

Г. А. СТАКАН

ЗНАЧЕНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯЦИЙ МЕЖДУ ПРИЗНАКАМИ В ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЕ С ТОНКОРУННЫМИ ОВЦАМИ*

Коррелятивные зависимости в развитии признаков организма имеют исключительно большое значение для решения целого ряда вопросов методики селекции сельскохозяйственных животных.

Представление о зависимостях между формой, строением органов и их функций служило теоретическим фундаментом, основанием многих разделов нашей зоотехнической науки. Учение об экстерьере, конституции, о росте и развитии животных покоится на знаниях об организме как целостной системе, целостность, устойчивость которой поддерживается исторически сложившимися корреляциями между частями скелета, органами, тканями и признаками.

Познание зависимостей между признаками имеет большое значение для селекционно-племенной работы, так как эти зависимости связаны с показателями продуктивности и могут быть использованы в целях отбора и создания животных желаемых типов. Деятельность большинства селекционеров и была направлена к тому, чтобы, используя подмечаемые корреляции между различными особенностями и селекционируемыми признаками, добиваясь наилучшего их сочетания, получать наиболее продуктивные типы животных.

Представление зоотехников о корреляциях, о взаимозависимом развитии одних признаков от других заимствованы и развивались под влиянием развития общей проблемы корреляции в биологии. Биология, особенно эмбриология, накопила богатейший материал, показывающий, что организм представляет собой сложившуюся в процессе эволюции единую самоуправляемую систему, что отдельные части организма, органы, ткани, признаки находятся во взаимной связи друг с другом. Огромный вклад в развитие учения о корреляциях внес Дарвин, сформулировавший закон о соотносительной (коррелятивной) изменчивости. Им впервые была подчеркнута роль отбора в перестройке сложившихся соотношений в эволюции.

Идеи Дарвина о соотносительной изменчивости признаков в онтогенезе и филогенезе и роли отбора в их перестройке были развиты русскими биологами и зоотехниками — Северцовым, Шмальгаузенем, Ивановым, Богдановым, Васиным, Беляевым, Глембоцким, Паниным и др.

* Текст доклада, прочитанного на конференции армянского отделения ВОГИС, посвященной 100-летию со дня рождения В. И. Ленина.

А. К. Шмальгаузен, обобщая накопившиеся данные механики развития, генетики и свои исследования в области феногенетики, указывает, что корреляции формируются в процессе индивидуального развития, являются результатом длительной истории и что отбор может перестраивать и закреплять вновь возникающие связи.

При селекции тонкорунных овец больше, чем с другими видами сельскохозяйственных животных приходится иметь в виду целый ряд самых разнообразных хозяйственно-полезных признаков, влияющих на качество и количество продуцируемой шерсти. В процессе одомашнивания и совершенствования у тонкорунных овец сложились определенные взаимоотношения, взаимосвязи между отдельными системами, органами и признаками. Исследованиями многих авторов установлено, что густота, длина, тонина шерсти коррелируют со складчатостью кожи, живым весом, настригом шерсти и другими особенностями животных. Однако степень сочетаемости всех этих свойств и признаков у различных пород различна.

На основании изученных соотношений костяка, кожи, мышц, пищеварительных и других внутренних органов различного направления овец проф. Кулешовым разработана схема соотносительного развития частей тела у овец различных хозяйственных типов: так, например, у шерстных овец в сильной мере развиты кожа и костяк; у мясных — мышечная ткань и подкожная клетчатка, у молочных — пищеварительные органы. В основе этих схем, а также разработанной проф. Кулешовым и дополненной М. Ф. Ивановым классификации конституциональных типов, покоится именно Дарвиновский биологический закон корреляции или закон соотносительного развития частей целостного организма. При селекции тонкорунных овец больше, чем других видов сельскохозяйственных животных приходится иметь в виду целый ряд самых разнообразных хозяйственно-полезных признаков, влияющих на качество и количество шерстной продуктивности. Поэтому вопрос о корреляциях в овцеводстве имел в свое время особую остроту.

Большинство заграничных исследователей (Шмидт, Шпотель, Крснахер, Ландауэр, Робертс), основываясь на законе компенсации Гет и Сент-Илера, считали невозможным сочетать в одном животном такие качества, как крупный вес, длинную, тонкую шерсть. Лишь усилиями советских ученых и селекционеров было опровергнуто это одностороннее мнение. В практическом плане достаточно убедительным для положительного решения вопроса о возможности перестроек зависимостей и сочетание желаемых качеств в одном животном является создание таких высокопродуктивных шерстно-мясного направления пород овец, как алтайская, асканийская, кавказская, отдельные представители которых достигают, например, 135—140 кг живого веса и дают до 22—25 кг шерсти, а матки — до 90 кг и 13 кг тонкой благородной шерсти.

В селекционно-зоотехническом плане проф. Богдановым, одним из первых, было высказано предположение о возможности перестройки у сельскохозяйственных животных исторически сложившихся корреляций

под влиянием отбора и подбора. В своей работе «Типы телосложения с/х животных и человека и их значение» он писал: «Указываю, кроме того, на очевидную возможность сломать в случае необходимости даже и очень крепкие устойчивые соотношения и на наиболее подходящий для этого метод-подбор» (Богданов, 1923 г., стр. 143). Проф. Васин показал, что ряд неблагоприятных корреляций между различными признаками шерстной продуктивности сложились исторически как приспособление организма к определенным условиям среды, и путем селекции подобные связи можно значительно изменять. Чрезвычайно важную для селекции закономерность установил проф. Панин — чем меньше статистическая зависимость между селекционируемыми признаками, тем успешнее протекает племенная работа и отбор в стаде. Панин приходит к заключению, что признаки и их функции у сельскохозяйственных животных находятся в зависимости друг от друга, но вместе с тем им свойственна некоторая самостоятельность, благодаря которой они могут в онтогенезе сочетаться в различных выражениях.

Перестройка соотношений в развитии признаков целостных организмов составляет основу эволюции всех органических форм, в том числе и домашних животных — это отмечалось еще Дарвиным. Однако прямых, экспериментальных доказательств было весьма мало.

Учение о коррелятивной изменчивости получило полное подтверждение в экспериментальных данных генетики, в явлении плеiotропного эффекта, когда один ген резко дифференцированно влияет на развитие разных признаков. Отбор по одному из признаков контролируемого плеiotропного гена приводит к насыщению популяции животных другими связанными с ним признаками. В большинстве случаев корреляции между признаками возникают на основе эффекта целых систем плеiotропно действующих генов. Для селекции это явление имеет исключительное значение, так как в случае антагонистического сочетания признаков это ограничивает использование того или иного признака в селекции или даже может повлечь за собой снижение результативности по другим особенностям и в целом отрицательно сказаться на развитии продуктивности последующих поколений. Например, у тонкорунных овец существует отрицательная зависимость между густотой и длиной шерстных волокон. Отбор только по одному из этих признаков неизбежно может повлечь за собой нежелательное снижение другого. Вскрытие генетической природы этой зависимости позволит выяснить истинный ее характер, а следовательно, избежать односторонней и малоэффективной селекции по этим важнейшим компонентам шерстной продуктивности.

В овцеводстве одной из первых работ, ставящих своей целью изучить наследственный характер корреляции между такими признаками, как длина и тонина шерсти, была опубликованная в 1946 г. работа Я. Л. Глембоцкого и Г. А. Стакан, проведенная на овцах прекос. Эта исторически сложившаяся корреляция такова, что чем длиннее шерсть, тем она менее тонкая.

Для выяснения вопроса о наследственной природе корреляций меж-

ду тониной и длиной шерсти были использованы и применены следующие приемы:

1. Сравнение коэффициентов корреляций однополых двоен из потомства тождественных по генотипу родителей и по условиям развития потомства.

2. Сравнение коэффициентов корреляций в потомстве, полученном от спаривания того или иного производителя с одной и той же группой маток в течение 2-х лет.

Таблица 1

Зависимость между длиной и тониной шерсти у однополых двоен
(По Я. Л. Глембоцкому и Г. А. Стакан)

№№ барана	Группа А		Группа Б	
	количество животных	корреляция между длиной и тониной	количество животных	корреляция между длиной и тониной
862	49	$0,50 \pm 0,15$	49	$0,55 \pm 0,10$
489	54	$0,25 \pm 0,11$	54	$0,21 \pm 0,13$
5755	16	$0,32 \pm 0,22$	16	$0,25 \pm 0,20$

Как ясно видно из табл. 1, каждый из производителей в своем потомстве однополых двоен имел очень близкие коэффициенты корреляции. Несомненно, проявление у однополых двоен, сходных по генетическим и паратипическим условиям развития, близкой величины корреляции свидетельствует о наследственной природе этой зависимости. Представляют также интерес данные о соотношении этих же признаков в потомстве одних и тех же родителей, полученном в разные годы (табл. 2).

Таблица 2

Корреляция между длиной и тониной шерсти за 2 года
в потомстве одних и тех же родителей

№№ баранов	Опыт первого года				Опыт второго года			
	опытная группа маток		контрольная группа		опытная группа маток		контрольная группа	
	количество животных	величина корреляции	количество животных	величина корреляции	количество животных	величина корреляции	количество животных	величина корреляции
862	23	$0,45 \pm 0,17$	239	$0,28 \pm 0,05$	23	$0,48 \pm 0,16$	180	$0,43 \pm 0,08$
489	33	$0,38 \pm 0,15$	101	$0,32 \pm 0,05$	33	$0,45 \pm 0,13$	102	$0,50 \pm 0,06$
249	59	$0,34 \pm 0,10$	249	$0,24 \pm 0,09$	59	$0,33 \pm 0,10$	142	$0,58 \pm 0,09$

Как видно из данных табл. 2, каждый из баранов при спаривании его с одной и той же группой маток в течение двух лет сохранил в по-

томстве близкие по величине коэффициенты корреляции. Разница между коэффициентами на первом и втором годах во всех случаях статистически недостоверна. При спаривании тех же баранов с разными матками контрольной группы коэффициенты корреляции одного и того же производителя отличались. Так, например, в потомстве барана № 249 от спаривания с одной и той же группой маток как на первом году, так и на втором корреляция по годам совпадала и была соответственно $0,34 \pm 0,10$ и $0,33 \pm 0,10$. В то же время при спаривании этого же барана с контрольной группой маток в первом году составляла $0,24 \pm 0,09$, а во втором при изменении состава прикрепленных к нему маток возросла до $0,58 \pm 0,09$.

Таким образом, результаты этого исследования позволяют полагать, что корреляционная зависимость между тониной и длиной шерсти является генетически обусловленной, что зависимость между этими признаками определяется и регулируется наследственными факторами.

Для выяснения вопроса о влиянии отбора и подбора на характер и зависимость признаков мы провели ряд спариваний тех же баранов с разнотипичными по своим шерстным качествам матками. Это дало нам возможность сравнивать величину и характер зависимости, полученной под влиянием отбора и подбора одного и того же генотипа отца с различными по генотипу матерями.

Величина корреляций между одними и теми же признаками у различных пород и стад внутри одной породы может значительно отличаться. Эти различия обуславливаются направлением продуктивной деятельности породы — шерстно-мясная или шерстная, мясная, т. е. в связи с различной программой отбора и уровнем племенной работы, проводимой в каждом стаде.

Таким образом, путем отбора и подбора создается возможность осуществлять перестройку корреляционных соотношений в очень заметных размерах.

В связи с развитием генетико-математических методов, разработанных Райтом, Фишером, Лашем, позволяющих оценивать степень генотипического разнообразия признаков в популяции, Хейзелем (1943 г.) был предложен способ вычисления генетических корреляций, позволяющий количественно оценивать генетические связи между признаками. Предложенный Хейзелем метод расчета вытекает из теории путей коэффициентов Райта. Принцип коэффициентов путей позволяет определить генетическую зависимость между двумя признаками, используя произведение всех коррелятивных зависимостей, лежащих по пути цепи от генов, с плейотропным эффектом действующих на эти оба признака, до фенотипа родителей и потомков по этим двум взаимозависимым признакам. Я не буду касаться техники расчета генетических корреляций, она описана в нашей совместной с А. А. Соскиным статье, опубликованной в 1966 году в Известиях Сибирского отделения по биологическим наукам.

Используя методику Хейзеля, ряд авторов проанализировали гене-

тические корреляции между основными селекционируемыми признаками у отдельных тонкорунных пород овец. По австралийским овцам опубликованы в этом плане работы Морли, Танеджа, Елены Торнер, на южно-африканских овцах аналогичные работы проводились Босманом, на алтайских овцах — Стакан, Соскиным, Хабухаевым. Рассмотрим сравнительные данные по фенотипическим и генетическим корреляциям между некоторыми признаками у овец этих трех пород (см. табл. 3).

Таблица 3

Фенотипические и генетические корреляции между основными хозяйственно-полезными признаками у тонкорунных овец

Коррелируемые признаки	Порода овец		Коэффициент корреляции	
			фенотипический	генетический
1	2		3	4
Настриг чистой шерсти с живым весом	Австралийский меринос		0,37	от 0,09—0,12
	Южно-африканский меринос		0,66	0,65
	Алтайская тонкорунная	„Страна Советов“	0,45	0,52
		Экспериментальное хоз-во	0,43	0,34
Продукция чистой шерсти с единицы площади кожи с живым весом	Австралийский меринос		от 0,09 до 0,16	—
	Алтайская тонкорунная. Экспериментальное хоз-во		0,399	0,440
Настриг чистой шерсти с длинной шерсти	Австралийский меринос		0,4—0,6	0,4—0,6
	Южно-африканский меринос		0,37	0,5
	Алтайская тонкорунная	„Страна Советов“	0,25	0,47
		Экспериментальное хоз-во	0,46	0,46
Настриг чистой шерсти с густотой шерсти	Южно-африканский меринос		0,48	—
	Алтайская тонкорунная. Экспериментальное х-во		0,67	0,40
Настриг чистой шерсти с отношением В/П	Алтайская тонкорунная	„Страна Советов“	0,50	0,76
		Экспериментальное хоз-во	0,62	0,54
Отношение В/П с длиной шерсти	Алтайская тонкорунная. Экспериментальное хозяйство		—0,27	—0,69
Отношение В/П с диаметром во-локна	Алтайская тонкорунная. Экспериментальное хозяйство		—0,27	—0,59

1	2		3	4
Живой вес с дли- ной шерсти	Австралийский меринос		0,10	-0,40
	Южно-африканский меринос		0,3	0,34
	Алтайская тонкорунная	„Страна Советов“	0,36	0,49
		Экспериментальное хоз-во .	0,31	0,43
Живой вес с густо- той, плотностью фолликулов	Алтайская тонкорунная. Эксперименталь- ное хозяйство		-0,21	-0,38
Живой вес с диа- метром шерст- ных волокон	Австралийский меринос		0,2	0,2
	Южно-африканский меринос		0,45	0,35
	Алтайская тонкорунная	Экспериментальное хоз-во .	0,043	0,43
		„Страна Советов“	0,37	—

Как видим, на овцах алтайской породы и южно-африканских обнаружена положительная генетическая связь между живым весом и настригом, свидетельствующая об эффективности селекции одновременно по обоим признакам. Однако на овцах австралийский меринос между живым весом и настригом шерсти генетическая корреляция была равной 0 или имела незначительную, но отрицательную величину, $r = -0,12$. Австралийские исследователи считают, что живой вес и настриг — независимые признаки, и поэтому не случайно, у австралийских мериносов не обнаружено корреляции между продукцией чистой шерсти в расчете на единицу площади среднего участка туловища с живым весом. Поэтому при отборе на племя животных с высоким настригом шерсти часть их действительно будет иметь генетическую обусловленность этого признака, такие животные окажутся улучшателями. Часть же животных будет давать высокий настриг только благодаря большой поверхности туловища. Шинкель в своей работе, посвященной методам улучшения качества шерсти, указывает, что производитель наилучшего типа должен выбираться не только по живому весу, но и по продукции шерсти на единицу живого веса, т. е. по коэффициенту шерстности.

У овец же алтайской породы обнаружена положительная фенотипическая и генетическая корреляция и между живым весом овец, и продукцией чистой шерсти на единицу площади кожи. Это вселяет твердую уверенность в генетическое совмещение этих двух признаков.

Обращает внимание довольно высокая корреляция между настригом чистой шерсти и густотой, особенно потенциальной, генетической густотой, отношением В/П. На протяжении всего периода создания и совершенствования алтайской породы авторы породы и бонитера Алтая уделяли большое внимание густоте шерсти. Ведущие стада алтайских овец — племзавода «Страна Советов», «Овцевод», «Курьинский» — поч-

ти не имели в своем составе редкошерстных овец III класса. Но вместе с тем обнаруживаются отрицательные корреляции между густотой и диаметром шерстных волокон, густотой и длиной шерсти.

Направление этих связей может быть понятно в свете представлений Фрезера (1953), Фрезера и Шорта (1959 г.) о конкуренции между фолликулами в процессе их развития за приток питательных веществ и, по терминологии Фрезера, за жизненное пространство. Хотя термин «конкуренция» следует понимать абстрактно, однако реальное физическое пространство действительно играет огромное значение, так как на каждом кв. см кожи может размещаться от 6 до 12 тыс. и более волосяных фолликулов. Естественно, с увеличением числа фолликулов на единице площади кожи снижается диаметр как волосяных луковиц, так и произрастающих из них шерстинок. Овцеводам хорошо известна зависимость — чем гуще шерсть, тем она тоньше. Причем, конкуренция между фолликулами обостряется тем, что они возникают в разные сроки и растут с различной скоростью, и поэтому число конкурирующих фолликулов с течением времени не снижается. Особенно значительна генетическая зависимость между диаметром волокон и отношением В/П. Она достигает у овец алтайской породы 0,59. Одновременно с отрицательной корреляцией между диаметром шерстных волокон и В/П наблюдается также высокая отрицательная генетически обусловленная корреляция между отношением В/П и длиной шерсти, т. е. чем гуще шерсть, тем она короче.

В настоящее время признано, что почти все важнейшие количественные и качественные особенности шерстной продуктивности связаны с величиной волосяной группы. Наблюдаемые различия в типах шерстного покрова любой породы и направления продуктивной деятельности определяются в значительной степени соотношением между числом первичных и вторичных фолликулов и произрастающих из них волокон, относительной скоростью их роста и диаметром шерстинок.

В настоящее время считается общепризнанным, что наиболее раннее проявление действия генов выражается, по-видимому, в последовательности процессов закладки и развития группы первичных и вторичных фолликулов, в коже ягненка до его рождения, обуславливающих, как мы полагаем, в последующие этапы развития животного направление и характер корреляций между густотой, длиной, диаметром шерстных волокон и общим развитием шерстной продуктивности. Очевидно, таким образом осуществляется механизм плейотропно действующих систем генов.

Если фенотипическая корреляция (вместе с регрессией) показывает, в какой степени значение одного признака зависит от другого, то генетические корреляции показывают, в какой степени селекция по одному из признаков изменяет другой. И это позволяет предвидеть, прогнозировать результаты селекции. На овцах экспериментального хозяйства Сибирского отделения были рассчитаны фенотипические и генетические регрессии между некоторыми признаками. Для иллюстрации рассмот-

рим регрессии настрига по живому весу и наоборот. Фенотипическая регрессия заключается в следующем: с увеличением живого веса на 1 кг настриг чистой шерсти может увеличиться на 50,7 г и с увеличением настрига чистой шерсти на 100 г живой вес может подняться на 230 г. Генетическая регрессия, учитывающая два поколения, — родительское (предшествующее) и его потомство (последующее) — показала, что с увеличением живого веса матерей на 1 кг у их дочерей может настриг чистой шерсти увеличиться на 8,6 г. С увеличением чистого настрига шерсти у матерей на 43 г живой вес дочерей увеличится в силу генетической связи на 0,6 кг.

Обратимся к такой зависимости, как настриг шерсти и ее длина.

Фенотипическая регрессия показывает, что с увеличением длины шерсти на 1 см настриг чистой шерсти увеличится на 31 г. С увеличением настрига шерсти на 430 г длина шерсти возрастает на 0,3 см или в расчете на 1 кг чистой шерсти — длина увеличится на 0,54 см.

Генетическая регрессия показывает, что с увеличением длины шерсти у матерей на 0,58 см у дочерей увеличивается настриг чистой шерсти на 43 г. С увеличением чистого настрига шерсти у матерей на 100 г у дочерей длина шерсти увеличивается на 1,3 см.

Поскольку взаимосвязанные признаки продуктивности развиваются на сложнейшей основе деятельности генетических систем, использование для предвидения сдвигов какого-либо признака данных по фенотипическим корреляциям является совершенно недостаточным. Только показатели генетических корреляций обеспечивают объективный подход к выбору главных, основных селекционируемых признаков и программе их отбора.

Учет генетических корреляций, а также коэффициентов наследуемости позволяет оценить, как при селекции по какому-либо одному или немногим признакам будут изменяться взаимозависимые признаки, и таким образом представить себе общее изменение продуктивности животных стада, в котором осуществляется селекция. В этом вопросе еще очень много неясного, а между тем разработка всей этой проблемы, безусловно, обеспечит повышение эффективности селекционного процесса. В этом направлении перед селекционерами и генетиками огромное поле деятельности.