

ХАРАКТЕР И ФОРМЫ НАСЛЕДОВАНИЯ ПЛЕМЕННОЙ ЦЕННОСТИ БЫКОВ ГОЛШТИНСКОЙ ПОРОДЫ

Кругляк А. П., Кругляк Т. А.

*Институт разведения и генетики животных имени М.В.Зубца НААН
(Чубинское, Украина)
bulochka23@ukr.net*

Abstract: *The aim of the research was to identify additive and non-additive forms of the breeding value inheritance of Holstein bulls by milk yield of their daughters in the conditions of intra-breeding.*

The phenotypic manifestation of the additive form of inheritance of breeding value by milk yield (intermediate and parental dominance) was in 334 (82.2%) bulls, and non-additive form (over-dominance and regression) – in 72 (17.8%) including: over-dominance in 55 (13.5%) and regression in 17 heads (4.2%) established.

The variability of the breeding value of sons by milk yield is depended from the forms of its inheritance. The relative variability of breeding value by milk yield along the line "father – son" and "mother – son" depends on the form of its inheritance. The coefficient of phenotypic correlation between the breeding value of parents and sons in the intermediate form of inheritance is $+0.524 \pm 0.043$ and increases with parental dominance to $+0.907 \pm 0.040$ and $+0.985 \pm 0.006$, and over-dominance to $+0.887 \pm 0.044$ and $+0.905 \pm 0.033$, at high statistical significant.

Inheritance by non-additive form (over-dominance) is more effectively associated with increasing of breeding value by milk yield their sons than by the additive form.

Keywords: *quantitative sign, breeding value, form of inheritance, intermediate inheritance, dominance, over-dominance, correlation coefficient.*

ВВЕДЕНИЕ

Темпы генетического прогресса по селекционным признакам в молочном скотоводстве на 90–95% зависят от уровня племенной ценности быков-улучшателей [5]. Поэтому познание характера наследования селекционных признаков в поколениях потомков является важной составляющей правильного подбора родительских пар для обеспечения селекционного прогресса в породе.

При внутривидовой селекции традиционные методы отбора и подбора, их программирование на основе методов популяционной генетики, направленные на селекцию животных по количественным признакам продуктивности, основаны на аддитивном действии генов и промежуточном наследовании признаков [7; 8; 15].

Вместе с тем, в генетике известно две формы наследования – аддитивная (промежуточная, доминирование одного из родителей) и неаддитивная (сверхдоминирование, эпистаз, регрессия), при которой уровень наследования признаков определяется внутриаллельным и межаллельным взаимодействием генов [1; 7; 8; 15]. Характер этих форм наследования количественных признаков молочной продуктивности изучен недостаточно.

Как сообщают В. П. Гавриленко и др. [6], показатели молочной продуктивности и воспроизводительной способности дочерей быков-производителей имеют определенные различия в зависимости от формы наследования удоя. Так, у дочерей быков-улучшателей (A1) самый высокий удой – 6291 кг получен при сверхдоминировании, что превышает удой дочерей промежуточной формы наследования на 1333 кг молока, $P < 0,001$. При доминировании отца превышение

удоя над промежуточной формой наследования составляет 788 кг молока, при $P < 0,001$, а дочери, у которых форма наследования регрессия имеют существенно меньший удой – 4003 кг молока и уступают последним на 955 кг, $P < 0,001$.

По данным А. И. Бабенко [4] частота форм наследования племенной ценности по надюю у коров отечественных молочных пород зависит от условной доли крови по улучшающей породе. С повышением доли крови по голштинской породе от 87,5 до 93,7% у коров, частота промежуточной формы наследования повышалась от 29,5 до 45,9%. Самые высокие удои получены при проявлении неаддитивного действия генов – сверхдоминирования. Однако частота проявления этой формы наследования была достаточно низкой и составляла от 0,9 до 3,8%.

Способ определения типов наследования молочной продуктивности дает возможность определить влияние быков на продуктивные признаки потомков, более точно оценить племенные качества производителя, его генотип, уровень препотентности и комбинативную изменчивость, что имеет особое значение при определении типа подбора [12; 14]. По данным этих же авторов, частота неаддитивной формы наследования количественных признаков молочной продуктивности коровами украинской черно-пестрой молочной породы составляет по надюю 20,0–22,0, а по содержанию жира в молоке – 16,0–30,0%.

По данным И. С. Старостенко и др. [13], формы наследования племенной ценности быков по продуктивным признакам имеют следующее соотношение: промежуточная форма – 44,4%, доминирование отца – 13,6%, доминирование матери – 13,0%, сверхдоминирование – 13,1% и регрессия – 15,9%. Повышение частоты проявления аддитивной формы наследования авторы определяют как главный резерв повышения эффективности племенных стад отечественных пород.

Рядом авторов установлено, что фенотипическое проявление аддитивных форм наследования молочной продуктивности коров и племенной ценности быков отечественных молочных пород сочеталось с проявлением неаддитивной формы наследования [2 – 4; 10; 11; 13; 14].

Исследование особенностей наследования признаков молочной продуктивности, особенно влияние неаддитивной формы наследования – сверхдоминирование в условиях внутривидового разведения животных голштинской породы, освещено недостаточно и требует дальнейшего изучения.

Целью исследований было выявление частоты проявления аддитивной и неаддитивной форм наследования племенной ценности быков голштинской породы по надюю дочерей и ее относительной изменчивости с уровнем племенной ценности родителей при внутривидовом разведении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характер наследования племенной ценности по надюю изучали на 406 быках-улучшателях и 26 ухудшателях по надюю голштинской породы США, отселекционированных после их оценки для воспроизведения [16].

Формы наследования племенной ценности быков определяли по методике Н. С. Колышкиной и др. [8], за основу которой использовано величину отклонения племенной ценности (среднее отклонение – σ) от полусуммы показателей племенной ценности родителей, а именно:

– промежуточное наследование – величина отклонения племенной ценности сына равна или отклоняется на $0,5\sigma$ (± 0 –250 кг) как в положительную, так и в отрицательную сторону от полусуммы показателей племенной ценности родителей ($\text{ПЦО} + \text{ПЦМ}$) / 2 $\pm 0,5\sigma$;

– доминирование отца или матери – племенная ценность сына отклоняется от промежуточного наследования в положительную сторону отца или матери на расстояние $0,5\sigma$ (250 кг);

– сверхдоминирование – племенная ценность сына превышает предка более чем на $1,0\sigma$ (≥ 500 кг)

– регрессия – племенная ценность сына ниже, чем в худшего из родителей на 1σ и более (≤ -500 кг).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что по группе быков с наследованием племенной ценности в положительном варианте фенотипическое проявление за аддитивной формой наследования племенной ценности по надоеу, было у 334 (82,2%) быков, а неаддитивной – у 72 (17,8%), в том числе: сверхдоминирование у 55 голов (13,5%) и регрессия – у 17 голов (4,2%), (табл. 1).

Таблица 1. Племенная ценность быков по удою при различных формах ее наследования

Формы наследования	Частота форм наследования		Племенная ценность по надоеу, кг					
			отцов		матерей		сыновей	
	гол.	%	M± m	Cv, %	M± m	Cv, %	M± m	Cv, %
<i>племенная ценность обоих родителей в положительном варианте</i>								
Доминирование отца (ДО)	23	5,7	+661,3±35,3	25,7	+402,8±39,0	46,9	+857,3±33,1 ³	18,5
Доминирование матери (ДМ)	20	4,9	+497,6±45,8	41,2	+756,0±55,5	32,8	+928,0±48,3 ³	23,2
Сверхдоминирование отца (СДО)	24	5,9	+580,1±30,4	25,5	+446,4±35,6	38,4	+886,6±33,5 ³	18,2
Сверхдоминирование матери (СДМ)	31	7,6	+465,4±33,5	40,0	+617,2±34,5	31,2	+953,4±36,3 ³	21,1
Промежуточная (П)	291	71,7	+531,1±13,2	42,6	+578,8±21,6	32,5	+606,4±11,6 ²	14,7
Регрессия (Р)	17	4,2	+514,8±43,3	34,6	+531,6±43,2	33,5	+226,7±33,6 ³	61,4
В среднем по группе в положительном варианте	406	100	+534,0±11,7	45,6	+570,7±14,3	47,5	+681,4±12,4	36,8
<i>племенная ценность отца в отрицательном варианте</i>								
Доминирование матери (ДМ)	7	26,9	-30,0±7,14	63,0	+422,7±70,40	44,0	+535,2±82,30	40,6
Сверхдоминирование матери (СДМ)	10	38,5	-28,9±8,22	28,5	+353,4±17,21	37,8	+583,3±35,92	19,8
Промежуточная (П)	9	34,6	-147±45,37	97,3	+698,4±91,90	39,5	+296,6±51,50	52,1
В среднем по группе в отрицательном варианте	26	100,0	-70±20,32	52,8	+491,5±40,60	42,6	+471,1±29,80	32,6

Примечание: Д – доминирование; ДО – доминирование отца; ДМ – доминирование матери; СДО – сверхдоминирование отца; СДМ – сверхдоминирование матери; П – промежуточный тип; Р – регрессия; 1 – $p < 0,05$; 2 – $p < 0,01$; 3 – $p < 0,001$

По группе быков с племенной ценностью родителей в отрицательном варианте наследования ПЦ по надоеу за аддитивной формой обнаружено у 16 сыновей (61,5%), в

том числе, за промежуточной формой – у 9 голов (34,6%) и доминированием матери – у 7 голов (26,9%), а за неаддитивной (сверхдоминирование матери) – у 10 голов (38,5%).

Соотношение форм наследования зависит от уровня племенной ценности родителей и интенсивности их отбора. При высокой племенной ценности отца (Манфред 2183007, ПЦ которого составляет +922 кг и Формейшн 2163822 – ПЦ = +715), у их сыновей существенно преобладает аддитивное наследование по промежуточному типу (90%). Частота этого типа наследования снижается вместе со снижением племенной ценности отцов. Со снижением племенной ценности родителей к +461 – +476 кг, частота наследования племенной ценности по удою по промежуточному типу в их сыновей снижается до 62,5–66,6% (табл. 2).

При отрицательной племенной ценности по удою у родителей (Старбак 352790 -847 кг, Ротейт 2040726 -33,7 кг, Радьер 390409 -441,0 кг, Амбишн 2026916 -148,0 кг и Прелюд 392457 -64,0 кг) удельный вес проявления племенной ценности по промежуточному типу наследования в их сыновей снижается до 50,3 и 19,2%.

При популяционной оценке, всех форм наследования, наблюдалось явное количественное смещение племенной ценности сыновей по надою к положительным (+) значениям по сравнению с племенной ценностью их родителей. Это объясняется тем, что сыновья, отселекционированы после их оценки и признаны улучшателями по удою.

Установлено изменчивость племенной ценности сыновей по удою в зависимости от форм ее наследования. В среднем по группе быков с племенной ценностью в положительном варианте, на популяционном уровне оценки, при среднем значении половины суммы племенной ценности родителей +534 кг и + матерей +570 кг / 2 = +552 кг, племенная ценность 406 сыновей составляла +681 кг молока, что превысило среднюю величину родителей на +129 кг (0,5σ) и составило 123%. По этой же группе быков, промежуточный тип наследования признака обнаружено у 291 (71,7%) сыновей, племенная ценность которых составляла 606,4 ± 11,6 кг и была выше полусуммы обоих родителей (554 кг), что отклоняется от действия промежуточного наследования на 52 кг (109%). Однако промежуточный характер наследования предусматривает получение в потомстве животных с одинаковым с родителями набором хромосом, а значит, с одинаковым фенотипом. Поэтому, с теоретической точки зрения, от этой группы животных не следовало бы ожидать генетического прогресса в популяции. Однако, в данном случае, повышение племенной ценности составило 9%, что статистически достоверно $t_d = 2,60$ при $p < 0,01$. Значительно большее повышение племенной ценности сыновей, по сравнению с родителями, было установлено при аддитивной форме наследования, а именно: доминирование матери – +302 кг (148,2%); доминирование отца – +326 кг (161,4%). Самая высокая племенная ценность по удою была у сыновей при неаддитивной форме ее наследования и составила: по типу сверхдоминирование отца – +373 кг (172,7%) и сверхдоминирование матери – +412 кг (176,2%).

Установлено достаточно высокую изменчивость племенной ценности сыновей от ее уровня у их родителей при промежуточном типе наследования. Так, с 159 быков-улучшателей, племенная ценность которых, согласно методике Н. С. Колышкиной и др. наследовалась по промежуточному типу, только у 39 быков (9,6%), (сыновья быка Дастера 2147488 – 30 гол. и Манфреда 2183007 – 9 гол.) она приравнивалась к половине суммы ПЦ обоих родителей (табл. 2).

На такое же количество животных (10,26%), наследование племенной ценности, по удою которых происходит по промежуточному типу, указывает И. П. Петренко, [9] автор теории динамики генетико-популяционных процессов в породе, популяции на хромосомном уровне и определение структуры генофонда породы на основании

Таблица 2. Изменчивость племенной ценности быков-сыновей от ее уровня у родителей при промежуточном типе наследования

Кличка и номер отца	Сыновья с промежуточным типом наследования	Племенная ценность по надою, кг				
		отца М	матери		сыновей	
			М ± m	Cv, %	М ± m	Cv, %
<i>племенная ценность обоих родителей в положительном варианте</i>						
Манфред 2183007	9	+922	+780,0±52,61	19,1	+856,3±37,64	21,2
Теск Терри 2195662	8	+805	+766,67±90,26	26,5	+574,5±84,36	32,9
Белвуд 2103297	13	+814	+409,0±42,18	34,1	+711,6±46,72	44,3
Формейшн 2163822	18	+715	+613,0±62,60	43,6	+656,3±38,32	24,7
Рудольф 5470579	23	+703	+620,0±46,72	36,2	+669,5±34,02	24,4
Мендел 2119526	5	+634	+515,2±108,80	47,4	+547,9±109,31	44,7
Дастер 2147488	30	+579	+632,6±53,84	45,8	+605,5±30,84	27,5
Блекстар 2114601	10	+545	+511,6±75,29	46,4	+618,2±36,24	18,5
Аеростар 383622	5	+476	+361,5±77,11	47,8	+401,4±66,67	37,3
Патрон 2160458	15	+461	+639,1±42,27	25,0	+652,3±33,11	19,7
Бел Элтон 1912270	11	+417	+521,6±43,54	36,0	+492,1±52,16	44,1
Прелюд 392457	6	+361	+353,8±95,70	75,8	+404,6±57,60	40,5
Аэро Вейд 2182318	6	+271	+694,4±68,49	24,1	+610,0±47,94	19,2
По группе	159	+496,1	+580,1±14,28	31,5	+650,9±12,42	36,8
<i>племенная ценность родителей в отрицательном варианте</i>						
Радиер 390409	9	-147,4	+698,4±50,72	39,5	+296,6±50,50	52,1
Ротейт 2040726	3	-17,2	-65,8±22,94	60,3	+101,4±95,70	162,0

индивидуальной изменчивости аддитивного генетического потенциала активности у определенных особей. По данным автора, хромосомы в гаметах сочетаются с аддитивным генетическим потенциалом активности (АГПА) с различной частотой соответствующих гамет в популяции. Результаты наших исследований согласуются с выводом автора о том, что племенная ценность быков по удою дочерей наследуется на индивидуальном уровне анализа потомства (сыновей) не только по промежуточному типу, как это принято для популяционного анализа, но и по промежуточно-биномиальному типу, что создает основу селекционного прогресса в породе. Именно по этому типу наследования, в потомстве образуется определенная часть особей, генотип которых выше племенной ценности их родителей.

Племенная ценность 120 быков, которые отнесены, по методике Н. С. Колышкиной и др., в группу промежуточного типа наследования отклоняется от абсолютно промежуточного наследования как в положительную, так и отрицательную сторону на +10 +128 и -8 -211 кг, или на 1,6–21% (0,1–1,0σ), что делает сомнительным отнесение их к истинному промежуточному типу наследования.

Соотносительная изменчивость племенной ценности по удою по линии «отец – сын» и «мать – сын» зависит от формы и типа ее наследования. Коэффициент фенотипической корреляции между племенной ценностью отцов и сыновей при промежуточном типе наследования составляет +0,524 – +0,043 и повышается при доминировании родителей $k + 0,907 \pm 0,040$ и $+ 0,985 \pm 0,006$, и сверхдоминировании $k + 0,887 \pm 0,044$ и $+ 0,905 \pm 0,033$, при высокой статистической достоверности (табл. 3).

Таким образом, анализ полученных данных подтверждает мнение ряда ученых о том, что даже в высоко консолидированных стадах по количественным признакам молочной продуктивности, при внутривидовом разведении, селекционный прогресс в породе обеспечивается путем сочетания фенотипического проявления действия аддитивных (промежуточное наследование и доминирование одного из родителей) с

неаддитивной (сверхдоминирование) формой наследования. Частота проявления этих форм наследования определяется количеством и качеством пар хромосом в кариотипе животных сугубо на вероятной основе их проявления в популяции [9]. В наших исследованиях наследование по неаддитивной форме (сверхдоминирование) более эффективно ассоциирует с повышением племенной ценности по удою их сыновей по сравнению с доминированием отца на +29 кг (3,4%) и – матери на +25 кг (2,7%). Поэтому бык с наследованием количественных признаков по типу сверхдоминирования является основой генетического прогресса в породе.

Таблица 3. Соотносительная изменчивость племенной ценности по надою быков при различных формах и типах ее наследования, $r \pm m$.

Форма и тип наследования племенной ценности по удою	n	Коэффициент корреляции между ПЦ	
		отец – сын	мать – сын
Промежуточная	291	+0,524 ± 0,043***	+0,560 ± 0,0404***
Доминирование отца	20	+0,907 ± 0,040***	+0,784 ± 0,086***
Доминирование матери	20	+0,771 ± 0,090***	+0,985 ± 0,006***
Сверхдоминирование отца	23	0,887 ± 0,044***	+0,721 ± 0,100
Сверхдоминирование матери	30	+0,776 ± 0,072***	+0,905 ± 0,033***
Регрессия	17	-0,529 ± 0,175 **	-0,706 ± 0,122***

ВЫВОДЫ

1. В условиях внутривидового разведения высоко консолидированных по уровню молочной продуктивности пород, наследование племенной ценности у быков по количественным признакам молочной продуктивности осуществляется сочетанием действия аддитивной (промежуточное наследование и доминирование родителей) и неаддитивной (сверхдоминирование) форм наследования, которое наиболее ассоциирует с племенной ценностью по удою и проявляется в 13,5% среди быков-улучшателей.

2. Среди быков-улучшателей, племенная ценность которых наследовалась по промежуточному типу, приравнивалась к полусуммы племенной ценности их родителей только в 9,6% голов, в остальных быков ее значение отклонялось от полусуммы показателей ПЦ родителей как в положительную на +10 +128 кг, так и в отрицательную (-8 – -211 кг), или на 1,6–21,0% сторону.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антоненко В. І., Мільченко Ю. В., Хімченко А. В. Успадкування племінної цінності бугаїв української чорно-рябої молочної породи. Міжвідомчий тематичний збірник наукових праць Черкаського інституту АПВ. Проблеми розвитку тваринництва. Київ : Аграрна наука, 2000. Вип. 2. С. 32–34.
2. Бабенко О. І., Димань Т. М. Форми успадкування племінної цінності за масовою часткою жиру та білка в молоці корів. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції «Аграрна освіта та наука: досягнення, роль, фактори росту». Біла Церква, 2020. С. 22–26.
3. Бабенко О. І., Олешко В. П. Успадкування племінної цінності за надоєм корів молочних порід. Збірник наукових праць. Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. Біла Церква, 2015. Вип. 1. С. 8–12.
4. Бабенко О. І. Особливості успадкування селекційних ознак молочної худоби залежно від частки спадковості за голштинською породою. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції «Аграрна освіта та наука: досягнення, роль, фактори росту». Біла Церква, 2020. С. 33–35.
5. Басовський Н. З., Кузнецов В. М. Методические рекомендации по генетико-экономической оптимизации программ селекции в молочном скотоводстве. Москва : Колос, 1982. 34 с.

6. Гавриленко В. П., Бушов А. В., Прокофьев А. Н. Племенная ценность быков-производителей в зависимости от аддитивной и неаддитивной формы наследования удоя их дочерей. Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2019. №4. С. 191–201.
7. Завертяев Б. П. Генетические методы оценки племенных качеств молочного скота. Ленинград : Агропромиздат, 1986. С. 72–115.
8. Кольшклина Н. С., Бибилова Э. И., Боев М. М. Пути повышения эффективности селекции. Животноводство. 1976. №5. С. 32–38.
9. Петренко І. П., Зубець М. В., Вінничук Д. Т., Петренко А. П. Генетико-популяційні процеси при розведенні тварин. Київ : Аграрна наука, 1997. 243 с.
10. Підпала Т. В. Генезис породного перетворення в популяції червоної степової худоби. Миколаїв. 2005. 311 с.
11. Рудик І. А. Форми успадкування племінної цінності бугаїв-плідників. Вісник Білоцерківського державного аграрного університету. Збірник наукових праць. Біла Церква, 1997. Вип. 2. Ч. 1. С. 212–216.
12. Руснак П. Й., Щербатий З. Є., Кропивка Ю. Г. Оцінка племінної цінності бугаїв-плідників за характером успадкування молочної продуктивності у їх нащадків. Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С.З.Гжицького. Львів, 2011. Т. 13. № 2 (48). Ч. 2. С. 125–129.
13. Старостенко І. С., Буштрук М. В., Титаренко І. В. Форми успадкування племінної цінності бугаїв-плідників. Збірник наукових праць. Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. Біла Церква, 2015. Вип. 1. С. 71–74.
14. Щербатий З. Є., Руснак П. Й., Кропивка Ю. Г. Селекційно-генетична оцінка бугаїв-плідників за якістю нащадків. Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С.З.Гжицького. Львів, 2008. Т. 10. № 3 (38). Ч. 3. С. 186–189.
15. Dempfle L. Zuchtwert-schatzung beim Rind mit einer ausführlichen Darstellung der BLUP-Methode. Оценка племенной ценности крупного рогатого скота с подробным изложением BLUP-метода. Z. Tierzucht. und Zuchtungsbiol. 1982. Beih. 3. 88 S., ill. (нем.).
16. Sire Summaries. Holstein Association USA. May 2003. 181 p.