. 13).

Масса подопытных животных в 6 мес колебалась в пределах 117—213 кг. У отдельных животных среднесуточная масса составила около 1 кг. Высокие темпы роста молодняка свидетельствуют о больших потенциальных возможностях казахской белоголовой породы в условиях МНР.

Таблица 13
Динамика веса телят казахской белоголовой породы

Пол телят	Масса телят, кг в возрасте			Среднесуточный привес, г
	при рождении	3 мес.	6 мес.	
Телочки . . .	$28,7 \pm 0,1$	$81,1 \pm 2,3$	$153,4 \pm 4,4$	690
Бычки . . .	$29,4 \pm 0,9$	$88,8 \pm 3,6$	$167,0 \pm 5,2$	765

Методы селекции локальных пород

Во многих странах мира, особенно в развивающихся, происходит процесс вытеснения местных популяций скота завод-

скими породами, происходящими из других экологических зон, что приводит к обеднению мирового генофонда и исчезновению ценных генов. Изучение локальных пород, их сохранение и совершенствование имеет существенное значение для теории доместикации и эволюции животных. При разработке методов селекции локальных пород мы исходим из двух моментов:

а) локальные породы различаются по генотипу, т. е. по врожденной способности заселять различные экологические зоны;

б) генотип определяет норму реакции животных при всех возможных условиях среды.

На примере монгольского скота показано, что местные породы — это подгруппы, возникающие в пределах одного вида в разных производственных и естественно-природных условиях. Репродуктивная многовековая изоляция местных пород и отбор приспособленных животных к специфическим условиям среды — все это создает различия между породами. Генетическая эволюция таких пород — это медленный процесс: сотни генераций могут понадобиться для того, чтобы биологические различия стали заметными, породными.

Вместе с тем проявление генотипа местной породы зависит от условий среды. Чтобы показать роль среды в выявлении наследственных задатков, в 1965 г. при нашей консультации и непосредственном участии совместно с научными работниками Ж. Гомбодорж и Д. Гончиг был проведен опыт по выращиванию телят монгольской породы на полном подсосе до 7–8 мес. Анализ динамики развития молодняка показал, что подопытные животные по своей массе в годовалом возрасте превосходили в 1,9 раза сверстников, выращенных традиционным методом — подсосно-поддойным. Отдельные животные по развитию соответствовали требованиям, предъявляемым к племенным животным специализированных мясных пород. Результаты опыта позволяют утверждать, что в местной популяции имеются скрытые генетические резервы повышения мясной продуктивности. Дальнейшее выявление и использование генетических резервов представляет эффективный метод селекции.

Монголия характеризуется разнообразными природно-климатическими зонами, вследствие чего действие естественного отбора было различным в изменении генетической структуры. Поэтому проблема использования внутрипородной изменчивости локальной породы является важной задачей селекции.

Нашей задачей являлось изучение эколого-генетической структуры местного скота, под которой мы понимаем наличие в породе, имеющей размещение в разных природных зо-

нах, отдельных изолированных популяций, отличающихся эколого-генетическими особенностями, адаптивными и продуктивными признаками животных. В этих целях были обследованы две популяции, находящиеся в изоляции в контрастных природно-климатических зонах — высокогорной (Мурэн) и степной (Халхин-Гол). Для изучения развития животных и их мясной продуктивности было произведено взвешивание взрослых коров. Наблюдения показали, что разница в массе коров составила выше 100 кг ($P < 0,001$) в пользу коров халхин-гольской популяции, что дает основание полагать о существовании в породе разных генетико-экологических популяций. Изучение изменчивости позволило получить не только экологическую характеристику признака, но и особенно его селекционную характеристику, так как эффект селекции прямопропорционален степени изменчивости. Следовательно, изучение эколого-генетической структуры местной породы позволяет выявить наиболее ценные для селекции популяции.

Эффективным методом улучшения хозяйствственно-полезных признаков монгольского скота является межпородное скрещивание. Такое скрещивание представляет и теоретический интерес, так как позволяет решить ряд генетических вопросов, в частности вопрос о наследовании различных признаков в неблагоприятных экологических условиях.

В диссертации приведены данные по скрещиванию монгольского скота с казахской белоголовой породой. Этот вариант скрещивания для развития мясного скотоводства имеет исключительно важное значение.

Изучение наследования массы молодняка и коров, а также экстерьерных признаков монгольской и казахской белоголовой пород и их помесей позволило выявить закономерность промежуточного наследования, что соответствует современным взглядам об аддитивном наследовании количественных признаков. По исследуемым признакам помесные животные 1-й генерации превосходили местных животных. Следовательно, использование казахской белоголовой породы для улучшения признаков мясной продуктивности монгольской породы является эффективным приемом.

Если рассматривать результаты скрещивания с генетической точки зрения, то можно сделать вывод, что местный скот и казахская белоголовая порода, выведенная на базе скрещивания казахского и калмыцкого скота (входящие в общую краинологическую группу *Bos tigrano-mongolicus*) с герефордами в сходных с Монголией экологических условиях, имеют общие аллели по локусам, определяющим признаки мясной продуктивности, но в разных концентрациях. Промежуточное наследование признаков свидетельствует о том, что доминантные гены различных аллельных пар дают суммар-

ный эффект при их одновременном действии, что характеризует внутриаллельное взаимодействие генов, обуславливающее аддитивный тип наследования.

Проведенный анализ скрещивания открывает новые пути дальнейшего совершенствования монгольского скота.

Селекционная работа с породой шами в условиях жаркого климата Сирии. Среди местных пород скота арабских стран выделяется молочной продуктивностью, приспособленностью к жаркому климату, устойчивостью к тропическим болезням порода шами или дамасский скот. Несмотря на ценные хозяйствственно-полезные и биологические признаки в научной литературе имеются весьма скучные данные по характеристике этой породы.

Между тем, в современных социально-экономических условиях развития стран Ближнего Востока шами должна привлечь самое пристальное внимание специалистов. Следует отметить, что порода шами сформировалась в начале нашей эры в условиях культурного высоконтенсивного поливного земледелия, где основной кормовой культурой являлась люцерна, произрастающая почти круглый год.

В отличие от большинства местных пород, характеризующихся универсальной продуктивностью, шами благодаря длительной односторонней селекции представляет сложившуюся породу, хорошо выраженного молочного типа, о чем свидетельствуют также наши наблюдения (визуальная оценка, анализ экстерьерных промеров и индексов телосложения). Живая масса коров колеблется в пределах 350—500 кг. Обработанные нами материалы официального контроля удоев свидетельствуют о сравнительно высоком уровне молочной продуктивности коров (табл. 14).

Таблица 14

Молочная продуктивность коров породы шами

Лактация	Продолжительность лактации, дни	Удой, кг	Жирность молока, %	Молочный жир, кг
1-я . . .	215	2302	3,87	89,1
2-я . . .	237	2664	3,91	104,2
3-я . . .	253	3085	3,88	119,7

Если принять во внимание укороченную лактацию (7—8 мес), то следует признать, что коровы шами отличаются вполне удовлетворительным уровнем молочной продуктивности. Так, наивысший удой зарегистрирован у коровы № 3535, от которой за 4-ю лактацию получено 5239 кг молока с 3,80% жира.

Однако для успешной селекционной работы нужно выявить разнообразие признака. Рассчитанный коэффициент изменчивости удоя составил $C_v = 25\%$, что указывает на возможность эффективного проведения внутрипородной селекции. Коэффициент повторяемости удоя, выявленный на основе внутриклассовой корреляции в дисперсионном анализе, имел значение 0,375. Такое значение показателя генетической структуры популяции указывает на достаточное генотипическое разнообразие и эффективность раннего отбора коров. Надо думать, что в условиях жаркого климата Сирии уровень молочной продуктивности связан с приспособительными признаками к высокой температуре, формировавшимися на протяжении многих генераций. Такие ценные качества шами в экстремальных условиях среды необходимо сохранять и в дальнейшей работе с этой породой.

Приведенные материалы показывают, что дамасский скот, отличающийся высоким генетическим потенциалом молочной продуктивности и жирномолочности, можно отнести к породам молочного направления.

Наиболее ценной популяцией породы шами, в которой можно достоверно выявить желательные генотипы, следует считать популяцию в орошаемом районе Дамасской Гуты, где коровы отличаются высокой молочной продуктивностью. Таким образом, выбор исходного материала с учетом экологогенетических принципов явится основой, благодаря которой можно эффективнее проводить селекцию в породе шами.

ВЫВОДЫ

1. Данна классификация 9 признаков по степени их изменчивости. Наименьшей вариабельностью характеризуются признаки продолжительности стельности и содержания жира в молоке, сильной вариацией — индекс осеменения и сервис-период. Признаки удоя, молочного жира, межотельного периода, массы при рождении и возраста при 1-м отеле занимают промежуточное положение.

2. Проведено сравнение основных методов определения наследуемости признаков с непрерывной изменчивостью. В селекционных стадах наиболее эффективным методом определения коэффициента наследуемости признаков, ограниченных полом, следует считать комбинированный ковариационный анализ, позволяющий использовать генетическую информацию отцов и матерей. Наследуемость удоя и молочного жира в исследуемых хозяйствах колебалась от 0,18 до 0,44, содержания жира в молоке — от 0,24 до 0,78. Величина наследуемости признаков воспроизводительной способности составила в среднем 0,1.

3. Показатели повторяемости удоя и молочного жира, рассчитанные на основе внутриклассовой корреляции, варьировали от 0,27 до 0,49, жирномолочности — от 0,46 до 0,55. Все признаки воспроизводительной функции характеризуются крайне низким параметром генетической структуры популяций — коэффициентом повторяемости.

Полученные высокие показатели повторяемости морфо-физиологических билатеральных признаков молочной железы указывают на возможность высокой эффективности массовой селекции по исследуемым признакам коров в условиях производства молока на промышленной основе.

4. Выявленная отрицательная взаимосвязь между молочной продуктивностью и воспроизводительной способностью коров свидетельствует о неблагоприятном влиянии высокого уровня удоя на плодовитость, что в крайних случаях может привести к нарушению генетического гомеостаза. Поэтому воспроизведение в условиях интенсивного ведения молочного скотоводства требует исключительно большого напряжения генетико-физиологических резервов организма.

5. Установлено, что наследственная изменчивость селекционируемых признаков, основанная на аддитивном действии генов, следует в направлении отбора. Степень фенотипической изменчивости этих признаков в дочерней генерации не зависит от интенсивности отбора матерей. В процессе смены генераций и селекции уровень развития и изменчивость признаков воспроизводительной функции остаются относительно стабильными, что характеризует их генетическую устойчивость.

6. Данна генетическая характеристика полигенных признаков с альтернативной изменчивостью — бесплодия, мертворождаемости, абортов, двойневости и лейкоза. Показано, что они характеризуются низкой частотой, средней степенью изменчивости и крайне низкой наследуемостью. Выявленные физиологические и средовые факторы позволяют управлять плодовитостью коров в процессе их индивидуальной жизни.

7. Обсуждены методы отбора животных по полигенным признакам с альтернативной изменчивостью. Обосновано, что единственно эффективным методом селекции является отбор производителей по степени устойчивости их потомков к болезням и нарушениям воспроизводительной функции.

8. Показана эффективность и надежность метода ускоренной генотипической оценки производителей и предварительного их отбора по укороченному отрезку лактации дочерей.

9. Проанализирована возрастная динамика наследуемости воспроизводительной функции и выделены отдельные ее признаки, пригодные для селекции. Установлен достоверный вклад наследственной компоненты в формировании оплодо-

творяемости и индекса осеменения у телок, а также разработан метод ранней генотипической оценки быков по воспроизводительной способности.

10. В условиях жаркого климата Сирии установлено взаимодействие генотипа фризских коров второй генетико-экологической генерации со средой. Это приводит к существенному уменьшению уровня продуктивности, изменчивости и наследуемости, что снижает эффект селекции.

11. Данна характеристика биологических и хозяйственных признаков местных популяций, а также рассмотрены вопросы акклиматизации импортных пород в неблагоприятных экологических условиях Монголии и Сирии.

12. Проанализированы результаты скрещивания монгольского скота с казахской белоголовой породой. Высказано предположение, что эти породы имеют общие аллели по локусам, определяющим формирование признаков мясной продуктивности, но находящимся в разных концентрациях. Внутриалльное взаимодействие генов при скрещивании обуславливает аддитивный тип наследования признаков.

13. Обсуждены принципы селекции локальных пород в условиях Монголии и Сирии. Показано значение изучения эколого-генетической структуры местной породы в неблагоприятных экологических условиях и ее использование в селекционном процессе.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ

1. Методы определения генетических параметров, изложенные в диссертации, следует использовать в племенных стадах для составления селекционных программ и оценки племенной ценности животных.

2. Разработанный и проверенный в ведущих племенных стадах черно-пестрой породы метод генетического анализа признаков с альтернативной изменчивостью рекомендуется применять в целях повышения плодовитости животных и выведения резистентных генотипов быков.

3. Для повышения эффективности селекционной работы в неблагоприятных экологических условиях необходимо изучать эколого-генетическую структуру местных пород, имеющих широкий ареал распространения.

4. В селекции молочного скота широко использовать методы ранней генотипической оценки по продуктивным и репродуктивным признакам.

5. В связи с расширением масштабов завода племенных животных и спермы производителей как из разных экологических зон нашей страны, так и из отдельных стран и континентов необходимо учитывать взаимодействие генотип X среда и в соответствии с этим проводить селекционную работу.

По теме диссертации опубликованы следующие основные работы:

1. Ускоренная оценка животных по начальным отрезкам лактации. — Сб. научных трудов СЗНИИСХ, вып. 6. Ленинград, 1963; 0,6 печ. листа.
2. О контроле молочной продуктивности коров на фермах. — Сб. научно-технической информации СЗНИИСХ. «Наука сельскохозяйственному производству». Ленинград, 1964; 0,5 печ. листа.
3. Изменчивость и повторяемость молочной продуктивности коров при разных методах контроля. — Сб. «Наука сельскохозяйственному производству». Ленинград, 1969; 0,3 печ. листа.
4. Акклиматизация казахской белоголовой породы скота в условиях Монголии. 11 конференция молодых ученых по генетике и разведению с.-х. животных. Ленинград, 1970; 0,4 печ. листа (в соавторстве).
5. К вопросу о наследуемости и изменчивости оплодотворяемости телок. — Сб. «Наука сельскохозяйственному производству», вып. 4. Ленинград, 1971; 0,3 печ. листа.
6. Влияние отбора на изменчивость, наследуемость и улучшение экономически важных признаков молочного скота. — Сб. трудов ВНИИРГЖ «Генетические основы селекции молочного скота», вып. 18. Ленинград, 1972; 0,6 печ. листа.
7. Методы определения племенной ценности быков. — Сб. научных трудов СЗНИИСХ, вып. 22. Ленинград, 1972; 0,7 печ. листа.
8. Оценка наследуемости и повторяемости количественных признаков молочного скота. — Сб. научных трудов СЗНИИСХ, вып. 22. Ленинград, 1972; 0,5 печ. листа.
9. Характеристика основных методов определения генетических параметров. — Сб. научных трудов СЗНИИСХ, вып. 22. Ленинград, 1972; 0,3 печ. листа.
10. Метод оценки повторяемости связи признаков. — Сб. трудов ВНИИРГЖ «Новое в разведении и генетике с.-х. животных», вып. 19. Ленинград, 1973; 0,4 печ. листа.
11. Использование иерархического и ковариационного анализа в селекционно-генетической работе с молочным скотом. — Сб. трудов ВНИИРГЖ «Новое в разведении и генетике с.-х. животных», вып. 20. Ленинград, 1973; 0,4 печ. листа.
12. Селекционно-генетическая оценка воспроизводительной способности молочного скота. — Сб. трудов ВНИИРГЖ «Новое в разведении и генетике с.-х. животных», вып. 20. Ленинград, 1973; 0,5 печ. листа (в соавторстве).
13. Методические рекомендации по применению селекционно-генетических параметров в племенной работе. Ленинград, 1974; 5,0 печ. листов (в соавторстве).
14. Генетические аспекты воспроизводительной функции у молочного скота. Тезисы Всесоюзной конференции «Зооветеринарные мероприятия при воспроизведении с.-х. животных в условиях интенсивного животноводства». Москва, 1974; 0,1 печ. листа.
15. Генетический анализ признаков с альтернативной изменчивостью в популяциях молочного скота. Тезисы докладов Межреспубликанской конференции «Использование генетических параметров и методов в селекции с.-х. животных». Жодино, 1974; 0,2 печ. листа.
16. Анализ генетической структуры стада племзавода «Лесное» по признакам воспроизводительной способности. Тезисы докладов Межреспубликанской конференции «Использование генетических параметров и методов в селекции с.-х. животных». Жодино, 1974; 0,2 печ. листа (в соавторстве).
17. Основы крупномасштабной селекции в молочном скотоводстве. — Сб. научных трудов ВНИИРГЖ, вып. 21. Ленинград, 1974; 0,8 печ. листа (в соавторстве).

18. Наследуемость и изменчивость билатеральных признаков в условиях промышленной эксплуатации коров. — Сб. научных трудов ВНИИРГЖ, вып. 21. Ленинград, 1974; 0,4 печ. листа (в соавторстве).

19. Взаимосвязь молочной продуктивности с плодовитостью коров и ее значение для селекции. — Сб. научных трудов ВНИИРГЖ «Генетические и физиологобиохимические основы селекции животных», вып. 22. Ленинград, 1975; 0,4 печ. листа (в соавторстве).

20. Генетические аспекты нарушений воспроизводительной функции молочного скота. Тезисы докладов Республиканского научного совещания по генетике и селекции с.-х. животных. Алма-Ата, 1975; 0,2 печ. листа.

21. Селекционно-генетическая характеристика многоплодия коров. Бюллетень ВНИИРГЖ, вып. 11. Ленинград, 1975; 0,3 печ. листа.

22. Сравнительная характеристика основных методов селекции молочного скота. Бюллетень ВНИИРГЖ, вып. 11. Ленинград, 1975; 0,3 печ. листа (в соавторстве).

Список научных трудов, опубликованных в центральных и зарубежных изданиях

23. Методы ускоренной оценки животных. Ж. «Животноводство», № 3, 1963; 0,5 печ. листа.

24. Новое в контроле молочной продуктивности. Ж. «Молочное и мясное скотоводство», № 3, 1964; 0,3 печ. листа.

25. Методы ускоренной оценки животных в молочном скотоводстве. Ж. «Животноводство», № 7. Болгария (на болгарском языке), 1964; 0,4 печ. листа.

26. Мясное и молочное скотоводство Монголии. Ж. «Молочное и мясное скотоводство», № 7, 1965; 0,2 печ. листа.

27. Теоретические основы и практические приемы селекции монгольского скота. Известия Академии наук МНР, № 4. Улан-Батор (на монгольском языке), 1965; 1,0 печ. лист (в соавторстве).

28. Направления селекционно-племенной работы в скотоводстве Монголии. Международный сельскохозяйственный журнал, № 5, 1966; 0,6 печ. листа (в соавторстве).

29. Селекционная работа в монгольском скотоводстве. Ж. «Сельское хозяйство за рубежом», № 10, 1966; 0,2 печ. листа.

30. Изменчивость и наследуемость молочной продуктивности при разной генетической оценке животных. МОИП, «Биология», № 6, 1966; 0,5 печ. листа.

31. Характер наследования и изменчивость живого веса телят. Ж. «Животноводство», № 12, 1966; 0,5 печ. листа.

32. Бурая болгарская порода скота и ее использование в условиях МНР. Труды института животноводства АН МНР, № 14. Улан-Батор (на монгольском языке), 1966; 2,0 печ. листа.

33. Изменчивость и наследуемость показателей продуктивности при разной генетической оценке животных. Ж. «Генетика», № 3, 1967; 0,5 печ. листа.

34. Состояние и перспективы развития скотоводства Сирии. Ж. «Животноводство», № 10, 1967; 0,8 печ. листа.

35. Болгарского кафяго говеда в Монголскоте Народна Республика. Ж. «Животноводство», № 12. Болгария (на болгарском языке), 1967; 0,4 печ. листа.

36. Порода скота шами и ее значение для скотоводства стран Ближнего Востока. Ж. «Сельское хозяйство за рубежом», № 7, 1968; 0,4 печ. листа.

37. Применение популяционной генетики в селекции животных. Ж. «Животноводство», № 4, 1968; 0,6 печ. листа.

38. Влияние среды на изменчивость и наследуемость молочной продуктивности. Ж. «Генетика», № 11, 1968; 0,8 печ. листа.

39. Скотоводство Сирии. Ж. «Молочное и мясное скотоводство», № 11, 1968; 0,2 печ. листа.
40. Прогнозирование продуктивности. Ж. «Молочное и мясное скотоводство», № 5, 1969; 0,4 печ. листа.
41. Совместный труд ученых ГДР и ЧССР (рецензия на книгу). Ж. «Животноводство», № 4, 1970; 0,5 печ. листа.
42. Взаимосвязь между размерами вымени и молочной продуктивностью коров. Ж. «Молочное и мясное скотоводство», № 12, 1970; 0,3 печ. листа.
43. Наследуемость оплодотворяемости у телок. Ж. «Сельскохозяйственная биология», № 3, 1971; 0,4 печ. листа.
44. К методике определения генетических параметров в популяциях молочного скота. 11 съезд ВОГиС. Тезисы докладов. «Наука», М., 1972; 0,1 печ. листа.
45. 11 съезд генетиков и селекционеров. Ж. «Молочное и мясное скотоводство», № 4, 1972, 0,2 печ. листа.
46. Сравнительная оценка разных методов определения коэффициента наследуемости у молочного скота. Ж. «Генетика», № 3, 1973, 0,6 печ. листа.
47. Генетический анализ бесплодия телок. Ж. «Генетика», № 4, 1974; 0,6 печ. листа.
48. Селекционно-генетическая характеристика признаков с альтернативной изменчивостью. Ж. «Животноводство», № 9, 1974; 0,4 печ. листа.
49. Современное состояние и перспективы развития швейцкой породы. Ж. «Сельское хозяйство за рубежом», № 1, 1975; 0,4 печ. листа.
50. Некоторые генетические аспекты воспроизводительной функции молочного скота. Ж. «Генетика», № 6, 1975; 0,7 печ. листа (в соавторстве).
51. Селекция скота по воспроизводительной способности. Россельхозиздат. М., 1975; 8 печ. листов (в соавторстве).
52. Сохранить генофонд местного скота в Сирии. Ж. «Молочное и мясное скотоводство», № 12, 1975; 0,4 печ. листа (в соавторстве).
53. Генетическая характеристика многоплодия коров и ее селекционное значение. Ж. «Генетика», № 8, 1976; 0,6 печ. листа (в соавторстве).

Сдано в набор 20/VII 1976 г. Подписано к печати 2/VIII 1976 г.
Формат бум. 60×90¹/₁₆. Объем 2³/₄ печ. л. Тираж 100 экз. Зак. 1366.
Бесплатно.

Типография № 6 Управления издательств, полиграфии и книжной торговли
Ленгорисполкома
197022, Ленинград, ул. проф. Попова, 7